

DOI: 10.20103/j.stxb.202401170144

吴传敬, 张雨雪, 肖杨, 孙建新. 气候和植被影响土壤理化性质及微生物对氮添加的响应——全球控制实验 Meta 分析. 生态学报, 2025, 45(5): 2152-2161.

Wu C J, Zhang Y X, Xiao Y, Sun J X. Climate and vegetation influence the responses of soil and microbial traits to nitrogen addition: a meta-analysis of global manipulative experiments. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2152-2161.

气候和植被影响土壤理化性质及微生物对氮添加的 响应

——全球控制实验 Meta 分析

吴传敬¹, 张雨雪², 肖杨¹, 孙建新^{1,*}

1 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

2 河北大学生命科学学院, 石家庄 071000

摘要: 氮添加会改变土壤养分状况及其理化性状, 导致森林、草地生态系统凋落物输入的数量、质量发生变化。与此同时, 微生物群落组成及其功能也会受氮添加影响发生改变进而影响土壤物质循环。然而不同气候、植被条件下土壤理化性质以及微生物对氮添加的响应可能存在差异。因此为更进一步明晰全球尺度上气候如何影响森林、草地土壤及其微生物性状对氮添加的响应, 整合了涉及氮添加实验的 137 篇文献中 188 个实验样点共 530 组配对数据, 采用 Meta 分析对不同条件下(植被类型、温度分区、干湿分区)主要土壤和微生物性状进行了系统性解析, 揭示不同植被、温度、水分条件下氮添加对土壤以及微生物性状的影响。结果表明: 氮添加导致全球尺度土壤 pH 显著降低 4.16%, 微生物总生物量降低 5.05%, 真菌生物量降低 7.29%, 细菌生物量降低 7.92%; 土壤有机碳(SOC)含量显著提高 4.63%, 总氮(TN)含量提高 5.27%, β -葡糖糖苷酶(β G)活性提高 8.2%。氮添加在不同植被、温度、水分分区均导致 SOC 显著增加, 除热带地区外 TN 均显著增加。氮添加导致草地、温带、半干旱区等地区 pH 效应值下降幅度更大, 表明初始 pH 值较高的地区氮添加引起的酸化作用更加明显。而微生物生物量仅在森林、热带、湿润区显著降低, 表明氮添加对降水较高的地区土壤微生物生物量抑制更加明显。氮添加对森林、热带、湿润区土壤微生物酶活性影响不显著。研究表明土壤及微生物性状对氮添加的响应受到气候、植被因素的影响, 因此全球范围内土壤、微生物性状对氮添加的响应强度和机制存在不同。研究结果这有利于提高土壤物质循环对全球变化响应的预测能力。

关键词: 气候; 植被; 土壤; 氮添加; 微生物; Meta 分析

Climate and vegetation influence the responses of soil and microbial traits to nitrogen addition: a meta-analysis of global manipulative experiments

WU Chuanjing¹, ZHANG Yuxue², XIAO Yang¹, SUN Jianxin^{1,*}

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 School of Life Sciences, Hebei University, Shijiazhuang 071000, China

Abstract: Nitrogen addition causes changes in soil physicochemical properties and overall nutrient availability, and leads to alteration in the quantity and quality of litter input in forest and grassland ecosystems. The composition and function of microbial community also change under the influence of nitrogen addition, which in turn affect soil chemistry and nutrient cycling. However, the responses of soil physicochemical properties and microbial community composition to nitrogen addition may differ under different climatic and vegetation conditions. To better understand how climate affects the responses of soil

基金项目: 国家自然科学基金(31870426, 31470623)

收稿日期: 2024-01-17; 采用日期: 2025-01-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sunjianx@bjfu.edu.cn

properties and soil microbial traits to nitrogen deposition under natural vegetation globally, we compiled a dataset consisting of information from 137 published articles on nitrogen addition experiments at 188 study sites, and obtained a total of 530 paired data on absence vs. application of nitrogen addition treatments. To compare nitrogen addition effects among ecosystem types and climatic regions, we divided the database into different groups. First, data were categorized according to vegetation types as forests and grasslands. Next, three thermal climatic zones were identified and coded to data as tropical (23.4°S — 23.4°N), subtropical (23.4°S — 35°S or 23.4°N — 35°N), and temperate (35°S — 66°S or 35°N — 66°N). Within each climatic zone, the data were further differentiated based on aridity index (AI) into humid ($AI > 1$), semi-humid ($0.5 \leq AI < 1$) and semi-arid ($0.2 < AI \leq 0.5$) categories. Some of the key variables for soil properties and soil microbial traits under contrasting vegetation types and climatic conditions were examined by means of meta-analysis. Our results show that globally nitrogen addition significantly decreased soil pH by 4.16%, total microbial biomass (totPLFA) by 5.05%, fungal biomass by 7.29%, and bacterial biomass by 7.92%, respectively, but increased soil organic carbon (SOC) by 4.63%, total nitrogen (TN) by 5.27%, and β -glucosidase (βG) activity by 8.2%, respectively. Nitrogen addition significantly increased SOC regardless of climatic conditions and ecosystem types, and increased TN in all regions except the tropic. Nitrogen addition led to a greater decrease in soil pH in grassland (7.96%) as well as in the temperate (6.41%) and semi-arid (9.07%) regions, indicating that the acidification resulting from nitrogen addition was more prominent in regions with higher initial soil pH. By ecosystem type and climatic conditions, nitrogen addition significantly decreased totPLFA, bacterial biomass, fungi biomass in the forest ecosystem (by 6.34%, 8.35%, and 7.79%, respectively), and in the tropical region (by 6.71%, 14.13%, and 9.44%, respectively) and the humid region (by 10.04%, 10.03%, and 10.47%, respectively), indicating the stronger effect of nitrogen addition in reducing soil microbial biomass in regions with higher precipitation. The effects of nitrogen addition on soil βG and N-acetyl-glucosaminidase (NAG) activity were not observed for forests and in the tropical and humid regions. Our results suggest that the responses of soil physicochemical properties and soil microbial traits to nitrogen addition are influenced by climate and vegetation factors, such that the magnitude of responses and the mechanisms underlying the responses of soil and microbial traits to nitrogen addition differ greatly among natural terrestrial ecosystems. Findings from this study contribute to better understanding on how soil biogeochemical cycling responds to global changes.

