

路露, 周佳可, 王敬, 景航, 程谊. 不同径级根系根际土壤净氮转化对氮沉降的差异化响应[J]. 土壤学报, 2025,

LU Lu, ZHOU Jiake, WANG Jing, JING Hang, CHENG Yi. Differential Responses of Net Nitrogen Transformations in Rhizosphere Soil with Different Root Diameters to Nitrogen Deposition[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025,

不同径级根系根际土壤净氮转化对氮沉降的差异化响应*

路露¹, 周佳可², 王敬^{1†}, 景航², 程谊²

(1. 南京林业大学林草学院、水土保持学院, 南京 210037; 2. 南京师范大学地理科学学院, 南京 210023)

摘要: 受根系影响, 根际土壤养分含量丰富且微生物生化作用活跃, 其氮素循环过程显著快于非根际土壤。然而, 不同径级根系根际土壤氮素转化特征是否存在差异目前尚不明晰, 其对氮沉降的响应是否显著亦不甚明确。本研究以黄土高原油松 3 个径级根系 (极细细根, 0~0.5 mm; 中等细根, >0.5~1.0 mm; 较粗细根, >1.0~2.0 mm) 根际土壤为对象, 建立 4 个长期模拟氮沉降水平 (N0、3、6、9 g·m⁻²·a⁻¹) 小区, 通过室内培养实验研究土壤净矿化、净硝化速率特征以及对氮沉降的响应。结果发现: 1) 不同径级根系根际土壤净氮转化速率差异显著 ($P<0.05$), 极细细根根际土壤净氮转化速率最快 (平均净矿化速率 2.16 mg·kg⁻¹·d⁻¹、平均净硝化速率 6.67 mg·kg⁻¹·d⁻¹)。2) 根际土壤净矿化与净硝化速率随氮添加水平提高先减慢后加快, 在氮沉降 6 g·m⁻²·a⁻¹ 或 9 g·m⁻²·a⁻¹ 处理中有最大值, 而非根际土壤净氮转化速率在氮添加处理下显著降低 ($P<0.05$)。极细细根根际土壤净氮转化速率对氮添加的响应比较粗细根根际土壤和非根际土壤更明显。3) 相关性分析及结构方程模型表明, 低氮对净氮转化速率的抑制与土壤铵态氮含量显著相关, 高氮的促进与土壤碳氮比显著相关。本研究表明, 氮沉降能够改变根际土壤氮转化过程, 且不同径级根系根际土壤的变化存在明显差异, 加强植物根际土壤氮转化过程研究有助于细化根际效应和森林土壤氮循环评估。

关键词: 油松; 氮添加; 根际土壤; 矿化作用; 硝化作用

中图分类号: S154.1

文献标志码: A

Differential Responses of Net Nitrogen Transformations in Rhizosphere Soil with Different Root Diameters to Nitrogen Deposition

LU Lu¹, ZHOU Jiake², WANG Jing^{1†}, JING Hang², CHENG Yi²

(1. College of Forestry and Grassland, College of Soil and Water Conservation, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. School of Geographic Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China)

Abstract: 【Objective】 Under the influence of root, rhizosphere soil has rich nutrients and active microbial biochemical activities, and its nitrogen (N) cycling process is significantly faster than that of non-rhizosphere soil. However, whether rhizospheric N transformation characteristics differ among root diameters, and whether their responses to N deposition are

* 国家自然科学基金青年项目 (42307384) 和江苏省自然科学基金项目 (BK20220371) 共同资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 42307384) and the Natural Science Foundation of Jiangsu Province (No. BK20220371)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: jwangcexx@126.com

作者简介: 路露 (1999—), 女, 贵州六盘水人, 硕士研究生, 主要从事土壤氮循环研究。E-mail: lu1073048400@126.com

收稿日期: 2025-03-20; 收到修改日期: 2025-07-18; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2025-09-24

significant remain unclear. 【Method】This study focused on non-rhizosphere and rhizosphere soil with different root diameters of *Pinus tabulaeformis* on the Loess Plateau of China (very fine root, 0-0.5 mm; medium fine root, >0.5-1.0 mm; coarse fine root, >1.0-2.0 mm). Additionally, long-term experimental plots were established with four simulated N deposition levels (N 0, 3, 6, 9 g·m⁻²·a⁻¹). An indoor incubation experiment was carried out to determine changes in soil net mineralization and nitrification rates of non-rhizosphere soil and rhizosphere soil with different root diameters, as well as their responses to N deposition. 【Result】The results showed that: 1) The net N transformation rates in rhizosphere soil varied significantly among different root diameters ($P<0.05$), and the highest rates were observed in rhizosphere soil of very fine root (2.16 mg·kg⁻¹·d⁻¹ for mean net mineralization rate and 6.67 mg·kg⁻¹·d⁻¹ for mean net nitrification rate). 2) With the increase of N addition, net mineralization and net nitrification rates decreased first and then increased, peaking at N 6 g·m⁻²·a⁻¹ or 9 g·m⁻²·a⁻¹ treatment. In contrast, the net N transformation rates of non-rhizosphere soil were significantly inhibited by N addition ($P<0.05$). Moreover, net N transformation rate of rhizosphere soil of very fine root was more sensitive to N addition than that of coarse root and non-rhizosphere soil. 3) Correlation analysis and structural equation model showed that low N addition inhibited net N transformation rates through its significant association with soil ammonium content, whereas high N addition enhanced rates via significant linkage to soil carbon-nitrogen ratio. 【Conclusion】N deposition significantly altered the N transformation process of rhizosphere soil, with distinct variations observed among different root diameters. Therefore, strengthening the study of N transformation process in plant rhizosphere soil is helpful to refine the rhizosphere effect and the assessment of forest soil N cycle.

Key words: *Pinus tabulaeformis*; Nitrogen addition; Rhizosphere soil; Mineralization; Nitrification

中国是全球三大氮沉降严重区之一,2011年至2015年氮沉降量平均达(20.4±2.6) kg·hm⁻²·a⁻¹,且呈持续快速上升趋势^[1-2]。森林生态系统分布面积广、土壤生化反应活跃、加之生产力通常受到氮元素限制,因对氮沉降的响应尤为敏感^[3]。持续增加的氮沉降极大影响了森林生态系统的结构和功能,如改变土壤微生物群落、加速氮饱和并引起土壤酸化、甚至改变土壤氮转化过程等^[4]。氮沉降能通过改变土壤氮库有效性调控森林生态系统氮素转化^[5],尤其对土壤氮素矿化和硝化作用产生重要影响。有研究表明,大气氮沉降能够显著增加土壤净矿化速率^[6],促进土壤底物质量和数量增加、微生物生物量提高和活性加强。但也有研究认为,土壤净矿化可能随着氮沉降量增加出现增加、降低或无影响等不同变化^[7],这反映出土壤净矿化速率对氮沉降的响应受多种因素的影响。硝化作用强度通常取决于矿化速率高低^[8-9],较高的矿化速率能够为硝化微生物提供更多的铵态氮底物,从而促进硝化过程的进行。

