

DOI: 10.5846/stxb201902170281

赵学超, 徐柱文, 刘圣恩, 王清奎. 氮添加对多伦草原土壤微生物呼吸及其温度敏感性的影响. 生态学报, 2020, 40(5): 1551-1561.

Zhao X C, Xu Z W, Liu S E, Wang Q K. Effects of nitrogen addition on soil microbial respiration and its temperature sensitivity in a Duolun grassland ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(5): 1551-1561.

氮添加对多伦草原土壤微生物呼吸及其温度敏感性的影响

赵学超^{1,2}, 徐柱文¹, 刘圣恩^{1,2}, 王清奎^{1,3,*}

1 中国科学院沈阳应用生态研究所森林生态与管理重点实验室, 沈阳 110016

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 中国科学院会同森林生态实验站, 会同 418307

摘要: 人类活动导致氮和磷输入到草原生态系统, 对土壤有机碳循环产生影响, 但是土壤微生物呼吸 (Soil microbial respiration, R_s) 及其温度敏感性 (Q_{10}) 对于氮沉降和磷有效性增加的响应还存在争议。因此, 依托多伦草原氮添加样地 (0, 50 kg N hm⁻² a⁻¹ 和 100 kg N hm⁻² a⁻¹), 并添加磷进行室内恒温培养 (10℃ 和 15℃), 研究氮添加和磷有效性增加对 R_s 及其 Q_{10} 的影响。结果发现: 氮添加显著降低胞壁酸含量和显著增加真菌丰富度 (Fungal richness, F-richness)。与 N0 处理相比, N50 和 N100 处理使累积呼吸量显著降低了 61.2% 和 67.1%, 但 Q_{10} 显著升高了 32.7% 和 50.8%; 磷有效性增加没有对累积呼吸量及其 Q_{10} 产生显著影响。逐步回归结果表明, F-richness 和 pH 值分别是累积呼吸量及其 Q_{10} 最重要的影响因子。研究表明氮添加抑制 R_s , 减少土壤有机碳损失, 但增加气候变暖对多伦草原土壤有机碳分解的影响, 在全球变暖背景下增加土壤有机碳排放的不确定性。

关键词: 氮添加; 磷有效性; 土壤微生物呼吸; 温度敏感性

Effects of nitrogen addition on soil microbial respiration and its temperature sensitivity in a Duolun grassland ecosystem

ZHAO Xuechao^{1,2}, XU Zhuwen¹, LIU Shengen^{1,2}, WANG Qingkui^{1,3,*}

1 CAS Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Shenyang 110016, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Huitong Experimental Station of Forest Ecology, Chinese Academy of Sciences, Huitong 418307, China

Abstract: Increasing input of nitrogen (N) and phosphorus (P) into the grassland ecosystems induced human activities, may have effects on soil organic carbon (SOC) cycle. However, how soil microbial respiration (R_s) and its temperature sensitivity (Q_{10}) respond to N addition and increasing P availability remains unclear. Here, we collected soils from the long-term simulated N deposition site in a temperate grassland in Duolun, northern China (0, 50, 100 kg N hm⁻² a⁻¹), and then added available P before laboratory incubation at two constant temperatures (10 °C and 15 °C) to investigate how N addition and P availability affect R_s and its Q_{10} . The results showed that N addition significantly decreased muramic acid content but increased fungal richness. In the N50 and N100 treatments cumulative respiration was significantly reduced by 61.2% and 67.1% than N0, but Q_{10} was increased by 32.7% and 50.8% compared to the N0 treatment. However, increasing P availability had no effects on cumulative respiration and its Q_{10} . The results of stepwise regression analysis showed that fungal richness and pH were the most important influencing factors of cumulative respiration and its Q_{10} .

基金项目: 国家重点研发计划子课题 (2016YFA0600801-5); 国家自然科学基金项目 (31570466)

收稿日期: 2019-02-17; **网络出版日期:** 2019-12-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wqkui@163.com

respectively. These results suggest that N addition inhibits R_s and reduces SOC loss, but increases the sensitivity of response of SOC decomposition to elevated temperature in the Duolun grassland ecosystem, which may increase CO_2 emissions via SOC decomposition under the continuously warming scenario.

Key Words: nitrogen addition; phosphorus availability; soil microbial respiration; temperature sensitivity

由于化石燃料燃烧和氮肥的使用,陆地生态系统的活性氮输入量约增加 2 倍^[1]。氮在陆地生态系统的富集会影 响土壤有机碳的循环过程^[2]。土壤有机碳被微生物分解产生二氧化碳并排放至大气(即土壤微生物呼吸, Soil microbial respiration, R_s)^[3], 是土壤有机碳的主要损失途径^[4], 是陆地生态系统和大气交换的第二碳通量^[5-7]。土壤有机碳的分解由许多富含氮的分解酶主导^[8], 而氮有效性的增加促进有机碳分解酶的产生^[9], 同时根据微生物化学计量学理论, 氮有效性增加可能促进微生物通过分解有机碳来获取碳^[10], 因此氮添加显著促进 R_s ^[11-12]。但是氮添加引起土壤酸化, 渗透压增加和铝毒效应, 抑制微生物活性^[8,13], 同时根据氮挖掘假说, 氮有效性的增加减缓微生物通过分解有机质来获取氮的过程^[14-15], 从而抑制 R_s ^[16]。此外还有研究表明氮添加对 R_s 几乎无影响^[17-18]。氮添加对森林、草原和农田等生态系统的 R_s 的影响存在差异^[2,19], 主要与生态系统类型、气候和土壤性质有关, 也与氮添加的组分和处理时间长短有关。

氮添加可能改变土壤有机质的 C:N^[20-21]。碳质量温度假说(Carbon quality temperature hypothesis)指出, 高 C:N 的土壤有机碳比低 C:N 的具有更高的温度敏感性(Q_{10})^[22-23], 然而由于土壤理化性质的异质性和缓冲能力的差异, 导致氮添加对土壤有机质 C:N 的影响效应的大小也不相同。同时氮添加可能促进形成难分解的土壤有机质^[24], 可能导致较高的 Q_{10} 。此外 Q_{10} 对氮添加的响应存在差异, 主要表现为增加^[25]、降低^[18,26]和无影响^[19,27]。例如氮添加导致北方森林和寒温带森林的 Q_{10} 增加^[28-29], 但抑制热带森林和温带草原的 Q_{10} ^[26,30]。此外不同氮添加水平, 对 Q_{10} 的影响也不相同^[31]。

