

DOI: 10.5846/stxb201901190150

林婉奇, 薛立. 基于 BIOLOG 技术分析氮沉降和降水对土壤微生物功能多样性的影响. 生态学报, 2020, 40(12): 4188-4197.

Lin W Q, Xue L. Analysis of effects of nitrogen deposition and precipitation on soil microbial function diversity based on BIOLOG technique. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4188-4197.

基于 BIOLOG 技术分析氮沉降和降水对土壤微生物功能多样性的影响

林婉奇, 薛立*

华南农业大学林学与风景园林学院, 广州 510642

摘要: 土壤微生物是有机物分解和养分循环的主要介质, 因此在维持土壤的功能多样性和持续性方面发挥着关键作用。气候变化驱动因素会影响土壤微生物的生理活动, 引起其群落结构和功能多样性的改变, 并对生物地球化学循环和气候-生态系统反馈产生连锁效应, 其中氮沉降和降水是全球气候变化的研究热点。土壤氮(N)的有效性有可能通过改变微生物的群落组成以调节微生物对降水变化的响应, 但目前关于 N 沉降和降水及其交互作用对土壤微生物群落功能多样性的影响机制仍不清楚。为了准确预测未来气候条件下生态系统的功能状况, 需要更好地了解土壤微生物对环境变化的响应。基于 BIOLOG 技术综述了氮沉降和降水变化及其交互作用对土壤微生物功能多样性影响的相关研究进展, 可以为进一步研究全球气候变化背景下地下生态学的发展提供参考。另外, 分析阐述了当前工作中存在的一些主要瓶颈, 并对未来的研究热点进行了探讨和展望。

关键词: BIOLOG; 氮沉降; 降水; 土壤微生物; 功能多样性

Analysis of effects of nitrogen deposition and precipitation on soil microbial function diversity based on BIOLOG technique

LIN Wanqi, XUE Li*

South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Abstract: As an important component in regulating belowground ecological processes, the soil microbes are primary mediators of organic matter decomposition and nutrient cycling, and thus play a key role in maintaining function and sustainability of terrestrial ecosystems. Climate change affects the physiological activities of soil microbes, which causes changes of soil microbial community structure and functional diversity and cascades the effects on biogeochemical cycling and climate-ecosystem feedbacks. Among them, nitrogen deposition and precipitation are research hotspots of global climate change. The external nitrogen (N) addition or atmospheric N deposition has been found to affect the aboveground biology processes and the underground biochemistry of soil, both directly and indirectly. Soil N availability has the potential to mediate microbial responses to changes in precipitation by altering the microbial community composition, but the interactions between N nitrogen deposition and precipitation pattern on soil microbial community structure and function still remain unclear. Additionally, changes in soil microbial function and community composition may trigger a series of responses, such as impacting litter and organic matter decomposition rates, humus formation nutrient transformation and cycling, and then alter the interaction between soil microbes and plant communities. Improving understanding of soil microbes that responds to environmental variation is needed for accurate prediction of ecosystem function in the future climatic conditions. Based on this, a review is presented about progress on the impacts of nitrogen deposition and changes in

基金项目: 中央财政林业科技推广示范项目(2015-GDTK-07)

收稿日期: 2019-01-19; 网络出版日期: 2020-04-09

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: forxue@scau.edu.cn

precipitation pattern, and their interactions on soil microbial functional diversity, which is critical to provide a theoretical basis and scientific reference for further research on the development of underground ecology under global climate change. At the same time, problems and shortcomings existing in the current work are analyzed and key scientific issues in future research are also discussed and previewed.

Key Words: BIOLOG; nitrogen deposition; precipitation; soil microbe; functional diversity

氮(N)沉降和降水格局变化是全球气候变化的两个重要组成部分^[1]。由于生产和生活中大量化石燃料的燃烧和化学肥料的过度使用,过去 100 年来氮沉降量显著增加,在亚洲温暖潮湿的气候带尤为明显^[2]。在大多数地区,氮是限制植物生长的主要因子,低速率的氮沉降促进森林的生长^[3],而慢性高氮输入会导致许多不利影响,包括增加温室气体排放^[4]、养分不平衡^[5]及土壤酸化^[6]等。目前大多数陆地生态系统的氮沉降量持续增加,预计到 2050 年,氮沉降速度将是当前的两倍,氮沉降量将超过生态系统的关键负荷量^[7]。在全球气候变化背景下,降水变化通过改变土壤的通透性进而影响陆地生态系统的地下生态过程。据预测,高纬度地区降水量将增加,大多数亚热带地区降水量将减少^[4]。降水能增加土壤湿度,有助于氮肥肥效的发挥。同时,氮沉降和降水的变化会引起土壤微生物群落结构和功能多样性的改变,并对生物地球化学循环和气候—生态系统反馈产生连锁效应^[8]。

土壤微生物是许多关键生态系统变化的重要驱动力,在维持生态系统功能和服务中起关键作用^[9]。土壤微生物多样性是土壤质量变化的重要指标^[10]。国内外关于土壤微生物多样性的研究集中在物种、功能、结构及遗传多样性四个方面^[11]。其研究方法也在不断的改进,主要包括磷脂脂肪酸法(PLFA)^[12-14]、BIOLOG 微量分析法^[7, 15]、变性梯度凝胶电泳技术(DGGE)^[16-17]和高通量测序技术^[18-20]等。其中,BIOLOG 技术以群落水平碳源利用类型为基础的 BIOLOG 氧化还原技术为研究土壤微生物群落功能多样性提供了一种简单、快速的方法,并得以广泛应用。目前,关于微生物多样性的研究多侧重于物种、结构和遗传三个方面,对功能多样性研究相对较少。土壤微生物功能多样性是指土壤微生物群落所能执行的功能范围以及这些功能的执行过程,对于明确不同环境中微生物群落的作用具有重要意义^[21]。另外,微生物各官能团在决定各种土壤生化反应中亦具有关键作用^[22]。土壤微生物群落功能多样性可能受到环境(非生物和生物)因素和人为措施的直接和间接影响^[23],其群落组成和功能的变化可能引发一系列反应,如影响凋落物和有机质的分解速率、腐殖质的形成以及养分的转化和循环,进而影响土壤微生物和植物群落之间的相互作用^[15]。