相较于非根际土壤,森林根系生物量大,根际土壤具有丰富的养分含量、稳定的结构以及活跃的微生物群落^[10-11],同时还受到根系多种作用的影响,因此根际土壤氮转化过程十分复杂。不同径级根系其形态特征、生理功能、分泌物产量、凋落物分解速率等具有明显差异,由此关联后,根际土壤化学性质、微生物群落等也会发生相应改变^[12],而氮素转化过程又与这些特征密切相关。随着根系径级增加,分泌物产量降低,碳源减少,不利于矿化作用^[13]。与分泌物不同,凋亡根系的分解速率随着根系径级增加而增加,能够为矿化作用提供更多的碳源^[14]。此外,与粗根相比,细根具有吸收养分功能,容易造成根际土壤硝态氮积累和铵态氮亏损^[15],可能抑制硝化作用。不仅如此,响应氮沉降时不同径级根系具有显著差异,细根周转速率随氮沉降增加有显著加快趋势,而粗根周转速率没有变化^[16]。受此影响后,氮添加条件下细根根际土壤氮转化速率变化可能比粗根根际土壤更显著。对根系化学组分的研究发现,细根碳氮比受氮沉降影响后显著减小,但粗根碳氮比没有变化^[17],这可能会影响细根根际土壤碳氮比,使硝化作用产生差异变化,而粗根根际土壤氮转化过程变化不大。由此可知,细根根际土壤氮转化对氮沉降的响应可能比粗根敏感,但不同径级根系根际土壤具体的氮转化过程与变化机制还需要明确。

油松(*Pinus tabulaeformis*)作为黄土高原地区人工造林面积最广的树种之一,在控制水土流失、

调节区域小气候等方面发挥着关键作用。油松林下土壤有效氮含量通常低于生态阈值($50\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)，是研究土壤有效氮升高对氮转化过程影响的理想林种^[18]。以往研究主要关注氮沉降对不同径级根系分解速率、呼吸速率、分泌物特征，以及对不同径级根系根际土壤化学性质、微生物群落等方面影响^[12-17]，但是对重要元素循环过程的关注较少，尤其是氮素循环。因此，本研究以长期模拟氮沉降油松根际和非根际土壤为对象，采用室内培养实验揭示氮沉降对不同径级根系根际土壤矿化作用和硝化作用的影响，并验证以下假设：（1）低氮处理促进土壤净矿化、净硝化作用，而高氮处理对其有抑制作用，氮添加下细根根际土壤净氮转化速率变化比粗根根际土壤更为显著；（2）根际土壤养分含量、净氮转化速率随根系径级增加有显著变化。研究结果能够为准确评估森林生态系统根际土壤氮转化特征提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于陕西省延安市宜川县铁龙湾国有生态林场($36^{\circ}01'33''\text{N}$, $110^{\circ}14'26''\text{E}$)，属黄龙山系，处于黄土高原向关中平原过渡的丘陵沟壑区，整体海拔 $800\sim 1\,500\text{ m}$ ，坡度 $15^{\circ}\sim 25^{\circ}$ 。林场地处黄河流域中游，属黄河一级支流云岩河流域。该区域属于温带大陆性季风气候，四季分明，冬季受蒙古冷高压控制，寒冷干燥；夏季受印度热低压控制，温暖湿润。年均降水量约 565.5 mm ，集中于 7—9 月（占全年 60% 以上），多短时强降雨。年平均气温 $9.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，1 月均温 $-3.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，7 月均温 $23.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，无霜期 175 d，冬季低温对植被生长有限制作用。土壤为黄绵土，质地疏松，抗蚀性差。土层深厚但肥力较低，有机质含量不足。1963 年研究区人工营造了油松林，林分密度 $1\,400\sim 1\,800\text{ 棵}\cdot\text{hm}^{-2}$ ，平均冠层郁闭度 70%，平均胸径 10.0 cm ，平均树高 11.2 m ，叶面积指数 6.3。植物多样性指数为 0.5，有油松(*Pinus tabulaeformis*)、白桦(*Betula platyphylla*)等乔木；黄刺玫(*Rosa xanthina*)、金银花(*Lonicera japonica*)、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)等灌木；披针苔草(*Carex lanceolata*)、野菊花(*Dendranthema indicum*)等草本。

1.2 试验设计与样品采集

油松林间氮沉降模拟试验从 2014 年开始，根据全国平均氮沉降速率和大部分模拟氮沉降研究常用氮添加量($\text{N}0\sim 12\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)^[1-19]设置 4 种氮添加处理：对照($0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, $\text{N}0$)、低氮($3\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, $\text{N}3$)、中氮($6\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, $\text{N}6$)和高氮($9\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, $\text{N}9$)。每种氮添加处理设置 4 个方形小区，面积 100 m^2 ，间隔 $5\sim 15\text{ m}$ ，保持立地条件基本相同以减少偶然因素误差。以硝酸铵进行氮添加，每年分成 4 等份于 4、6、8、10 月在小区内喷施，避开降雨天气， $\text{N}0$ 处理喷施等量去离子水。

2023 年 10 月采集土壤样品。使用内径 5 cm 土钻采集 $0\sim 20\text{ cm}$ 表层非根际土壤(NR)：每个小区以 S 形选择 5 个点采集 500 g 以上土壤，4 个小区土样等量混合得到各处理土壤样品。采样时选择油松林冠层间隙且林下植被稀少处，去除表面杂物。按 3 种不同根系径级采集油松根际土壤样品：极细细根(直径 $0\sim 0.5\text{ mm}$)、中等细根(直径 $>0.5\sim 1.0\text{ mm}$)和较粗细根(直径 $>1.0\sim 2.0\text{ mm}$)，其根际土壤分别记作 $\text{R}1$ 、 $\text{R}2$ 和 $\text{R}3$ 。每个小区挖掘 5 处深度 20 cm 的土壤剖面，用游标卡尺测量剖面上分布的根系直径，然后用小勺收集根系周围($0\sim 1\text{ cm}$)土壤，混合均匀。各土壤去除样品中腐殖残体、石砾等杂物后过 2 mm 筛，一部分风干用于测定全氮、有机碳等基本化学性质，一部分 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 保存用于室内培养实验，测定净氮转化速率。

1.3 室内培养实验

通过实验室连续培养法测定不同时间点的土壤无机氮含量，从而计算土壤净氮转化速率。具体过程如下：非根际土壤和 3 种不同径级根系的根际土壤均称取相当于 20 g 烘干土重的鲜土样本置于 250 mL 三角瓶中，设置 4 次取样时间点(0.5 h 、 1 d 、 2 d 、 3 d)，每次取样设置 3 个水平重复，共