氮和磷是微生物生长所必需的营养元素, 其有效性的变化会影响微生物活性, 并直接影响土壤有机碳的循环^[32]。虽然人类活动导致生态系统的氮和磷输入量日益增加^[33], 但磷限制在部分陆地生态系统中普遍存在^[34], 也会对生态系统中碳氮循环关键过程产生影响^[35]。同时土壤中磷有效性降低, 进一步限制土壤微生物活性和生物量^[36], 因此对 R_s 及其 Q_{10} 产生影响^[19,37-39]。例如, 磷添加使温带草原土壤呼吸增加了 14.1%—48.3%, Q_{10} 降低了 12.6%, 但导致高山草原的 R_s 降低了 10.3%^[38,40]。磷有效性增加引起土壤微生物量的变化可能是造成 R_s 及其 Q_{10} 差异的原因之一^[40-41]。

微生物的 C:N:P 是相对稳定的, 并于土壤有机碳的分解过程直接相关^[42]。氮磷输入的增加影响生态系统的化学计量平衡(C:N:P)、功能结构和多样性, 进而对生态系统碳循环的关键过程产生影响^[43]。在氮磷施肥试验的研究中, 施肥导致土壤底物质量和酶活性发生变化^[44], 但是对 R_s 及其 Q_{10} 的影响还存在争议^[8,19,45]。如 Wang 等^[19]研究表明, 氮磷添加抑制 R_s , 但对 Q_{10} 无显著影响; 而 Guo 等^[8]研究发现, 氮磷施肥抑制 R_s 和土壤累积呼吸量, 但显著增加 Q_{10} 。同时, 氮添加引起的土壤酸化会促进铁铝氧化物对磷的固定, 导致磷有效性降低^[46], 因此在氮磷施肥实验结果中可能并不能真实反映磷有效性增加对土壤有机碳分解的影响。但是目前关于氮沉降背景下, 磷有效性增加对 R_s 及其 Q_{10} 影响的研究比较少, 这严重限制了我们对氮磷有效性改变对土壤有机碳循环过程影响的了解。

全球范围内, 草原约占陆地面积的 40%, 并储存约 10% 的土壤碳^[47]。草原生态系统作为我国陆地最大的生态系统^[48], 占国土面积的 41%, 其中温带草原约储存 13.94 Pg C^[49], 在全球碳循环中发挥着重要作用^[50-51]。因此, 本研究依托内蒙古多伦草原的长期氮添加样地, 同时添加磷进行室内培养试验, 研究氮添加和磷有效性如何对 R_s 及其 Q_{10} 产生影响, 了解氮添加及磷有效性增加条件下, 草原土壤有机碳对温度升高的反馈和变化。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验样地位于多伦恢复生态学试验示范研究站(42°2'29"N, 116°17'20"E), 地处内蒙古自治区多伦县。该地区年降雨量为 380 mm, 主要集中于 6—9 月份, 年均温为 2.1 °C, 最低和最高气温分别出现在 1 月和 7 月^[52], 植被主要是以冷蒿 (*Artemisia frigida*)、冰草 (*Agropyron cristatum*) 和西北针茅 (*Stipa sareptana* var. *krylovii*) 等优势种为主^[53]。土壤质地类型为砂质壤土。

1.2 氮添加长期试验与土壤采集

氮添加样地建立于 2005 年, 并设置为 0、50 kg N hm⁻² a⁻¹ 和 100 kg N hm⁻² a⁻¹ 的 3 个处理 (N0、N50 和 N100), 3 个重复, 每个样地为 8 m×8 m, 样地之间设置 1 m 的缓冲带, 其中尿素在每年的 5 月和 6 月各施用一半^[54]。土壤采集时间为 2017 年 8 月。在每个样地随机选取 15 个取样点, 首先去除地表凋落物和石块等, 使用土钻采集 0—10 cm 土壤, 将所采土壤样品混合均匀后, 过 2 mm 筛并挑除细根和石粒等, 一部分在室温条件下将土壤样品风干, 一部分在 4°C 下保存, 另一部分在 -20°C 下保存用于土壤细菌和真菌多样性和丰富度的测定^[55-56]。

1.3 土壤理化性质的测定

风干的土壤样品研磨过 0.25 mm 筛后, 使用元素分析仪 (Elementar) 测定土壤有机碳 (Soil Organic Carbon, SOC) 和全氮 (Total Nitrogen, TN) 含量。土壤样品使用硝酸、氢氟酸和高氯酸消煮, 使用 ICP-AES 测定土壤样品 Ca 含量; 土壤样品经过 NaOH 熔融后, 制备消煮液使用火焰光度计测定土壤全钾 (Total Potassium, TK); 有效磷 (Available Phosphorus, AP) 使用 0.025 mol/L 的 HCl 和 0.03 mol/L 的 NH₄F 混合溶液浸提, 采用流动分析仪 (Seal Analytical AA3) 测定; 土壤 pH 值使用无 CO₂ 的蒸馏水, 以 1:2.5 的土水比浸提测定^[57]。易分解有机碳 (Easily Oxidizable Organic Carbon, EOC) 使用 0.3 mol/L 的 KMnO₄ 溶液处理, 在 565 nm 下比色测定^[58], 难分解有机碳 (Non-Oxidized Organic Carbon) 是使用 SOC 和 EOC 的差值计算得到。土壤中 NH₄⁺-N 使用 2 mol/L 的 KCl 浸提-靛酚蓝比色法测定, NO₃⁻-N 采用 KCl 浸提, 在 220 nm 和 275 nm 波长下比色测定^[59]。

1.4 土壤微生物性质的测定

土壤氨基糖主要包括氨基葡萄糖 (Glucosamine)、氨基半乳糖 (Galactosamine) 和胞壁酸 (Muramic acid), 土壤样品风干后采用糖脲乙酰酯衍生气相色谱法测定, 具体操作过程见 Zhang 等^[60]。土壤细菌和真菌的 α 多样性指数 (Shannon) 和丰富度采用 Illumina HiSeq 高通量测序平台进行测定, 具体操作步骤见 Liu 等^[61]。

1.5 *R_s* 的测定及 *Q₁₀* 的计算

将氮添加处理的土壤样品 (N0、N50 和 N100) 含水率调节到田间持水量的 60%, 在 25 °C 预培养 1 周后, 使用 NaH₂PO₄ 溶液在土壤样品中加入其有效磷 (P) 的 5 倍后混合均匀, 并调节到和培养前含水率一致, 设置处理为 N0、N0P、N50、N50P、N100 和 N100P; 称取 15 g 土壤放于 125 mL 培养瓶中, 在 15 °C 和 10 °C 进行恒温培养, 在培养开始后的 1 d、3 d、5 d 和 8 d 使用 Li-Cor 820 气体分析仪测定 *R_s*。*R_s* 和 *Q₁₀* 计算公式如下:

$$R_s (\mu\text{gC g}^{-1} \text{d}^{-1}) = \frac{P \times V}{R \times T} \times \frac{dC}{dt} \times 12 (\text{g/mol}) \times 3600 \times 24$$