近二十几年来,用来鉴定细菌在土壤间的功能差异性的 BIOLOG 技术取得了长足进步^[24],BIOLOG 分析技术通过微生物对不同碳源的利用特点来直观反映土壤微生物的功能多样性而被广泛应用^[25]。目前,缺乏有关氮沉降和降水对土壤微生物功能多样性影响的综述,作者对国内外这一研究内容进行总结,可以为全球气候变化背景下土壤微生物群落功能多样性的研究提供参考。

1 氮沉降对土壤微生物代谢和碳源利用的影响

全球性的大气氮沉降日趋严重,影响了土壤微生物的分解,进而导致土壤养分有效性的变化^[26]。开展土壤微生物多样性研究技术难度大、方法要求高。国内外关于氮沉降对土壤微生物功能多样性影响的研究起步较晚,多见于森林^[27-29]、草原^[15, 30-31]、湿地^[32-33]等生态系统(表 1)。

1.1 氮沉降对土壤微生物代谢活性的影响

N 是土壤中最常见的限制性营养元素,主要通过氮的固定进入生态系统,增加氮沉降可能会改变土壤微生物群落的组成及其对生态系统结构和功能的反馈^[34]。BIOLOG 板的平均颜色变化率(AWCD)的值越高代表了土壤微生物群落代谢活性越高^[35]。氮沉降对土壤微生物代谢活性的影响主要包括以下两个方面:

(1) 促进作用:在氮含量较低的土壤中,会产生氮限制,故施氮有助于缓解氮限制,改善土壤有效氮含量,

从而促进土壤微生物的碳代谢功能活性^[36]。隋心等^[32]和吴松芹等^[33]的研究发现,湿地土壤微生物的 AWCD 值随着土壤氮含量的增加而逐渐上升,且均高于对照处理。这可能是因为施氮促进了植物的生长,地上较高的生物量会返回土壤,为土壤微生物群落提供充足的碳源,从而促进了微生物的碳代谢活性。植物群落与土壤微生物群落之间的相互作用是众所周知的。一方面,植物生产力影响土壤微生物群落的功能多样性^[36];另一方面,土壤微生物功能和群落组成的变化通过影响凋落物和有机物分解速率、腐殖质形成、营养转化和循环,进一步改变植物群落和微生物群落之间的相互作用^[15]。因此氮沉降对土壤微生物代谢活性的影响还需要进一步深入研究。

表 1 基于 BIOLOG 技术分析氮沉降对土壤微生物功能多样性的影响

Table 1 Study on the effect of nitrogen deposition on soil microbial function diversity based on BIOLOG analysis

土壤类型 Soil type	样本来源 Sample sources	结论 Conclusions	文献来源 Literature sources
森林土壤 Forest soil	马萨诸塞州中部的温带森林	长期添加 N 会通过降低活性真菌生物量、真菌:细菌生物量比率、外生菌根真菌物种多样性、木质素降解活性和分解代谢均匀度来影响微生物群落组成和功能多样性	[27]
森林土壤 Forest soil	湖南省森林植物园	不同水平的外源氮添加处理对土壤微生物群落代谢功能有不同程度的影响。氮添加促进了土壤微生物细菌的代谢功能,而抑制了土壤微生物真菌和酵母菌的活性	[28]
森林土壤 Forest soil	中国亚热带杉木人工林	低氮沉降促进了土壤微生物的生物量和功能多样性,中度或高氮沉降则表现为抑制作用	[29]
草原土壤 Steppe soil	内蒙古草原生态系统研究站	高氮处理下植物地下生物量显著下降,不适合土壤微生物群落功能多样性的提高和改善。而低氮处理下土壤水分利用率较高,植物地上生物量较高,促进了土壤微生物功能多样性的提高	[15]
草原土壤 Steppe soil	新西兰汉密尔顿附近的牧草试验地	随着施氮量的增加,土壤微生物区系和线虫种群的功能多样性不断下降,说明施氮量会影响群落结构	[30]
草原土壤 Steppe soil	中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站	连续 5 年高氮处理显著降低了内蒙古典型草原土壤微生物利用碳源的能力和微生物功能多样性,改变了微生物利用碳功能群结构	[31]
湿地土壤 Wetland soil	黑龙江省三江平原湿地生态定位研究站	氮沉降的增加会改变土壤营养物质的有效性和土壤微生物对底物的利用模式,显著增加土壤微生物的活性,从而引起微生物群落结构组成发生相应的改变	[32]
湿地土壤 Wetland soil	江苏省盐城国家级自然保护区	不同氮沉降条件下湿地土壤微生物群落代谢特征具有较为明显的差异。外源氮的大量输入,会导致土壤理化性质发生变化,进而影响土壤微生物的代谢活性	[33]

(2)抑制作用:过量的氮沉降产生的土壤酸化以及铝毒效应将导致土壤对微生物群落的胁迫程度加深,改变了微生物的群落结构,进而抑制了土壤微生物类群(细菌、真菌和原生动物等)的代谢活性^[15,29,37-38]。在新西兰汉密尔顿附近的两个牧草试验点的研究表明,长期施氮降低了土壤微生物的 AWCD 值,抑制了其代谢活性^[30]。在内蒙古草原样地,经过连续 5a 施用氮肥,降低了土壤微生物的 AWCD 值^[31]。苏丹等^[39]的研究也发现,适量施氮促进了桉树林土壤微生物群落的代谢活性,但过量的氮沉降会对其产生抑制作用。

1.2 氮沉降对土壤微生物碳源利用的影响

微生物利用碳源的特点是一个非常重要的表征特性,关系到微生物种群之间的生长繁殖和生存竞争,曾用于微生物的数值分类,也被称为微生物的“新陈代谢指纹治”^[40]。大多数土壤微生物是异养型生物,通过对碳源的利用而驱动土壤的功能变化。氮沉降影响土壤养分的有效性,引起微生物对碳源利用的变化,最终改变微生物群落的结构和功能^[41]。

