

DOI: 10.5846/stxb201804170877

赵盼盼, 周嘉聪, 林开森, 张秋芳, 袁萍, 曾晓敏, 苏莹, 徐建国, 陈岳民, 杨玉盛. 海拔梯度变化对中亚热带黄山松土壤微生物生物量和群落结构的影响. 生态学报, 2019, 39(6): - .

Zhao P P, Zhou J C, Lin K M, Zhang Q F, Yuan P, Zeng X M, Su Y, Xu J G, Chen Y M, Yang Y S. Effect of different altitudes on soil microbial biomass and community structure of *Pinus taiwanensis* forest in mid-subtropical zone. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): - .

海拔梯度变化对中亚热带黄山松土壤微生物生物量和群落结构的影响

赵盼盼^{1,2}, 周嘉聪^{1,2}, 林开森^{1,3}, 张秋芳^{1,2}, 袁萍^{1,2}, 曾晓敏^{1,2}, 苏莹^{1,2}, 徐建国³, 陈岳民^{1,2,*}, 杨玉盛^{1,2}

1 福建师范大学湿润亚热带生态地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

2 福建师范大学地理研究所, 福州 350007

3 福建戴云山国家级自然保护区管理局, 泉州 362500

摘要: 全球变暖对陆地生态系统造成一系列生态问题, 使这些问题将随着全球平均气温的升高而进一步加剧。海拔梯度变化是研究气候变暖对陆地生态系统影响的一种重要手段。目前为止利用海拔梯度对微生物影响的研究尚未定论, 其主要原因是忽略了植被类型的影响。因此, 以中亚热带戴云山的 3 个海拔 (1300、1450、1600 m) 的黄山松 (*Pinus taiwanensis*) 林为研究对象, 探究沿海拔梯度的变化, 森林土壤微生物生物量和微生物群落结构的响应变化。结果表明: 土壤碳氮磷养分 (SOC、TN、TP)、微生物生物量氮 (MBN)、微生物生物量磷 (MBP) 和丛枝菌根真菌 (AMF)、革兰氏阴性菌 (GN)、真菌 (Fungi)、总磷脂脂肪酸 (T_{PLFA}), 细菌: 真菌 (F:B) 均随海拔升高显著下降, 而革兰氏阳性菌: 革兰氏阴性菌 (GP:GN) 随海拔升高呈相反的趋势。冗余分析 (RDA) 表明, 温度 (T) 和可溶性有机氮 (DON) 是影响微生物群落结构的最重要的环境因子。研究表明: 与 1600 m 海拔相比, 1300 m 海拔温度较高, 土壤有机质矿化作用较强, 土壤速效养分及微生物生物量随之增加, 从而提高 (Fungi)、细菌 (Bacteria) 等。因此, 未来气候变暖将通过改变土壤碳氮磷养分来影响本区域微生物群落组成结构。这对进一步深入了解气候变化对山地生态系统土壤养分循环过程具有重要意义。

关键词: 海拔; 微生物生物量; 土壤微生物群落结构

Effect of different altitudes on soil microbial biomass and community structure of *Pinus taiwanensis* forest in mid-subtropical zone

ZHAO Panpan^{1,2}, ZHOU Jiacong^{1,2}, LIN Kaimiao^{1,3}, ZHANG Qiufang^{1,2}, YUAN Ping^{1,2}, ZENG Xiaomin^{1,2}, Su Ying^{1,2}, XU Jianguo³, CHEN Yuehmin^{1,2,*}, YANG Yusheng^{1,2}

1 Key Laboratory for Humid Subtropical Eco-geographical Processes of the Ministry of Education, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

2 Institute of Geography, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 Daiyun Mountain National Nature Reserve Administration Bureau, Quanzhou 362500, China

Abstract: Global warming has caused a series of ecological issues in terrestrial ecosystems, which will be further aggravated by increasing global average temperatures. Changes in altitude gradients are an important aspect of studying the effects of climate warming on terrestrial ecosystems. Currently, studies on the effect of altitude gradient on microorganisms have not yielded conclusive results mainly because the influence of vegetation types has not been considered. Therefore, in this

基金项目: 国家自然科学基金 (31670620); 海峡联合基金项目 (U1505233)

收稿日期: 2018-04-17; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymchen@fjnu.edu.cn

study, *Pinus taiwanensis* at 1300, 1450, and 1600 m in the mid-subtropical Daiyun Mountain were used to study changes in soil microbial biomass and community structure at different altitudes. The results showed that soil total carbon, total nitrogen, total phosphorus, microbial biomass nitrogen (MBN), microbial biomass phosphorus (MBP), arbuscular mycorrhizal fungi (AMF), gram-negative fungi (GN), fungi, total phospholipid fatty acid (T_{PLFA}), and bacteria:fungi (F:B) ratio all decreased significantly with altitude. However, the gram-positive bacteria:gram-negative bacteria (GP:GN) ratio increased significantly with elevation. Redundancy analysis (RDA) showed that the temperature (T) and dissolved organic nitrogen (DON) content were the most important environmental factors that determined the soil microbial community structure. Studies have shown that compared with 1600 m altitude, the temperature at 1300 m altitude was higher, which promoted the mineralization of soil organic matter, and increased the availability of nutrients and number of microbial biomass in the soil, thereby increasing microbial biomass such as fungi and bacteria. Therefore, future climate warming will likely affect the composition of microbial communities in the region by changing the soil carbon, nitrogen, and phosphorus nutrient contents. These results are of great importance to further understand the effect of climate change on soil nutrient cycling in mountain ecosystems.

Key Words: altitude; soil microbial biomass; soil microbial community structure

IPCC(2013)报告指出,21世纪末全球气温将平均上升1.8—4.0℃^[1]。全球变暖已是不争的事实。当前,气候变化对生态系统的影响是生态学研究的热点问题之一。而在全球气候变化与陆地生态系统关系的研究中,由海拔高度变化引起的自然温度梯度的变化,可以用来模拟气候变化,这也是近年来被广泛应用且经济的方法^[2]。其中,土壤微生物是土壤营养源或汇,参与污染物的降解和腐殖化过程^[3-4],在森林生态系统能量流动和养分循环过程起着重要作用^[5]。因此,利用海拔梯度变化,了解其微生物多样性的分布格局及其形成机制是未来解释生物多样性对气候变化响应的重要的参考依据。

随海拔升高,温度降低,这可能会影响微生物的活动^[6]。土壤微生物群落结构组成十分复杂,数量巨大,单纯的利用传统培养方法取得的土壤微生物信息往往不能全面地反映自然状况下的土壤微生物群落结构变化。近年来磷脂脂肪酸(Phospholipid-derived fatty acids, PLFA)作为微生物的生物标记,常被用于鉴定微生物种类和识别微生物类群^[7-8]。这种方法可以准确反映微生物群落的实际情况^[9]。

