

DOI: 10.11766/trxb201908130350

曹子铖, 程淑兰, 方华军, 徐梦, 耿静, 卢明珠, 杨艳, 李玉娜. 温带针阔叶林土壤有机碳动态和微生物群落结构对有机氮添加的响应特征[J]. 土壤学报, 2020, 57(4): 963–974.

CAO Zicheng, CHENG Shulan, FANG Huajun, XU Meng, GENG Jing, LU Mingzhu, YANG Yan, LI Yuna. Responses of Soil Organic Carbon Dynamics and Microbial Community Structure to Organic Nitrogen Fertilization in the Temperate Needle-broadleaved Mixed Forest[J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(4): 963–974.

温带针阔叶林土壤有机碳动态和微生物群落结构对有机氮添加的响应特征*

曹子铖^{1, 2}, 程淑兰¹, 方华军^{1, 2†}, 徐梦², 耿静², 卢明珠², 杨艳², 李玉娜¹

(1. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统观测与模拟重点实验室, 北京 100101)

摘要: 森林生态系统土壤有机碳 (soil organic carbon, SOC) 转化和碳储量动态对大气氮沉降增加的响应是具有特异性的, 取决于土壤初始氮状态、施氮类型、剂量与持续时间。过去相关研究主要集中在无机氮沉降效应方面, 对有机氮沉降如何影响温带针阔混交林 SOC 及其组分含量尚不清楚, 鲜有研究关注氮素富集条件下 SOC 变化的微生物学机制。以长白山温带针阔混交林为研究对象, 设置 4 个尿素添加水平 (0、40、80、120 kg·hm⁻²·a⁻¹, 以 N 计, 下同) 的原位控制试验。施肥三年后, 采集 0~10 cm 矿质层土壤样品, 测定土壤不同形态氮含量、土壤团聚体比例和不同粒径 SOC 含量; 利用磷脂脂肪酸 (PLFA) 技术测定土壤微生物不同种群相对丰度与群落结构, 探讨 SOC 含量变化与微生物群落变化之间的相关关系。结果表明, 施氮三年显著增加了土壤 NO₃-N、DON 和 TN 含量, 土壤酸化明显。施氮虽然未显著增加表层土壤总 SOC 含量, 但是显著增加活性 SOC 组分 (颗粒态有机碳和团聚体结合态有机碳) 含量, 增幅介于 27.5%~96.3%, 导致 SOC 组分发生累积的大气氮沉降临界负荷为 80 kg·hm⁻²·a⁻¹ 以 N 计下同。SOC 含量的变化 (Δ SOC) 与团聚体结合态有机碳、颗粒态有机碳含量的变化正相关。除好氧细菌丰度外, 施氮总体上未改变微生物种群丰度, 但是显著改变了微生物的群落结构, 革兰氏阳性细菌/革兰氏阴性细菌 (G+/G-) 丰度比例增加而好氧/厌氧细菌 (A/AN) 丰度比例下降。有机氮富集倾向于促进温带针阔混交林土壤团聚体的形成, 局域产生厌氧微环境, 好氧/厌氧细菌 (A/AN) 丰度比例下降。活性 SOC 组分含量、土壤团聚体百分比和微生物 PLFA 丰度之间显著相关, 暗示微生物群落结构与 SOC 积累和稳定之间关系密切。上述研究结果表明, 氮素富集会改变温带针阔混交林土壤微生物群落结构, 进而导致土壤碳积累。

关键词: 大气氮沉降; SOC 物理分组; 微生物群落组成; 非线性响应; 温带针阔混交林

中图分类号: Q154 **文献标志码:** A

Responses of Soil Organic Carbon Dynamics and Microbial Community Structure to Organic Nitrogen Fertilization in the Temperate Needle-broadleaved Mixed Forest

* 国家自然科学基金项目(31770558, 41977041, 41907036)和中国科学院战略先导专项(XDA2002040203, XDA23060401)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China(Nos. 31770558, 41977041, 41907036)and CAS Strategic Priority Program(Nos. XDA2002040203, XDA23060401)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: fanghj@igsnr.ac.cn

作者简介: 曹子铖(1995—), 男, 河南郑州人, 硕士研究生, 主要从事土壤碳氮生物地球化学研究。E-mail: 448650877@qq.com

收稿日期: 2019-07-07; 收到修改稿日期: 2019-09-18; 优先数字出版日期(www.cnki.net): 2019-11-13

CAO Zicheng^{1,2}, CHENG Shulan¹, FANG Huajun^{1,2†}, XU Meng², GENG Jing², LU Mingzhu², YANG Yan², LI Yuna¹

(1. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 2. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: 【Objective】 Carbon (C) and nitrogen (N) cycles in terrestrial ecosystems are closely coupled and reflect the flow of energy and nutrients, respectively. Elevated atmospheric N deposition increases, decreases, or does not affect vegetation and soil C storages across ecosystems and studies. Moreover, the efficiency of C sequestration caused by N amendment varies widely. There is a great uncertainty in the response direction and the magnitude of C sequestration. Soil organic carbon (SOC) transformation and C storage dynamics in forest ecosystems are specific to the increase in atmospheric N deposition, depending on soil initial N status, type, rate, and duration of N fertilization. In the past decades, related research mainly focused on the effect of inorganic N deposition. It is still unclear how organic N deposition affects the SOC and its components in the temperate needle-broadleaved mixed forest. There is few research exploring microbiological mechanism responsible for the change of SOC under N enrichment. The objectives of this research were: (1) to investigate whether multiple levels of N addition significantly changes the C concentrations of bulk soil and different physical fractions, microbial biomass and community structure, as well as general soil properties; (2) to estimate the N critical loads for the alteration of soil C and N concentrations in the temperate needle-broadleaved forest; and (3) to explore the potential linkages between changes in SOC concentration and microbial community abundance. 【Method】 In this paper, the in-situ urea fertilization experiment with four levels (0, 40, 80, and 120 kg·hm⁻²·a⁻¹ /N) was set up in the Changbaishan temperate coniferous and broad-leaved mixed forest. After fertilization for three years, soil samples in 0—10 cm mineral layer were collected to determine the soil C and N concentrations, percentage of soil aggregates and SOC content of different particle sizes. The relative abundance and community structure of soil microorganisms were determined using phospholipid fatty acid (PLFA) technique. The relationships between changes in SOC content and changes in microbial community were explored. 【Result】 The results showed that three years of N fertilization significantly increased the contents of NO₃⁻-N, DON, and TN in soils, and soil acidification was significant. Although N fertilization did not significantly increase SOC content in the surface soil, it significantly increased the contents of labile SOC fractions (particulate organic C and aggregate associated organic C) by 27.5% to 96.3%, resulting in the accumulation of SOC fractions. The critical load of N deposition is estimated as 80 kg·hm⁻²·a⁻¹. The change in SOC content (Δ SOC) was positively correlated with the change in aggregate associated organic C and particulate organic C. Except for aerobic bacterial abundance, N fertilization did not change the abundance of microbial groups, but significantly changed the structure of microbial community, G⁺/G⁻-ratio increased while aerobic/anaerobic ratio decreased. There was a significant correlation between labile SOC content, soil aggregates and microbial PLFA abundance, suggesting a close relationship between microbial community structure and SOC accumulation and stability. 【Conclusion】 The above results indicate that organic N enrichment tends to promote the formation of soil aggregates in the temperate needle-broadleaved mixed forests, produce anaerobic microenvironment, change microbial community structure, and thereby lead to soil carbon accumulation. Our results suggest that atmospheric N deposition rate below the threshold could lead to a slow accumulation of SOC in the temperate mixed forest over the short term.