Key Words: climatic; plant; soil; nitrogen addition; microbe; Meta analysis

众多独立研究分析了生物以及非生物因子对环境变化的响应^[1-2]。但各研究结果之间存在分歧,这可能与气候、植被因子在空间分布不均有关^[3],而全球变化相关实验的设计趋同,导致气候、植被因子被高估或者忽略^[4]。工业革命以来,大气氮沉降增加 5 到 10 倍,氮输入可能使土壤生态系统富营养化和酸化,降低植物多样性,并抑制微生物过程^[5]。尽管近年来许多地区大气氮沉降量有所下降,但历史上氮沉降仍然影响着土壤群落、生态系统生产力和养分循环^[6-7]。研究显示氮添加能够对土壤微生物产生影响,但不同的研究之间结果存在差异。包括施氮后微生物生物量增加或降低^[8-10]。氮沉降对土壤性质的影响也因气候、植被不同而存在差异。如氮添加引起的土壤酸化因温度、降水而不同。高降水通过增加金属阳离子的浸出促进土壤酸化^[11]。低温限制生态系统氮循环固氮能力较低,可能会引起硝态氮与碱性阳离子的耦合淋溶。土壤酸化对氮添加的响应也因碱性阳离子含量以及氮饱和程度存在差异^[12]。氮添加可改变生态系统碳平衡,提高氮限制区域生态系统生产力和增加外源碳输入。通常温带植被碳储量能够随土壤氮含量的增加而增加,但对土壤高度风化的热带地区植被影响较小,因此氮沉降对植被生产力的影响在不同气候之间存在差异^[13]。氮沉降导致的土壤酸化在抑制微生物代谢、矿物吸附有机碳形成等方面调控土壤有机碳(SOC)含量^[14]。土壤、微生物性状对氮添加的响应差异可能归因于不同气候、植被的影响。这些因素之间复杂的相互联系和相互作用导致施氮效应在不同研究中存在较大差异,进而影响土壤生物以及非生物因子在区域尺度甚至景观尺度与预测模型的结合。然而很少有研究对这些因素进行综合分析,这限制了对全球范围内对氮添加响应的理解。

环境变化影响土壤生物地球化学循环过程^[15]。已有研究表明氮有效性是土壤微生物生长的重要决定因

素,不同微生物类群与氮添加之间的关系也是可变的,但土壤微生物对氮沉降的反馈机制尚不清楚。过量氮输入对土壤微生物的生长、组成和功能有多重影响。氮含量增加会直接抑制微生物代谢而降低微生物总生物量^[16-17]。氮输入改变植物根系分泌物、改变植物与根际微生物之间的营养竞争减少真菌生物量,或抑制白腐菌生长。由于真菌对氮需求低于细菌,施氮可能导致真菌细菌比值降低^[18]。不同气候带土壤对微生物养分限制状况不同,温带主要受氮限制而在亚热带、热带则主要受磷限制。氮添加通过改变凋落物数量和质量从而影响土壤微生物组成及其功能。森林和草地生物量对氮添加响应不同,施氮增加森林植被根系周转,但对草地根系影响并不显著^[19]。干湿气候影响土壤微生物的多样性和群落结构,真菌物种丰富度与年降雨量气候变量等呈正相关^[20]。

研究氮添加与土壤、微生物性状之间的关系对于了解全球变化背景下土壤生态过程运行机制至关重要。缺乏关于氮添加对土壤、微生物性状在不同条件下的影响程度的知识,限制了土壤生态过程应对全球变化的预测能力。因此,本研究基于 137 篇相关文章进行了一项全球 Meta 分析。主要目的是评估(1)全球尺度下草地和森林生态系统氮添加对土壤理化性质及土壤微生物的影响;(2)不同气候(温度和水分)条件下氮添加对土壤理化性质及土壤微生物的影响。

1 材料与方法

1.1 数据收集与筛选

通过 ISI Web of Science、Google Scholar、Springer、Science Direct 等数据库进行文献搜索并建立数据集。主要搜索内容为“氮添加、土壤有机碳、土壤微生物、细菌、真菌、酶活性”等关键词。搜索结果所得文献包含有以上搜索内容的一个。并对搜索所得文献进行筛选(1)施氮实验均在森林、草地生态系统中进行,施氮实验前未施肥;(2)试验组和对照组在相同生态系统进行;(3)在所选变量的测量中明确指出其均值、标准差或标准误差、样本量,或者这些参数可以从测量数据中计算获得,最终按上述标准共搜集 137 篇文献的 188 个实验地点,共计 530 组数据用于分析。全球尺度上氮添加实验后氨态氮(NH_4^+)效应值(\overline{EZ})为 35.38%(95%置信区间:24.11%—47.67%);硝态氮(NO_3^-) \overline{EZ} 为 65.69%(置信区间 52.64%—80.45%)。

本研究对文献内土壤理化性质、土壤微生物总生物量(totPLFA)、真菌、细菌、酶活性等进行提取。文献内的图表数据使用 Origin 2021 图像数字化工具进行提取。此外收集研究点的坐标、气候、生态系统类型等指标用于分析不同研究点气候、植被等指标的差异是否影响土壤、微生物性状对施氮的响应。每个研究点的干旱指数(AI)为年降水量(MAP)与潜在蒸散量(PET)的比值(<https://csidotinfo.wordpress.com/data/global-aridity-and-pet-database/>)。AI 值越低,干旱程度越高。所形成的数据集包含了土壤理化性状 402 组数据和微生物性状 128 组数据。依据植被覆盖数据区分了森林和草地两个生态系统类型;根据文献提供以及沿纬度变化的温度条件划分了热带(23.4°S—23.4°N)、亚热带(23.4°S—35°S 或 23.4°N—35°N)、温带(35°S—66°S 或 35°N—66°N)三个气候类型,以及随水分条件变化的湿润($AI > 1$)、半湿润($0.5 \leq AI < 1$)、半干旱($0.2 < AI \leq 0.5$)三个分区。本 Meta 分析样点分布情况如图 1 所示。不同分类文献数量见表 1。