尽管微生物学方法在不断改进,但是,目前国内外关于土壤微生物群落随海拔梯度的变化并无统一定论。如Whitaker等人^[10]研究发现随着安第斯山脉海拔的升高总PLFA含量,Bacteria和Fungi,GN和GP,F:B均随海拔升高而显著升高。有研究者在阿尔卑斯山观察到土壤Fungi随海拔梯度增加也有相似的结果^[11-13]。而Wagai等人^[14]发现,随着海拔的升高,Bacteria和Fungi含量下降。Djuki等人^[15]研究发现, T_{PLFA} 及Bacteria并未随海拔升高表现出一致的变化规律。海拔梯度的变化会影响植被类型^[16],而植被类型是影响土壤微生物群落的重要因素,不同树种凋落物和根系分泌物直接影响微生物群落组成^[17],此外通过间接影响森林土壤的理化性质,如pH、有机质含量、土壤结构和微气候等,进而对土壤微生物群落产生重要影响^[18-19]。王森等人^[20]在罕山研究表明不同海拔下植被类型不同,显著影响了Bacteria、Fungi、GN和GP生物量以及微生物群落结构组成。由此可知,以往沿海拔梯度的研究大多以不同植被类型作为研究对象,可能是造成研究结果不一的原因。因此,控制植被类型变量,沿海拔梯度,探究微生物群落结构的变化,可能更能反映未来气候变化下土壤微生物的响应。

戴云山国家级自然保护区是东南地区重要的生物多样性的基因库,物种丰富,种类繁多,现已成为研究的热点区域^[21-23]。黄山松(*Pinus taiwanensis*)又称台湾松,常绿乔木,分布于中国东南部,高山地绿化和用材的优良树种^[24],也是亚热带地区的主要建群种。戴云山是中国最大的黄山松种质基因基地^[25],对保护福建省乃至我国生物多样性和开展中亚热带植被的演替具有重要科学意义。因此,本研究利用PLFA技术,研究3个不同海拔梯度的黄山松林土壤微生物生物量和微生物群落组成及其影响因素,以期揭示未来全球变暖背

景下微生物群落变化规律提供理论依据,也为探究戴云山自然保护区土壤养分循环的过程提供科学依据。

1 试验区与试验设计

样地位于福建省泉州市戴云山自然保护区(25°38'—25°43' N, 118°05'—118°05' E),该保护区地处中亚热带向南亚热带的过渡区域,是中国单位面积生物多样性程度最高的自然保护区之一。气候类型为亚热带海洋性季风气候,具有冬冷夏热,水热同期,湿润多雨等特点。年平均气温 20℃,年降水量达 1700—2000 mm,年平均相对湿度 80%^[26]。不同海拔梯度的黄山松林的主要优势树种均为黄山松,林内其他乔木较少,林下植被相似,1300,1450 m 海拔和 1600 m 海拔相比灌木较多,林下灌木层优势树种以肿节少穗竹(*Oligostachyum oedogonatum*)为主,伴生有钝齿冬青(*Llex crenata* Thunb)、鹿角杜鹃(*Rhododendron latoucheae*)、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)和短尾越桔(*Vaccinium carlesii*)等;草本层以里白(*Hicriopteris glauca*)为主,伴生有德化假卫茅(*Microtropis dehuaensis*)、藜芦(*Veratrum nigrum*)、狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)和黑莎草(*Gahnia tristis*)等,土壤均为花岗岩发育的黄壤。样地基本情况详见表 1。

表 1 不同海拔土壤样地基本情况

Table 1 Summary of site characteristics along the elevation gradient

海拔 Altitude/m	经纬度 Longitude and latitude	平均年气温 Mean annual temperature /℃	郁闭度 Crown density	土壤类型 Soil classification
1300 ±10	118°6'43" E 25°41'57" N	17.15	0.65	黄壤
1450 ±10	118°6'31" E 25°42'13" N	16.20	0.60	黄壤
1600 ±10	118°6'36" E 25°42'50" N	15.50	0.50	黄壤

2 研究方法

2.1 土壤样品采集

2017年5月,选取戴云山1300、1450、1600 m 3个海拔的黄山松林,于每个海拔梯度设置 20 m×20 m 的标准样地,在每个标准样地内随机布设 5 个 2 m×2 m 小样区,去除表面凋落物,每个小样区采用“S”型混合采样方法取样,取表层土,土层深度约为 10 cm,每片林子采集 5 个土壤样品。将采集的土壤样品迅速带回实验室保鲜。去除可见根系、石粒等及动植物残体后,将土壤过 2 mm 筛。然后将土样用四分法分为两部分,一部分用于土壤速效养分、含水率、土壤微生物生物量和微生物群落结构的测定;另一部分土壤室内自然风干后过 0.149 mm 筛,用于测定土壤全氮磷等基本理化指标。

2.2 土壤理化性质测定方法

土壤总有机碳、全氮用碳氮元素分析仪(Elementar Vario EL III, Elementar, 德国)测定。全磷采用 HClO₄-H₂SO₄法^[27]测定,样品经过消解后,通过 0.45 μm 玻璃纤维过滤器(Q/IEF J01-1997, 上海),并用连续流动分析仪(Skalar san++, Skalar, 荷兰)测定。土壤含水率的测定采用烘干法。土壤 pH 通过玻璃电极 pH 计(STARTER 300, OHAUS, 美国)测定,水土比为 2.5:1。土壤可溶性有机碳(DOC, Dissolved organic carbon)和可溶性有机氮(DON, Dissolved organic nitrogen)的测定是用去离子水为浸提液(水土比为 4:1),振荡离心后,经 0.45 μm 滤膜抽滤,用总有机碳分析仪(TOC-VCPH/CPN, 日本)测定滤液中 DOC 含量,用连续流动分析仪测定 DON 含量。以 2 mol/L K₂SO₄为浸提液,振荡离心后过滤,用连续流动分析仪测定滤液中的土壤铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)含量。有效磷(AP)由 M3 浸提液^[27]提取,并用连续流动分析仪测定。

2.3 土壤微生物生物量碳、氮、磷及微生物群落结构(PLFA)测定

微生物生物量碳(MBC)和微生物生物量氮(MBN)采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提法^[28],最后用总有机碳分析仪测定提取液中有机碳含量,用连续流动分析仪测定总氮含量。MBC 计算公式: $B_C = \Delta E_C / k_C$,式中: ΔE_C 为熏蒸与未熏蒸土壤有机碳含量的差值, k_C 为转换系数,取值 0.45。MBN 计算公式: $B_N = \Delta E_N / k_N$,式中: ΔE_N 为熏