Key words: Atmospheric nitrogen deposition; SOC physical fractionation; Microbial community composition; Nonlinear response; Temperate needle-broadleaved mixed forest

陆地生态系统碳、氮循环过程紧密耦合在一起, 分别反映了能量和养分的流动^[1]。由于陆地生态系统生产力主要受氮素的限制, 大气氮沉降输入会增加生态系统氮的可利用性, 进而改变生态系统碳氮的转化速率^[2]。在过去 145 年里 (1860—2005), 人

类活动导致大气氮沉降增加了 11.5 倍^[3]。中国是全球活性氮最大的产生国和排放国, 1980—2010 年中国的大气氮沉降量增加了 60%, 平均为 21.1 kg·hm⁻²·a⁻¹ (以 N 计, 下同)^[4]。大气氮沉降升高会增加、降低或者不改变植物和土壤碳储量^[5-7]。

森林是陆地生态系统的主要类型，有机碳储量占陆地生态系统碳储量的 2/3，其中 81% 的有机碳储存在土壤中^[8]。施氮对森林土壤有机碳 (soil organic carbon, SOC) 储量的影响有正有负，长期缓慢的大气氮沉降输入通过改变 SOC 的输入和输出以及土壤有机质 (soil organic matter, SOM) 稳定性，进而影响土壤碳的截存 (C sequestration)。氮素富集条件下，受氮限制的森林 SOC 储量很大程度上取决于地上、地下植物残体碳的输入与含碳气体排放、液态淋溶之间的平衡。土壤氮素有效性的增加会导致土壤微生物活性和 SOM 可分解性的变化。一般而言，低剂量施氮倾向于促进贫氮森林植物生长和凋落物归还^[9-10]，增加根系自养呼吸^[11]和土壤微生物活性^[12]；但是，长期高剂量施氮会显著抑制富氮森林土壤微生物活性和异养呼吸^[13-14]。此外，氮添加倾向于提高 C/N 的 SOM 分解，相反会抑制低 C/N 的 SOM 分解^[15]。因此，氮输入对土壤碳动态的差异性影响可能归因于森林对不同沉降氮形态响应的差异，也可能反映了特定森林土壤碳储量对土壤氮基质响应的多阶段性。氮素富集条件下土壤碳储量增加可能存在一个阈值，超过该阈值土壤碳储量不变甚至会降低。

作为 SOM 的重要保护机制，土壤团聚体通过形成复杂的土壤结构和限制微生物的接触来促进 SOM 的积累和稳定^[16]。土壤团聚体 ($> 53 \mu\text{m}$) 通常较黏粉粒 ($< 53 \mu\text{m}$) 储存更多易分解的有机碳，而且微生物一般难以利用土壤团聚体内包裹的有机碳^[17]。对不同森林生态系统而言，氮沉降增加会促进^[18]、抑制^[19]或不改变^[20] SOC 含量以及 SOM 的化学稳定性。此外，不同的微生物种群选择性地利用不同来源的有机碳^[19]。因此，土壤易分解碳含量的增加有利于土壤团聚体形成，相应地会增加 SOC 的积累和稳定^[21]。虽然科学家们已经认识到土壤碳库的数量、质量与微生物活性之间关系密切，但是鲜有研究揭示氮素富集条件下微生物丰度、群落组成与 SOC 动态之间的耦联关系。

本研究以东北贫氮的温带针阔混交林为研究对象，探讨氮素富集下 SOC 积累的生物学机制。基于长期的尿素添加控制试验，笔者前期研究表明：低氮添加 ($20 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 显著促进、而高氮添加 ($120 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 显著抑制土壤 CO_2 排放和 CH_4 吸收，表明土壤碳循环对施氮剂量的响应呈现

非线性^[16]；此外，施氮剂量为 $60 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 计时会显著促进土壤 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的积累，增加土壤含水量，有利于细菌而非真菌分解^[22]。在长白山温带针阔混交林区，一些研究结果表明，低剂量施氮 ($< 20 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 会增加叶凋落物的数量^[4]，而中高剂量氮添加 ($50 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 显著降低根系生物量^[24]。基于此，笔者假设总 SOC 和活性 SOC 组分含量对外源性氮添加剂量的响应呈现非线性，存在一个氮沉降临界负荷。低氮添加通过增加植物残体的输入来增加土壤碳含量，当施氮剂量超出其临界负荷，高氮输入会改变土壤微生物种群丰度和群落组成，进而会降低 SOC 含量。本文的研究目标是：(1) 基于多水平尿素添加控制试验，研究有机氮添加对原状土壤和不同组分 SOC 含量、微生物丰度和群落组成的影响；(2) 明确导致温带针阔叶林土壤碳、氮浓度发生显著变化的氮沉降临界负荷；(3) 探索 SOC 含量变化与土壤微生物群落丰度之间的潜在联系。

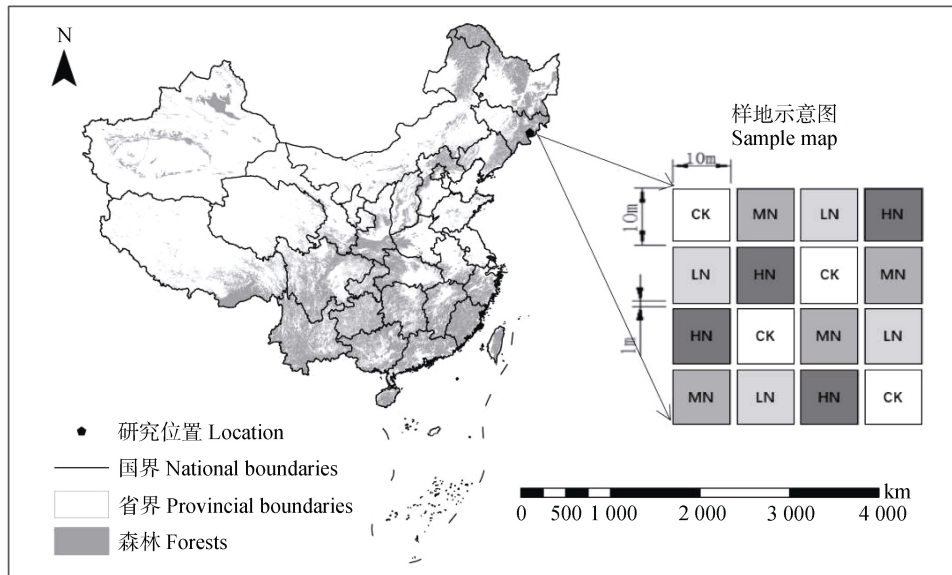
1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院长白山森林生态系统研究站 (图 1)，森林类型为林龄约 200 年的阔叶红松林。研究站位于长白山北坡国家自然保护区内，隶属于吉林省安图县二道白河镇 ($128^\circ 28' \text{E}$, $42^\circ 24' \text{N}$)。研究区属于典型的温带大陆性气候，年均温 3.6°C ，多年平均降水量为 745 mm ^[24]，海拔 736 m 。土壤为发育于火山灰母质上的暗棕壤，0~20 cm 表层土壤属性如下：土壤容重为 $0.53 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ，全碳为 $156.6 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，全氮为 $7.17 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，全磷为 $0.97 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，pH 为 5.85，C/N 为 21.84^[23]。

1.2 试验设计

2013 年采用完全随机的方式构建了多水平的尿素添加控制试验，以评估生态系统碳、氮过程和碳平衡对有机氮沉降增加的非线性响应。参照长白山实际大气氮沉降速率 ($10.8 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)^[25]和全国最高氮沉降水平 ($99 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)^[26]，设置了对照 (CK, $0 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、低氮 (LN, $40 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、中氮 (MN, $80 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)、高氮 (HN, $120 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 等 4 个施氮水平，每个处理 4 次重复，样方规格为 $10 \text{ m}\times 10 \text{ m}$ ，相邻样方间隔至少 1 m (图 1)。在每个月的第一天，将固体尿素



注: CK、LN、MN、HN 分别代表对照、低氮、中氮、高氮处理。Note: CK, LN, MN, and HN are control, low, medium, and high rates of N addition treatments, respectively.