计 $4 \times 4 \times 4 \times 3 = 192$ 个三角瓶。培养期间氮添加类型为硝酸铵, 氮添加量为 $N\ 40\ \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 每个三角瓶内土壤水分含量保持一致(60%的最大持水量), 用封口膜将三角瓶口封紧并扎孔透气后置于 $25\ ^\circ\text{C}$ 下培养, 在每个培养时间点进行破坏性取样, 按液土比 5:1 加入 $100\ \text{mL}$ 的 $2\ \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 氯化钾溶液, 振荡提取 1 h, 过滤, 测定滤液中铵态氮、硝态氮含量。

1.4 测定项目与分析方法

土壤基本化学性质参照《土壤农业化学分析方法》测定^[20]。采用酸度计(Seven Excellence S400-Micro, 瑞士)测量土壤 pH(土液比为 1:2.5)。采用重铬酸钾氧化—外加热法测定有机碳含量。采用碳氮元素分析仪(UNICUBE trace, 德国)测定全氮含量。土壤铵态氮、硝态氮含量采用连续流动分析仪(Skalar Analytical, 荷兰)测定。

1.5 数据处理和统计分析

用相邻培养时间点的无机氮差值计算不同培养时间段的土壤净矿化速率(R_M , $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)和净硝化速率(R_N , $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$), 计算公式如下:

$$R_M = \frac{(N_{\text{铵}} + N_{\text{硝}})_t - (N_{\text{铵}} + N_{\text{硝}})_{t_0}}{t} \quad (1)$$

$$R_N = \frac{(N_{\text{硝}})_t - (N_{\text{硝}})_{t_0}}{t} \quad (2)$$

式中, $(N_{\text{铵}} + N_{\text{硝}})_t$ 和 $(N_{\text{铵}} + N_{\text{硝}})_{t_0}$ 分别为培养 $t\ \text{d}$ 和 $0\ \text{d}$ 时铵态氮和硝态氮之和, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; $(N_{\text{硝}})_t$ 和 $(N_{\text{硝}})_{t_0}$ 分别为培养 $t\ \text{d}$ 和 $0\ \text{d}$ 时硝态氮含量, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; t 为培养天数, d 。

用 SPSS 27.0 对实验数据进行统计分析, 采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验不同氮添加水平、根系径级对各个指标的影响及其交互作用, 并用最小显著性差异法(LSD)进行多重比较检验其显著性($P < 0.05$)。由于数据量原因, 将不同根系根际土壤指标整合, 对土壤平均净矿化、净硝化速率和化学性质进行皮尔逊(Pearson)相关分析, 并用 Amos 27 结构方程模型(SEM)探讨影响土壤净氮转化速率的主要化学性质和路径。采用 Origin 2024 和 PowerPoint 软件作图。

2 结果

2.1 土壤化学性质

氮添加显著降低了根际土壤铵态氮含量和碳氮比, 增加了硝态氮含量, 而有机碳和全氮含量先增大后减小且最大值出现在 N3 或 N6 处理。氮添加降低了 NR(非根际土壤)铵态氮含量和碳氮比, 增加了硝态氮、全氮含量, 而有机碳含量先增加后减小且在 N6 处理下有最大值($30.6\ \text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$) (表 1)。不同径级根系根际土壤化学性质有显著差异($P < 0.05$), 铵态氮、硝态氮、有机碳、全氮含量随径级增加而逐渐降低, R1(极细细根根际土壤)或 NR 有最大值; 碳氮比随径级增加而增加, R3(较粗细根根际土壤)或 NR 有最大值。氮添加与根系径级对土壤化学性质有显著的交互作用(表 2, $P < 0.05$), 总体表现为氮添加对 R1 或 NR 铵态氮、硝态氮、有机碳、全氮含量的影响大于对 R3 的影响, 对 R3 或 NR 碳氮比的影响大于对 R1 的影响。

表 1 油松根际和非根际土壤主要化学性质

Table 1 Main chemical properties of rhizosphere and non-rhizosphere soil of *Pinus tabulaeformis*

土壤 Soil	根系径级 Root diameter	氮添加 N addition	pH	铵态氮 Ammonium nitrogen /(mg·kg ⁻¹)	硝态氮 Nitrate nitrogen /(mg·kg ⁻¹)	有机碳 Organic carbon /(g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen /(g·kg ⁻¹)	碳氮比 Carbon- nitrogen ratio
根际土 Rhizosphere soil	极细细根 Very fine root	N0	8.33±0.06aA	4.41±0.10aA	7.72±0.28dA	29.9±0.8abA	1.47±0.06bA	20.3±0.5aA
		N3	8.32±0.01aA	2.01±0.07bB	6.68±0.18cB	31.3±0.5aA	1.67±0.06aA	18.7±0.4bC
		N6	8.33±0.06aA	3.68±0.26cA	9.40±0.56bA	30.7±1.2abA	1.67±0.06aA	18.4±0.7bB
		N9	8.24±0.23aA	0.96±0.05dC	13.68±0.80aA	28.4±0.8bAB	1.53±0.06bAB	18.6±0.3bB
	中等细根 Medium fine root	N0	8.41±0.04aA	3.85±0.28aB	5.89±0.38dB	27.2±0.7bB	1.33±0.06bB	20.5±0.5aA
		N3	8.30±0.14aA	0.99±0.08cC	6.68±0.50cB	27.1±1.3bB	1.37±0.06bB	19.8±0.1abB
		N6	8.29±0.35aA	1.56±0.09bC	8.34±0.16bB	30.8±2.2aA	1.60±0.10aAB	19.3±0.5bcB
		N9	8.29±0.27aA	1.12±0.02cB	10.90±0.37aB	27.0±0.8bB	1.43±0.06bA	18.9±0.3cAB
	较粗细根 Coarse fine root	N0	8.25±0.21aA	4.38±0.06aA	5.40±0.33dB	29.4±1.9aAB	1.43±0.06aAB	20.6±0.6aA
		N3	8.24±0.06aA	0.71±0.16bD	6.08±0.08cC	28.4±1.2aB	1.47±0.06aB	19.3±0.3cB
		N6	8.23±0.06aA	0.14±0.17cD	8.75±0.33bAB	30.0±1.1aA	1.53±0.06aAB	19.6±0.5abAB
		N9	8.22±0.03aA	0.12±0.01cD	10.22±0.41aB	28.0±0.4aB	1.43±0.06aA	19.6±0.5abA
非根际土 Non-rhizosphere soil		N0	8.35±0.08aA	4.31±0.17aA	5.30±0.26cB	28.5±1.0aAB	1.33±0.06bB	21.4±0.2aA
		N3	8.34±0.05aA	3.73±0.08bA	7.45±0.14bA	30.5±0.9aA	1.43±0.06abB	21.3±0.3aA
		N6	8.31±0.04aA	3.06±0.09cB	7.45±0.07bC	30.6±1.5aA	1.47±0.12abB	20.8±1.3abA
		N9	8.29±0.04aA	1.28±0.02dA	9.16±0.33aC	30.2±1.6aA	1.57±0.06aA	19.2±0.4bAB

注：平均值±标准差。不同小写字母表示同一种土在不同氮添加水平之间差异显著，不同大写字母表示同一种氮添加水平下不同径级根际土壤和非根际土壤之间差异显著（ $P<0.05$ ）。Note: Mean ± standard deviation. Different lowercase letters indicate significant differences among N addition levels for the same soil type, and different uppercase letters indicate significant differences between non-rhizosphere soil and rhizosphere soils with different diameters under the same N addition level ($P<0.05$).