蒸与未熏蒸土壤有机氮含量的差值, k_N 为转换系数, 取值 0.54。土壤微生物生物量磷 (MBP) 采用氯仿熏蒸- NaHCO_3 浸提法^[29], MBP 计算公式为: $B_p = \Delta E_p / k_p$, 转换系数 k_p 取值 0.40。

微生物群落结构 (PLFA) 具体参考 Bossio 和 Scow^[30] 的方法进行样品的浸提、分离、酯化、萃取, 采用 MIDI 软件系统分析 PLFA 各组分含量。具体步骤: 称取相当于 8 g 干重的新鲜土壤, 置于离心管中, 加入提取液 (氯仿: 甲醇: 磷酸缓冲液体积比为 1:2:0.8) 后振荡 2 h, 然后在 2000 g 离心 10 min, 将上清液倒入加有 12 mL 氯仿和 12 mL 磷酸缓冲液的分液漏斗中; 下层沉淀再用 23 mL 提取液重复提取 1 次。两次的提取液混合摇匀, 静置过夜。第 2 天将分液漏斗中的氯仿层小心接入试管中, 在 30—32℃ 水浴中用高纯 N_2 吹干。浓缩的脂肪酸用 1 mL 氯仿分 5 次转移到活性硅胶柱中, 分别用氯仿、丙酮和甲醇洗提, 弃去氯仿和丙酮洗提液, 收集甲醇洗提液, 在 32℃ 水浴中用高纯 N_2 吹干后, 依次加入 1 mL 甲醇: 甲苯 (体积比 1:1) 混合液和 1 mL 0.2 mol/L KOH 甲醇溶液, 振荡混匀, 在 37℃ 水浴中处理 15 min。之后加入 0.3 mL 1 mol/L 醋酸、2 mL 正己烷和 2 mL 纯水, 低速振荡 10 min, 提取上层溶液; 剩余溶液用 2 mL 正己烷重复提取 1 次, 两次提取的上层溶液混合后, 用高纯 N_2 吹干, 得到甲酯化的脂肪酸样品。该样品用 200 μL 正己烷溶解, 以 19:0 甲酯作为内标物, 在气相色谱仪 (Hewlett-Packard 6890 series GC, FD) 上采用 MIDI 软件系统 (MIDI, Inc., Newark, DE) 进行分析, 测定磷脂脂肪酸各组分的含量。具体的土壤微生物种群磷脂脂肪酸标志物及其特征比值详见表 2^[31-35]。

表 2 土壤微生物种群磷脂脂肪酸标志物

Table 2 The markers of PLFA in soil

微生物类型 Microorganism type	磷脂脂肪酸标志物 Phosphatidic fatty acid markers	参考文献 Reference
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF)	16:1 ω 5c	(Olsson 1999; Deng et al. 2016; Zang et al. 2016)
革兰氏阳性菌 Gram-positive bacteria (GP)	14:0 iso, 15:0 anteiso, 15:0 iso, 16:0 iso, 17:0 anteiso, 17:0 iso	(Frostegård et al. 2011; Ushio et al. 2013)
革兰氏阴性菌 Gram-negative bacteria (GN)	16:1 ω 7c, 17:0 cyclo, 18:1 ω 7c, 19ey, 16:1 ω 9c, 18:1 ω 5c	(Frostegård et al. 2011; Ushio et al. 2013)
放线菌 Actinomycetes (ACT)	16:0 10-methyl, 17:0 10-methyl, 18:0 10-methyl	(Swallow et al. 2009)
真菌 Fungi (F)	18:1 ω 9c, 18:2 ω 6 c	(Swallow et al. 2009)

2.4 数据处理

数据经过 Microsoft Excel 2013 软件处理后, 采用 SPSS 21.0 统计软件对不同海拔土壤各指标进行统计分析。采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 检验不同处理之间土壤理化性质, 土壤微生物生物量及土壤微生物群落结构的差异显著性 (Duncan 法, $\alpha = 0.05$)。采用 Canoco Software 5.0 软件, 以土壤微生物 PLFA 为响应变量, 以土壤理化性质及微生物生物量为解释变量做冗余分析 (Redundancy Analysis, RDA); 绘图由 Origin 9.0 软件完成。

3 结果与分析

3.1 土壤基本理化性质

随海拔升高, 土壤含水量、土壤有机碳 (SOC)、总氮 (TN)、总磷 (TP)、 NO_3^- -N 均具有下降的趋势 (表 3)。海拔越高, pH 含量越低, 但 3 个海拔间 pH 的差异性均未达到显著水平。但是, 1600 m 和 1300 m 海拔的 DOC 和 DON 含量均显著高于 1450 m 海拔的 DOC 和 DON 含量。海拔变化对土壤中的 AP 和 NH_4^+ -N 含量均无显著影响。

3.2 不同海拔对微生物生物量及其比值的影响

MBC、MBN 和 MBP 含量均随海拔升高而降低, 但是不同海拔之间的 MBC 含量的差异性未达显著水平, 而海拔 1300 m 的 MBN 和 MBP 含量显著高于海拔 1450 m 和 1600 m 的 MBN 和 MBP 含量 ($P < 0.05$) (表 4)。

随海拔升高, MBC:MBN 并无显著变化。和 1300 m 海拔相比, 1450 m 和 1600 m 海拔 MBC:MBP 分别显著增加了 2.68 倍, 2.12 倍, MBN:MBP 分别显著增加了 1.33 倍, 1.44 倍 (图 1)。

表 3 不同海拔土壤基本理化性质

Table 3 General characteristic of soils at different altitudes

海拔 Altitude/m	1300	1450	1600
酸性 pH	4.26±0.20 a	4.21±0.27 a	4.10±0.08 a
含水率 WC/%	65.56±14.77 a	59.64±0.20 ab	51.35±3.59 b
土壤有机碳 SOC/(g/kg)	99.07±19.82 a	81.58±32.97 a	41.19±5.74 b
全氮 TN/(g/kg)	5.30±1.09 a	4.64±1.58 a	2.69±0.34 b
全磷 TP/(g/kg)	0.36±0.04 a	0.38±0.09 a	0.17±0.03 b
有效磷 AP/(mg/kg)	4.98±0.80 a	6.20±1.32 a	6.40±1.39 a
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N/(mg/kg)	30.88±5.37 a	28.31±11.01 a	31.51±5.34 a
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N/(mg/kg)	0.96±0.23 a	0.64±0.27 b	0.47±0.16 b
可溶性有机碳 DOC/(mg/kg)	626.00±121.44 a	374.07±146.27 b	527.81±112.45 ab
可溶性有机氮 DON/(mg/kg)	25.30±3.45 a	16.02±0.6.36 b	29.02±4.82 a