式中, *R_s* 为土壤微生物呼吸速率, *P* 为大气压 (Pa), *V* 为培养瓶体积 (m³), *R* 为理想气体常数 (Pa m⁻³ mol⁻¹ K⁻¹), *T* 为热力学温度 (K), $\frac{dC}{dt}$ 为 CO₂ 随时间增加的斜率, *M* 为干土质量 (g);

$$CR = \sum R_{si}$$

式中, *CR* 为土壤累积呼吸量 (Cumulative Respiration), *R_{si}* 为通过测定的 *R_s* 计算得到的培养期间每一天的土

壤微生物呼吸速率,如 2 d 的 R_s 为 1 d 和 3 d 测定的 R_s 的平均值^[62];

$$Q_{10} = \left(\frac{CR_{T_1}}{CR_{T_2}} \right)^2$$

式中, Q_{10} 表示 CR 的温度敏感性, CR_{T_1} 和 CR_{T_2} 分别是 15℃ 和 10℃ 的土壤累积呼吸量;

不同氮添加量处理的 CR 及其 Q_{10} 对磷有效性增加的响应使用响应比 (Response Ratio, RR) 表示, 其计算公式为:

$$RR_{CR} = \frac{CR_{NXP}}{CR_{NX}}$$

式中, RR_{CR} 为不同氮添加量处理的 CR 对磷有效性增加的响应比, CR_{NXP} 分别表示 N0P、N50P 和 N100P 的土壤累积呼吸量; CR_{NX} 分别对应表示 N0、N50 和 N100 的土壤累积呼吸量;

$$RR_{Q_{10}} = \frac{Q_{10-NXP}}{Q_{10-NX}}$$

式中, $RR_{Q_{10}}$ 为不同氮添加量处理的 Q_{10} 对磷有效性增加的响应比, Q_{10-NXP} 分别表示 N0P、N50P 和 N100P 的 Q_{10} , Q_{10-NX} 分别对应表示 N0、N50 和 N100 的 Q_{10} 。

1.6 数据统计分析

利用多因素方差分析对不同处理的土壤累积呼吸量和 Q_{10} 的数据进行分析, 采用 LSD (Least Significant Difference) 比较氮添加对土壤理化性质和微生物性质、氮和磷对累积呼吸量及其 Q_{10} 和响应比的差异显著性; 使用线性回归分析 Q_{10} 和土壤累积呼吸量与土壤理化性质的相关性, 显著水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 氮添加对土壤理化性质和微生物性质的影响

氮添加显著降低土壤 pH 值 (表 1)。与 N0 相比, N50 和 N100 处理的土壤 pH 值分别降低了 4.4% 和 13.4%。同时氮添加显著降低了 EOC 但升高了 NOC (表 1)。氮添加处理使胞壁酸显著降低, 同时与 N0 相比, N100 处理显著降低细菌香农指数 (B-shannon) (表 2)。但与 N0 相比, N50 和 N100 处理的真菌丰富度 (F-richness) 增加了 1.57 倍和 1.01 倍 (表 2)。因此, 氮添加改变了土壤微生物群落结构。

表 1 多伦氮添加样地的土壤理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties of Duolun N addition sites (mean $\pm$ SE, $N=3$)

	pH	NH_4^+ /(mg/kg)	NO_3^- /(mg/kg)	TK/(g/kg)	AP/(mg/kg)
N0	6.64 $\pm$ 0.03a	94.68 $\pm$ 9.22a	3.82 $\pm$ 0.72b	27.46 $\pm$ 0.29a	2.98 $\pm$ 0.05b
N50	6.35 $\pm$ 0.04b	97.83 $\pm$ 4.23a	5.66 $\pm$ 0.25b	26.82 $\pm$ 0.68a	3.95 $\pm$ 0.43a
N100	5.75 $\pm$ 0.03c	109.77 $\pm$ 9.08a	14.83 $\pm$ 1.46a	27.02 $\pm$ 0.24a	4.11 $\pm$ 0.14a
	SOC/(g/kg)	EOC/(g/kg)	NOC/(g/kg)	Ca/(g/kg)	粘土 Clay/%
N0	17.91 $\pm$ 0.61a	5.56 $\pm$ 0.29a	12.34 $\pm$ 0.71b	2.31 $\pm$ 0.21a	9.88 $\pm$ 0.05a
N50	18.60 $\pm$ 0.73a	3.35 $\pm$ 0.40b	15.26 $\pm$ 0.53a	1.79 $\pm$ 0.50a	12.01 $\pm$ 0.84a
N100	17.52 $\pm$ 0.34a	2.64 $\pm$ 0.32b	14.87 $\pm$ 0.02a	2.10 $\pm$ 0.40a	11.05 $\pm$ 0.43a

同列不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$); 其中 TK: 全钾 Total potassium; SOC: 有机碳 Soil organic carbon; AP: 有效磷 available phosphorus; EOC: 易分解有机碳 Easily oxidizable organic carbon; NOC: 难分解有机碳 Non-oxidized organic carbon

2.2 氮添加和磷有效性增加对 R_s 和累积呼吸量的影响

氮添加显著抑制 R_s 和累积呼吸量 (图 1 和图 2)。在培养期间, N0 处理的 R_s 均显著高于 N50 和 N100 处理。与 N0 相比, N50 和 N100 的累积呼吸量分别显著降低了 61.2% 和 67.1%, 占土壤 SOC 的 0.485% 和 0.531%; 且 N100 的累积呼吸量显著低于 N50, 降低了 15.0% (图 2 和表 3)。即随着氮添加量的增加, 对 R_s 的抑制作用增强。

表 2 多伦氮添加样地的土壤微生物性质

Table 2 Soil microbial properties of Duolun N addition sites (mean $\pm$ SE, $N=3$)