表 2 氮添加、根系径级及其交互作用对土壤化学性质影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of N addition, root diameters and interaction on soil chemical properties

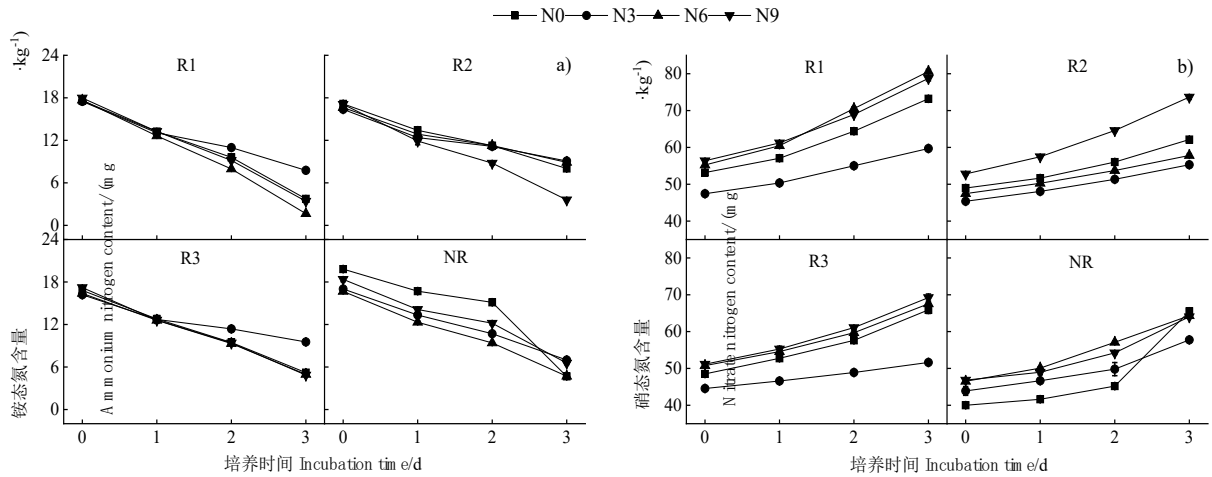
因子 Factor	pH	铵态氮 Ammonium nitrogen	硝态氮 Nitrate nitrogen	有机碳 Organic carbon	全氮 Total nitrogen	碳氮比 Carbon-nitrogen ratio
氮添加 N addition	0.57	1392.31**	420.45**	6.98**	14.10**	19.32**
根系径级 Root diameter	1.00	450.66**	70.83**	7.57**	12.70**	20.11**
交互作用 Interaction	0.13	122.96**	19.74**	2.24*	3.43**	2.42*

注: **和*表示 0.01 和 0.05 水平显著。数字表示 F 值。氮添加包括 N 0、3、6、9 g·m⁻²·a⁻¹, 根系径级包括 0~0.5 mm (极细根)、>0.5~1.0 mm (中等细根)、>1.0~2.0 mm (较粗细根) 和非根际。下同。Note: ** and * indicate significant differences at 0.01 and 0.05 level. The number represents the F value. N added includes N 0, 3, 6, and 9 g·m⁻²·a⁻¹, root diameter includes 0-0.5 mm (very fine root), >0.5-1.0 mm (medium fine root), >1.0-2.0 mm (coarse fine root), and non-rhizosphere. The same below.

2.2 土壤无机氮含量变化

土壤铵态氮含量在培养期间均呈现下降趋势, 其中根际土壤的下降幅度大于 NR (图 1a)。培养期间, N0 处理的 NR 铵态氮含量下降最快, 从培养初期的 19.82 mg·kg⁻¹ 下降至培养结束的 4.67 mg·kg⁻¹, N6、N9 处理的下降幅度次之。根际土壤中, 铵态氮含量下降幅度随氮添加而有所增加, N6 或 N9 处理下降最快。此外, 氮添加对 R1 铵态氮含量变化的影响大于对 R3 的影响。

与土壤铵态氮含量变化趋势不同, 土壤硝态氮含量在整个培养期间均呈现上升趋势, 其中根际土壤的上升幅度大于 NR (图 1b)。培养期间, N0 处理的 NR 硝态氮含量上升幅度高于其他氮处理。根际土壤中, N6 或 N9 处理下的硝态氮含量上升幅度最大, N3 处理增加最少。此外, 氮添加对 R1 硝态氮含量变化的影响大于 R3。这表明在培养过程中, 氮添加和根系径级的降低会使根际土壤更容易发生硝化作用, 从而积累更多的硝态氮。



注: N0、N3、N6、N9 分别表示氮添加水平为: 0、3、6、9 g·m⁻²·a⁻¹。R1、R2、R3、NR 分别表示为: 极细根根际土壤 (0~0.5 mm)、中等细根根际土壤 (>0.5~1.0 mm)、较粗细根根际土壤 (>1.0~2.0 mm) 和非根际土壤。下同。Note: N0, N3, N6, and N9 represent N addition levels of 0, 3, 6, and 9 g·m⁻²·a⁻¹, respectively. R1, R2, R3, and NR represent the rhizosphere soil of very fine root (0-0.5 mm), medium fine root (>0.5-1.0 mm), coarse fine root (>1.0-2.0 mm), and non-rhizosphere soil, respectively. The same below.

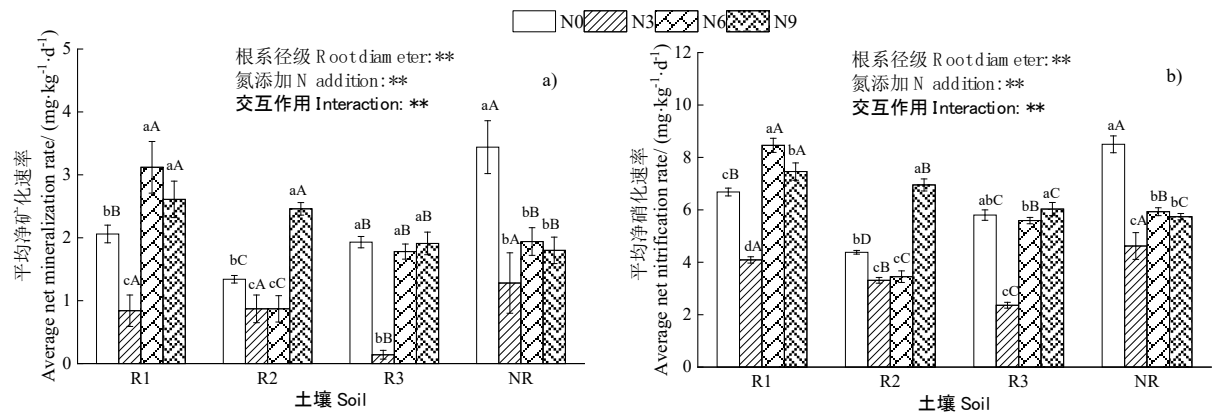
图 1 不同氮添加下油松根际和非根际土壤的铵态氮含量 (a) 和硝态氮含量 (b) 变化