目前关于氮沉降条件下土壤微生物对不同类型碳源利用模式的研究还没有统一定论,这可能是因为微生

物群落对土壤环境变化和胁迫高度敏感,导致微生物 C 利用模式的变化与环境参数的变化有关^[42],且不同碳源类型存在不同的官能团,如碳水化合物(R-C=O)、氨基酸(-NH₂和-COOH)、羧酸(-COOH)、酚类化合物(-OH)、胺(-NH₂)和聚合物(单体)^[43]。Frey 等^[27]报道了高氮处理下硬木林土壤微生物对碳水化合物和羧酸对细菌具有抑制作用酸的相对利用率显著降低,对柠檬酸和丙二酸的利用率显著提高。Chakraborty 等^[41]发现,氮肥的施用降低了土壤微生物群落分解代谢氨基酸和胺类碳源的能力。朱凡等^[44]发现,施氮后酵母菌提高了利用羧酸类和聚合类的能力,而对糖类的利用能力下降;土壤厌氧菌对氨基酸类和核苷类碳源的利用能力得到提高,而对羧酸类、糖类和有机酸类的利用能力下降;革兰氏菌对无机盐类和羧酸类的利用能力提高,而对糖类、聚合类、其他氨基酸类碳源的利用能力下降。这可能是不同土壤微生物对土壤环境变化的一种适应机制。马慧君等^[45]的研究报道,在高氮处理时杨树人工林土壤微生物利用酚类碳源的程度最高,在低氮处理时对胺类碳源的利用程度最高。王晶晶等^[46]研究氮磷添加对亚热带常绿阔叶林表层土壤微生物的影响时发现,随着氮添加剂量的增加,土壤微生物对酚类和氨基酸类碳源的利用能力明显提高。

以上结论说明,土壤微生物所表现出对不同类型碳源利用的不一致性是受到多因素的控制的。一方面,氮沉降为土壤输入大量的 NH₄⁺,其在氧化时释放大量的 H⁺,导致土壤的 pH 降低,同时改变土壤碳氮比等理化性质^[43]。另一方面,氮添加促进了陆地植物的生长,植物多样性会通过增加凋落物而影响土壤微生物的结构和功能^[47]。

1.3 氮沉降对土壤微生物多样性指数的影响

McIntosh 多样性指数反映群落物种均匀度;Shannon 多样性指数受微生物群落物种丰富度的敏感影响,反映土壤微生物群落利用碳源程度的变化度和差异度;Simpson 多样性指数可反映土壤微生物群落对常见碳源的利用程度^[46]。不同多样性指数可反映土壤微生物群落功能多样性的不同侧面。施肥时间和施肥量对土壤微生物多样性指数产生重要影响。氮沉降适量时能提高土壤微生物的多样性指数^[32-33],但大多数研究表明长期高氮沉降会抑制土壤微生物的多样性^[30]。Shen 等^[38]的研究发现,土壤微生物群落的多样性指数均随氮肥添加速率的增加而呈下降趋势。Yuan^[29]的研究发现,低氮处理对土壤微生物的 Shannon 指数和 McIntosh 指数具有促进作用,高氮处理为抑制作用,不同施氮水平对土壤微生物的 Simpson 指数无显著影响。然而,Cui 等^[47]研究 4 年氮添加对华东常绿阔叶林土壤细菌群落的变化却发现,高氮沉降促进了土壤微生物的 Shannon 指数,对 Simpson 指数没有显著影响。这可能与植被类型、土壤性质和气候条件等因素有关。

大多数研究表明,不同的土壤微生物群落对 N 沉降的响应也可能不同^[48-50]。如郁培义等^[28]的研究发现,氮添加显著促进了真菌的丰富度指数,抑制了其优势度和均匀度指数,而对厌氧菌没有显著影响。Wang 等^[51]的研究亦发现,高氮沉降促进了真菌的丰富度指数,却对细菌具有抑制作用。朱凡等^[44]的实验却发现,施氮后厌氧菌、真菌和革兰氏菌 3 种微生物的丰富度增加,均匀度和优势度降低。一方面,氮素富集会致土壤酸化,造成氮素的转化和循环失调;另一方面,氮添加能促进喜氮素种群的代谢活性,从而降低土壤微生物群落均匀度和优势度^[44]。总的来说,喜氮的物种更容易在氮沉降条件下生存,而厌氮物种随着施氮水平的增加则逐渐沦为衰退种^[52]。

2 降水对土壤微生物代谢和碳源利用的影响

降水通过加速土壤中养分的溶解而提高土壤养分的有效性,从而对陆地生态系统造成影响^[26]。一般来说,降水对土壤微生物群落具有短期和长期影响。降水在短期内形成干湿交替,水的添加可以通过提高水溶性养分含量而影响土壤理化特性和植物的生长,进而改变土壤微生物结构和功能多样性^[53-64](表 2)。目前,缺乏有关长期降水对土壤微生物群落结构和功能影响的研究^[65-67]。

2.1 降水对土壤微生物代谢活性的影响

降水变化可以强烈影响土壤 C 储存,改变陆地生态系统生物地球化学过程的速率,最终可能导致土壤微生物功能多样性的改变^[68]。大多数研究发现水分添加对土壤微生物的代谢活性具有显著的促进作用^[69-71]。

如王杰等^[55]的研究表明,水分添加处理提高了土壤微生物的 AWCD 值,增强了微生物的碳源利用率。Li 等^[72]研究亦发现,降水促进了土壤微生物代谢活性的 AWCD 值,主要原因为:(1)水分添加直接影响土壤性质,改变土壤微生物的生理状况,同时调节土壤酶和土壤理化性质,进而影响微生物组成与活性^[73];(2)水分添加可以提高植物生产力,促进植物根系发育,为土壤能提供更多有效碳源,微生物对土壤碳源的利用率随之增加,从而促进了微生物活性^[69]。

表 2 降水对土壤微生物功能多样性的短期影响

Table 2 Study on the short-term effects of precipitation on soil microbial function diversity

类型 Type	结论 Conclusions	文献来源 Literature sources
碳源代谢特征 Metabolic characteristics of carbon sources	大多数研究发现水分添加对土壤微生物的代谢活性具有显著的促进作用	[53-55]
	雨前土壤水分含水量处于近饱和状态,降水对土壤微生物多样性具有抑制作用或无显著影响	[56-59]
碳源利用能力 Utilization ability of carbon sources	土壤微生物的碳源利用特点与试验时间长短、生态系统类型、土壤理化性质和土壤基质等多种因素有关,因而呈现出多样化的响应特征	[60]
多样性指数 Diversity index	微生物本身对环境水分条件的变化具有不同的适应性,细胞壁厚实、坚固且原生质对环境变化适应性强的微生物类群能较好的适应土壤的水势变化	[61]
	在水分限制的干旱、半干旱生态系统,降水对土壤微生物多样性具有正效应。	[62-63]
	在水分充足的湿生环境中,降水增加对土壤微生物多样性具有抑制作用或无显著影响	[55,64]