表中数据为平均值±标准差 ($n = 5$), 同一行不同小写字母表示不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$). WC: 含水率, Water content; SOC: 土壤有机碳, Soil organic carbon; TN: 总氮, Total nitrogen; TP: 总磷, Total phosphorus; AP: 有效磷, Available phosphorus; NH₄⁺-N: 铵态氮, Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N: 硝态氮, Nitrate nitrogen; DOC: 可溶性有机碳, Dissolved organic carbon; DON: 可溶性有机氮, Dissolved organic nitrogen

表 4 不同海拔对微生物生物量的影响

Table 4 Effects of different altitudes on soil microbial biomass

海拔 Altitude/m	微生物生物量碳 Microbial biomass carbon MBC/(mg/kg)	微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen MBN/(mg/kg)	微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus MBP/(mg/kg)
1300	1586.02±554.11 a	194.90 ±53.88 a	270.98±68.38 a
1450	1462.61±473.29 a	151.15±52.02 ab	106.77±34.74 b
1600	1135.79±201.88 a	114.00±18.10 b	77.25±12.60 b

表中数据为平均值±标准差 ($n = 5$), 同一列不同小写字母表示同一土层不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$)

3.3 不同海拔土壤中特征微生物类群 PLFA 总量及其比率

不同微生物相对生物量在不同海拔土壤中分布不同。其中 Bacteria 生物量最大, 其次是 Fungi, ACT。随海拔升高, AMF, GN, Fungi, T_{PLFA} 含量随之下降 (表 5), 均为 1300 m > 1450 m > 1600 m, 和 1300 m 海拔相比, 1600 m 海拔 GN 含量下降了 0.37 倍。而海拔变化对 GP 和 ACT 无显著影响。和 1300 m 海拔相比, 1600 m 海拔的 GP:GN 显著增加了 34.69%。F:B 比值在 1450 m 海拔最低, 和 1300 m 海拔的 F:B 比值相比, 1450 m 海拔的 F:B 比值显著下降了 33.73%。

表 5 不同海拔对磷脂脂肪酸及其特征比值的影响

Table 5 Effects of different altitudes on soil phospholipid fatty acid and their characteristic ratios (PLFA)

磷脂脂肪酸 Phospholipid fatty acid (PLFA)/(nmol/g)	海拔 Altitude/m		
	1300	1450	1600
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF)	1.97±0.41 a	1.31±0.37 b	1.32±0.39 b
革兰氏阳性菌 Gram-positive bacteria (GP)	9.36±2.16 a	9.45±1.70 a	7.58±0.50 a
革兰氏阴性菌 Gram-negative bacteria (GN)	18.41±9.50 a	15.89±2.99 a	11.52±2.31 b
放线菌 Actinomycetes (ACT)	4.43±1.07 a	5.20±0.84 a	4.33±0.44 a
真菌 Fungi (F)	8.93±1.20 a	6.28±1.83 b	5.43±1.42 b
总磷脂脂肪酸 Total phospholipid fatty acid (T _{PLFA})	43.11±6.40 a	38.12±7.62 b	30.17±4.56 b
革兰氏阳性菌:革兰氏阴性菌 (GP:GN)	0.50±0.07 b	0.60±0.04 ab	0.68±0.13 a
真菌:细菌 Fungi:bacteria (F:B)	0.33±0.05 a	0.24±0.03 b	0.28±0.04 ab

表中数据为平均值±标准差 ($n = 5$), 同一行不同小写字母表示不同海拔间差异显著 ($P < 0.05$)

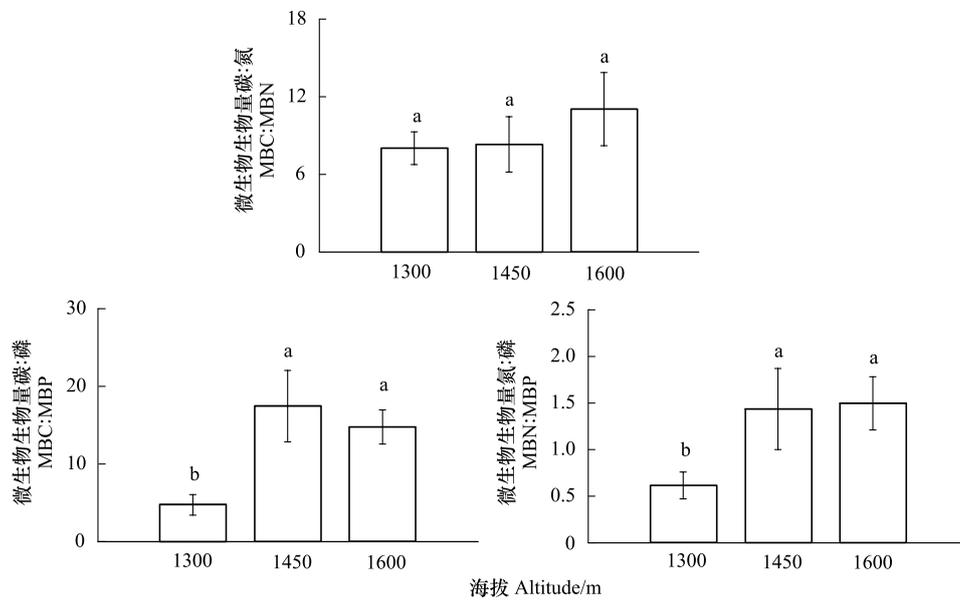


图1 不同海拔处理下对土壤 MBC:MBN, MBC:MBP, MBN:MBP 比值的影响

Fig.1 Effects of different altitudes on soil MBC:MBN, MBC:MBP, MBN:MBP ratios

MBC:微生物生物量碳, Microbial biomass carbon; MBN:微生物生物量氮, Microbial biomass nitrogen; MBP:微生物生物量磷, Microbial biomass phosphorus

3.4 土壤微生物群落结构变化的 RDA 分析

以土壤微生物 PLFA 作为响应变量,土壤的理化性质作为环境解释变量进行 RDA 分析(图 2)。不同海拔梯度都按照一定的规律进行了很好的聚类,说明不同海拔处理显著影响了表层土壤微生物 PLFA。RDA 分析表明 T 和 DON 是影响表层土壤 PLFA 变化的关键因子。RDA 第一轴和第二轴分别解释了变量的 56.48% 和 9.90%,其中气温(T)作用最明显,解释了土壤微生物群落结构变化的 41.1% ($P = 0.002$),且与 AMF, Fungi, T_{PLFA} 呈显著正相关,与 F:B 显著负相关。