Fig.1 Dynamics of ammonium nitrogen content (a) and nitrate nitrogen content (b) in rhizosphere and non-rhizosphere soils of *Pinus tabulaeformis* among N addition levels

2.3 土壤净氮转化速率

氮添加显著改变了土壤平均净矿化速率和平均净硝化速率（图 2， $P<0.05$ ）。根际土壤的净矿化速率随氮添加呈现先减小后增大趋势：与 N0 处理相比，N3 处理使 R1、R2、R3 的净矿化速率分别显著下降了 59%、35%、93%，而 N6 或 N9 处理增加了净矿化速率。与 N0 处理相比，氮添加使非根际土壤的净矿化速率显著下降了 44%~63%。不同径级根系根际土壤的净矿化速率有显著差异（ $P<0.05$ ），R1 的净矿化速率大于 R2、R3。双因素方差分析表明，氮添加和根系径级对净矿化速率有显著交互作用（ $P<0.05$ ），总体表现为氮添加使不同径级根系根际土壤的净矿化速率先减小后增大，R1 在 N6 处理中有最大值（ $3.12\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ），而 R2 和 R3 在 N9 处理中有最大值（分别为 2.46 和 $1.91\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ），NR 的净矿化速率在 N0 处理中有最大值（ $3.44\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ）。

根际土壤的净硝化速率随氮添加呈现先减小后增大趋势：与 N0 处理相比，N3 处理使净硝化速率显著下降了 25%~59%，而 N6 或 N9 处理增加了净硝化速率。与 N0 处理相比，氮添加使非根际土壤的净硝化速率显著下降了 30%~46%。不同径级根系根际土壤净硝化速率有显著差异（ $P<0.05$ ），R1 的净硝化速率显著高于 R2、R3。双因素方差分析表明，氮添加与根系径级对净硝化速率有显著交互作用（ $P<0.05$ ），表现为氮添加使不同径级根系根际土壤的净硝化速率先减小后增大，R1 在 N6 处理中有最大值（ $8.46\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ），而 R2 和 R3 在 N9 处理中有最大值（分别为 6.95 和 $6.03\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ），NR 的净硝化速率在 N0 处理中有最大值（ $8.50\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ）。



注：**和*表示 0.01 和 0.05 水平显著。Note: ** and * indicate significant difference levels at 0.01 and 0.05.

图 2 不同氮添加下油松根际和非根际土壤平均净矿化速率（a）和平均净硝化速率（b）变化

Fig.2 The average net mineralization rates (a) and average net nitrification rates (b) of rhizosphere and non-rhizosphere soils of *Pinus tabulaeformis* among N addition levels

2.4 土壤化学性质与净氮转化速率相关关系

皮尔逊相关性分析表明，土壤铵态氮、硝态氮含量、碳氮比与平均净矿化速率、平均净硝化速率有显著相关性（表 3， $P<0.05$ ）。净矿化速率与 N3 处理下的铵态氮、硝态氮含量呈显著正相关，而与 N9 处理下的硝态氮含量和碳氮比呈显著负相关。净硝化速率与 N0 处理下的铵态氮、碳氮比呈显著正相关，而与 N9 处理下的硝态氮含量和碳氮比呈显著负相关。通过拟合回归发现（图 3），氮添加下的油松林土壤净矿化速率与净硝化速率呈显著正相关。

表 3 不同氮添加条件下油松林土壤平均净氮转化速率与化学性质间皮尔逊相关系数

Table 3 Pearson correlation coefficients between average net N transformation rates and soil chemical properties of *Pinus tabulaeformis* among N addition levels

指标 Index	氮添加 N addition	pH	铵态氮 Ammonium nitrogen	硝态氮 Nitrate nitrogen	有机碳 Organic carbon	全氮 Total nitrogen	碳氮比 Carbon- nitrogen ratio
-------------	----------------------	----	-----------------------------	----------------------------	--------------------------	-------------------------	-------------------------------------

	N0	-0.08	0.44	-0.27	0.16	-0.18	0.65*
平均净矿化速率	N3	0.38	0.71*	0.76**	0.38	0.00	0.51
Average net mineralization rate	N6	0.11	0.60*	0.44	-0.04	0.24	-0.27
	N9	-0.11	0.23	0.85**	-0.36	0.04	-0.75**
	N0	-0.08	0.58*	-0.06	0.28	-0.04	0.60*
平均净硝化速率	N3	0.20	0.02	0.34	-0.36	-0.41	0.22
Average net nitrification rate	N6	0.11	0.61*	0.47	-0.02	0.24	-0.26
	N9	-0.14	0.19	0.91**	-0.38	0.02	-0.75**

注: **和*表示 0.01 和 0.05 水平显著。Note: ** and * indicate significant difference levels at 0.01 and 0.05.

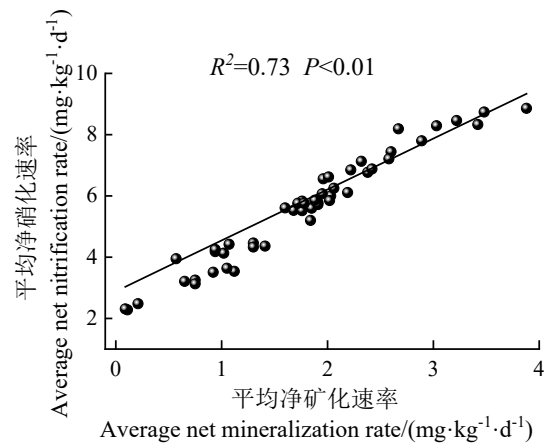
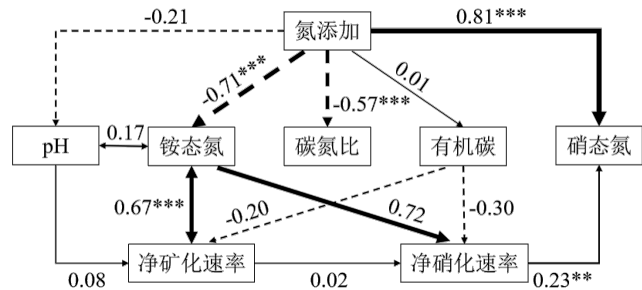


图 3 平均净矿化速率和平均净硝化速率的线性回归分析

Fig. 3 Results of linear regression analysis between average net mineralization rate and average net nitrification rate