降雨前土壤含水量对土壤微生物群落多样性有重要影响。雨前土壤含水量处于近饱和状态,降水对土壤微生物多样性具有抑制作用或无显著影响。李华等^[74]研究不同地下滴灌制度下黄瓜土壤的微生物多样性发现,AWCD 值随着灌水量的增加呈先升后降的趋势,说明过量的水分添加会抑制土壤微生物的代谢活性。刘亚军等^[75]研究湿地土壤微生物的碳源代谢活性发现,湿润组土壤微生物代谢活性 AWCD 值高于淹水组和干燥组,表明湿润土壤环境的土壤微生物活性高,且干燥比淹水更不利于微生物利用碳源物质进行生长,说明当土壤水分含量达到过饱和状态时,水分添加改变土壤酶和土壤理化性质,限制土壤微生物对一些化合物的分解,因而降低了微生物的活性^[73]。然而,靳正忠等^[76]及 Xi 和 Bloor^[77]的研究发现,降水对土壤微生物的碳源代谢能力没有显著影响。这可能因为土壤微生物的代谢活性还受植物种特性的影响^[78]。

2.2 降水对土壤微生物碳源利用的影响

土壤微生物对不同类碳源的利用强度可以反映土壤肥力与质量的变化,体现其群落结构在碳素物质转化和能量流动中的协同与竞争作用^[79]。降水变化改变了土壤养分的平衡和有效性,使微生物群落结构变得不稳定。另外,土壤微生物的碳源利用特点与试验时间长短、生态系统类型、土壤理化性质和土壤基质等多种因素有关,因而呈现出多样化的响应特征^[55]。目前关于不同降水条件下土壤微生物群落对不同类碳源的利用强度具有不确定性。土壤含水量较低的干旱地带,降水增加可以促进土壤的酶活性和异养呼吸微生物的生理变化,从而增加底物的可利用性^[8]。如 Zhang 等^[8]发现降水促进半干旱草原土壤细菌对氨基酸、碳水化合物、羧酸和聚合物的利用率。Li 等^[72]的研究表明,降水增减 30%促进了土壤微生物对碳水类化合物碳源的利用率,抑制了对胺类碳源的利用率。张超宇等^[70]的研究表明,水分添加显著促进了土壤微生物群落对胺类和酸类的碳源利用率,抑制了对碳水类碳源的利用率。展小云等^[78]报道,加水处理促进土壤微生物对胺类的代谢,但未达显著水平。Xi 和 Bloor^[77]的研究也得出相似的结论。这可能是由于蛋白质聚合的调节、氮矿化以及根系分泌物的数量和质量的变化的变化所致。

2.3 降水对土壤微生物多样性指数的影响

降水变化可通过直接改变微生物的生存环境和间接影响植物来影响土壤微生物群落^[80]。人们普遍认

为,微生物本身对环境水分条件的变化具有不同的适应性。微生物细胞壁的特征决定了其对干湿胁迫的适应性。细胞壁厚实、坚固且原生质对环境变化适应性强的微生物类群能较好的适应土壤的水势变化^[81]。Manzoni 等^[82]的研究发现,真菌对干燥条件的耐受性高于细菌,而革兰氏阴性细菌对土壤水分变化更敏感。主要原因是适应性策略允许土壤真菌通过其广泛的菌丝网络调节渗透压,使真菌将内部水分和养分转移到干燥的斑块上^[83]。虽然许多土壤细菌物种具有渗透传导和渗透调节机制,但是它们需要在土壤表面和土壤聚集体内的局部水膜进行分散和底物扩散,故更容易受到干旱的影响^[84]。相关研究表明,水分添加可以显著增加土壤真菌^[85]和革兰氏阴性菌的相对丰度^[62]。

降水通过改变土壤含水量进而影响土壤微生物群落的结构和功能。在水分限制的干旱、半干旱生态系统,降水对土壤微生物多样性具有正效应;在水分充足的湿生环境中,降水增加对土壤微生物多样性具有抑制作用或无显著影响,而降水减少可能通过提高土壤的通透性从而促进了微生物的多样性。一些关于沙漠的研究表明,降水变化可以显著促进土壤真菌群落的丰度,从而改变微生物群落的功能动态^[62-63, 66]。Wang 等^[86]的研究显示,降水增加和减少均增加了真菌的均匀度和丰富度,而优势度则反之。张超宇等^[70]的研究发现,微生物的丰富度指数随水分添加量的增加而增加,表明微生物代谢活动对土壤含水量有很强的依赖性。然而,Klimek^[87]的研究发现,水分增加抑制了土壤细菌的丰富度和均匀度指数。王楠楠等^[71]的研究表明,降水增减 30%对微生物多样性指数无显著影响。这可能是因为植物的生长效应可能会掩盖降水带来的影响,因为降水提高了土壤含水量和有机质含量,但植物的生长及其蒸腾作用的加强反过来又会降低土壤含水量,造成降水对土壤微生物碳源利用能力与对照的差异不显著。

3 水氮交互作用对土壤微生物功能多样性的影响

水和氮是生态系统中常发生耦合的两个因子。首先,N 的迁移率和有效性取决于水,降水变化改变了土壤的通透性,对土壤 N 的硝化和反硝化阶段具有重要的调节作用。其次,土壤 N 的添加可以通过提高叶片叶绿素含量和 Robisco 酶的活性来提高植物的光合能力,同时促进了植物的蒸腾作用,导致根系区土壤水分的迅速丧失^[88]。第三,N 的添加可能会提高植物的生产力,增加植被冠层的光截获并降低土壤表面的蒸发速率^[89]。因此,水和氮的交互作用对土壤微生物群落的影响比较复杂,主要有促进作用、拮抗作用、无显著影响 3 种观点(表 3)。

表 3 水氮交互作用对土壤微生物功能多样性的影响

Table 3 Effects of nitrogen deposition and precipitation on soil microbial function diversity

观点 Views	结论 Conclusions	文献来源 Literature resources
促进作用 Facilitation effect	水氮交互作用显著提高了土壤微生物碳源利用效率	[90-91]
拮抗作用 Antagonistic effect	水分添加能够减少氮肥对微生物的抑制作用,对土壤微生物群落具有拮抗作用	[7]
无显著影响 No significant effect	水氮的交互作用对土壤微生物多样性和碳源利用率均没有显著影响	[77]