表 1 不同分组文献数量

Table 1 Number of articles in different groups

	温度带 Climate		植被类型 Vegetation types		干湿地区 Dry and humid areas			
	热带	亚热带	温带	森林	草地	湿润区	半湿润区	半干旱区
文献数量 Number of articles	19	22	96	77	60	46	35	56

1.2 数据分析

本研究 Meta 分析中使用响应比值(Response ratio, RR)的对数来评估施氮效应(Effect size, EZ)。

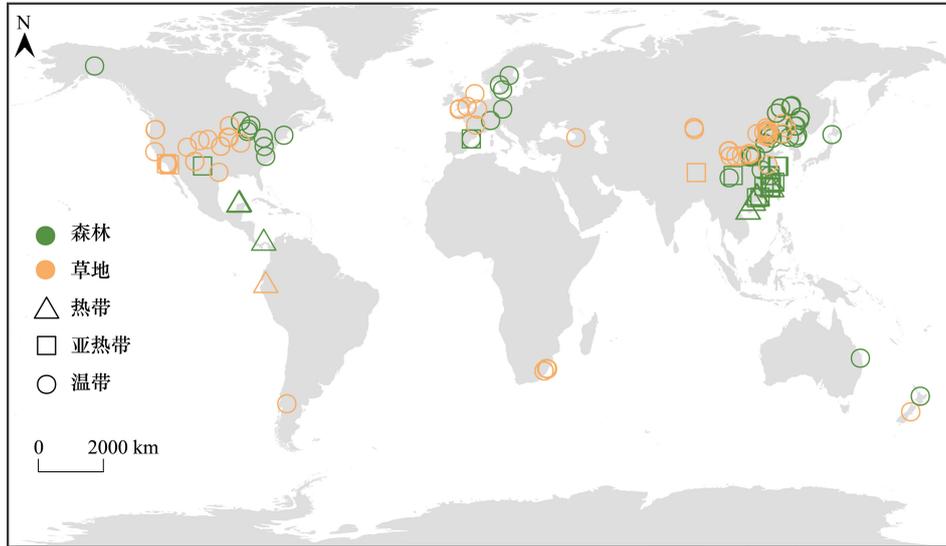


图 1 Meta 分析 188 个实验地点的地理分布

Fig.1 Geographical distribution of 188 experimental sites used in the Meta-analysis

$$EZ = \ln \frac{\bar{X}_t}{\bar{X}_c} = \ln(\bar{X}_t) - \ln(\bar{X}_c)$$

式中, \bar{X}_t 和 \bar{X}_c 分别表示处理组和对照组的平均值。 EZ 的变异系数 V 通过以下公式计算得到:

$$V = \frac{S_t^2}{n_t \bar{X}_t^2} - \frac{S_c^2}{n_c \bar{X}_c^2}$$

式中, S_t 和 S_c 分别为处理组和对照组的标准误, n_t 和 n_c 分别为处理组和对照组的样本量。

每组实验数据权重 (W) 计算公式如下:

$$W = \frac{1}{V}$$

所有实验的加权平均 EZ 计算:

$$\overline{EZ} = \frac{\sum_i W_i \times \ln RR_i}{\sum_i W_i}$$

式中, $\ln RR_i$ 和 W_i 分别为第 i 个实验的 EZ 和权重。通过以下公式计算 \overline{EZ} 的标准误差 (s):

$$s(\overline{EZ}) = \sqrt{\frac{1}{\sum_i W_i}}$$

通过以下公式计算 95% 置信区间 (95% CI):

$$95\% CI = \overline{EZ} \pm 1.96s(\overline{EZ})$$

置信区间与 0 不重叠, 则表明效应显著, 反之则不显著。

\overline{EZ} 的百分比变化计算公式如下:

$$\overline{EZ}(\%) = (\exp(\overline{EZ}) - 1) 100\%$$

通过 R 软件“meta”数据包完成此研究的 Meta 分析所有统计及图表绘制均在 R 4.1.3 中进行。

2 结果与分析

2.1 全球尺度及草地、森林生态系统氮添加对土壤理化性质及微生物的影响

Meta 分析结果显示,在全球尺度上氮添加显著降低土壤 pH (\overline{EZ} : -4.16%)、碳氮比 (C/N) (\overline{EZ} : -1.46%)。而 SOC (\overline{EZ} : 4.63%)、TN (\overline{EZ} : 5.27%) 显著增加 (图 2)。在全球尺度上微生物总生物量 (totPLFA) (\overline{EZ} : -5.05%)、真菌 (\overline{EZ} : -7.29%)、细菌 (\overline{EZ} : -7.92%), 氮添加导致其含量显著降低 (图 2)。氮添加导致全球尺度上土壤 β -葡萄糖苷酶活性 (β G) (\overline{EZ} : 8.20%) 显著增加, 而对 N-乙酰- β -葡萄糖苷酶 (NAG) 没有显著影响 (图 2)。真菌/细菌比 (F/B)、 β G/NA 均无显著变化。在森林和草地分区, 氮添加导致草地 (\overline{EZ} : -7.96%)、森林 (\overline{EZ} : -1.82%) 土壤 pH \overline{EZ} 显著降低, 草地土壤对氮添加引起的酸化比森林土壤更敏感。SOC (草地 \overline{EZ} : 2.44%、森林 \overline{EZ} : 5.71%)、TN (草地 \overline{EZ} : 6.09%、森林 \overline{EZ} : 4.69%) 含量显著增加, 草地土壤 C/N (\overline{EZ} : -1.67%) 显著降低 (图 2)。氮添加导致森林土壤 totPLFA (\overline{EZ} : -6.34%)、真菌 (\overline{EZ} : -7.79%)、细菌 (\overline{EZ} : -8.35%) 含量显