图 1 研究区位置与增氮控制试验设计

Fig. 1 The location of study site and design of nitrogen addition manipulative experiment

(分析纯, 氮浓度为 46%) 称重并溶解在 40 L 水中, 然后均匀地喷洒到对应的样方中, 对照样方喷洒等体积的水, 模拟未来大气有机氮沉降增加对温带针阔混交林生态系统碳、氮循环关键过程的影响。

1.3 SOC 物理分组和碳含量测定

对于每个试验样方, 移除地表凋落物层, 采集 0~10 cm 的矿质土壤, 同层土壤 5 钻混合。土壤样品分别进行溶解性有机碳 (DOC)、SOC 粒径分组和水稳性团聚体分离。DOC 测定步骤简述如下: 过 2 mm 筛的新鲜土壤加入去离子水 (土/水为 1:10 w/v), 室温下振荡 2 h 后利用 0.45 μm 玻璃纤维滤膜过滤, 浸提液利用 TOC 分析仪 (Liqui TOCII, Elementar, Germany) 测定 DOC 的浓度。

使用 Cambardella 和 Elliott^[27]介绍的方法进行 SOC 粒径分级。简言之, 将 50 g 风干土和 100 mL 1% 六偏磷酸钠溶液混合于 200 mL 塑料瓶中, 在回旋式振荡器上以 200 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 的速率振荡 15 h, 利用套筛回收粗颗粒态有机碳 (CoarsePOC, >250 μm) 和细颗粒态有机碳 (FinePOC, 53~250 μm), POC 等于 CoarsePOC 和 FinePOC 之和。通过过滤、蒸发回收矿质结合态有机碳 (MAOC, <53 μm) 组分。将分离各组分在 60 $^{\circ}\text{C}$ 下低温烘干、称重。

相同土样利用团聚体分析仪 (Model SAA 8052,

Shanghai, China) 湿筛法分离水稳性团聚体^[28]。将 30 g 土样置于 250 μm 和 53 μm 的套筛上, 先在去离子水中浸泡 5 min, 然后以每分钟 30 次的频率上下振荡, 振幅为 3 cm, 持续 30 min。依次收集大团聚体 (>250 μm)、微团聚体 (53~250 μm) 和粉黏粒 (<53 μm), 各组分在 60 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干称重。所有分离的颗粒组分研磨过 100 目筛, 利用元素分析仪 (vario EL III, Elementa, Germany) 测定各组分碳浓度, 再根据各组分的质量百分比计算出各组分的碳含量 ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)。

1.4 土壤微生物相对丰度与群落结构的测定

土壤微生物相对丰度与群落结构采用磷脂脂肪酸 (PLFAs) 的方法测定, 主要包括浸提、分馏和定量等过程。首先, 称取相当于 8 g 干土的新鲜土样, 利用提取液 ($\text{CH}_3\text{OH}:\text{CHCl}_3$: 磷酸缓冲液=2:1:0.8) 反复浸提, 随后将浸提液、12 mL 三氯甲烷和 12 mL 磷酸缓冲液均倒入分液漏斗中, 避光静置过夜。第二天萃取分离分液漏斗下层目标液体, 将获取的磷脂脂肪酸进行甲基化处理, 氮气吹干并排空氧气后封存于 -80 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱待测。利用气相色谱结合 MIDI 系统 (Microbial ID. Inc., Newark, DE) 测定各个脂肪酸的相对含量, 所用的参比是 C20 标准样品。

脂肪酸常用的命名格式为: X:Y ω Z(c/t), 其中,

X 为总碳数, 后面跟一个冒号; Y 表示双键数; ω 表示甲基末端; Z 是距离甲基端的距离; c 表示顺式, t 表示反式; a 和 i 分别表示支链的反异构和异构; 10Me 表示一个甲基团在距分子末端第 10 个碳原子上; 环丙烷脂肪酸用 cy 表示。用于指示细菌 (B) 群落相对量的磷脂脂肪酸有: $i15:0$, $a15:0$, $15:0$, $i16:0$, $16:1\omega5$, $16:1\omega9$, $i17:0$, $17:0$, $18:1\omega7$, $a17:0$, $cy17:0$, $cy19:0$ ^[29-30]。用于指示真菌 (F) 群落相对量的磷脂脂肪酸有: $18:2\omega6c$, $18:3\omega6c$, $18:3\omega3c$ ^[29]。指示革兰氏阳性细菌 (G⁺) 的磷脂脂肪酸: $i15:0$, $a15:0$, $i16:0$, $a17:0$, $i17:0$, 而指示革兰氏阴性细菌 (G⁻) 的磷脂脂肪酸: $16:1\omega7c$, $cy17:0$ 和 $cy19:0$ 。好氧细菌 (A) PLFAs 采用 $16:1\omega7$ 和 $18:1\omega7$ 表示, 而厌氧细菌 (AN) PLFAs 采用 $cy17:0$ 和 $cy19:0$ 表示。放线菌 PLFA 主要包括含侧链甲基的脂肪酸, 如 $10Me18:0$, $10Me16:0$, $10Me17:0$, $16Me18:0$; 原生动物的 PLFA 主要包括 $20:3\omega6$, $20:4\omega6$ ^[29-30]。此外, G⁺/G⁻、F/B 以及 A/AN 用于反映微生物群落结构的变化。

1.5 土壤分析与测试

利用 $2 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl 溶液浸提新鲜土壤来测定 NH_4^+ 、 NO_3^- 和总溶解氮 (TDN), 差减法测定 DON。准确称取 15 g 左右的鲜土放入 150 mL 的塑料瓶中, 加入 100 mL $2 \text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl 溶液浸提, 在回旋式振荡器上振荡 1h 后用定量滤纸过滤, 滤液用流动化学分析仪 (AA3, SEAL, Germany) 测定 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N 浓度。溶解性有机氮 (DON) 等于 TDN 与总无机氮 (NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N) 之差。利用标准 pH 计 (Mettler Toledo, Switzerland) 测定土壤 pH (土:水=1:2)。利用 CN 分析仪 (vario EL III, Elementa, Germany) 干法燃烧测定原状土壤全碳 (TC) 和全氮 (TN) 含量, 由于土壤中无机碳含量极低, 所以 TC 近似等于 SOC。土壤重量含水量采用烘干法测定, 在 105°C 烘干 24 h 至恒重。

1.6 数据统计分析

利用单因素方差分析评估施氮剂量对土壤基本理化性质、土壤团聚体百分比、不同粒径 SOC 含量和微生物 PLFA 的影响, 利用 Tukey 真正显著差法 (honestly significant difference, HSD) 检验不同处理均值之间的差异。利用线性回归分析方法评估 SOC 含量的净变化 (ΔSOC) 与 SOC 各组分净变化

(ΔSOC_i) 之间的关系^[31]。此外, 利用 Spearman 等级相关分析方法研究 SOC、SOC 组分和微生物 PLFA 丰度之间的相关关系。所有统计分析基于 SPSS 软件包 (16.0 版) 进行, 显著性水平设置为 $P=0.05$ 。