(1)促进作用。毕捷等^[90]的研究发现,单独施氮和单独增加水分对微生物群落的碳源利用的影响均不显著,而水氮交互作用显著提高了土壤微生物碳源利用效率。他们在贝加尔针茅草原上,连续两年的水分与氮素添加处理发现,土壤微生物群落的 C 源利用率对水氮交互作用比单独添加 N 或水更敏感^[91]。(2)拮抗作用。水分添加能够减少氮肥对微生物的抑制作用,水分与氮素添加处理改变了微生物的碳源利用模式和功能多样性。Sun 等^[7]的研究发现,水和氮添加对土壤微生物群落具有拮抗作用。在 2012 年,N 添加可能诱导和扩大水处理的效果,而添加水可能抵消微生物底物利用率对 N 添加的负效应。水和 N 之间的单侧正/负相互作用共同影响微生物的底物利用率,这与以上的双侧正相互作用的结论形成对比。此外,在 2011 年水与氮之间没有存在任何相互作用,这表明水和氮的相互作用对土壤微生物对底物利用率的影响可能仅发生在某些气

候条件下,例如在高降雨量的气候条件下。(3)无显著影响。Xi 等^[77]研究一个模范草原社区的户外中型实验中发现,水氮的交互作用对细菌的多样性和碳源利用率均没有显著影响。当所研究的生态系统已达到氮饱和和状态,或氮沉降速率远远低于氮矿化和硝化速率,且水分条件充足,此时少量施氮只是增加很少一部分必需元素,故对系统影响不大。

4 展望

在全球气候变化背景下,氮沉降和降水对土壤微生物的影响日益受到关注。然而,因受微生物种类繁多、土壤系统复杂、生态系统成分间联系复杂和实验水平等因素的影响,关于氮沉降或降水对土壤微生物功能多样性影响的研究尚不完善,特别是有关水氮交互作用下土壤微生物功能多样性的研究十分有限,且利用 BIOLOG 技术分析土壤微生物功能多样性存在一定的弊端,因此,今后应加强以下内容的研究:

(1)加强有关水氮交互作用下土壤微生物功能多样性的研究。

(2)简化和完善土壤微生物 BIOLOG 测定程序,降低生产成本和使用成本。由于 BIOLOG 微孔板的价格较为昂贵,难以普遍应用。应通过持续减少多余的碳源,腾出更多的空间用于重复,用少量的特征碳源代替繁多的碳源来反映土壤微生物群落的变化,可以避免冗余数据的提取和计算,较大程度地减少工作量。

(3)结合多种研究方法,以期全面准确地反映土壤微生物的功能多样性。目前土壤微生物功能多样性的研究方法存在很多困难和障碍。一方面,BIOLOG 分析法只能从代谢特性角度反映微生物功能多样性,不能反映具体种属多样性,只有能够利用板上碳源的可培养微生物才能被反映出来;另一方面,多种微生物在 BIOLOG 微孔板的孔中混合培养后,产生的协同效应或拮抗效应会导致微孔板内最终显示的颜色不一定是各种微生物单独产生颜色的简单总和。高通量测序技术提供了更加详细的微生物群落描述,被证明是微生物生态学研究中的一个非常强大的技术。因此,想要全面准确反映土壤微生物的功能多样性,还需利用高通量测序技术对微生物群落结构和微生物对环境变化的反应进行全面分析,提高我们在自然生态系统或管理生态系统中生物地球化学循环的认识。

(4)短期和长期实验相结合,更科学和全面地探讨土壤微生物功能多样性对气候变化的响应机制。目前有关土壤微生物功能多样性的研究主要集中在短期试验,研究结果可以反映出微生物对氮沉降和降水的应激效应,但是受到当时气候条件的影响。在长期试验中,土壤微生物自我调节并逐渐适应变化的环境,可以体现长期气候变化对土壤微生物的影响。

(5)加强氮沉降和降水条件下地表植物和土壤微生物间相互作用的研究。氮沉降和降水通过促进地表植物生长和增加其凋落物而间接影响土壤微生物群落,后者通过分解凋落物和改变土壤养分而影响前者。目前鲜有氮沉降和降水变化背景下的土壤微生物和地表植物之间相互作用机制的研究。因此,加强两者关系的研究有助于弄清土壤微生物对全球变化的响应机制。

参考文献 (References):

- [1] Gruber N, Galloway J N. An earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, 2008, 451(7176): 293-296.
- [2] Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M. *Climate Change 2013: the Physical Science Basis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [3] Solberg S, Dobbertin M, Reinds G J, Lange H, Andreassen K, Fernandez P G, Hildingsson A, de Vries W. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: a stand growth approach. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(8): 1735-1750.
- [4] Alcamo J, Moreno J M, Nováky B, Bindi M, Corobov R, Devoy R J N, Giannakopoulos C, Martin E, Olesen J E, Shvidenko A. *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation And Vulnerability*. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [5] Lu X K, Mo J M, Gilliam F S, Zhou G Y, Fang Y T. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. *Global Change Biology*, 2010, 16(10): 2688-2700.
- [6] Mao Q G, Lu X K, Zhou K J, Chen H, Zhu X M, Mori T, Mo J M. Effects of long-term nitrogen and phosphorus additions on soil acidification in an N-rich tropical forest. *Geoderma*, 2017, 285: 57-63.
- [7] Sun L J, Qi Y C, Dong Y S, He Y T, Peng Q, Liu X C, Jia J Q, Guo S F, Cao C C. Interactions of water and nitrogen addition on soil microbial