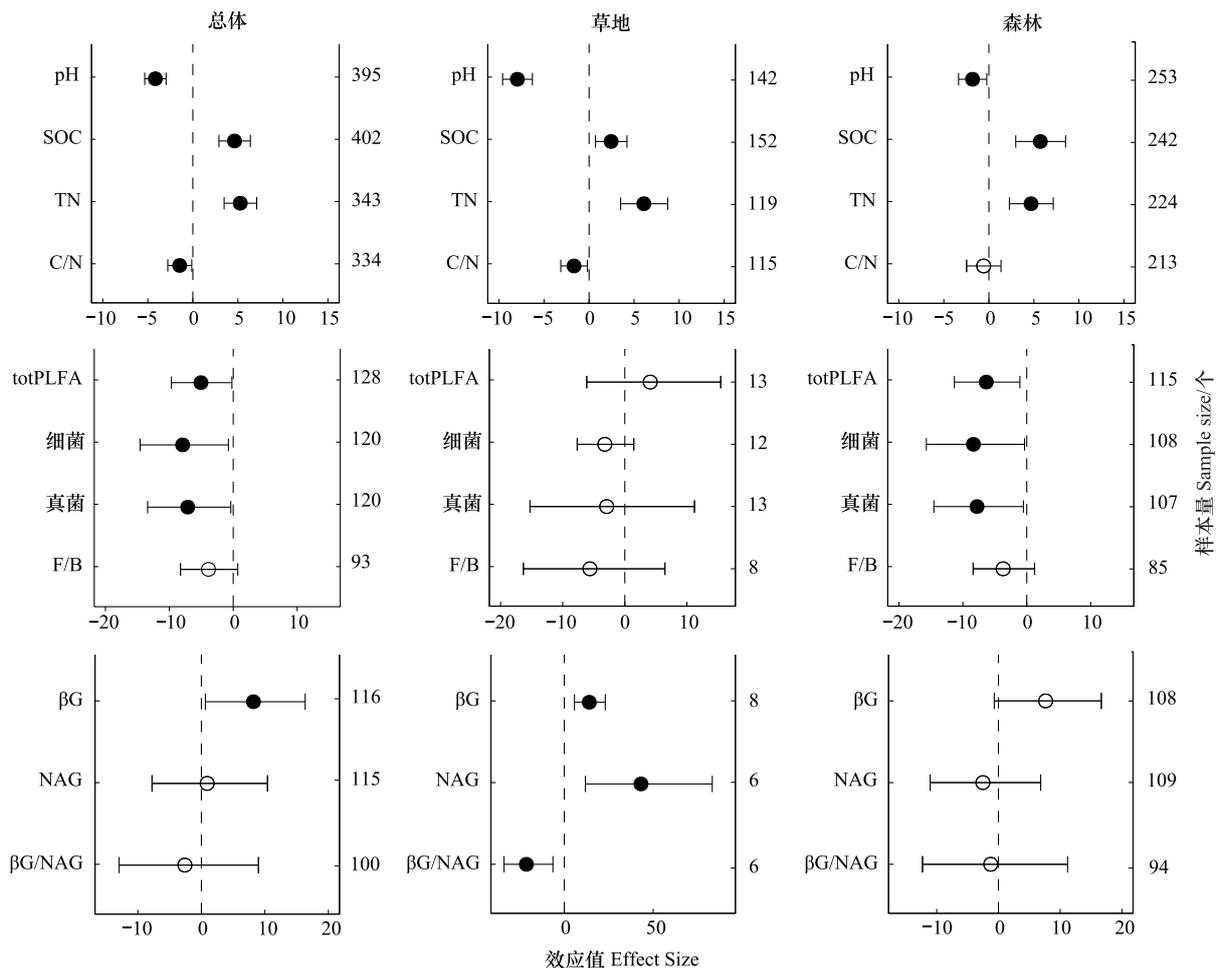


图 2 氮添加对全球以及森林、草地土壤、微生物各指标的影响

Fig. 2 Effect of nitrogen addition on global and forest, grassland soil, microbial traits

图中实心圆点表示氮添加下该指标显著变化 ($P < 0.05$), 空心圆点表示不显; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 土壤总氮 Total nitrogen; C/N: 土壤碳氮比 Carbon/nitrogen; F/B: 真菌细菌比 Fungi/bacteria; totPLFA: 磷脂脂肪酸 Phospholipid fatty acid; β G: β -葡萄糖苷酶 β -1,4-glucosidase; NAG: N-乙酰葡萄糖苷酶 β -1,4-N-acetyl-glucosaminidase; β G/NAG: β -葡萄糖苷酶/N-乙酰葡萄糖苷酶 β -1,4-glucosidase/ β -1,4-N-acetyl-glucosaminidase

著降低,而草地土壤微生物生物量 \overline{EZ} 无显著变化。草地 βG (\overline{EZ} :14.07%)、NAG (\overline{EZ} :43.18%) 活性显著增加, $\beta\text{G}/\text{NAG}$ (\overline{EZ} :-21.33%) 显著降低。森林土壤酶活性无显著变化(图 2)。

2.2 不同温度分区下氮添加对土壤理化性质及微生物影响的异同

按照不同温度分区计算效应值结果显示,氮添加显著降低热带 (\overline{EZ} :-1.94%)、温带 (\overline{EZ} :-6.41%) 土壤 pH。显著增加热带 SOC (\overline{EZ} :5.52%) 含量,以及亚热带 (SOC \overline{EZ} :5.41%、TN \overline{EZ} :9.84%)、温带 (SOC \overline{EZ} :4.39%、TN \overline{EZ} :5.30%) 土壤 SOC、TN 含量,并导致亚热带 C/N (\overline{EZ} :-5.11%) 显著降低(图 3)。热带土壤 totPLFA (\overline{EZ} :-6.71%)、真菌 (\overline{EZ} :-9.44%)、细菌 (\overline{EZ} :-14.13%) 显著降低,亚热带、温带无显著变化。亚热带土壤 βG (\overline{EZ} :14.35%) 活性显著增加(图 3)。