2 结果

2.1 土壤溶解性氮、含水量与 pH

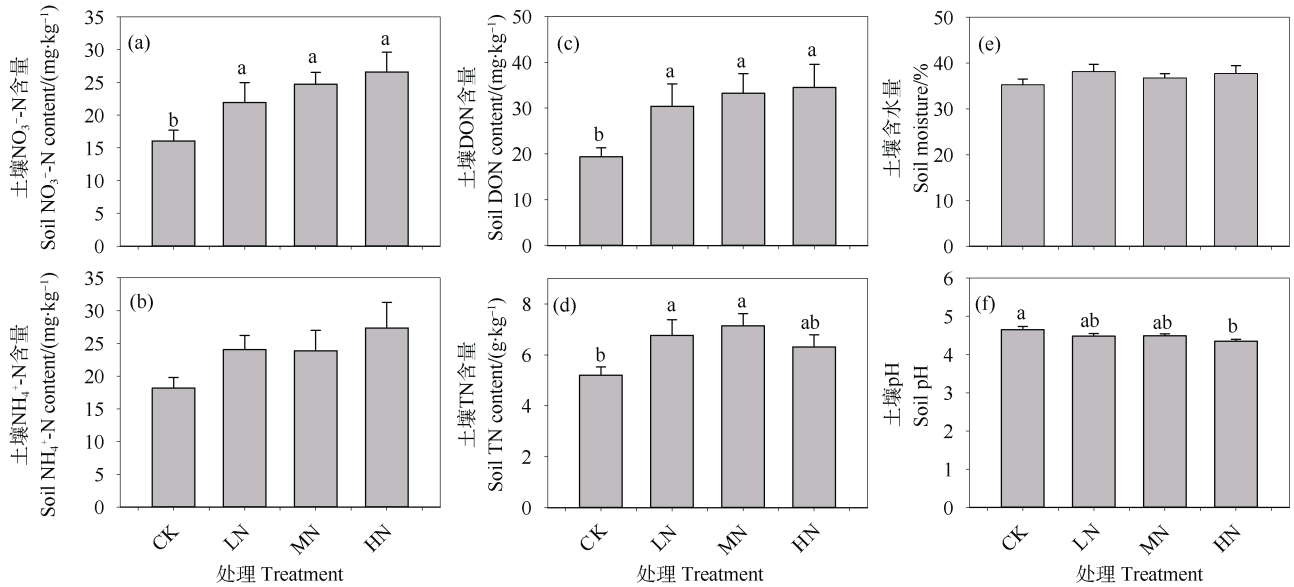
对于 0~10 cm 层矿质土壤而言, 三年施氮显著增加了土壤 NO_3^- -N、DON 和 TN 的含量, 但是土壤 NH_4^+ -N 含量累积不显著 (图 2a~图 2d)。土壤 NO_3^- -N 含量随着施氮剂量的增加而增加, 不同施氮剂量导致土壤 NO_3^- -N 含量增加了 36.5%~65.5% (图 2a)。不同施氮剂量处理下土壤 NH_4^+ -N 含量平均值介于 $18.16 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ~ $27.34 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 之间 (图 2b)。土壤 DON 含量也随着施氮剂量的增加而增加, 不同施氮水平处理导致土壤 DON 含量增加了 57.0%~78.1% (图 2c)。除了高氮处理外, 低氮和中氮处理显著增加了土壤 TN 含量, 增幅分别为 30.0% 和 37.3% (图 2d)。此外, 施氮未显著改变土壤含水量, 但倾向于降低土壤的 pH, 高氮处理下土壤酸化明显 (图 2e~图 2f)。

2.2 SOC 含量及其组成

对照处理下, 0~10 cm 层矿质土壤 SOC 和 DOC 的含量分别为 $78.8 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $672.1 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$; 施氮三年倾向于增加表层土壤 SOC 和 DOC 的含量, 但是不同施氮处理与对照之间的差异均不显著 (图 3a~图 3b)。对照处理下, 粗颗粒态有机碳 (CoarsePOC)、细颗粒态有机碳 (FinePOC)、矿质结合态有机碳 (MAOC) 含量依次为 $20.18 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、 $8.94 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 和 $56.27 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 分别占总 SOC 含量的 23.63%、10.47% 和 65.90%, SOC 以 MAOC 为主 (图 3c~图 3e)。土壤粗、细颗粒态有机碳含量随着施氮剂量的增加先增加后降低, 中氮处理显著导致土壤粗、细颗粒态有机碳含量增加了 96.26% 和 84.69%, 氮沉降临界负荷为 $80 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ (图 3c~图 3d)。不同试验处理下表层土壤 MAOC 含量差异不显著 (图 3e)。

2.3 土壤团聚体比例及其结合态有机碳含量

对照处理样方大团聚体、微团聚体和粉黏粒比例相当, 三个组分的百分比依次为 33.41%、30.66% 和 35.93% (图 4a~图 4c)。与对照相比, 施氮三年



注: 不同小写字母表示处理间差异显著, 下同。Note: Different lowercase letters mean significant differences between treatments. The same below.

图2 不同施氮水平下0~10 cm 矿质层土壤氮素、含水量和 pH 的变化

Fig. 2 The variation of soil N concentrations, soil moisture, and soil pH in the 0~10 cm mineral layer under various N addition treatments

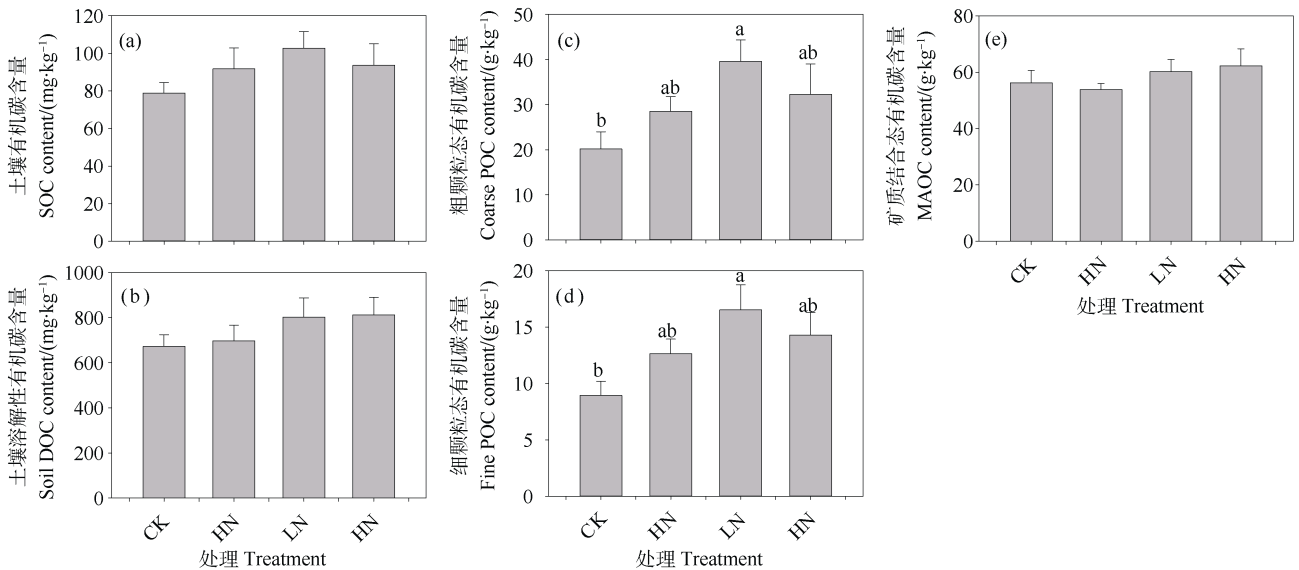


图3 不同施氮水平下0~10 cm 矿质层 SOC 和不同组分含量的差异

Fig. 3 The variation of SOC and various SOC fractions concentrations in the 0~10 cm mineral layer under various N addition treatments