4 讨论

4.1 不同海拔下微生物生物量及其比值的差异

土壤微生物量是土壤微生物发挥作用的物质基础,由于其周转快、灵敏度高,可以直接或间接反映土壤肥力和土壤环境质量的微小变化^[36-37]。MBC 和 MBN 分别是有机碳和有机氮中最活跃、最易变化的部分,虽然所占比例很小,却是整个生态系统养分和能源循环的关键和动力^[38],而 MBP 则反映着土壤中有机-无机磷素的转化过程。本研究中,MBN 和 MBP 均随海拔降低而显著升高。这是因为海拔 1300 m 地区温度较高,有效促进了微生物的生长及活性,加速其对无机养分的利用。同时促进了 MBC 的积累,但随海拔下降 MBC 含量有升高趋势并不显著。这与刘秉儒^[39]的研究结果并不一致,其结果表明贺兰山东坡(1400—3100 m)土壤 MBC 和 MBN 随海拔的升高而增加。土壤有机质含量是影响土壤微生物量的重要因素^[40-41],贺兰山高海拔地区 SOC、TN 含量较高,进而增加 MBC、MBN 含量,然而本研究海拔 1600 m 地区的 SOC、TN 含量相比于海拔 1300 m 地区更低,因此 MBC 和 MBN 含量随海拔升高下降。

有研究表明 MBC:MBN 的高低反映了土壤氮素供应能力^[42]。随海拔下降, MBC:MBN 有下降趋势,海拔 1300 m 地区比值最低,则表明 1300 m 海拔土壤氮素有较高的生物有效性,土壤氮素利用率较高,这与 1300 m 海拔 NO_3^- -N 含量最高的结果一致。土壤微生物生物量碳磷比(MBC:MBP)是衡量土壤微生物生物量磷有效性的一个重要指标。随海拔下降,显著降低了 MBC:MBP,说明 1600 m 海拔土壤微生物中磷素相对缺乏,微生物矿化和转化过程中释放磷素的潜力较低。MBN:MBP 可以表明土壤微生物氮磷耦合作用,指示土壤养分的供

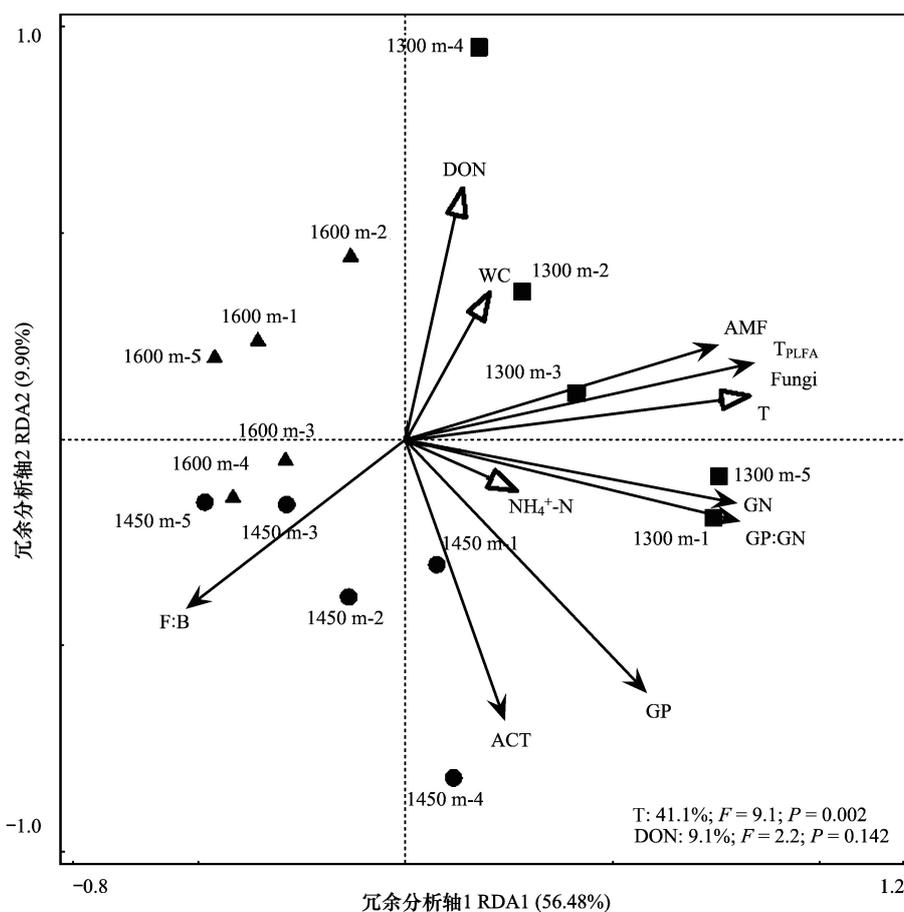


图2 不同海拔对土壤微生物群落结构影响的冗余分析

Fig.2 Correlations of soil phospholipid fatty acid to soil properties as determined by redundancy analysis (RDA)

GN:革兰氏阴性菌, Gram-negative bacteria; ACT:放线菌, Actinomycetes; AMF:丛枝菌根真菌, Arbuscular mycorrhizal fungi; T_{PLFA} :总磷脂脂肪酸, Total phospholipid fatty acid; GP:GN:革兰氏阳性菌;革兰氏阴性菌, Gram-positive bacteria; Gram-negative bacteria; F:B:真菌;细菌, Fungi;bacteria; DON:可溶性有机氮, Dissolved organic nitrogen; WC:含水率, Water content; T:平均年气温, Temperature; NH_4^+-N :铵态氮, Ammonium nitrogen

需状况。和 1600、1450 m 海拔相比,1300 m 海拔的 MBN:MBP 显著下降,表明随海拔下降缓解了微生物对 P 的限制。

4.2 不同海拔下微生物 PLFA 的变化及其驱动因子

土壤微生物是土壤生态系统中的重要组成部分,参与土壤有机质分解,养分循环及氮的固定^[43],是研究和预测陆地生态系统对全球变化响应的重要对象。随着全球变化的进程,预计在本世纪末,全球高海拔和高纬度生态系统的气温将增加 0.6℃^[44]。海拔梯度的变化会导致温度、光照、水分等多种环境因子的改变,引起山地区域小气候、土壤理化特征等环境系统的梯度效应,进而影响土壤微生物生物量、活性及群落结构^[13,45]。目前,关于土壤微生物的海拔梯度分布规律的相关研究还很少,土壤微生物分布规律有待进一步揭示^[13]。