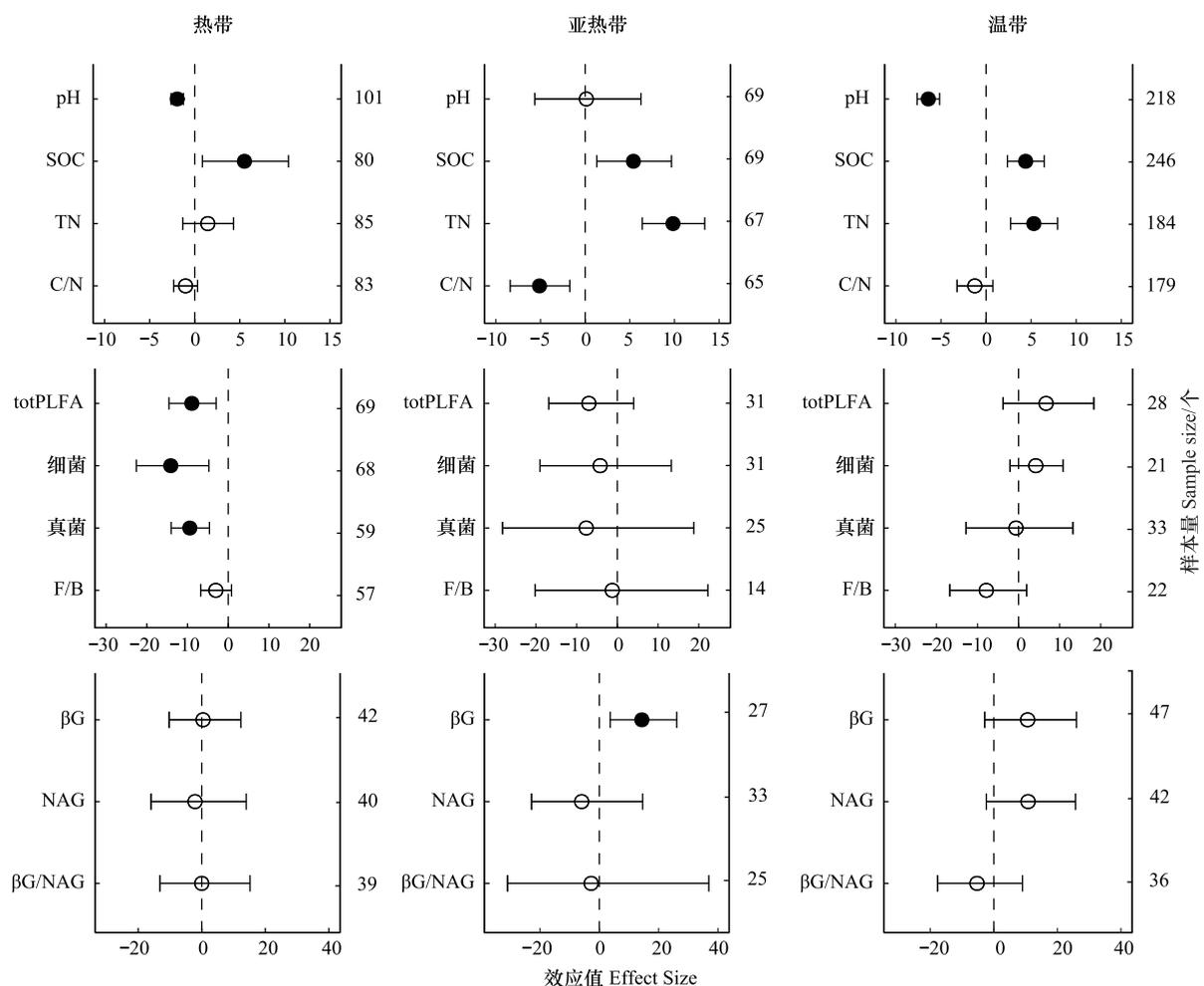


图 3 氮添加对不同温度分区土壤理化性质及微生物的影响

Fig.3 Effects of nitrogen addition on soil physicochemical trait and microbe in different temperature region

2.3 不同水分分区下氮添加对土壤理化性质及微生物影响的异同

按照不同水分分区结果显示,氮添加显著降低半湿润区 (\overline{EZ} :-2.85%)、半干旱区 (\overline{EZ} :-9.07%) 土壤 pH, 显著增加湿润区 (SOC \overline{EZ} :6.37%、TN \overline{EZ} :6.91%)、半湿润区 (SOC \overline{EZ} :3.88%、TN \overline{EZ} :5.48%)、半干旱区 (SOC \overline{EZ} :3.46%、TN \overline{EZ} :3.22%) 土壤 SOC、TN(图 4)。氮添加导致湿润区土壤 totPLFA (\overline{EZ} :-10.04%)、真菌 (\overline{EZ} :-10.47%)、细菌 (\overline{EZ} :-10.03%) 显著降低,半湿润区、半干旱区无显著变化。施氮导致半湿润区 (\overline{EZ} :

13.14%)、半干旱区(\overline{EZ} :20.48%)土壤 βG 活性显著增加,半湿润区(\overline{EZ} :-9.09%)NAG 显著增加(图 4)。