倾向于增加表层土壤大团聚体 (>250 μm) 和微团聚体 (53~250 μm) 比例, 但是只有中氮、高氮处理样方土壤微团聚体比例增加显著, 增幅分别为 8.45% 和 9.13% (图 4b)。相反, 施氮倾向于降低粉黏粒的比例, 中氮、高氮处理导致土壤粉黏粒的比例减少了 19.57% 和 21.34% (图 4c)。施氮三年倾向于增加大团聚体和微团聚体结合态有机碳

(Macroaggregate-C 和 Microaggregate-C) 含量, Macroaggregate-C 增幅为 37.25%~42.76%, Microaggregate-C 增幅介于 27.45%~43.99% 之间; 但对粉黏粒结合态有机碳 (Silt+clay-C) 含量无影响 (图 4d~图 4f)。此外, 氮素富集条件下, 土壤 Macroaggregate-C 和 Microaggregate-C 含量增幅随着施氮剂量的增加先增加后降低, 临界氮沉降负荷

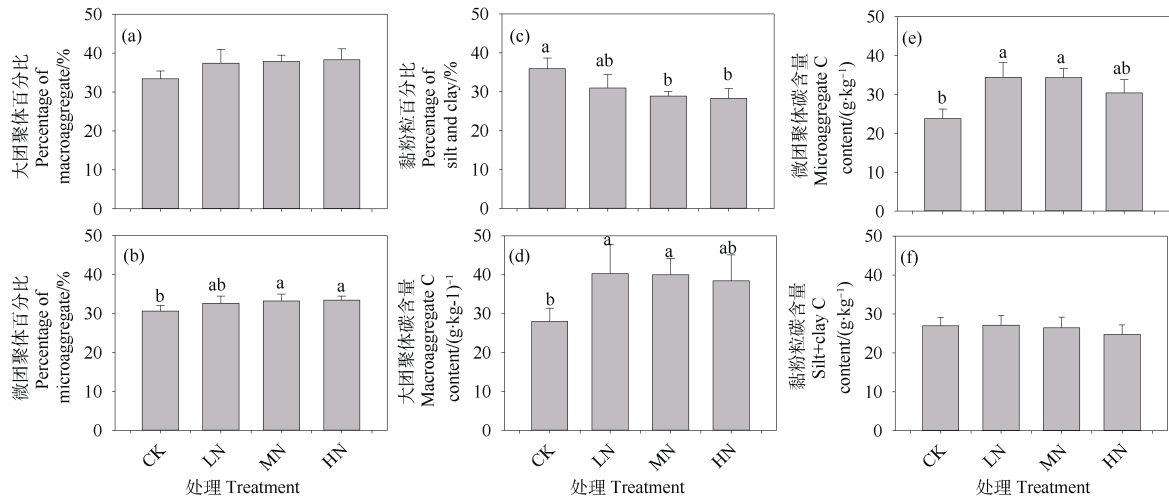


图 4 不同施氮水平下 0~10 cm 矿质层土壤团聚体百分比及其结合态有机碳含量的差异

Fig. 4 The percentages of soil aggregates and the concentrations of aggregate-associated C fractions in the 0~10 cm mineral layer under various N addition treatments

也为 $80 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (图 4d~图 4f)。

2.4 土壤微生物丰度和群落结构

除了好氧细菌 PLFA 丰度外, 施氮三年未显著改变土壤微生物总 PLFA 和单个种群 PLFA 的相对丰度 (图 5a~图 5i), 高氮处理导致好氧细菌 PLFA 丰度显著降低 17.55% (图 5h)。此外, 施氮显著改变土壤微生物群落结构。随着施氮剂量的增加, 真菌与细菌 PLFA 比例 (F/B) 和 G⁺与 G⁻细菌 PLFA (G⁺/G⁻) 比例倾向于增加, 而好氧与厌氧细菌 PLFA 的比例 (A/AN) 倾向于下降 (图 5j~图 5l)。

2.5 SOC 变化和 SOC 组分变化之间的关系

氮素富集条件下, SOC 含量的净变化 (ΔSOC) 与大团聚体及微团聚体结合态有机碳含量的净变化 ($\Delta\text{Macroaggregate-C}$ 和 $\Delta\text{Microaggregate-C}$) 之间呈现显著的正相关关系, 两者分别解释其变异的 88% 和 78% (图 6a~图 6b)。相似地, 氮素富集条件下, ΔSOC 与粗颗粒态有机碳、细颗粒态有机碳含量的净变化 ($\Delta\text{CoarsePOC}$ 和 $\Delta\text{FinePOC}$) 之间呈显著的正相关关系, 两者分别解释其变异的 49% 和 55% (图 6a~图 6b)。然而, ΔSOC 与粉黏粒结合态有机碳、矿质结合态有机碳含量的净变化 ($\Delta\text{Silt+clay-C}$ 和 ΔMAOC) 之间相关性不显著。研究结果表明, 氮素富集条件下短期内 SOC 含量的变化主要体现在活性组分而非惰性 SOC 组分。

2.6 团聚体比例、SOC 与微生物群落之间的关系

大团聚体比例与细菌、G⁺细菌、厌氧细菌、真

菌丰度以及真菌/细菌比例 (F/B) 显著正相关, 与好氧/厌氧菌丰度比例 (A/AN) 显著负相关, 而粉黏粒比例恰好相反; 微团聚体比例只与 G⁺/G⁻比例负相关 (表 1)。粗、细颗粒态有机碳含量只与厌氧微生物丰度正相关, 细颗粒态有机碳与 A/AN 比例负相关, 矿质结合态有机碳与微生物种群丰度、群落结构相关性不显著 (表 1)。

3 讨论

3.1 施氮对温带针阔混交林土壤碳、氮累积的影响

尿素添加倾向于增加长白山温带针阔混交林土壤 TN、NO₃⁻-N 和 DON 含量, 导致土壤氮积累的大气氮沉降临界负荷估计为 $40 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。在相同的研究样地, Xu 等^[32]报道, 无论添加何种类型氮肥 (NH₄Cl、(NH₄)₂SO₄ 和 KNO₃), 当施氮剂量为 $45 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时, 土壤溶液中 NH₄⁺-N, NO₃⁻-N 和 DON 含量显著增加。可见, 两项研究中导致土壤有效氮含量发生累积的氮沉降临界负荷具有可比性。由于尿素首先在土壤中水解成 NH₃, 因此尿素和铵态氮肥添加对土壤溶解氮含量的影响效果相似。在土壤 NH₄⁺-N 丰富的寒温带针叶林中, 相对于 NO₃⁻植物更偏向于吸收 NH₄⁺, 因为后者在被生物同化之前需要消耗更多能量将 NO₃⁻转化为 NH₄⁺^[33,19]。此外, 在氮素富集条件下, 温带森林土壤 NO₃⁻-N 总产生量 (自养和异养