本研究表明,随海拔升高,AMF,GN,Fungi,Bacteria, T_{PLFA} 含量显著下降。同时,海拔梯度影响土壤养分含量(表 3)。土壤养分含量对微生物群落起着重要的作用,其数量和质量可以影响真菌生长^[46],被认为是决定土壤微生物生存、物种组成和代谢的关键因素之一^[47]。有研究表明微生物的特征 PLFAs 含量与养分的可利用性呈现正相关关系^[48]。本研究中发现随海拔梯度变化微生物 PLFA 与 SOC,TN,TP,MBC,MBN,MBP 变化趋势一致,其含量均随海拔升高而降低。这与 Wagai 等人^[14]研究结果一致,随海拔升高,土壤 Fungi、Bacteria

含量也下降。其主要原因是高海拔地区微生物受到底物的限制作用。然而 Siles 和 Margesin^[49] 研究表明,高海拔地区,细菌相对丰度增加,这与该地区土壤有机质及养分含量更加丰富有关。本研究中,高海拔地区 C、N、P 养分含量减少,这是因为海拔 1600 m 处黄山松植株矮小,黄山松凋落物归还较少,同时植被的稀疏增加土壤养分淋失的风险。Bardelli 等人^[50] 研究表明不同海拔地区表层土壤的细菌和真菌群落均受到总碳含量的显著影响。因此,微生物丰度的变化可能主要受到养分的限制。

F:B 和 GP:GN 的比值常被用作指示微生物群落结构变化的重要指标^[51]。F:B 可表征细菌和真菌两个种群的相对丰富程度消长状况^[52],F:B 比值越高,表明生态系统越稳定^[53]。研究表明,海拔梯度并非是驱动土壤 F:B 的关键因子,F:B 随海拔高度有相似^[11] 或相反^[13,54-55] 变化趋势。许多研究认为 pH 的变化是土壤中优势真菌和细菌的主要驱动力^[49,56]。而 Kotas 等人^[57] 研究表明除 pH 值外,F:B 与土壤有机质和含水量也有很大的关系。本研究地区,3 个不同海拔 pH 并无显著差异,但有机质含量则显著不同,1300 m 海拔地区 SOC 含量富集促进真菌生物量增长,进而提高真菌菌丝体与土壤有效养分的接触面积,减少土壤养分流失,因而 1300 m 海拔地区土壤生态系统更稳定。

GP 和 GN 对底物的倾向性及生长策略的不同,常用于指示环境变化下,微生物群落结构变化的指标^[58]。与 GN 相比,GP 更容易适应底物有效性低的环境^[59],主要以 K 策略物种为主。高海拔地区,土壤碳、氮、磷以及速效养分含量较少,资源相对贫瘠,GP 可以较好的适应这种不利环境,其生物量并未发生较大的改变。而 GN 生长则受到抑制,其生物量随海拔升高而降低。因此造成,随海拔升高,GP:GN 显著增加。这与 Huang 等人^[60] 在大安山地区研究结果一致。

RDA 分析表明 T 和 DON 是影响不同海拔梯度表层土壤微生物群落结构发生变化的主要环境因子。许多研究表明,在高海拔地区,温度和氮的有效性是微生物活动和分解的主要制约因素^[61-62]。每种微生物都有适应生长的温度生态幅和最适生长温度。本地区 1300 m 海拔的温度适合大部分的微生物生长,因此随海拔升高 AMF,GN,Fungi, T_{PLFA} 含量显著下降。研究表明真菌与 T 呈显著的正相关关系,温度可以通过物理耐受性及酶促反应过程直接影响真菌群落^[63-64]。Tian 等人^[65] 研究也表明 T 是不同海拔梯度真菌群落变化最重要的环境影响因素。有研究者通过电缆增温研究也得出一致的结论,温度是影响土壤微生物群落结构发生变化的重要因素^[66]。DON 作为陆地 N 循环中重要的组成部分^[67],其含量在 1300 m 海拔最高。有研究表明, NO_3^- -N 含量与 DON 含量具有显著正相关。大量的 NO_3^- -N 容易还原为 NO_2^- ,由于 NO_2^- 作为化学性质较为活泼的中间产物,能够快速与 SOM 进一步反应,形成 DON^[68-69]。这与本实验中,1300 m 海拔地区土壤 NO_3^- -N 含量较高的结果具有一致性。同时,在 N 素较为丰富的亚热带地区,富含 N 的 DOM 容易被解聚,形成 DON,如氨基酸^[70]。DON 作为微生物较容易利用的溶解性有机质,促进微生物的生长,与多种微生物特征脂肪酸含量均具有正相关关系,影响着微生物群落结构。

5 结论

在 3 个不同的海拔梯度下,WC、SOC、TN、TP、MBN、MBP 和 Fungi、Bacteria、 T_{PLFA} 随海拔升高显著下降。随海拔升高 GN:GP 显著增加,在资源相对贫瘠的 1600 m 海拔地区,GP 比 GN 更具竞争力,而 F:B 比值随海拔升高有下降趋势,说明真菌比细菌对海拔的响应更敏感。冗余分析表明,T 和 DON 是影响不同海拔梯度表层土壤微生物群落结构发生变化的主要环境因子,因此它们制约了 1600 m 海拔地区微生物活动及分解作用。未来全球气候变暖背景下,将改变土壤碳氮磷养分含量及微生物生物量,从而影响土壤微生物群落结构发生变化,这对进一步深入了解气候变化对山地生态系统土壤养分循环具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Working Group I: Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2014.