- community composition and functional diversity depending on the inter-annual precipitation in a Chinese steppe. *Journal of Integrative Agriculture*, 2015, 14(4): 788-799.
- [8] Zhang N L, Liu W X, Yang H J, Yu X J, Gutknecht J L M, Zhang Z, Wan S Q, Ma K P. Soil microbial responses to warming and increased precipitation and their implications for ecosystem C cycling. *Oecologia*, 2013, 173(3): 1125-1142.
- [9] Ling N, Chen D M, Guo H, Wei J X, Bai Y F, Shen Q R, Hu S J. Differential responses of soil bacterial communities to long-term N and P inputs in a semi-arid steppe. *Geoderma*, 2017, 292: 25-33.
- [10] Huang Z Q, Xu Z H, Chen C R. Effect of mulching on labile soil organic matter pools, microbial community functional diversity and nitrogen transformations in two hardwood plantations of subtropical Australia. *Applied Soil Ecology*, 2008, 40(2): 229-239.
- [11] 林先贵, 胡君利. 土壤微生物多样性的科学内涵及其生态服务功能. *土壤学报*, 2008, 45(5): 892-900.
- [12] Song P, Ren H B, Jia Q, Guo J X, Zhang N L, Ma K P. Effects of historical logging on soil microbial communities in a subtropical forest in southern China. *Plant and Soil*, 2015, 397(1/2): 115-126.
- [13] Chodak M, Klimek B, Niklińska M. Composition and activity of soil microbial communities in different types of temperate forests. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(8): 1093-1104.
- [14] Zhao Q, Classen A T, Wang W W, Zhao X R, Mao B, Zeng D H. Asymmetric effects of litter removal and litter addition on the structure and function of soil microbial communities in a managed pine forest. *Plant and Soil*, 2017, 414(1/2): 81-93.
- [15] He Y T, Qi Y C, Dong Y S, Xiao S S, Peng Q, Liu X C, Sun L J. Effects of nitrogen fertilization on soil microbial biomass and community functional diversity in temperate grassland in inner Mongolia, China. *Clean-Soil, Air, Water*, 2013, 41(12): 1216-1221.
- [16] 夏围围, 贾仲君. 高通量测序和 DGGE 分析土壤微生物群落的技术评价. *微生物学报*, 2014, 54(12): 1489-1499.
- [17] Vega-Avila A D, Gumiere T, Andrade P A M, Lima-Perim J E, Durrer A, Baigori M, Vazquez F, Andreote F D. Bacterial communities in the rhizosphere of *Vitis vinifera* L. cultivated under distinct agricultural practices in Argentina. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2015, 107(2): 575-588.
- [18] Prober S M, Leff J W, Bates S T, Borer E T, Firn J, Harpole W S, Lind E M, Seabloom E W, Adler P B, Bakker J D, Cleland E E, DeCraepeo N M, DeLorenzo E, Hagenah N, Hautier Y, Hofmockel K S, Kirkman K P, Knops J M H, La Pierre K J, MacDougall A S, McCulley R L, Mitchell C E, Risch A C, Schuetz M, Stevens C J, Williams R J, Fierer N. Plant diversity predicts beta but not alpha diversity of soil microbes across grasslands worldwide. *Ecology Letters*, 2015, 18(1): 85-95.
- [19] de Carvalho T S, da Conceição Jesus E, Barlow J, Gardner T A, Soares I C, Tiedje J M, de Souza Moreira F M. Land use intensification in the humid tropics increased both alpha and beta diversity of soil bacteria. *Ecology*, 2016, 97(10): 2760-2771.
- [20] Xia Z W, Bai E, Wang Q K, Gao D C, Zhou J D, Jiang P, Wu J B. Biogeographic distribution patterns of bacteria in typical Chinese forest soils. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1106.
- [21] Preston-Mafham J, Boddy L, Randerson P F. Analysis of microbial community functional diversity using sole-carbon-source utilisation profiles- a critique. *FEMS Microbiology Ecology*, 2002, 42(1): 1-14.
- [22] Wertz S, Degrange V, Prosser J I, Poly F, Commeaux C, Guillaumaud N, Le Roux X. Decline of soil microbial diversity does not influence the resistance and resilience of key soil microbial functional groups following a model disturbance. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(9): 2211-2219.
- [23] Tamilselvi S M, Chinnadurai C, Ilamurugu K, Arulmozhiselvan K, Balachandar D. Effect of long-term nutrient managements on biological and biochemical properties of semi-arid tropical Alfisol during maize crop development stages. *Ecological Indicators*, 2015, 48: 76-87.
- [24] Garland J L, Mills A L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilization. *Applied and Environmental Microbiology*, 1991, 57(8): 2351-2359.
- [25] Rogers B F, Tate III R L. Temporal analysis of the soil microbial community along a toposequence in Pineland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(10): 1389-1401.
- [26] 闫钟清, 齐玉春, 李素俭, 董云社, 彭琴, 贺云龙, 李兆林. 降水和氮沉降增加对草地土壤微生物与酶活性的影响研究进展. *微生物学通报*, 2017, 44(6): 1481-1490.
- [27] Frey S D, Knorr M, Parent J L, Simpson R T. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 159-171.
- [28] 郁培义, 朱凡, 王志勇, 闫文德, 宿少锋, 李天平. 氮添加对樟树林红壤微生物群落代谢功能的影响. *中南林业科技大学学报*, 2013, 33(3): 70-74.
- [29] Yuan Y H. Effects of nitrogen deposition on soil microbial biomass, microbial functional diversity and enzyme activities in fir plantations of subtropical China. *Advanced Materials Research*, 2013, 610-613: 323-330.
- [30] Sarathchandra S U, Ghani A, Yeates G W, Burch G, Cox N R. Effect of nitrogen and phosphate fertilisers on microbial and nematode diversity in pasture soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(7/8): 953-964.
- [31] 齐莎, 赵小蓉, 郑海霞, 林启美. 内蒙古典型草原连续 5 年施用氮磷肥土壤生物多样性的变化. *生态学报*, 2009, 30(20): 5518-5526.
- [32] 隋心, 张荣涛, 刘赢男, 许楠, 倪红伟. 模拟氮沉降对三江平原小叶章湿地土壤微生物功能多样性的影响. *草地学报*, 2016, 24(6): 1226-1233.
- [33] 吴松芹, 汪成忠, 李梦莎. 模拟氮沉降对滨海湿地土壤微生物功能多样性的影响. *土壤*, 2017, 49(6): 1153-1158.
- [34] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, Burton S D, Firestone M K. Changes in microbial community characteristics and soil organic matter with nitrogen additions in two tropical forests. *Ecology*, 2011, 92(3): 621-632.
- [35] 字洪标, 代迪, 胡雷, 阿的鲁骥, 王长庭. 川西北高寒草甸土壤微生物功能多样性对磷(P)添加的响应. *土壤通报*, 2017, 48(3):