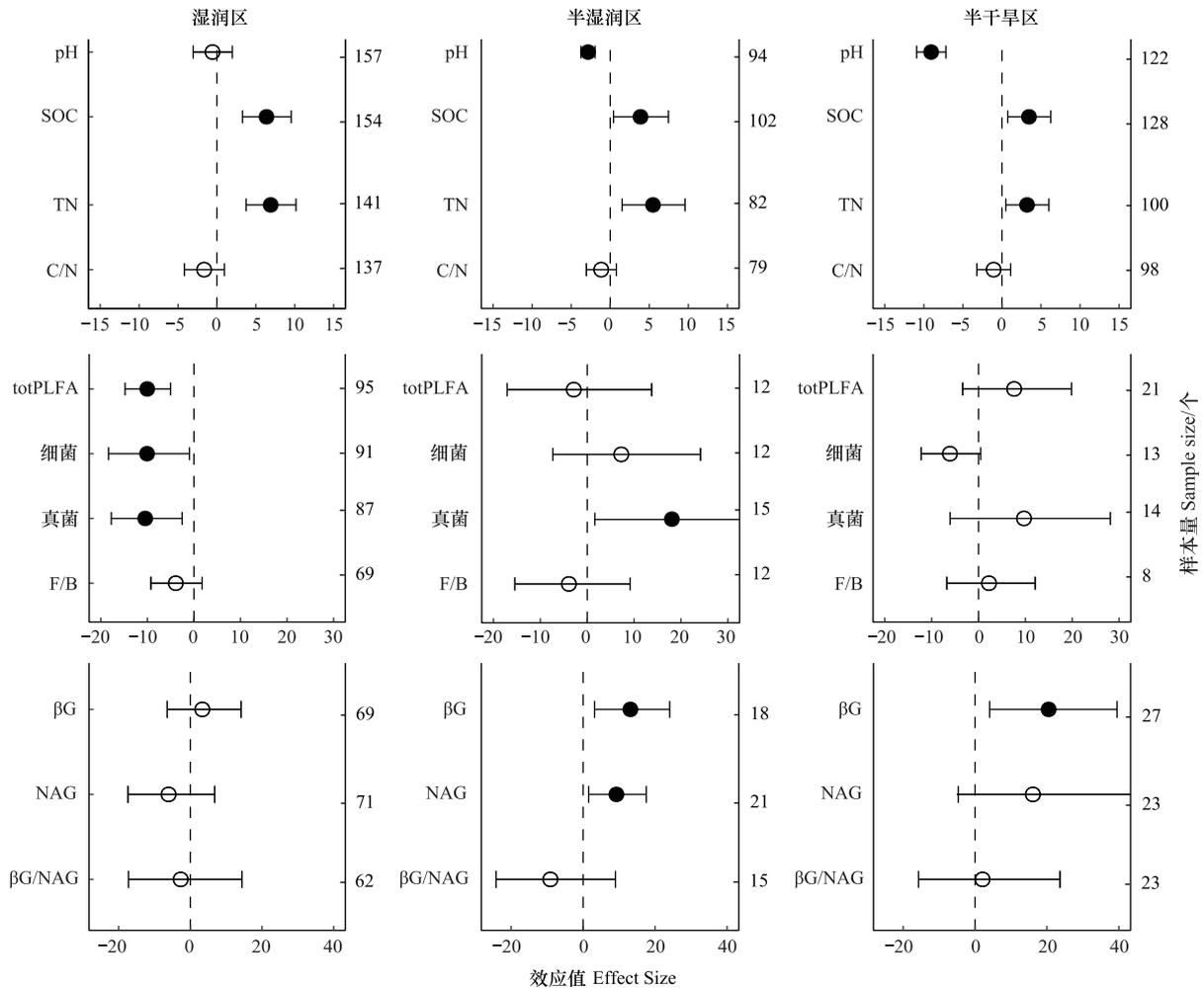


图 4 氮添加对不同水分分区土壤理化性质及微生物的影响

Fig.4 Effects of nitrogen addition on soil physicochemical trait and microbe in different precipitation region

3 讨论

3.1 气候因子与植被类型影响土壤理化性质对氮添加的响应

本研究发现土壤理化性质对氮添加的响应因气候、植被类型的变化而变化。氮添加引起的土壤酸化现象在草地、温带、半干旱区更明显,表明气候、植被差异导致土壤对酸化具有不同的缓冲能力,初始 pH 高可能对氮添加引起的酸化更敏感^[12]。氮添加增加硝化作用,促进质子释放导致土壤 pH 降低已成为共识^[21-22]。森林与草地等植被类型受水热条件调控,而水热条件变化受地理因素控制,特定水热条件下形成特定的植被类型。因此不同植被土壤 pH 对氮添加的不同响应与水热条件在地理空间上的变异相关联。气候差异导致水热条件、植被类型发生变化。土壤 pH 对氮添加的响应程度在不同水热条件和植被类型下可能存在差异。一项关于温带草原氮添加与增雨的研究发现,随氮添加量增加土壤发生酸化的时间越短且受影响土层深度增加。而不同强度增雨均有加强土壤酸化的趋势,这可能与增雨导致碱性阳离子淋溶有关^[23]。温带土壤风化程度较低生态系统主要受氮限制,因此温带生态系统对氮添加响应更加迅速,且温带土壤相较热带、亚热带土壤 pH 偏高因此响应趋势更加明显。热带土壤高度风化土壤氮含量高、周转速率快,生物生长不受氮元素限制,因此土壤酸化受氮添加影响较低,这与本研究热带地区土壤 pH 降低趋势低于温带地区一致。

同理 SOC 含量受水热条件以及植被类型变化引起的有机质输入数量和质量的差异影响。氮添加改变土

壤养分状况,促进植被生产力从而改变凋落物的输入量,温带 SOC 含量呈增加趋势可能与施氮后碳输入增加有关^[24]。此外施氮能够抑制 SOC 降解,外源氮可与土壤有机物质经缩合反应提高其生物化学顽固性促进土壤团聚体形成^[25]。氮添加可通过调控凋落物分解影响 SOC 的累积,由于氮添加抑制氧化酶活性减缓分解速度使富木质素和芳香基物质累积。植被凋落物质量差异是引起分解速率差异的重要因素,外源氮与木质素分解副产物和其他多酚化合物之间的反应可以形成抗降解化合物,因此高木质素凋落物的分解通常对氮添加呈负效应,而不稳定的凋落物分解对氮添加呈正效应。热带、亚热带酸性土壤条件下无定形 Al、Fe 和非晶态硅铝酸盐等胶体可以通过吸附有机物质从而降低其生物有效性导致有机碳矿化速率降低限制活性组分分解^[26-27]。尤其是土壤 pH 在 4.3—4.7 范围时土壤矿物吸附量最大,因此热带和亚热带 SOC 呈上升趋势可能与氮添加引起土壤进一步酸化有关。

热带森林土壤高度风化,元素周转较快,物质循环不受氮元素限制。因此氮添加对热带总氮含量影响较小。森林与草地间凋落物数量和质量差异可能是引起本研究中森林生态系统 SOC \overline{EZ} 高于草地生态系统以及草地 C/N \overline{EZ} 显著降低的原因。施氮加速植被生长增加生物量以及凋落物的返还进而增加土壤 TN 含量^[28]。本研究结果显示氮添加显著增加土壤 NH_4^+ 、 NO_3^- \overline{EZ} 且 NO_3^- 增加强度更大。这可能由 NH_4^+ 硝化过程能够产生 NO_3^- , 施氮刺激氨氧化微生物促进硝化过程^[29], 抑制土壤反硝化微生物从而降低反硝化过程导致^[30]。