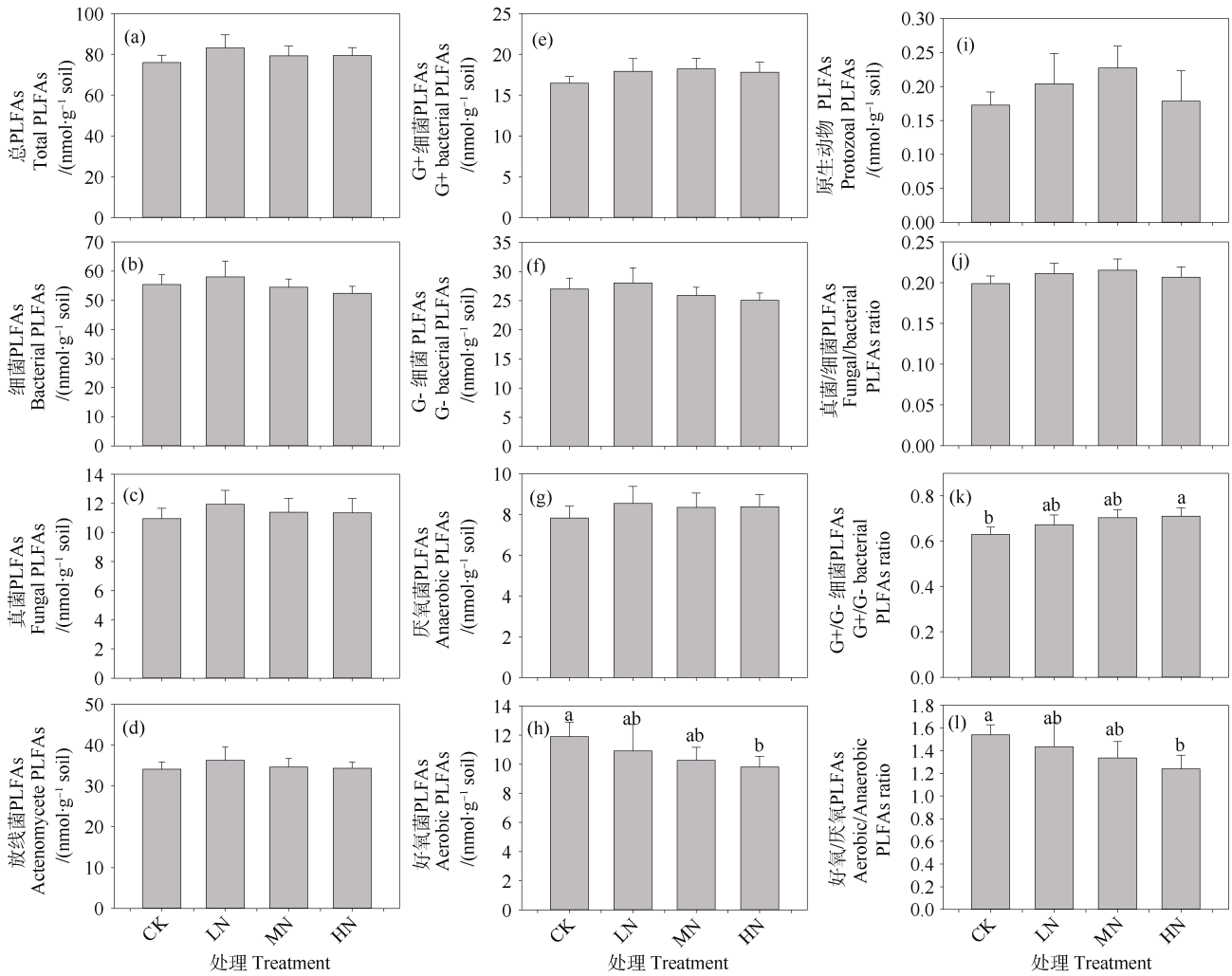


图 5 不同施氮水平下 0~10 cm 矿质层土壤微生物 PLFA 丰度和群落结构的变化

Fig. 5 The variations of the abundances of total and individual microbial PLFAs in the 0~10 cm mineral layer under various N addition treatments

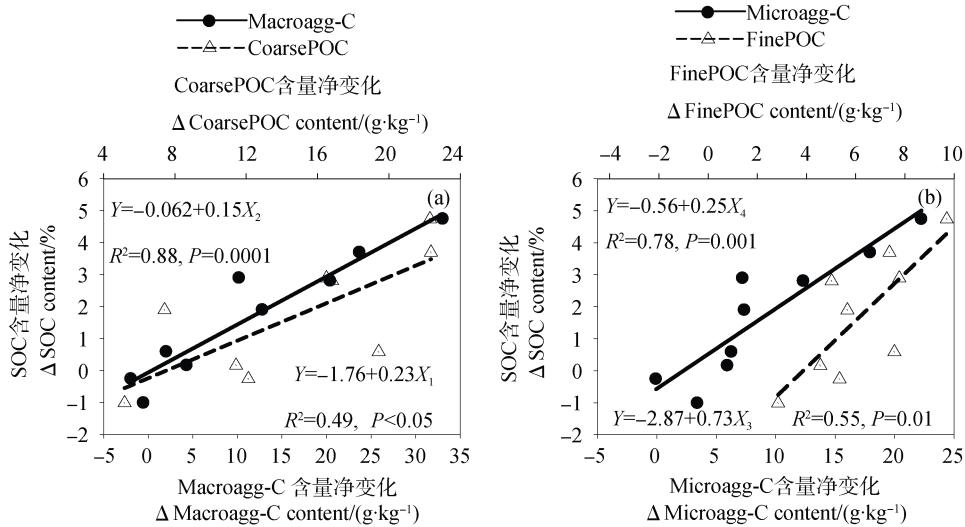


图 6 SOC 含量净变化与 SOC 不同组分含量净变化之间的关系

Fig. 6 The relationships between the net changes in SOC concentrations and the net changes in various SOC fractions concentrations

表 1 团聚体比例、颗粒态有机碳含量与微生物种群丰度及群落结构之间的相关关系

Table 1 Correlations among the percentages of soil aggregates, the concentrations of POC, and the abundances and structure of microbial community

	微生物种群丰度						微生物群落结构		
	Microbial population abundance						Microbial community structure		
	细菌 PLFA	革兰氏阳性菌 PLFA	革兰氏阴性菌 PLFA	厌氧菌 PLFA	好氧菌 PLFA	真菌 PLFA	革兰氏阳性菌/细菌 F/B	革兰氏阴性菌 G+/G-	好氧细菌/厌氧细菌 A/AN
大团聚体比例 ^①	0.21*	0.30**	0.18	0.32**	0.044	0.32**	0.22*	0.10	-0.25*
微团聚体比例 ^②	-0.046	-0.15	-0.016	0.039	-0.046	-0.10	-0.048	-0.22*	-0.075
粉黏粒比例 ^③	-0.16	-0.18	-0.15	-0.31**	-0.010	-0.23*	-0.18	0.034	0.26**
粗颗粒有机碳 ^④	0.20	0.21	0.21	0.29*	0.070	0.22	0.13	-0.068	-0.22
细颗粒有机碳 ^⑤	0.12	0.18	0.14	0.27*	-0.029	0.19	0.19	-0.001	-0.25*
矿质结合态有机碳 ^⑥	-0.22	-0.23	-0.18	-0.18	-0.12	-0.19	-0.15	-0.20	0.078

①Proportion of macroaggregate; ②Proportion of microaggregate; ③Proportion of silt and clay; ④Concentration of coarse POC; ⑤Concentration of finePOC; ⑥Concentration of MAOC