2.5 土壤净氮转化速率的影响因子及作用

为明确油松林土壤平均净氮转化速率的影响因子,通过构建 SEM 分析 pH、铵态氮、硝态氮、碳氮比和有机碳对平均净矿化速率和平均净硝化速率的驱动作用(图 4)。SEM 拟合结果为: $\chi^2=12.23$, $df=10.00$, $P=0.27$, $RMSEA=0.07$, $GFI=0.95$,说明模型拟合优度较高,能够有效表征自变量与因变量间的关联性。氮添加对铵态氮、碳氮比有显著负向作用 ($P<0.05$), 且对铵态氮的影响高于碳氮比;对硝态氮有显著正向作用,路径系数为 0.81。铵态氮与净矿化速率呈显著正相关,路径系数为 0.67。铵态氮对净硝化速率有正向作用但不显著 ($P>0.05$), 净硝化速率对硝态氮有显著正向作用且路径系数为 0.23。pH 和有机碳对平均净氮转化速率均无显著影响。综上,铵态氮是氮添加影响土壤净矿化速率的核心因子。



注: 箭头上的数值及其粗细分别代表路径系数及其大小,实线和虚线分别代表正相关和负相关; *、**和***表示 0.05、0.01 和 0.001 水平显著。Note: The value on the arrows and their thickness represent the path coefficient and its magnitude, respectively. Solid lines indicate positive correlations. Dashed lines indicate negative correlations. *, **, and *** indicate significant difference levels at 0.05, 0.01, and 0.001.

图 4 净氮转化速率影响因子结构方程模型分析

Fig. 4 Analysis of factors affecting net N transformation rates with the structural equation model

3 讨论

3.1 氮添加对不同径级根系根际土壤净矿化速率的影响

氮添加下根际土壤和非根际土壤的净矿化速率变化存在差异。氮添加显著抑制了非根际土壤的净矿化速率（图 2a, $P<0.05$ ），可能与氮添加下非根际土壤养分含量降低有关。由于非根际土壤缺乏根系碳源输入，而外源氮添加能够增加微生物活性，加快微生物生长以及对底物的分解利用，最终导致土壤养分含量降低，不利于矿化作用^[21]。本研究中，低氮抑制了油松林根际土壤净矿化速率，而高氮有促进作用，与科学假设不同。土壤有机氮矿化作用是由细菌、真菌等微生物主导的过程，任何影响微生物活性的因素都具有调控作用。在森林生态系统中，土壤碳氮（C-N）循环过程存在紧密的耦合关系。氮添加可能会使植物减少根系分泌物的输入，进而减弱根际激发效应，即通过抑制与土壤氮转化有关的微生物活性降低土壤氮矿化速率^[22]。一项 ^{13}C 标记的室内培养实验^[23]也表明，矿物氮添加抑制了根际激发效应，从而导致更高的微生物碳利用率。由此可见，氮添加可能会影响植物养分分配策略，从而调控土壤氮转化过程。N3 处理下的净矿化速率与铵态氮、硝态氮含量呈显著正相关（表 3, $P<0.05$ ），说明有效氮含量降低显著抑制了氮矿化作用。该抑制效应可能源于丛枝菌根菌丝的作用，丛枝菌根与 67% 陆地植物共生，其生长需从土壤摄取大量氮源^[24-25]，从而与氮矿化细菌竞争有效氮，抑制净矿化速率。SEM 结果中的铵态氮与净矿化速率呈显著正相关也证明了这一观点（图 3, $P<0.05$ ）。N6 或 N9 处理促进了土壤净矿化速率，可能是因为氮添加增加了参与土壤矿化的功能基因（*gdhA*）丰度^[26-27]。*gdhA* 是负责编码谷氨酸脱氢酶（GDH）的一种基因，该酶能够催化氮循环中 α -酮戊二酸与谷氨酸之间的可逆转化^[28]。近期研究^[29]发现，GDH 对氨的亲合力较低，这种特性会促使该酶偏向于催化氨的生成，而非 α -酮戊二酸向谷氨酸的转化。

不同径级根系根际土壤的净矿化速率有显著差异（ $P<0.05$ ）。相较于较粗细根，极细细根含有较多的氮、磷、可溶性糖等养分^[17]。此外，极细细根还具有活跃的生理功能，周转速度快、比表面积大^[30]，这可能使 R1 的净矿化速率高于 R2、R3。不同径级根系根际土壤的净矿化速率对氮添加的响应有显著差异（ $P<0.05$ ），符合我们的科学假设。苗宇等^[31]研究表明，氮添加能够显著增加 1~2 级细根的氮含量，这说明氮添加下极细细根分解能够为土壤微生物提供更多的易降解底物，有利于矿化作用。Wang 等^[16]研究发现，氮添加能加快极细细根的产量和周转，根系-土壤-微生物的相互作用也会增强，从而加速氮转化。此外，大量研究证明，极细细根分泌物的种类丰富、产量高，含有有机酸、氨基酸和脂肪酸等多种物质^[32]。这些物质可以通过与特定真菌共生构建有益的微生物群落。比如，独脚金内酯（Strigolactones）可以和丛枝菌根建立共生关系增加植物和真菌的养分交换^[33]，而较粗细根分泌物种类少，根际土壤微生物活性和养分有效性也较低。由此可见，由于不同径级细根在养分含量、生理活性、根系分泌物等方面有显著差异，可能使不同径级根系根际土壤的净矿化速率及其对氮添加的响应存在显著差异。而本研究未涉及这些因子，对氮添加下不同径级根系根际土壤的净矿化速率机制的解读存在一定的局限性，未来需要进行多次多点采样，分析土壤养分、根系分泌物、微生物等因子对不同径级根系根际土壤氮转化的影响，以更深入揭示氮添加下不同径级根系根际土壤的氮转化机制。

3.2 氮添加对不同径级根系根际土壤净硝化速率的影响

氮添加下根际土壤和非根际土壤的净硝化速率变化存在差异。氮添加显著抑制了非根际土壤的净硝化速率（图 2b, $P<0.05$ ），同时净矿化速率和净硝化速率呈显著正相关（图 3, $P<0.05$ ），说明矿化作用的降低减少了硝化作用的底物供应，从而抑制了硝化作用。油松林根际土壤净硝化速率对