	氨基葡萄糖 Glucosamine/ (mg/kg)	氨基半乳糖 Galactosamine/ (mg/kg)	胞壁酸 Muramic acid/ (mg/kg)	B-richness	B-shannon	F-richness	F-shannon
N0	1081.24 $\pm$ 158.74a	440.07 $\pm$ 61.06a	83.75 $\pm$ 5.27a	2514.67 $\pm$ 187.39a	9.29 $\pm$ 0.07a	463.00 $\pm$ 76.95b	6.26 $\pm$ 0.53a
N50	1302.27 $\pm$ 83.42a	450.94 $\pm$ 28.72a	63.95 $\pm$ 3.36b	2890.33 $\pm$ 94.79a	9.11 $\pm$ 0.06a	1187.67 $\pm$ 34.07a	6.80 $\pm$ 0.31a
N100	1368.76 $\pm$ 46.14a	453.18 $\pm$ 26.30a	65.93 $\pm$ 4.14b	2411.67 $\pm$ 457.40a	8.78 $\pm$ 0.12b	928.33 $\pm$ 161.01a	6.36 $\pm$ 0.41a

同列不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$); 其中, B-richness: 土壤细菌丰富度 Soil bacterial richness; B-shannon: 土壤细菌香农指数 Soil bacterial shannon index; F-richness: 土壤真菌丰富度 Soil fungal richness; F-shannon 土壤真菌香农指数 Soil fungi shannon index

表 3 氮添加和磷有效性对累积呼吸量及其 Q_{10} 的多因素方差分析

Table 3 Results of multivariate ANOVA on the effects of N addition and available P addition on soil cumulative respiration and its temperature sensitivity

	土壤累积呼吸量 Soil cumulative respiration		温度敏感性 Q_{10} Temperature sensitivity	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
N	2009.427	0.000	18.851	0.000
P	0.072	0.790	0.012	0.915
N $\times$ P	22.994	0.000	0.483	0.628
T	27.997	0.000	—	—
N $\times$ T	3.261	0.056	—	—
P $\times$ T	0.285	0.598	—	—
N $\times$ P $\times$ T	0.176	0.840	—	—

N: 氮添加处理 N addition treatments; P: 磷添加处理 Available P addition treatments; T: 培养温度 incubation temperatures

磷有效性增加的主效应对累积呼吸量无影响, 但氮磷有效性增加对累积呼吸量存在交互作用(表 3)。N0P 的累积呼吸量显著低于 N0, 降低了 9.0%, 但是 N50P 和 N100P 的累积呼吸量比 N50 和 N100 分别增加 12.1% 和 13.8%, 但未达到显著性水平(图 2)。N50 和 N100 的累积呼吸量对磷有效性的响应比显著高于 N0 (图 3), 即氮磷有效性的增加促进累积呼吸量。温度升高显著促进累积呼吸量, 在 15 $^{\circ}\text{C}$ 条件下, N50、N50 P、N100 和 N100 P 的累积呼吸量比 10 $^{\circ}\text{C}$ 条件下都分别显著升高了 16.2%、13.3%、18.8% 和 21.2%。

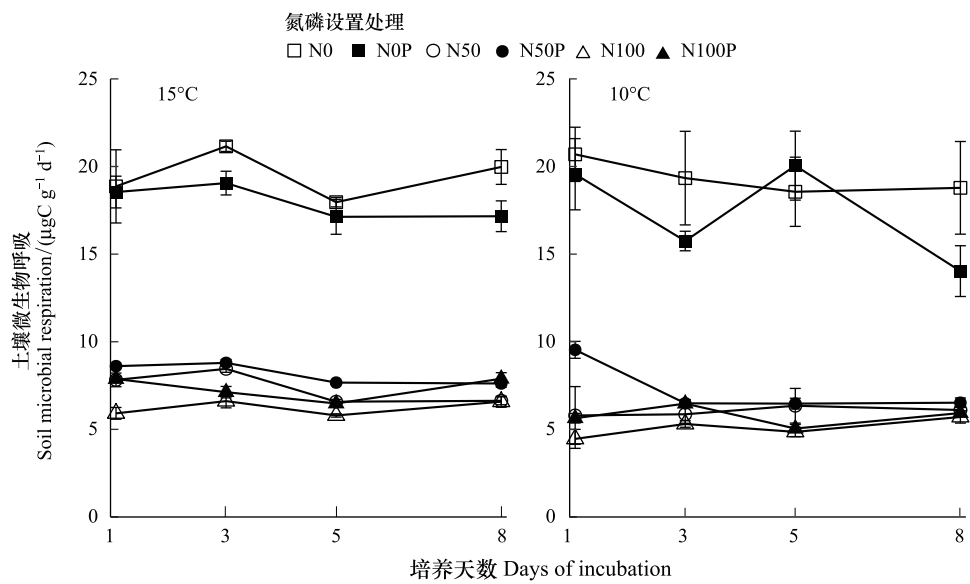


图 1 15 $^{\circ}\text{C}$ 和 10 $^{\circ}\text{C}$ 培养下, 不同处理的土壤微生物呼吸速率(平均值 $\pm$ 标准误, $N=3$)

Fig.1 Soil microbial respiration with incubation time in different treatments at 15 $^{\circ}\text{C}$ and 10 $^{\circ}\text{C}$ (mean $\pm$ SE, $N=3$)

其中 N0, N50 和 N100 分别代表氮添加处理, N0P, N50P 和 N100P 分别代表在氮添加处理的土壤样品中进行磷添加

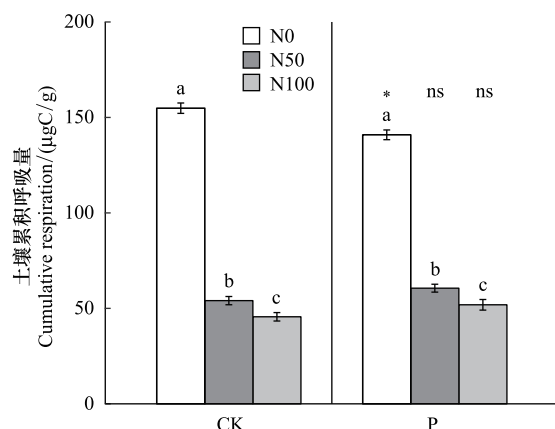


图2 氮添加和磷有效性增加对土壤累积呼吸量的影响

Fig.2 Effects of N addition and P availability increasing on soil cumulative respiration

不同字母间表示氮添加处理间存在显著性差异; * 和 ns 表示相同氮添加水平下, 磷添加处理间的差异性, 其中 * 和 ns 分别表示 $P < 0.05$ 和 $P > 0.05$; 平均值 $\pm$ 标准误, $N = 6$