- 647-655.
- [36] Liu Z F, Fu B J, Zheng X X, Liu G H. Plant biomass, soil water content and soil N:P ratio regulating soil microbial functional diversity in a temperate steppe: a regional scale study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(3): 445-450.
- [37] 刘蔚秋, 刘滨扬, 王江, 雷纯义. 不同环境条件下土壤微生物对模拟大气氮沉降的响应. *生态学报*, 2010, 30(7): 1691-1698.
- [38] Shen W S, Lin X G, Shi W M, Min J, Gao N, Zhang H Y, Yin R, He X H. Higher rates of nitrogen fertilization decrease soil enzyme activities, microbial functional diversity and nitrification capacity in a Chinese polytunnel greenhouse vegetable land. *Plant and Soil*, 2010, 337(1/2): 137-150.
- [39] 苏丹, 张凯, 陈法霖, 李睿达, 郑华. 施氮对不同有机碳水平梭树林土壤微生物群落碳代谢的影响. *生态学报*, 2015, 35(18): 5940-5947.
- [40] 郝晓晖, 胡荣桂, 吴金水, 汤水荣, 罗希茜. 长期施肥对稻田土壤有机氮、微生物生物量及功能多样性的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(6): 1477-1484.
- [41] Chakraborty A, Chakrabarti K, Chakraborty A, Ghosh S. Effect of long-term fertilizers and manure application on microbial biomass and microbial activity of a tropical agricultural soil. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(2): 227-233.
- [42] Xu Y L, Seshadri B, Bolan N, Sarkar B, Ok Y S, Zhang W, Rumpel C, Sparks D, Farrell M, Hall T, Dong Z M. Microbial functional diversity and carbon use feedback in soils as affected by heavy metals. *Environment International*, 2019, 125: 478-488.
- [43] Kumar U, Shahid M, Tripathi R, Mohanty S, Kumar A, Bhattacharyya P, Lal B, Gautam P, Raja R, Panda B B, Jambhulkar N N, Shukla A K, Nayak A K. Variation of functional diversity of soil microbial community in sub-humid tropical rice-rice cropping system under long-term organic and inorganic fertilization. *Ecological Indicators*, 2017, 73: 536-543.
- [44] 朱凡, 李天平, 郁培义, 宿少锋, 洪湘琦, 陈婷. 施氮对樟树林土壤微生物碳源代谢的影响. *林业科学*, 2014, 50(8): 82-89.
- [45] 马慧君, 张雅坤, 许文欢, 葛之葳, 阮宏华. 模拟氮沉降对杨树人工林土壤微生物群落碳源利用类型的影响. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2017, 41(5): 1-6.
- [46] 王晶晶, 樊伟, 崔珺, 许崇华, 王泽夫, 徐小牛. 氮磷添加对亚热带常绿阔叶林土壤微生物群落特征的影响. *生态学报*, 2017, 37(24): 8361-8373.
- [47] Cui J, Wang J J, Xu J, Xu C H, Xu X N. Changes in soil bacterial communities in an evergreen broad-leaved forest in east China following 4 years of nitrogen addition. *Journal of Soils and Sediments*, 2017, 17(8): 2156-2164.
- [48] Herold M B, Baggs E M, Daniell T J. Fungal and bacterial denitrification are differently affected by long-term pH amendment and cultivation of arable soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 54: 25-35.
- [49] Philippot L, Spor A, Hénault C, Bru D, Bizouard F, Jones C M, Sarr A, Maron P A. Loss in microbial diversity affects nitrogen cycling in soil. *The ISME Journal*, 2013, 7(8): 1609-1619.
- [50] McHugh T A, Morrissey E M, Mueller R C, Gallegos-Graves L V, Kuske C R, Reed S C. Bacterial, fungal, and plant communities exhibit no biomass or compositional response to two years of simulated nitrogen deposition in a semiarid grassland. *Environmental Microbiology*, 2017, 19(4): 1600-1611.
- [51] Wang Q, Wang C, Yu W W, Turak A, Chen D W, Huang Y, Ao J H, Jiang Y, Huang Z R. Effects of nitrogen and phosphorus inputs on soil bacterial abundance, diversity, and community composition in Chinese fir plantations. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1543.
- [52] 鲁显楷, 莫江明, 董少峰. 氮沉降对森林生物多样性的影响. *生态学报*, 2008, 28(11): 5532-5548.
- [53] 张超宇, 程林, 韩梅, 杨利民, 徐怀友. 不同水分处理对白浆参地土壤微生物群落功能多样性和土壤状况的影响. *北方园艺*, 2017, (17): 132-138.
- [54] 王楠楠, 韩冬雪, 孙雪, 国微, 马宏宇, 冯富娟. 降水变化对红松阔叶林土壤微生物功能多样性的影响. *生态学报*, 2017, 37(3): 868-876.
- [55] 王杰, 李刚, 修伟明, 赵建宁, 王慧, 杨殿林. 贝加尔针茅草原土壤微生物功能多样性对氮素和水分添加的响应. *草业学报*, 2014, 23(4): 343-350.
- [56] 刘亚军, 蔡润发, 李赞璟, 刘以珍, 葛刚, 吴兰. 湿地土壤微生物碳源代谢活性对不同水分条件的动态响应——以鄱阳湖为例. *土壤*, 2018, 50(4): 705-711.
- [57] 靳正忠, 雷加强, 李生字, 徐新文. 塔里木沙漠公路防护林土壤微生物活性分异特征. *应用生态学报*, 2013, 24(9): 2464-2470.
- [58] Xi N X, Bloor J M G. Interactive effects of precipitation and nitrogen spatial pattern on carbon use and functional diversity in soil microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 2016, 100: 207-210.
- [59] 展小云, 吴冬秀, 张琳, 张灿娟, 周双喜, 杨云霞. 小叶锦鸡儿根际微生物群落功能多样性对环境变化的响应. *生态学报*, 2010, 30(12): 3087-3097.
- [60] Li G L, Kim S, Park M, Son Y. Short-term effects of experimental warming and precipitation manipulation on soil microbial biomass C and N, community substrate utilization patterns and community composition. *Pedosphere*, 2017, 27(4): 714-724.
- [61] Manzoni S, Schimel J P, Porporato A. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology*, 2012, 93(4): 930-938.
- [62] Bell C W, Acosta-Martinez V, McIntyre N E, Cox S, Tissue D T, Zak J C. Linking microbial community structure and function to seasonal differences in soil moisture and temperature in a Chihuahuan desert grassland. *Microbial Ecology*, 2009, 58(4): 827-842.
- [63] Cregger M A, Schadt C W, McDowell N G, Pockman W T, Classen A T. Response of the soil microbial community to changes in precipitation in a semiarid ecosystem. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(24): 8587-8594.