3.2 气候因子与植被类型影响土壤微生物对氮添加的响应

目前普遍认为土壤氮浓度升高对土壤微生物存在负面影响^[31-32], 主要原因为土壤酸化以及氮有效性改变引起的养分失衡^[26], 土壤 NH_4^+ 含量增加能够导致土壤微生物产生氨中毒效应, 从而抑制微生物活性^[33]。当按照气候、植被类型合并 \overline{EZ} 时, 微生物生物量 \overline{EZ} 在不同气候带以及不同植被类型之间存在差异。热带以及湿润区微生物生物量受氮添加的影响 \overline{EZ} 显著降低, 而亚热带、温带地区微生物生物量 \overline{EZ} 变化不显著。这可能与热带、湿润区受降水影响土壤呈酸性^[11], 促进活性碳组分的矿物吸附以及缩合反应^[34-36], 加剧微生物可利用碳源限制进而影响生物量^[37]。然而同属湿润区的亚热带微生物生物量 \overline{EZ} 未发生显著变化, 这与亚热带土壤 pH \overline{EZ} 未因氮添加发生显著变化相对应, 因此湿润区氮添加对土壤微生物的抑制作用可能与土壤 pH 对氮添加的响应有关。同时氮添加可促进植被生产力提高增加碳输入, 缓解微生物碳源限制, 亚热带微生物 βG 活性的增加可提高自身碳利用效率^[38-40], 因此亚热带地区 SOC \overline{EZ} 显著增加可能与微生物功能变化有关。氮添加对森林生态系统微生物生物量具有明显的抑制作用, 而草地生态系统微生物生物量响应并不显著。森林生态系统通常属湿润区, 同时热带气候区森林生态系统占主导地位, 而施氮条件下微生物量显著下降与热带地区更易受到土壤酸化的毒害作用有关。草地生态系统普遍位于温带、半湿润区以及半干旱区, 生态系统受到氮限制。当外源氮进入土壤后植物和微生物对有限养分的竞争激烈, 而短期添加的养分倾向于被植物优先利用微生物在有限的资源竞争中通常处于劣势, 因此短期养分添加对微生物活体的影响较弱。

研究表明真菌群落对土壤氮含量变化的响应更加敏感^[41], 而氮添加增加半湿润区有效养分含量, 促进半湿润区真菌 \overline{EZ} 显著增加^[42]。

不同气候以及植被类型下氮添加对土壤酶活性的影响表现出不同的模式。草地生态系统和半湿润地区 βG 和 NAG 均表现为显著正效应。氮添加缓解植物、微生物间氮素竞争, 同时微生物为维持养分平衡微生物酶分泌增加, 进而导致草地土壤 NAG、 βG 活性增加。受外源氮添加影响, 微生物 βG 等碳获取水解酶活性增加, 这与氮添加增加植物凋落物中纤维素和半纤维素的含量有关^[43]。草地生态系统在受氮限制的半湿润、半干旱地区, 外源氮输入打破养分平衡降低土壤微生物的氮限制增加碳需求, 促进微生物碳相关酶的分泌^[44-45]。但是由于微生物对氮的获取方式多样, 有时能够与碳的获取相结合, 所以目前并不清楚不同区域条件之间氮相关酶活性差异原因。本研究中全球尺度上氮添加对 NAG 活性无显著影响这一结果与前人研究结果相似^[46]。土壤酶活性化学计量能够反映土壤微生物与土壤养分状况之间的关系。Zeglin 等^[47] 在草地生态

系统的研究发现,亮氨酸氨基肽酶(LAP)/NAG 较高时,施氮降低 LAP 活性,增加 NAG 活性;在 LAP/NAG 较低的地方,氮添加抑制 NAG 活性,增加 LAP 活性。不同地区氮限制水平不同以及作用底物之间的差异导致土壤酶活性化学计量的差异。研究表明 NAG 随着有效氮含量的增加而增加,碳相关酶活性随之升高^[48]。 $\beta\text{G}/\text{NAG}$ 显著降低表明草地生态系统氮添加并不能缓解土壤微生物氮限制。

4 结论

本研究表明全球范围内氮添加对土壤、微生物性状的影响因气候、植被类型存在差异。施氮降低全球尺度土壤 pH 以及微生物生物量,增加 SOC、TN 含量。氮添加导致不同气候、植被类型土壤 SOC 含量升高。高初始 pH 土壤对酸化的响应更加敏感,表现为草地 \overline{EZ} 低于森林;温带 \overline{EZ} 低于热带、亚热带;半干旱区 \overline{EZ} 低于半湿润区、湿润区。而氮添加仅引起森林、热带、湿润区微生物生物量 \overline{EZ} 显著降低。因此全球范围内土壤、微生物性状对氮添加的响应强度和机制存在不同,进行相关研究时应综合考虑当地气候、植被特征的驱动作用和交互作用。

参考文献(References):