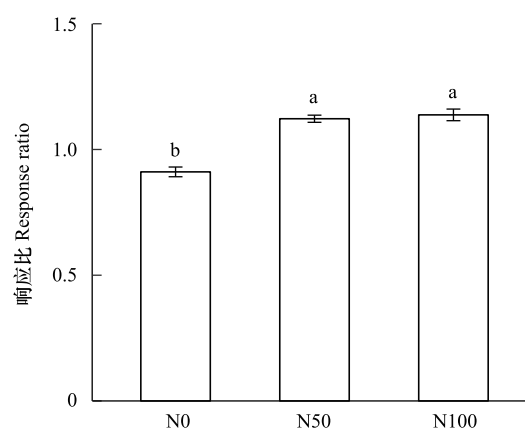


图3 不同氮添加水平下土壤累积呼吸量对磷有效性增加的响应

Fig.3 Response of cumulative respiration to P availability increasing under different N addition treatments

不同字母间表示存在显著性差异, 平均值 $\pm$ 标准误, $N = 6$

2.3 氮添加和磷有效性增加对 Q_{10} 的影响

氮添加显著增加 Q_{10} (表3和图4)。与 N0 相比, N50 和 N100 处理的 Q_{10} 分别增加了 32.7% 和 50.8% (图4)。磷有效性的增加没有对累积呼吸量的 Q_{10} 产生显著影响 (表3)。同时不同氮添加量处理的 $RR_{Q_{10}}$ 之间无显著差异 (图5)。

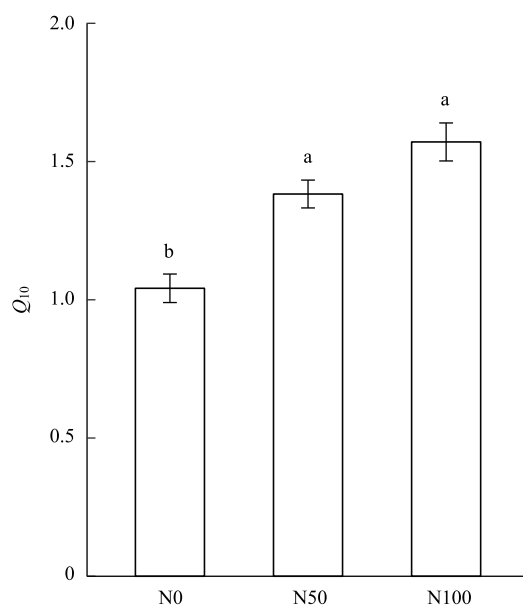


图4 氮添加对 Q_{10} 的影响

Fig.4 Effects of N addition on Q_{10} of soil cumulative respiration

不同字母间表示存在显著性差异, 平均值 $\pm$ 标准误, $N = 6$

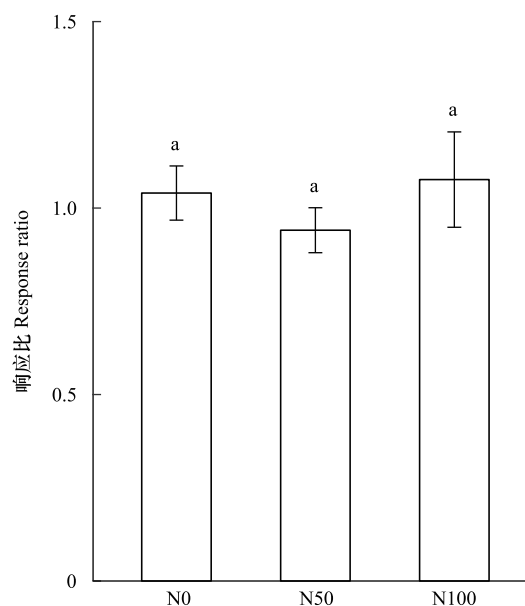


图5 不同氮添加水平下 Q_{10} 对磷有效性的响应

Fig.5 Response of Q_{10} of soil cumulative respiration to P availability increasing under different N addition treatments

不同字母间表示存在显著性差异, 平均值 $\pm$ 标准误, $N = 3$

2.4 土壤累积呼吸量及其 Q_{10} 的影响因素

土壤累积呼吸量与土壤 pH 值、TK、EOC、Ca 和 B-shannon 呈显著正相关关系,与 AP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、NOC、Clay、氨基葡萄糖和 F-richness 呈显著负相关关系(表 4)。其中土壤累积呼吸量的影响因素按影响程度依次排序为:F-richness、B-shannon、Ca 和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$,共可以解释累积呼吸量变异的 88.5%。 Q_{10} 与 AP、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、NOC、Clay、氨基葡萄糖和 F-richness 呈显著正相关关系,与 pH 值、EOC、Ca 和 B-shannon 呈显著负相关关系(表 4)。逐步回归分析表明,土壤 pH 值是 Q_{10} 最重要的影响因子,可以解释 Q_{10} 变异的 55.5%。

表 4 土壤累积呼吸量及其 Q_{10} 与土壤理化性质以及微生物学性质的相关性分析

Table 4 Correlation between soil cumulative respiration and its Q_{10} and soil physicochemical and microbial properties

	累积呼吸量 Cumulative respiration		Q_{10}	
	相关系数 Correlation coefficients	逐步回归分析的标准系数 Standardized coefficients of stepwise regression	相关系数 Correlation coefficients	逐步回归分析的标准系数 Standardized coefficients of stepwise regression
pH	0.782 ***	ns	-0.758 ***	-0.762
TK	0.398 *	ns	ns	ns
$\text{NH}_4^+\text{-N}$	-0.334 *	-0.167	ns	ns
$\text{NO}_3^-\text{-N}$	-0.601 ***	ns	0.770 ***	ns
EOC	0.838 ***	ns	-0.596 **	ns
NOC	-0.772 ***	ns	0.652 ***	ns
AP	-0.671 ***	ns	0.729 **	ns
Ca	0.545 **	0.308	-0.590 *	ns
Clay	-0.603 ***	ns	0.660 **	ns
Glucosamine	-0.530 **	ns	0.743 ***	ns
B-shannon	0.695 ***	0.363	-0.799 **	ns
F-richness	-0.727 ***	-0.579	0.510 ***	ns

ns 表示显著性水平 $P>0.05$; * 表示显著性水平 $P<0.05$; ** 表示显著性水平 $P<0.01$; *** 表示显著性水平 $P<0.001$

3 讨论

氮添加抑制 R_s 和累积呼吸量(图 1 和图 2),该结果与许多其他研究结果一致^[15,63-65]。氮添加使累积呼吸量降低了 61.2%—67.1%,高于 Yan 等^[66]研究结果中 14.0%的抑制效应,可能是由于气候、土壤性质和氮添加实验处理的差异导致的。首先,氮添加抑制累积呼吸量可能是因为氮添加显著降低土壤 pH 值(表 1)。土壤酸化改变有机物质官能团的电离,影响微生物对营养物质的利用效率;同时酸化引起的 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 Na^+ 等离子流失和铝毒效应会抑制微生物生长速率和活性,从而降低累积呼吸量^[3-4,24,67]。此外,Chen 等^[68]研究表明,低土壤 pH 值可以降低土壤有机质的分解速率。另一方面,长期氮添加导致有毒化合物的积累,并抑制酚氧化酶活性^[18],降低土壤碳有效性,最终对累积呼吸量产生抑制作用^[10,67,69]。