硝化)高于 NO_3^- -N 总消耗量(微生物 NO_3^- 固持和硝酸盐异化还原为铵 DNRA)), 而 NH_4^+ -N 总产生量(有机氮矿化和 DNRA)低于 NH_4^+ -N 总消耗量(微生物 NH_4^+ -N 固持和自养硝化)^[34]。上述两个过程共同决定了土壤 NO_3^- -N 积累要显著高于 NH_4^+ -N 积累。

本研究中, 由于没有测定每个样方的土壤容重, 因此评估的是土壤碳含量而不是土壤碳储量。连续三年施氮未显著增加 0~10 cm 矿质层土壤总 SOC、DOC 和 MAOC 的含量, 但是显著促进了同层土壤粗、细颗粒态碳的累积。研究表明, 施氮促进了来源于植物碎屑的易分解碳组分的累积, 这与氮输入促进植物生长以及凋落物归还的结论相一致^[35]。CoarsePOC 和 FinePOC 对氮添加水平的响应呈现先增加后降低的格局, 证实了笔者的假设, 即来自植物残体碎屑的活性 SOC 组分对外源性氮添加水平的响应呈现非线性。由于不同试验处理样方土壤颗粒态有机质所占比例平均低于 25%, 因此大气氮沉降输入对东北地区温带针阔混交林土壤碳截存的影响可能较小。基于全球增氮控制实验数据的集成 (Meta) 分析, 无论是否将农田生态系统考虑在内, 氮沉降/施氮不会显著增加矿质土壤 SOC 的储量^[37-38]。氮素富集条件下, 地上植物碳库增加会引起土壤碳库产生正的激发效应^[12], 以及地下植物碳分配的大幅减少^[7], 可能导致矿质层

SOC 库没有发生明显累积。在长白山温带针阔混交林区, Wang 等^[36]报道施氮 ($50 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 显著降低了 0~20 cm 层细根生物量, 并且增加了细根生产量和周转速率, 表明高氮输入加速了地下的碳循环过程。

粉黏粒组分比例减少与大团聚体、微团聚体组分比例增加是相对应的 (图 4a~图 4c), 相应地本研究发现土壤大团聚体和微团聚体结合态碳含量显著增加 (图 4d~图 4e)。上述研究结果表明, 活性 SOC 组分积累会促进土壤从粉黏粒向土壤团聚体的转变, 这与许多施氮试验结果一致^[37-38]。在氮素富集条件下, 团聚体结合态有机碳含量的变化可以解释 SOC 含量变化的 80% (图 6a~图 6b), 表明新形成、半分解的 SOC 主要累积在大团聚体和微团聚体中, 而长白山温带针阔混交老龄林土壤与粉黏粒相结合的 SOC 可能达到其饱和能力, 惰性碳增加潜力有限^[39-40]。相似地, 一些研究表明, 施加无机氮肥增加大、微团聚体结合态有机碳含量, 尤其是大团聚体中碳积累显著^[41-42]; 大部分来源于植物残体的有机碳更倾向于固定在微团聚体中^[43]。氮素富集条件下, 土壤碳截存的潜在机制如下: 易分解有机碳含量增加可能会减少土壤孔隙的连通性, 增加土壤的持水能力, 进而减少了土壤中氧气的有效扩散系数, 反过来会降低土壤空气中的氧气浓度, 促进厌

氧微生物境的形成^[39]。

3.2 氮素富集条件下 SOC 积累的微生物学机制

施氮对温带针阔混交林土壤微生物生物量的影响不尽相同,有促进^[44]、抑制^[45]和无显著影响^[46]。除了研究区的环境条件和土壤特性外,SOM 似乎控制着土壤微生物生物量的变化。在本研究中,土壤活性有机碳含量(POC 和 aggregate-C)以及总 PLFA 对施氮剂量的响应一致(图 3~图 5),研究结果一定程度上证实了笔者的假设,表明土壤微生物丰度主要取决于活性有机碳而非总 SOC 的数量。然而,在氮素富集条件下活性有机碳含量所占比例较小,其数量的小幅度增加可能难以支持微生物的大量生长^[47]。同样,高剂量的氮输入短期内就可以改变长白山温带针阔混交林土壤部分微生物种群的相对丰度和群落结构。

真菌 PLFA 的相对丰度、F/B 比对施氮剂量的响应与 SOC、团聚体结合态有机碳含量一致(图 4~图 5),反映了真菌在稳定土壤团聚体方面起着至关重要的作用。真菌菌丝将土壤颗粒胶结在一起,形成稳定的团聚体,有助于增加水分渗透和土壤的持水能力^[48]。鉴于 G+细菌生长依赖于相对活性的有机碳^[49],然而由于活性有机碳数量比例较低,导致氮素富集条件下 G+细菌 PLFA 的丰度增加并不显著,但是 G+/G-增幅明显。此外,大团聚体比例和活性有机碳组分(CoarsePOC 和 FinePOC)与厌氧菌 PLFAs 呈显著的正相关关系,而与好氧/厌氧菌 PLFA 丰度比(A/AN)呈负相关关系,表明大团聚体的形成有利于厌氧微生物境的形成^[49]。由于好氧细菌较厌氧细菌更加有效地分解有机碳^[50],微生物群落组成的优势种群从好氧细菌向兼性或专性厌氧细菌的演变可能会改变长白山温带森林 SOC 的积累过程^[51]。然而,由于 PLFA 方法的局限性,本研究测定的微生物群落结构精度较粗,未来的研究应该基于 DNA/RNA 的聚合酶链扩增(PCR)和高通量测序,深入分析氮素富集情景下土壤微生物群落组成及其转变。

4 结 论

本研究基于长白山温带针阔混交林长期施氮控制试验,研究不同形态土壤碳、氮含量对施氮剂量的响应特征,同时探讨土壤碳积累的微生物学机制。研

究结果表明:连续三年施氮显著增加土壤 NO_3^- -N 和总氮含量;虽然表层土壤 SOC 含量未发生显著变化,但活性碳组分(颗粒态有机碳和团聚体结合态有机碳)发生显著累积,引起土壤碳积累的大气氮沉降临界负荷为 $80 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。总体上施氮未改变土壤微生物种群的相对丰度,但显著改变了微生物群落结构,尤其是好氧/厌氧微生物种群比例下降。氮素富集条件下,SOC 组分的变化与土壤微生物群落结构的变化密切相关,暗示着施氮倾向于促进大团聚体形成,产生厌氧微环境,进而促进土壤碳的积累。

参考文献 (References)

- [1] Thornton P E, Doney S C, Lindsay K, et al. Carbon-nitrogen interactions regulate climate-carbon cycle feedbacks: Results from an atmosphere-ocean general circulation model[J]. *Biogeosciences*, 2009, 6 (10): 2099—2120.
- [2] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. *Ecology*, 2008, 89 (2): 371—379.
- [3] Galloway J N, Dentener F J, Marmer E, et al. The environmental reach of Asia[J]. *Annual Review of Environment and Resources*, 2008, 33 (1): 461—481.
- [4] Liu X J, Zhang Y, Han W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 2013, 494 (7438): 459—462.
- [5] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13 (7): 819—828.
- [6] Lu M, Zhou X H, Luo Y Q, et al. Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: A meta-analysis[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, 140 (1/2): 234—244.
- [7] Chen H, Li D J, Gurmessa G A, et al. Effects of nitrogen deposition on carbon cycle in terrestrial ecosystems of China: A meta-analysis[J]. *Environmental Pollution*, 2015, 206: 352—360.
- [8] Lal R. Forest soils and carbon sequestration[J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, 220 (1/3): 242—258.
- [9] Hyvönen R, Persson T, Andersson S, et al. Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe[J]. *Biogeochemistry*, 2008, 89 (1): 121—137.
- [10] Quinn Thomas R, Canham C D, Weathers K C, et al. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US[J]. *Nature Geoscience*, 2010, 3 (1): 13—17.
- [11] Kou L, Guo D L, Yang H, et al. Growth, morphological traits and mycorrhizal colonization of fine roots respond