氮添加的响应与净矿化速率一致,即低氮降低了土壤净硝化速率,而高氮有促进作用,这与科学假设有所不同。王小云和温腾^[34]通过室内模拟氮沉降研究发现,低氮添加 $2\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 和 $4\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 均显著降低了红松人工林土壤净硝化速率,与本研究结果一致。根据相关性和 SEM 分析(表 3 和图 4, $P<0.05$), N3 处理下土壤净矿化速率与铵态氮、硝态氮含量呈显著正相关,同时净硝化速率对硝态氮含量有显著正向作用,表明氮添加降低了净矿化速率后,铵态氮供应量降低,从而降低了净硝化作用,导致硝态氮含量降低^[35],但这一过程需要更多研究来验证。随着氮添加水平提高, N6 或 N9 处理促进了土壤净硝化速率。Carey 等^[36]认为氮沉降增加了整个陆地生态系统的净硝化速率,土壤铵态氮利用率和氨氧化细菌丰度的增加可能是主要驱动因素。一项全球尺度研究^[37]表明,大气氮沉降通过显著提升土壤中 *amoA* 和 *narG* 功能基因的丰度来增强硝化与反硝化过程。N9 处理下的净硝化速率与碳氮比呈显著负相关(表 3, $P<0.05$),说明氮是调控土壤碳储量的关键限制因子,较高的土壤氮含量通常会加速微生物碳分解,促进呼吸作用^[38],造成碳积累相对较慢,从而降低土壤碳氮比,提高净硝化速率。

不同径级根系根际土壤的净硝化速率有显著差异($P<0.05$)。硝化作用是由微生物主导的氮转化过程,而在根际土壤中,根际分泌物和土壤养分条件均会对微生物产生影响。细根分泌物与微生物之间存在相关性。Wang 等^[39]对温带森林的研究发现,落叶树种(根径较细)的根系分泌物产量高、种类丰富,其根际土壤中的微生物生物量、酶活性及氮转化速率均显著较高;相反,常绿树种(根径相对粗壮)根系分泌物产量低,相应根际土壤微生物活性也较低。土壤化学性质与微生物也有相关性。由于不同径级根际土壤的养分特征存在差异,对微生物也会有不同影响。在极细细根根际土壤中, pH、磷与有效磷能促进 *Solirubrobacter*、*Nocardioides* 等 7 类功能微生物的增殖,同时会抑制 *Blastocatellaceae*、*Ardenticatenales* 等 8 类微生物的生长,而硝态氮对这些微生物的作用相反;在中等细根根际土壤中,有机碳、氮和铵态氮对微生物有显著影响^[40]。不同径级根系根际土壤的净硝化速率对氮添加的响应有显著差异($P<0.05$),与科学假设一致。氮添加可以通过改变根系分泌物和土壤养分来影响微生物特征。小麦根际土壤研究发现,氮添加促进了根际酒石酸、草酸等分泌物的产生,有利于芽孢杆菌属微生物的生长^[41]。Widdig 等^[42]研究发现,氮添加显著改变了草地生态系统的原核生物群落和真菌群落组成,并且原核生物群落组成主要受土壤 pH 和有机碳含量调控,真菌群落主要受溶解有机碳与溶解氮的比率调控。由此推测,不同根系径级根际土壤硝化过程及其对氮添加响应的差异是根际分泌物、土壤养分有效性、微生物耦合作用的结果,这三者的交互关系十分复杂,需要更多研究加以阐明。

4 结 论

氮沉降显著影响油松林土壤氮素转化过程且根际土壤和非根际土壤的净氮转化速率变化存在差异。根际土壤净氮转化速率随氮添加均存在“低氮抑制、高氮促进”的变化趋势,而非根际土壤净氮转化速率在氮添加处理下显著降低。低氮条件下的植物养分分配策略和土壤丛枝菌根真菌对有效氮的竞争作用可能抑制了净氮转化,而高氮条件下的低碳氮比对其有显著促进作用。净矿化速率和净硝化速率呈显著正相关,说明外源氮添加虽然降低土壤净矿化速率进而降低了土壤的供氮能力,但同时也降低了净硝化速率从而减少了土壤中硝态氮的累积。由于根际土壤生理、生态过程在不同径级根系之间存在差异,氮添加下细根根际土壤对环境变化的响应比较粗根根际土壤更为显著,具体体现在铵态氮、硝态氮、有机碳和全氮含量的变化上。由于根际土壤氮转化受根系分泌物和多种微生物影响,需要进行相关研究以更明确氮沉降下油松根际土壤氮转化的机理。

参考文献 (References)

- [1] Yu G R, Jia Y L, He N P, et al. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade[J]. *Nature Geoscience*, 2019, 12(6): 424-429.
- [2] Liu L, Zhang X Y, Xu W, et al. Fall of oxidized while rise of reduced reactive nitrogen deposition in China[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2020, 272: 122875.
- [3] Camenzind T, Hättenschwiler S, Treseder K K, et al. Nutrient limitation of soil microbial processes in tropical forests[J]. *Ecological Monographs*, 2018, 88(1): 4-21.
- [4] Yang A, Zhu D, Zhang W X, et al. Canopy nitrogen deposition enhances soil ecosystem multifunctionality in a temperate forest[J]. *Global Change Biology*, 2024, 30(3): e17250.
- [5] Xu H W, Qu Q, Li G W, et al. Impact of nitrogen addition on plant-soil-enzyme C-N-P stoichiometry and microbial nutrient limitation[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 170: 108714.
- [6] Nagano H, Nakayama M, Katata G, et al. Soil microbial community responding to moderately elevated nitrogen deposition in a Japanese cool temperate forest surrounded by fertilized grasslands[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 67(5): 606-616.
- [7] Brenner R E, Boone R D, Ruess R W. Nitrogen additions to pristine, high-latitude, forest ecosystems: Consequences for soil nitrogen transformations and retention in mid and late succession[J]. *Biogeochemistry*, 2005, 72(2): 257-282.
- [8] Dan X Q, Meng L, He M Q, et al. Regulation of nitrogen acquisition in vegetables by different impacts on autotrophic and heterotrophic nitrification[J]. *Plant and Soil*, 2022, 474(1): 581-594.
- [9] Wang J, Fu R B, Hao Z D, et al. Characteristics of soil nitrogen transformation in different clonal Chinese fir plantations [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61(3): 802-812. [王敬, 付瑞彪, 郝兆东, 等. 不同无性系杉木人工林土壤氮素转化特征[J]. *土壤学报*, 2024, 61(3): 802-812.]
- [10] Huo C F, Luo Y Q, Cheng W X. Rhizosphere priming effect: A meta-analysis[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 111: 78-84.
- [11] Zhang K R, Zhu Q A, Liu J X, et al. Spatial and temporal variations of N₂O emissions from global forest and grassland ecosystems[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 266: 129-139.
- [12] Wang Q T, Gao M Y, Liu M L, et al. Correlation between ecological stoichiometry characteristics of carbon, nitrogen, and phosphorus, and the root order in the rhizosphere soils of poplar plantations[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2018, 24(1): 119-124. [汪其同, 高明宇, 刘梦玲, 等. 杨树根际土碳氮磷生态化学计量特征与根序的相关性[J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(1): 119-124.]
- [13] Badri D V, Vivanco J M. Regulation and function of root exudates[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(6): 666-681.
- [14] Beidler K V, Pritchard S G. Maintaining connectivity: Understanding the role of root order and mycelial networks in fine root decomposition of woody plants[J]. *Plant and Soil*, 2017, 420(1): 19-36.
- [15] Fort F, Cruz P, Jouany C. Hierarchy of root functional trait values and plasticity drive early-stage competition for water and phosphorus among grasses[J]. *Functional Ecology*, 2014, 28(4): 1030-1040.
- [16] Wang G L, Xue S, Liu F, et al. Nitrogen addition increases the production and turnover of the lower-order roots but not of the higher-order roots of *Bothriochloa ischaemum*[J]. *Plant and Soil*, 2017, 415(1): 423-434.
- [17] Jing H, Zhang P, Li J J, et al. Effect of nitrogen addition on the decomposition and release of compounds from fine roots with different diameters: The importance of initial substrate chemistry[J]. *Plant and Soil*, 2019, 438(1): 281-296.
- [18] Wang Z F, Zheng F L. C, N, and P stoichiometric characteristics of *Pinus tabulaeformis* plantation in the Ziwuling Region of the Loess Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(19): 6870-6880. [汪宗飞, 郑粉莉. 黄土高原子午岭地区人工油松林碳氮磷生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2018, 38(19): 6870-6880.]
- [19] Xiang G, Wu R T, Zhang M M, et al. Simulated nitrogen deposition alters the ectomycorrhizal fungal community structure in northern Korean pine plantations[J]. *Catena*, 2023, 233: 107525.
- [20] Lu R K. Analytical methods for soil and agro-chemistry[M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2000. [鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.]
- [21] Kemmitt S J, Lanyon C V, Waite I S, et al. Mineralization of native soil organic matter is not regulated by the size, activity or composition