氮添加显著影响土壤细菌和真菌群落组成^[33]。Wang 等^[19]研究表明施氮降低了细菌生物量。在本研究,氮添加显著降低胞壁酸(表 2),胞壁酸是唯一来源于细菌;同时高氮处理显著降低 B-shannon,且逐步回归结果表明,B-shannon 与土壤累积呼吸量存在显著正相关关系(表 4),与其他研究结果一致^[70]。另一方面,本研究表明氮添加显著升高 F-richness(表 2)。真菌对高 H^+ 环境的适应性高于细菌,且真菌比细菌有更高的碳同化效率^[71-72],导致较低的 R_s 。因此,氮添加引起的细菌多样性降低和真菌丰富度升高是累积呼吸量降低的重要原因。此外,氮添加促使土壤难分解有机质的形成^[18],而 NOC 与累积呼吸量存在显著负相关关系(表 4),所以氮添加使土壤 NOC 显著增加是累积呼吸量降低的原因之一。

氮磷交互作用显著影响累积呼吸量(表 3 和图 2),可能存在两种原因来解释这一现象。首先,在磷有效性单独增加的处理中,累积呼吸量显著降低了 9.0%(图 2),可能的原因是磷有效性的增加使微生物的碳同化效率增加,因此导致微生物呼吸作用的减弱^[4,73]。但是在氮磷有效性都增加的处理中,累积呼吸量升高了

12.1%—13.8%,可能的原因就是氮磷有效性的增加,加速微生物分解土壤有机碳来获取碳的过程,在一定程度上促进累积呼吸量。

氮添加显著增加 Q_{10} (图 4),与其他研究结果一致^[8,25,29]。首先,氮添加使土壤酸化(表 1),土壤 pH 值是 Q_{10} 最重要的解释因子(表 4),其他结果也表明土壤 pH 值与 Q_{10} 呈显著负相关关系^[74]。土壤 pH 值与真菌生长速度和生物量呈负相关关系^[75-76]。同时本研究中,氮添加使氨基葡萄糖升高了 20.4%—26.6%,氨基葡萄糖主要来源于真菌,可以作为真菌残体生物量的指示指标,且普遍认为真菌生物量 C:N 高于细菌^[77],高 C:N 的有机质有更高的 Q_{10} ^[23]。所以氮添加引起的土壤 pH 值降低和真菌残体生物量的增加是 Q_{10} 升高的原因之一。另一方面,氮添加导致土壤中 NOC 显著增加是 Q_{10} 升高的主要原因, Q_{10} 与 NOC 存在显著正相关关系(表 4)。Guo 等^[8]研究表明,氮磷添加增加了土壤有机碳的脂化度和芳香度。同时也有研究表明氮有效性增加会促进土壤有机碳转变为杂环形式的化合物(吡啶类和吡咯类)或者氮和酚类化合物聚合形成难分解有机碳^[24,78]。根据酶动力学假说(Enzyme-kinetic hypothesis)和碳质量温度假说,土壤有机碳的难分解程度越高,分解过程所需的活化能越高,因此导致较高的 Q_{10} ^[8,23]。所以氮添加会增加土壤有机碳分解对全球变暖的响应。但磷有效性的增加没有显著影响累积呼吸量对温度变化的响应(表 3),其他研究也得到相似的结论^[19,39],可能是由于土壤本身对磷有效性增加的缓冲能力及理化性质的异质性所导致的,说明短期磷有效性的增加没有改变全球变暖对土壤有机碳分解的影响。

4 结论

在多伦草原中,氮添加降低土壤微生物呼吸和累积呼吸量,抑制微生物对土壤有机碳的分解,但是氮添加会增加土壤有机碳分解对温度变化的响应。因此在未来全球变暖和氮沉降日益严重的背景下,会增加草原生态系统有机碳排放的不确定性。同时短期磷有效性的增加对土壤微生物呼吸及其温度敏感性的影响尚未显现。

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] Zhou L Y, Zhou X H, Zhang B C, Lu M, Luo Y Q, Liu L L, Li B. Different responses of soil respiration and its components to nitrogen addition among biomes: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2014, 20(7): 2332-2343.
- [3] Min K, Lehmeier C A, Ballantyne F, Tatarko A, Billings S A. Differential effects of pH on temperature sensitivity of organic carbon and nitrogen decay. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 193-200.
- [4] Ali R S, Kandeler E, Marhan S, Demyan M S, Ingwersen J, Mirzaeitalarposhti R, Rasche F, Cadisch G, Poll C. Controls on microbially regulated soil organic carbon decomposition at the regional scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 118: 59-68.
- [5] Chen Z M, Xu Y H, Fan J L, Yu H Y, Ding W X. Soil autotrophic and heterotrophic respiration in response to different N fertilization and environmental conditions from a cropland in Northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017a, 110: 103-115.
- [6] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464(7288): 579-582.
- [7] Thurgood A, Singh B, Jones E, Barbour M M. Temperature sensitivity of soil and root respiration in contrasting soils. *Plant and Soil*, 2014, 382(1-2): 253-267.
- [8] Guo H, Ye C L, Zhang H, Pan S, Ji Y G, Li Z, Liu M Q, Zhou X H, Du G Z, Hu F, Hu S J. Long-term nitrogen & phosphorus additions reduce soil microbial respiration but increase its temperature sensitivity in a Tibetan alpine meadow. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 113(6): 26-34.
- [9] Geisseler D, Scow K M. Long-term effects of mineral fertilizers on soil microorganisms-A review. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 54-63.
- [10] Chen J, Luo Y Q, Li J W, Zhou X H, Cao J J, Wang R W, Wang Y Q, Shelton S, Jin Z, Walker L M, Feng Z Z, Niu S L, Feng W T, Jian S Y, Zhou L Y. Co-stimulation of soil glycosidase activity and soil respiration by nitrogen addition. *Global Change Biology*, 2017b, 23(3): 1328-1337.
- [11] Allison S D, Czimczik C I, Treseder K K. Microbial activity and soil respiration under nitrogen addition in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 1156-1168.
- [12] Xu W H, Wan S Q. Water- and plant-mediated responses of soil respiration to topography, fire, and nitrogen fertilization in a semiarid grassland in