- differently to nitrogen addition in a slash pine plantation in subtropical China[J]. *Plant and Soil*, 2015, 391 (1/2): 207—218.
- [12] Wang Y S, Cheng S L, Fang H J, et al. Contrasting effects of ammonium and nitrate inputs on soil CO₂ emission in a subtropical coniferous plantation of Southern China[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2015, 51 (7): 815—825.
- [13] Burton A J, Pregitzer K S, Crawford J N, et al. Simulated chronic NO₃⁻ deposition reduces soil respiration in northern hardwood forests[J]. *Global Change Biology*, 2004, 10 (7): 1080—1091.
- [14] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, et al. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68 (1): 132—138.
- [15] Smith A P, Marín-Spiotta E, de Graaff M A, et al. Microbial community structure varies across soil organic matter aggregate pools during tropical land cover change[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 77: 292—303.
- [16] Bossuyt H, Six J, Hendrix P F. Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37 (2): 251—258.
- [17] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, et al. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14 (1): 142—153.
- [18] Fang H J, Cheng S L, Yu G R, et al. Nitrogen deposition impacts on the amount and stability of soil organic matter in an alpine meadow ecosystem depend on the form and rate of applied nitrogen[J]. *European Journal of Soil Science*, 2014, 65 (4): 510—519.
- [19] Zhong X L, Li J T, Li X J, et al. Physical protection by soil aggregates stabilizes soil organic carbon under simulated N deposition in a subtropical forest of China[J]. *Geoderma*, 2017, 285: 323—332.
- [20] Balesdent J, Chenu C, Balabane M. Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage[J]. *Soil and Tillage Research*, 2000, 53 (3/4): 215—230.
- [21] Geng J, Cheng S L, Fang H J, et al. Soil nitrate accumulation explains the nonlinear responses of soil CO₂ and CH₄ fluxes to nitrogen addition in a temperate needle-broadleaved mixed forest[J]. *Ecological Indicators*, 2017, 79: 28—36.
- [22] Wang Y Y, Hsu P K, Tsay Y F. Uptake, allocation and signaling of nitrate[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (8): 458—467.
- [23] Cheng S L, Fang H J, Yu G R, et al. Foliar and soil ¹⁵N natural abundances provide field evidence on nitrogen dynamics in temperate and boreal forest ecosystems[J]. *Plant and Soil*, 2010, 337 (1/2): 285—297.
- [24] Zhu J X, He N P, Wang Q F, et al. The composition, spatial patterns, and influencing factors of atmospheric wet nitrogen deposition in Chinese terrestrial ecosystems[J]. *Science of the Total Environment*, 2015, 511: 777—785.
- [25] He C E, Liu X J, Fangmeier A, et al. Quantifying the total airborne nitrogen input into agroecosystems in the North China Plain[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2007, 121 (4): 395—400.
- [26] Cambardella C A, Elliott E T. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1992, 56 (3): 777—783.
- [27] Six J, Paustian K, Elliott E T, et al. Soil structure and organic matter I. distribution of aggregate-size classes and aggregate-associated carbon[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64 (2): 681—689.
- [28] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: Phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization patterns[J]. *Microbial Ecology*, 1998, 35 (3): 265—278.
- [29] Frostegård A, Baath E. The use of phospholipid fatty acid analysis to estimate bacterial and fungal biomass in soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, 32 (1/2): 59—65.
- [30] Frostegård, Bååth E, Tunlio A. Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty acid analysis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, 25 (6): 723—730.
- [31] Hoerl A E, Kennard R W. Ridge regression: Biased estimation for nonorthogonal problems[J]. *Technometrics*, 2000, 42 (1): 80—86.
- [32] Xu X K, Han L, Luo X B, et al. Effects of nitrogen addition on Dissolved N₂O and CO₂, Dissolved organic matter, and inorganic nitrogen in soil solution under a temperate old-growth forest[J]. *Geoderma*, 2009, 151 (3/4): 370—377.
- [33] Kuzyakov Y, Xu X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: Mechanisms and ecological relevance[J]. *New Phytologist*, 2013, 198 (3): 656—669.
- [34] Gao W L, Kou L, Zhang J B, et al. Ammonium fertilization causes a decoupling of ammonium cycling in a boreal forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 101: 114—123.
- [35] Wei H X, Xu C Y, Ma L Y, et al. Short-term Nitrogen (N) -retranslocation within *larix olgensis* seedlings is driven to increase by N-deposition: Evidence from a simulated N-15 experiment in northeast China[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2014, 16 (6): 1031—1040.
- [36] Wang Y Y, Hsu P K, Tsay Y F. Uptake, allocation and signaling of nitrate[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17 (8): 458—467.

- [37] Yu H Y, Ding W X, Luo J F, et al. Effects of long-term compost and fertilizer application on stability of aggregate-associated organic carbon in an intensively cultivated sandy loam soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2012, 48 (3): 325—336.
- [38] Zhang W, Mo J M, Zhou G Y, et al. Methane uptake responses to nitrogen deposition in three tropical forests in Southern China[J]. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 2008, 113 (D11): D11116. DOI:10.1029/2007jd009195.
- [39] Six J, Conant R T, Paul E A, et al. Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils[J]. *Plant and Soil*, 2002, 241 (2): 155—176.
- [40] Gulde S, Chung H, Amelung W, et al. Soil carbon saturation controls labile and stable carbon pool dynamics[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2008, 72 (3): 605—612.
- [41] Tripathi S K, Kushwaha C P, Singh K P. Tropical forest and savanna ecosystems show differential impact of N and P additions on soil organic matter and aggregate structure[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14 (11): 2572—2581.
- [42] Kong A Y Y, Six J, Bryant D C, et al. The relationship between carbon input, aggregation, and soil organic carbon stabilization in sustainable cropping systems[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2005, 69 (4): 1078—1085.
- [43] Li Y Q, Xu M, Zou X M. Effects of nutrient additions on ecosystem carbon cycle in a *Puer* to Rican tropical wet forest[J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 284—293.
- [44] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, et al. Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68 (1): 132—138.
- [45] Davidson E A, de Carvalho C J R, Vieira I G C, et al. Nitrogen and phosphorus limitation of biomass growth in a tropical secondary forest[J]. *Ecological Applications*, 2004, 14 (4): 150—163.
- [46] Hill P W, Farrar J F, Jones D L. Decoupling of microbial glucose uptake and mineralization in soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40 (3): 616—624.
- [47] Tisdall J M. Fungal hyphae and structural stability of soil[J]. *Soil Research*, 1991, 29 (6): 729—743.
- [48] Peacock A D, Mullen M D, Ringelberg D B, et al. Soil microbial community responses to dairy manure or ammonium nitrate applications[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33 (7/8): 1011—1019.
- [49] Wixon D L, Balser T C. Toward conceptual clarity: PLFA in warmed soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 769—774.
- [50] Ding H B, Sun M Y. Biochemical degradation of algal fatty acids in oxic and anoxic sediment-seawater interface systems: Effects of structural association and relative roles of aerobic and anaerobic bacteria[J]. *Marine Chemistry*, 2005, 93 (1): 1—19.
- [51] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, et al. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14 (1): 142—153.

(责任编辑: 檀满枝)