- of the soil microbial biomass—A new perspective[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2008, 40(1): 61-73.
- [22] Li P, Lang M, Wei W, et al. Effects of N addition on root exudates and their mediated nutrient transformation processes in a *Betula albosinensis* Burk forest in southwest China[J]. Bulletin of Botanical Research, 2023, 43(2): 194-206. [李平, 郎漫, 魏玮 等. N添加对西南亚高山红桦林根系分泌物及其介导的养分转化过程的影响[J]. 植物研究, 2023, 43(2): 194-206.]
- [23] Parajuli B, Ye R Z, Szogi A. Mineral N suppressed priming effect while increasing microbial C use efficiency and N₂O production in sandy soils under long-term conservation management[J]. Biology and Fertility of Soils, 2022, 58(8): 903-915.
- [24] Herman D J, Firestone M K, Nuccio E, et al. Interactions between an arbuscular mycorrhizal fungus and a soil microbial community mediating litter decomposition[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2012, 80(1): 236-247.
- [25] Hodge A, Fitter A H. Substantial nitrogen acquisition by arbuscular mycorrhizal fungi from organic material has implications for N cycling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(31): 13754-13759.
- [26] Xu J R, Wang Y, Zhang Y D, et al. Effect of nitrogen addition on soil net nitrogen mineralization in topsoil and subsoil regulated by soil microbial properties and mineral protection: Evidence from a long-term grassland experiment[J]. Science of the Total Environment, 2024, 947: 174686.
- [27] Liu L Z, Guo B Q, Wang F, et al. Effects of long-term nitrogen application on the soil ammonifier and nitrogen mineralization[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62(2): 543-554. [刘灵芝, 郭冰清, 王丰, 等. 长期施氮对土壤氨化细菌和氮矿化作用的影响[J]. 土壤学报, 2025, 62(2): 543-554.]
- [28] Hu X J, Gu H D, Liu J J, et al. Metagenomics reveals divergent functional profiles of soil carbon and nitrogen cycling under long-term addition of chemical and organic fertilizers in the black soil region[J]. Geoderma, 2022, 418: 115846.
- [29] Smith H Q, Li C H, Stanley C A, et al. Glutamate dehydrogenase, a complex enzyme at a crucial metabolic branch point[J]. Neurochemical Research, 2019, 44(1): 117-132.
- [30] Qin J H, Lu J, Peng Y F, et al. Thinning-induced decrease in fine root biomass, but not other fine root traits in global forests[J]. Journal of Environmental Management, 2024, 370: 122938.
- [31] Miao Y, Chen Y L, Li X W, et al. Effects of fertilization on *Alnus formosana* fine root morphological characteristics, biomass and issue content of C, N under *A. formosana*-*Hemarthria compressa* compound mode[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37 (7): 674-683. [苗宇, 陈砾霖, 李贤伟, 等. 施肥对台湾栎木-扁穗牛鞭草复合模式下栎木细根形态特征、生物量及组织碳氮含量的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 674-683.]
- [32] Yang L, Li T T, Li X X, et al. Nitrogen addition decreases root exudation of four temperate tree species seedlings, independent of the applied nitrogen form[J]. Plant and Soil, 2024, 498(1): 637-650.
- [33] Yoneyama K, Xie X N, Kim H I, et al. How do nitrogen and phosphorus deficiencies affect strigolactone production and exudation?[J]. Planta, 2012, 235(6): 1197-1207.
- [34] Wang X Y, Wen T. Effects of simulated nitrogen deposition on soil nitrogen transformation in artificial Korean pine of Xiaoxing'anling Region[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2017, 48(3): 604-610. [王小云, 温腾. 模拟氮沉降对小兴安岭地区人工红松林土壤氮转化的影响[J]. 土壤通报, 2017, 48(3): 604-610.]
- [35] Zhang J B, Zhu T B, Cai Z C, et al. Nitrogen cycling in forest soils across climate gradients in Eastern China[J]. Plant and Soil, 2011, 342(1): 419-432.
- [36] Carey C J, Dove N C, Beman J M, et al. Meta-analysis reveals ammonia-oxidizing bacteria respond more strongly to nitrogen addition than ammonia-oxidizing archaea[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2016, 99: 158-166.
- [37] Song L, Niu S L. Increased soil microbial AOB *amoA* and *narG* abundances sustain long-term positive responses of nitrification and denitrification to N deposition[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2022, 166: 108539.
- [38] Deng L, Peng C H, Zhu G Y, et al. Positive responses of belowground C dynamics to nitrogen enrichment in China[J]. Science of the Total Environment, 2018, 616: 1035-1044.
- [39] Wang Q T, Xiao J, Ding J X, et al. Differences in root exudate inputs and rhizosphere effects on soil N transformation between deciduous and evergreen trees[J]. Plant and Soil, 2021, 458(1): 277-289.

- [40] Jing H, Wang H L, Wang G L, et al. Hierarchical traits of rhizosphere soil microbial community and carbon metabolites of different diameter roots of *Pinus tabulaeformis* under nitrogen addition[J]. Carbon Research, 2023, 2(1): 47.
- [41] Chen S M, Waghmode T R, Sun R B, et al. Root-associated microbiomes of wheat under the combined effect of plant development and nitrogen fertilization[J]. Microbiome, 2019, 7(1): 136.
- [42] Widdig M, Heintz-Buschart A, Schleuss P M, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on microbial community composition and element cycling in a grassland soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2020, 151: 108041.

(责任编辑: 卢 萍)