- northern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(3): 679-687.
- [13] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819-828.
- [14] Eberwein J R, Oikawa P Y, Allsman L A, Jenerette G D. Carbon availability regulates soil respiration response to nitrogen and temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 158-164.
- [15] Ramirez K S, Craine J M, Fierer N. Consistent effects of nitrogen amendments on soil microbial communities and processes across biomes. *Global Change Biology*, 2012, 18(8): 1918-1927.
- [16] Ramirez K S, Craine J M, Fierer N. Nitrogen fertilization inhibits soil microbial respiration regardless of the form of nitrogen applied. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(12): 2336-2338.
- [17] Ambus P, Robertson G P. The effect of increased N deposition on nitrous oxide, methane and carbon dioxide fluxes from unmanaged forest and grassland communities in Michigan. *Biogeochemistry*, 2006, 79(3): 315-337.
- [18] Sun Z Z, Liu L L, Ma Y C, Yin G D, Zhao C, Zhang Y, Piao S L. The effect of nitrogen addition on soil respiration from a nitrogen-limited forest soil. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 197: 103-110.
- [19] Wang Q K, Zhang W D, Sun T, Chen L C, Pang X Y, Wang Y P, Xiao F M. N and P fertilization reduced soil autotrophic and heterotrophic respiration in a young *Cunninghamia lanceolata* forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017a, 232: 66-73.
- [20] Peñuelas J, Sardans J, Rivas-ubach A, Janssens I A. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 2015, 18(1): 3-6.
- [21] Reay D S, Dentener F, Smith P, Grace J, Feely R A. Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*, 2008, 1(7): 430-437.
- [22] Liu Y, He N P, Zhu J X, Xu L, Yu G R, Niu S L, Sun X M, Wen X F. Regional variation in the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in China's forests and grasslands. *Global Change Biology*, 2017, 23(8): 3393-3402.
- [23] Wang Q K, Liu S E, Tian P. Carbon quality and soil microbial property control the latitudinal pattern in temperature sensitivity of soil microbial respiration across Chinese forest ecosystems. *Global Change Biology*, 2018, 24(7): 2841-2849.
- [24] Janssens I A, Dieleman W, Luyssaert S, Subke J-A, Reichstein M, Ceulemans R, Ciais P, Dolman A J, Grace J, Matteucci G, Papale D, Piao S L, Schulze E-D, Tang J, Law B E. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 2010, 3(5): 315-322.
- [25] Cusack D F, Torn M S, McDowell W H, Silver W L. The response of heterotrophic activity and carbon cycling to nitrogen additions and warming in two tropical soils. *Global Change Biology*, 2010, 16(9): 2555-2572.
- [26] Li Y, Liu Y H, Wu S M, Niu L, Tian Y Q. Microbial properties explain temporal variation in soil respiration in a grassland subjected to nitrogen addition. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 18496.
- [27] 叶成龙, 张浩, 周小龙, 周显辉, 郭辉, 胡水金. 氮添加对高寒草甸土壤微生物呼吸及其温度敏感性的影响. *生态学报*, 2018, 38(7): 2279-2287.
- [28] Coucheney E, Strömgren M, Lerch T Z, Herrmann A M. Long-term fertilization of a boreal Norway spruce forest increases the temperature sensitivity of soil organic carbon mineralization. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(16): 5177-5188.
- [29] Liu B Q, Mou C C, Yan G Y, Xu L J, Jiang S L, Xing Y J, Han S J, Yu J H, Wang Q G. Annual soil CO₂ efflux in a cold temperate forest in northeastern China: effects of winter snowpack and artificial nitrogen deposition. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 18957.
- [30] Mo J M, Zhang W, Zhu W X, Gundersen P, Fang Y T, Li D J, Wang H. Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, 2008, 14(2): 403-412.
- [31] Jin X B, Bai J H, Zhou Y K. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by nitrogen fertilization and land use. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science*, 2010, 60(5): 480-484.
- [32] Liu Y H, Zang H D, Ge T D, Bai J, Lu S B, Zhou P, Peng P Q, Shibistova O, Zhu Z K, Wu J S, Guggenberger G. Intensive fertilization (N, P, K, Ca, and S) decreases organic matter decomposition in paddy soil. *Applied Soil Ecology*, 2018, 127: 51-57.
- [33] Leff J W, Jones S E, Prober S M, Barberán A, Borer E T, Firn J L, Harpole W S, Hobbie S E, Hofmockel K S, Knops J M H, McCulley R L, Pierre K L, Risch A C, Seabloom E W, Schütz M, Steenbock C, Stevens C J, Fierer N. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2015, 112(35): 10967-10972.
- [34] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [35] Wang R, Balkanski Y, Boucher O, Ciais P, Peñuelas J, Tao S. Significant contribution of combustion-related emissions to the atmospheric phosphorus budget. *Nature Geoscience*, 2015, 8(1): 48-54.
- [36] Sistla S A, Schimel J P. Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. *New*