- [2] 王其兵, 李凌浩, 白永飞. 气候变化对草甸草原土壤氮素矿化作用影响的实验研究. 植物生态学报, 2000, 24(6): 687-692.
- [3] Verstraete W, Top E M. Soil clean-up: lessons to remember. International Biodeterioration & Biodegradation, 1999, 43(3): 147-153.
- [4] Preston S, Wirth S, Ritz K, Griffiths B S, Young I M. The role played by microorganisms in the biogenesis of soil cracks: importance of substrate quantity and quality. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33(12/13): 1851-1858.
- [5] Bauhus J, Khanna P K. The significance of microbial biomass in forest soils//Rastin N, Bauhus J, eds. Going Underground-Ecological Studies in Forest Soils. Trivandrum, India; Research Signpost, 1999: 77-110.
- [6] Chang E H, Chen T H, Tian G L, Chiu C Y. The effect of altitudinal gradient on soil microbial community activity and structure in moso bamboo plantations. Applied Soil Ecology, 2016, 98: 213-220.
- [7] 王菲, 袁婷, 谷守宽, 王正银. 有机无机缓释复合肥对不同土壤微生物群落结构的影响. 环境科学, 2015, 36(4): 1461-1467.
- [8] Xu Z W, Yu G R, Zhang X Y, Ge J P, He N P, Wang Q F, Wang D. The variations in soil microbial communities, enzyme activities and their relationships with soil organic matter decomposition along the northern slope of Changbai Mountain. Applied Soil Ecology, 2015, 86: 19-29.
- [9] Kato K, Miura N, Tabuchi H, Nioh I. Evaluation of maturity of poultry manure compost by phospholipid fatty acids analysis. Biology and Fertility of Soils, 2005, 41(6): 399-410.
- [10] Whitaker J, Ostle N, Nottingham A T, Ccahuana A, Salinas N, Bardgett R D, Meir P, McNamara N P. Microbial community composition explains soil respiration responses to changing carbon inputs along an Andes-to-Amazon elevation gradient. Journal of Ecology, 2014, 102(4): 1058-1071.
- [11] Margesin R, Jud M, Tschirko D, Schinner F. Microbial communities and activities in alpine and subalpine soils. FEMS Microbiology Ecology, 2009, 67(2): 208-218.
- [12] Meier C L, Rapp J, Bowers R M, Silman M, Fierer N. Fungal growth on a common wood substrate across a tropical elevation gradient: temperature sensitivity, community composition, and potential for above-ground decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(7): 1083-1090.
- [13] Fierer N, McCain C M, Meir P, Zimmermann M, Rapp J M, Silman M R, Knight R. Microbes do not follow the elevational diversity patterns of plants and animals. Ecology, 2011, 92(4): 797-804.
- [14] Wagai R, Kitayama K, Satomura T, Fujinuma R, Balsler T. Interactive influences of climate and parent material on soil microbial community structure in Bornean tropical forest ecosystems. Ecological Research, 2011, 26(3): 627-636.
- [15] Djukic I, Zehetner F, Mentler A, Gerzabek M H. Microbial community composition and activity in different Alpine vegetation zones. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(2): 155-161.
- [16] 吴则焰, 林文雄, 陈志芳, 方长句, 张志兴, 吴林坤, 周明明, 沈荔花. 武夷山自然保护区不同植被类型土壤微生物群落特征. 应用生态学报, 2013, 24(8): 2301-2309.
- [17] Bach L H, Grytnes J A, Halvorsen R, Ohlson M. Tree influence on soil microbial community structure. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(11): 1934-1943.
- [18] Grayston S J, Wang S, Campbell C D, Edwards A C. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. Soil Biology and Biochemistry, 1998, 30(3): 369-378.
- [19] 王莹, 王彦梅, 陈龙池. 湖南会同地区森林植被转变对土壤微生物生物量碳和酶活性的影响. 生态学杂志, 2010, 29(5): 905-909.
- [20] 王森, 曲来叶, 马克明, 李桂林, 杨小丹. 罕山土壤微生物群落组成对植被类型的响应. 生态学报, 2014, 34(22): 6640-6654.
- [21] 付达靓, 刘金福, 黄志森, 洪伟, 郑世群, 代立春. 戴云山国家级自然保护区罗浮栲群落特征. 福建林学院学报, 2009, 29(2): 131-134.
- [22] 刘金福, 黄志森, 付达靓, 洪伟, 郑世群, 陈金英, 吴则焰. 戴云山罗浮栲群落维管植物组成及其地理成分研究. 植物科学学报, 2010, 28(1): 27-33.
- [23] 郑世群, 刘金福, 黄志森, 郑新娟, 洪伟, 徐道炜, 吴则焰, 何中声. 戴云山罗浮栲林主要乔木树种营养生态位研究. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(2): 177-183.
- [24] Li Z J, Taylor J E, Hou C L. An unusual *Lophodermium*, species on needles of *Pinus taiwanensis* from China. Mycological Progress, 2016, 15(12): 1229-1237.
- [25] 祁丽霞, 刘金福, 黄嘉航, 苏松锦, 洪伟, 唐蓉, 周姗姗. 戴云山黄山松、马尾松针叶抗氧化酶活性的海拔梯度分布格局. 福建农林大学学报: 自然科学版, 2016, 45(1): 35-41.
- [26] 袁磊, 李文周, 陈文伟, 张金波, 蔡祖聪. 戴云山国家级自然保护区大气氮沉降特点. 环境科学, 2016, 37(11): 4142-4146.
- [27] Carter M R, Gregorich E G. Soil Sampling and Methods of Analysis. Florida; CRC Press, 1993.
- [28] Vance E D, Brooks P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. Soil Biology and Biochemistry, 1987, 19(6): 703-707.
- [29] Brookes P C, Powlson D S, Jenkinson D S. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. Soil Biology and Biochemistry, 1982, 14(4): 319-329.
- [30] Bossio D A, Scow K M. Impacts of carbon and flooding on soil microbial communities: phospholipid fatty acid profiles and substrate utilization