- [64] Wang M, Shi S, Lin F, Hao Z Q, Jiang P, Dai G H. Effects of soil water and nitrogen on growth and photosynthetic response of Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*) seedlings in northeastern China. *PLoS One*, 2012, 7(2): e30754.
- [65] Behan-Pelletier V, Newton G. Computers in biology: linking soil biodiversity and ecosystem function—the taxonomic dilemma. *BioScience*, 1999, 49(2): 149-153.
- [66] Collins S L, Sinsabaugh R L, Crenshaw C, Green L, Porras-Alfaro A, Stursova M, Zeglin L H. Pulse dynamics and microbial processes in aridland ecosystems. *Journal of Ecology*, 2008, 96(3): 413-420.
- [67] Bell C W, Tissue D T, Loik M E, Wallenstein M D, Acosta-Martinez V, Erickson R A, Zak J C. Soil microbial and nutrient responses to 7 years of seasonally altered precipitation in a Chihuahuan desert grassland. *Global Change Biology*, 2014, 20(5): 1657-1673.
- [68] Kardol P, Cregger M A, Company C E, Classen A T. Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects. *Ecology*, 2010, 91(3): 767-781.
- [69] Vanegas J, Landazabal G, Melgarejo L M, Beltran M, Uribe-Vélez D. Structural and functional characterization of the microbial communities associated with the upland and irrigated rice rhizospheres in a neotropical Colombian savannah. *European Journal of Soil Biology*, 2013, 55: 1-8.
- [70] 张超宇, 程林, 韩梅, 杨利民, 徐怀友. 不同水分处理对白浆参地土壤微生物群落功能多样性和土壤状况的影响. *北方园艺*, 2017, (17): 132-138.
- [71] 王楠楠, 韩冬雪, 孙雪, 国微, 马宏宇, 冯富娟. 降水变化对红松阔叶林土壤微生物功能多样性的影响. *生态学报*, 2017, 37(3): 868-876.
- [72] Li G L, Kim S, Park M, Son Y. Short-term effects of experimental warming and precipitation manipulation on soil microbial biomass C and N, community substrate utilization patterns and community composition. *Pedosphere*, 2017, 27(4): 714-724.
- [73] Sheik C S, Beasley W H, Elshahed M S, Zhou X H, Luo Y Q, Krumholz L R. Effect of warming and drought on grassland microbial communities. *The ISME Journal*, 2011, 5(10): 1692-1700.
- [74] 李华, 贺洪军, 李腾飞, 张自坤. 不同地下滴灌制度下黄瓜根际微生物活性及功能多样性. *应用生态学报*, 2014, 25(8): 2349-2354.
- [75] 刘亚军, 蔡润发, 李赞璟, 刘以珍, 葛刚, 吴兰. 湿地土壤微生物碳源代谢活性对不同水分条件的动态响应——以鄱阳湖为例. *土壤*, 2018, 50(4): 705-711.
- [76] 靳正忠, 雷加强, 李生字, 徐新文. 塔里木沙漠公路防护林土壤微生物活性分异特征. *应用生态学报*, 2013, 24(9): 2464-2470.
- [77] Xi N X, Bloor J M G. Interactive effects of precipitation and nitrogen spatial pattern on carbon use and functional diversity in soil microbial communities. *Applied Soil Ecology*, 2016, 100: 207-210.
- [78] 展小云, 吴冬喜, 张琳, 张灿娟, 周双喜, 杨云霞. 小叶锦鸡儿根际微生物群落功能多样性对环境变化的响应. *生态学报*, 2010, 30(12): 3087-3097.
- [79] 孙馨宇, 张泉, 张鹏, 吕德国, 秦嗣军. 温度、水分及有机物料对苹果园土壤有机碳转化和微生物群落多样性的影响. *土壤通报*, 2018, 49(4): 822-833.
- [80] Gutknecht J L M, Field C B, Balsler T C. Microbial communities and their responses to simulated global change fluctuate greatly over multiple years. *Global Change Biology*, 2012, 18(7): 2256-2269.
- [81] 孙良杰, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 何亚婷, 刘欣超, 贾军强, 曹丛丛. 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展. *地理科学进展*, 2012, 31(12): 1715-1723.
- [82] Manzoni S, Schimel J P, Porporato A. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology*, 2012, 93(4): 930-938.
- [83] Oren A, Steinberger Y. Catabolic profiles of soil fungal communities along a geographic climatic gradient in Israel. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(10): 2578-2587.
- [84] Carson J K, Gonzalez-Quinones V, Murphy D V, Hinz C, Shaw J A, Gleeson D B. Low pore connectivity increases bacterial diversity in soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(12): 3936-3942.
- [85] Williams M A, Rice C W. Seven years of enhanced water availability influences the physiological, structural, and functional attributes of a soil microbial community. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(3): 535-545.
- [86] Wang N N, Wang M J, Li S L, Sui X, Han S J, Feng F J. Effects of variation in precipitation on the distribution of soil bacterial diversity in the primitive Korean pine and broadleaved forests. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2014, 30(11): 2975-2984.
- [87] Klimek B. Scots pine roots modify the short-term effects of temperature and moisture on soil bacteria and fungi. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2013, 11(2): 173-188.
- [88] Wang M, Shi S, Lin F, Hao Z Q, Jiang P, Dai G H. Effects of soil water and nitrogen on growth and photosynthetic response of Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*) seedlings in northeastern China. *PLoS One*, 2012, 7(2): e30754.
- [89] Harpole W S, Potts D L, Suding K N. Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. *Global Change Biology*, 2007, 13(11): 2341-2348.
- [90] 毕捷, 张乃莉, 梁宇, 蔡禄, 马克平. 施氮和增雨对内蒙古半干旱地区草原土壤微生物群落碳源利用潜力的影响. *中国生态农业学报*, 2012, 20(12): 1586-1593.
- [91] Bi J, Zhang N L, Liang Y, Yang H J, Ma K P. Interactive effects of water and nitrogen addition on soil microbial communities in a semiarid steppe. *Journal of Plant Ecology*, 2012, 5(3): 320-329.