- Phytologist, 2012, 196(1): 68-78.
- [37] 杨晓霞. 青藏高原高寒草甸碳循环主要过程对氮、磷添加的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2014.
- [38] Jia X X, Shao M A, Wei X R. Soil CO₂ efflux in response to the addition of water and fertilizer in temperate semiarid grassland in northern China. *Plant and Soil*, 2013, 373(1-2): 125-141.
- [39] Qian Y Q, He F P, Wang W. Seasonality, rather than nutrient addition or vegetation types, influenced short-term temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition. *Plos One*, 2016, 11(4): e0153415.
- [40] Ren F, Yang X X, Zhou H K, Zhu W Y, Zhang Z H, Chen L T, Cao G M, He J S. Contrasting effects of nitrogen and phosphorus addition on soil respiration in an alpine grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2016, 6: 34786.
- [41] Liu L, Gundersen P, Zhang T, Mo J M. Effects of phosphorus addition on soil microbial biomass and community composition in three forest types in tropical China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 44(1): 31-38.
- [42] Creamer C A, Jones D L, Baldock J A, Farrell M. Stoichiometric controls upon low molecular weight carbon decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 79: 50-56.
- [43] Penuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, Velde M V, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens I A. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 2013, 4(1): 94-105.
- [44] Sun Q Q, Wang R, Wang Y, Du L L, Zhao M, Gao X, Hu Y X, Guo S L. Temperature sensitivity of soil respiration to nitrogen and phosphorous fertilization: Does soil initial fertility matter? *Geoderma*, 2018, 325: 172-182.
- [45] Wang R, Sun Q Q, Wang Y, Liu Q F, Du L L, Zhao M, Gao X, Hu Y X, Guo S L. Temperature sensitivity of soil respiration: Synthetic effects of nitrogen and phosphorus fertilization on Chinese Loess Plateau. *Science of the Total Environment*, 2017b, 574: 1665-1673.
- [46] Fiorentino I, Fahey T J, Groffman P M, Driscoll C T, Eagar C, Siccama T G. Initial responses of phosphorus biogeochemistry to calcium addition in a northern hardwood forest ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, 33(10): 1864-1873.
- [47] Guan S, An N, Ning Z, He Y T, Shi P L, Zhang J J, He N P. Climate warming impacts on soil organic carbon fractions and aggregate stability in a Tibetan alpine meadow. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 224-236.
- [48] 侯向阳, 尹燕亭, 丁勇. 中国草原适应性管理研究现状与展望. *草业学报*, 2011, 20(2): 262-269.
- [49] Ni J. Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 2002, 50(2): 205-218.
- [50] Dlamini P, Chivenge P, Manson A, Chaplot V. Land degradation impact on soil organic carbon and nitrogen stocks of sub-tropical humid grasslands in South Africa. *Geoderma*, 2014, 235-236: 372-381.
- [51] Xu X, Luo Y Q, Zhou J Z. Carbon quality and the temperature sensitivity of soil organic carbon decomposition in a tallgrass prairie. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 50: 142-148.
- [52] Li H, Yang S, Xu Z W, Yan Q Y, Li X B, Nostrand J D, He Z L, Yao F, Han X G, Zhou J Z, Deng Y, Jiang Y. Responses of soil microbial functional genes to global changes are indirectly influenced by aboveground plant biomass variation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 104: 18-29.
- [53] Wang X, Xu Z W, Lü X T, Wang R Z, Cai J B, Yang S, Li M H, Jiang Y. Responses of litter decomposition and nutrient release rate to water and nitrogen addition differed among three plant species dominated in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 2017c, 418(1-2): 241-253.
- [54] Li H, Xu Z W, Yan Q Y, Yang S, Nostrand J D, Wang Z R, He Z L, Zhou J Z, Jiang Y, Deng Y. Soil microbial beta-diversity is linked with compositional variation in aboveground plant biomass in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 2018, 423(1-2): 465-480.
- [55] Chu H Y, Fierer N, Lauber C L, Caporaso J G, Knight R, Grogan P. Soil bacterial diversity in the Arctic is not fundamentally different from that found in other biomes. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(11): 2998-3006.
- [56] Shi Y, Grogan P, Sun H B, Xiong J B, Yang Y F, Zhou J Z, Chu H Y. Multi-scale variability analysis reveals the importance of spatial distance in shaping Arctic soil microbial functional communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 86: 126-134.
- [57] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [58] Blair G J, Lefroy R D B, Lisle L. Soil carbon fractions based on their degree of oxidation, and the development of a carbon management index for agricultural systems. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1995, 46(7): 393-406.
- [59] 刘光崧. 土壤理化分析与剖面描述. 北京: 中国标准出版社, 1996.
- [60] Zhang X D, Amelung W. Gas chromatographic determination of muramic acid, glucosamine, mannosamine, and galactosamine in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(9): 1201-1206.
- [61] Liu S E, Wang H, Deng Y, Tian P, Wang Q K. Forest conversion induces seasonal variation in microbial β -diversity. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(1): 111-123.
- [62] Zeng W J, Wang W. Combination of nitrogen and phosphorus fertilization enhance ecosystem carbon sequestration in a nitrogen-limited temperate

- plantation of Northern China. *Forest Ecology and Management*, 2015, 341:59-66.
- [63] Burton A J, Pregitzer K S, Crawford J N, Zogg G P, Zak D R. Simulated chronic NO_3^- deposition reduces soil respiration in northern hardwood forests. *Global Change Biology*, 2010, 10(7): 1080-1091.
- [64] Olsson P, Linder S, Giesler R, Höglberg P. Fertilization of boreal forest reduces both autotrophic and heterotrophic soil respiration. *Global Change Biology*, 2005, 11(10): 1745-1753.
- [65] 王清奎, 李艳鹏, 张方月, 贺同鑫. 短期施氮肥降低杉木幼林土壤的根系和微生物呼吸. *植物生态学报*, 2015, 39(12): 1166-1175.
- [66] Yan L M, Chen S P, Huang J H, Lin G H. Differential responses of auto- and heterotrophic soil respiration to water and nitrogen addition in a semiarid temperate steppe. *Global Change Biology*, 2010, 16(8): 2345-2357.
- [67] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 2010, 11(10): 1111-1120.
- [68] Chen J, Luo Y Q, Groenigen K J, Hungate B A, Cao J J, Zhou X H, Wang R W. A keystone microbial enzyme for nitrogen control of soil carbon storage. *Science Advances*, 2018, 4(8): eaq1689.
- [69] Zhang C P, Niu D C, Hall S J, Wen H Y, Li X D, Fu H, Wan C G, Elser J J. Effects of simulated nitrogen deposition on soil respiration components and their temperature sensitivities in a semiarid grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 113-123.
- [70] 于冰, 宋阿琳, 李冬初, 王伯仁, 范分良. 长期施用有机和无机肥对红壤微生物群落特征及功能的影响. *中国土壤与肥料*, 2017, (6): 58-65.
- [71] Chen D M, Lan Z C, Hu S J, Bai Y F. Effects of nitrogen enrichment on belowground communities in grassland: Relative role of soil nitrogen availability vs. soil acidification. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 89: 99-108.
- [72] Singh B K, Bardgett R D, Smith P, Reay D S. Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(11): 779-790.
- [73] Manzoni S, Taylor P, Richter A, Porporato A, Ågren G I. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [74] Yang C, Zhang Y J, Rong Y P, Bei Y X, Wei Y Q, Liu N. Temporal variation of Q_{10} values in response to changes in soil physiochemical properties caused by fairy rings. *European Journal of Soil Biology*, 2018, 86: 42-48.
- [75] 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.
- [76] Clegg C D. Impact of cattle grazing and inorganic fertiliser additions to managed grasslands on the microbial community composition of soils. *Applied Soil Ecology*, 2006, 31(1-2): 73-82.
- [77] Waring B G, Averill C, Hawkes C V. Differences in fungal and bacterial physiology alter soil carbon and nitrogen cycling: insights from meta-analysis and theoretical models. *Ecology Letters*, 2013, 16(7): 887-894.
- [78] Bradford M A, Wieder W R, Bonan G B, Fierer N, Raymond P A, Crowther T W. Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, 2016, 6(8): 751-758.