- patterns. *Microbial Ecology*, 1998, 35(3/4): 265-278.
- [31] Olsson P A. Signature fatty acids provide tools for determination of the distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, 29(4): 303-310.
- [32] Zang H D, Blagodatskaya E, Wang J Y, Xu X L, Kuzyakov Y. Nitrogen fertilization increases rhizodeposit incorporation into microbial biomass and reduces soil organic matter losses. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(4): 419-429.
- [33] Parrent J L, Vilgalys R. Biomass and compositional responses of ectomycorrhizal fungal hyphae to elevated CO and nitrogen fertilization. *New Phytologist*, 2007, 176(1): 164-174.
- [34] Frostegård Å, Tunlid A, Bååth E. Use and misuse of PLFA measurements in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(8): 1621-1625.
- [35] Swallow M, Quideau S A, Mackenzie M D, Kishchuk B E. Microbial community structure and function: the effect of silvicultural burning and topographic variability in northern Alberta. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(4): 770-777.
- [36] 胡嵩, 张颖, 史荣久, 韩斯琴, 李慧, 徐慧. 长白山原始红松林次生演替过程中土壤微生物生物量和酶活性变化. *应用生态学报*, 2013, 24(2): 366-372.
- [37] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, Xu Z H, Duan J C, Hao Y B, Smaill S. Soil extractable carbon and nitrogen, microbial biomass and microbial metabolic activity in response to warming and increased precipitation in a semiarid Inner Mongolian grassland. *Geoderma*, 2013, 206: 24-31.
- [38] 李延茂, 胡江春, 汪思龙, 王书锦. 森林生态系统中土壤微生物的作用与应用. *应用生态学报*, 2004, 15(10): 1943-1946.
- [39] 刘秉儒. 贺兰山东坡典型植物群落土壤微生物量碳、氮沿海拔梯度的变化特征. *生态环境学报*, 2010, 19(4): 883-888.
- [40] Powlson D S, Boroks P C, Christensen B T. Measurement of soil microbial biomass provides an early indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(2): 159-164.
- [41] Lovell R D, Jarvis S C, Bardgett R D. Soil microbial biomass and activity in long-term grassland: effects of management changes. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(7): 969-975.
- [42] 吴金水, 林启美, 黄巧云, 肖和艾. 土壤微生物生物量测定方法及其应用. 北京: 气象出版社, 2006: 71-74.
- [43] 林黎, 崔军, 陈学萍, 方长明. 滩涂围垦和土地利用对土壤微生物群落的影响. *生态学报*, 2014, 34(4): 899-906.
- [44] Balsler T C, Wixon D L. Investigating biological control over soil carbon temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 2009, 15(12): 2935-2949.
- [45] Gaston K J. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 2000, 405(6783): 220-227.
- [46] Siciliano S D, Palmer A S, Winsley T, Lamb E, Bissett A, Brown M V, Van Dorst J, Ji M K, Ferrari B C, Grogan P, Chu H Y, Snape I. Soil fertility is associated with fungal and bacterial richness, whereas pH is associated with community composition in polar soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 78(6): 10-20.
- [47] Zhang H Z, Shi L L, Wen D Z, Yu K L. Soil potential labile but not occluded phosphorus forms increase with forest succession. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(1): 41-51.
- [48] 张圣喜, 陈法霖, 郑华. 土壤微生物群落结构对中亚热带三种典型阔叶树种凋落物分解过程的响应. *生态学报*, 2011, 31(11): 3020-3026.
- [49] Siles J A, Margesin R. Abundance and diversity of bacterial, archaeal, and fungal communities along an altitudinal gradient in alpine forest soils: what are the driving factors? *Microbial Ecology*, 2016, 72(1): 207-220.
- [50] Bardelli T, Gómez-Brandón M, Ascher-Jenuil J, Fornasier F, Arfaioli P, Francioli D, Egli M, Sartori G, Insam H, Pietramellara G. Effects of slope exposure on soil physico-chemical and microbiological properties along an altitudinal climosequence in the Italian Alps. *Science of the Total Environment*, 2017, 575: 1041-1055.
- [51] 张卫建, 许泉, 王绪奎, 卞新民. 气温上升对草地土壤微生物群落结构的影响. *生态学报*, 2004, 24(8): 1742-1747.
- [52] 谷晓楠, 贺红土, 陶岩, 靳英华, 张心昱, 徐志伟, 王钰婷, 宋祥霞. 长白山土壤微生物群落结构及酶活性随海拔的分布特征与影响因素. *生态学报*, 2017, 37(24): 8374-8384.
- [53] De Vries F T, Hoffland E, Van Eekeren N, Brussaard L, Bloem J. Fungal/bacterial ratios in grasslands with contrasting nitrogen management. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(8): 2092-2103.
- [54] Xu M, Li X L, Cai X B, Gai J P, Li X L, Christie P, Zhang J L. Soil microbial community structure and activity along a montane elevational gradient on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 2014, 64: 6-14.
- [55] Hu L, Xiang Z Y, Wang G X, Rafique R, Liu W, Wang C T. Changes in soil physicochemical and microbial properties along elevation gradients in two forest soils. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2016, 31(3): 242-253.
- [56] Rousk J, Brookes P C, Bååth E. Contrasting soil pH effects on fungal and bacterial growth suggest functional redundancy in carbon mineralization. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(6): 1589-1596.
- [57] Kotas P, Šantrůčková H, Elster J, Kaštovská E. Soil microbial biomass, activity and community composition along altitudinal gradients in the High

- Arctic (Billefjorden, Svalbard). *Biogeosciences*, 2018, 15(6): 1879-1894.
- [58] Feng X J, Simpson M J. Temperature and substrate controls on microbial phospholipid fatty acid composition during incubation of grassland soils contrasting in organic matter quality. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(4): 804-812.
- [59] Atlas R M, Bartha R. *Microbial Ecology: Fundamentals and Applications*. Reading, Mass: Addison-Wesley Pub. Co, 1981.
- [60] Huang C Y, Jien S H, Chen T H, Tian G L, Chiu C Y. Soluble organic C and N and their relationships with soil organic C and N and microbial characteristics in moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) plantations along an elevation gradient in Central Taiwan. *Journal of Soils and Sediments*, 2014, 14(6): 1061-1070.
- [61] Zimmermann M, Leifeld J, Conen F, Bird M I, Meir P. Can composition and physical protection of soil organic matter explain soil respiration temperature sensitivity? *Biogeochemistry*, 2012, 107(1/3): 423-436.
- [62] Salinas N, Malhi Y, Meir P, Silman M, Cuesta R R, Huaman J, Salinas D, Huaman V, Gibaja A, Mamani M, Farfan F. The sensitivity of tropical leaf litter decomposition to temperature: results from a large-scale leaf translocation experiment along an elevation gradient in Peruvian forests. *New Phytologist*, 2011, 189(4): 967-977.
- [63] Clemmensen K E, Michelsen A, Jonasson S, Shaver G R. Increased ectomycorrhizal fungal abundance after long-term fertilization and warming of two arctic tundra ecosystems. *New Phytologist*, 2006, 171(2): 391-404.
- [64] Bahram M, Kõljalg U, Courty P E, Diédhiou A G, Kjølner R, Põlme S, Ryberg M, Veldre V, Tedersoo L. The distance decay of similarity in communities of ectomycorrhizal fungi in different ecosystems and scales. *Journal of Ecology*, 2013, 101(5): 1335-1344.
- [65] Tian J Q, Wu B, Chen H, Jiang N, Kang X M, Liu X Z. Patterns and drivers of fungal diversity along an altitudinal gradient on Mount Gongga, China. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(12): 2856-2865.
- [66] 陈岳民, 高金涛, 熊德成, 袁萍, 曾晓敏, 谢锦升, 杨玉盛. 土壤增温对中亚热带杉木幼林土壤微生物群落结构和有效氮的影响. *亚热带资源与环境学报*, 2016, 11(4): 1-8.
- [67] Fang Y T, Zhu W X, Gundersen P, Mo J M, Zhou G Y, Yoh M. Large loss of dissolved organic nitrogen from nitrogen-saturated forests in subtropical China. *Ecosystems*, 2009, 12(1): 33-45.
- [68] Dail D B, Davidson E A, Chorover J. Rapid abiotic transformation of nitrate in an acid forest soil. *Biogeochemistry*, 2001, 54(2): 131-146.
- [69] Fitzhugh R D, Lovett G M, Venterea R T. Biotic and abiotic immobilization of ammonium, nitrite, and nitrate in soils developed under different tree species in the Catskill Mountains, New York, USA. *Global Change Biology*, 2003, 9(11): 1591-1601.
- [70] Schimel J P, Bennett J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 2004, 85(3): 591-602.