- [1] 陈铭,程慧梓,姚晓东,曹丽荣,陈蓉,陈光水,王小红. 增温和氮添加对杉木不同序级细根形态和化学性状的影响. 生态学报, 2023, 43(5): 1874-1883.
- [2] 王全成,陈勿琼,杨智杰,刘小飞,谢锦升,杨玉盛. 模拟降水减少对中亚热带杉木人工林土壤甲烷吸收的影响. 生态学报, 2019, 39(10): 3517-3525.
- [3] 赵玮,王新兴,杨昊天,杨荣,叶学华,刘新平,曾凡江,马健,李向义,高永平,刘宇,于秀波. 土壤碳氮特征沿干旱梯度时空格局及对气候变化的响应——基于中国生态系统研究网络(CERN)长期定位监测数据. 生态学报, 2023, 43(9): 3582-3591.
- [4] Bradford M A, Berg B, Maynard D S, Wieder W R, Wood S A. Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology*, 2016, 104(1): 229-238.
- [5] Erisman J W, Galloway J N, Seitzinger S, Bleeker A, Dise N B, Petrescu A M, Leach A M, de Vries W. Consequences of human modification of the global nitrogen cycle. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2013, 368(1621): 20130116.
- [6] Gilliam F S, Burns D A, Driscoll C T, Frey S D, Lovett G M, Watmough S A. Decreased atmospheric nitrogen deposition in eastern North America: Predicted responses of forest ecosystems. *Environmental Pollution*, 2019, 244: 560-574.
- [7] 武振丹,马尚飞,卢俊艳,杨殿林,红梅. 贝加尔针茅草甸草原土壤有机碳组分对长期氮素添加的响应. 土壤学报, 2023, 60(5): 1520-1530.
- [8] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, Burton A J. Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(6): 965-971.
- [9] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, Talhelm A F. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests. *Global Change Biology*, 2008, 14(1): 142-153.
- [10] 郁培义,朱凡,宿少锋,王志勇,闫文德. 氮素添加对樟树林红壤微生物的影响. 环境科学, 2013, 34(8): 3231-3237.
- [11] Lucas R W, Klaminder J, Fitter M N, Bishop K H, Egnell G, Laudon H, Höglberg P. A meta-analysis of the effects of nitrogen additions on base cations: Implications for plants, soils, and streams. *Forest Ecology and Management*, 2011, 262(2): 95-104.
- [12] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(2): 024019.
- [13] Curtis C J, Botev I, Camarero L, Catalan J, Cogalniceanu D, Hughes M, Kernan M, Kopáček J, Korhola A, Psenner R, Rogora M, Stuchlík E, Veronesi M, Wright R F. Acidification in European mountain lake districts: a regional assessment of critical load exceedance. *Aquatic Sciences*, 2005, 67(3): 237-251.
- [14] Craig M E, Geyer K M, Beidler K V, Brzostek E R, Frey S D, Stuart Grandy A, Liang C, Phillips R P. Fast-decaying plant litter enhances soil carbon in temperate forests but not through microbial physiological traits. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 1229.
- [15] Zhou J Z, Xue K, Xie J P, Deng Y, Wu L Y, Cheng X L, Fei S F, Deng S P, He Z L, Van Nostrand J D, Luo Y Q. Microbial mediation of carbon-cycle feedbacks to climate warming. *Nature Climate Change*, 2012, 2: 106-110.
- [16] Compton J E, Watrud L S, Arlene Porteous L, DeGroot S. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 143-158.
- [17] Janssens I A, Dieleman W, Luysaert 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: 315-322.
- [18] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 133-155.
- [19] Li W B, Jin C J, Guan D X, Wang Q K, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 112-118.

- [20] Tedersoo L, Bahram M, Pöhlme S, Kõljalg U, Yorou N S, Wijesundera R, Ruiz L V, Vasco-Palacios A M, Thu P Q, Suija A, Smith M E, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Pöldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nounhra E, Njouonkou A L, Nilsson R H, Morgado L N, Mayor J, May T W, Majuakim L, Lodge D J, Lee S S, Larsson K H, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel T W, Harend H, Guo L D, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, De Kesel A, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley F Q, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 2014, 346(6213): 1256688.
- [21] 代泽成, 刘月秀, 党宁, 王志瑞, 蔡江平, 张玉革, 宋永波, 李慧, 姜勇. 长期氨水添加对温带草原土壤化学性质和微生物学特性的短期遗留效应. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1834-1844.
- [22] Fu G, Shen Z X. Response of alpine soils to nitrogen addition on the Tibetan Plateau: a meta-analysis. *Applied Soil Ecology*, 2017, 114: 99-104.
- [23] 郭群. 氮添加对内蒙古温带典型草原土壤的酸化效应及水分的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(10): 3285-3291.
- [24] Xu C H, Xu X, Ju C H, Chen H Y H, Wilsey B J, Luo Y Q, Fan W. Long-term, amplified responses of soil organic carbon to nitrogen addition worldwide. *Global Change Biology*, 2021, 27(6): 1170-1180.
- [25] 冯继广, 张秋芳, 袁霞, 朱彪. 氮磷添加对土壤有机碳的影响: 进展与展望. *植物生态学报*, 2022, 46(8): 855-870.
- [26] Ye C L, Chen D M, Hall S J, Pan S, Yan X B, Bai T S, Guo H, Zhang Y, Bai Y F, Hu S J. Reconciling multiple impacts of nitrogen enrichment on soil carbon: plant, microbial and geochemical controls. *Ecology Letters*, 2018, 21(8): 1162-1173.
- [27] Yuan X, Qin W K, Xu H, Zhang Z H, Zhou H K, Zhu B. Sensitivity of soil carbon dynamics to nitrogen and phosphorus enrichment in an alpine meadow. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 107984.
- [28] Li L, Liu Y, Xiao T H, Hou F J. Different responses of soil C: N: P stoichiometry to stocking rate and nitrogen addition level in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Applied Soil Ecology*, 2021, 165: 103961.
- [29] Jia Z J, Zhou X, Xia W W, Dario F, Wang B Z, Elizabeth Anne W, Peter C, Martin F P, David D M. Evidence for niche differentiation of nitrifying communities in grassland soils after 44 years of different field fertilization scenarios. *Pedosphere*, 2020, 30(1): 87-97.
- [30] Wang J Y, Chadwick D R, Cheng Y, Yan X Y. Global analysis of agricultural soil denitrification in response to fertilizer nitrogen. *Science of the Total Environment*, 2018, 616: 908-917.
- [31] Chen D M, Li J J, Lan Z C, Hu S J, Bai Y F. Soil acidification exerts a greater control on soil respiration than soil nitrogen availability in grasslands subjected to long-term nitrogen enrichment. *Functional Ecology*, 2016, 30(4): 658-669.
- [32] Demoling F, Ola Nilsson L, Bååth E. Bacterial and fungal response to nitrogen fertilization in three coniferous forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(2): 370-379.
- [33] Wang H, Hu G Q, Xu W H, Boutton T W, Zhuge Y P, Bai E. Effects of nitrogen addition on soil organic carbon mineralization after maize stalk addition. *European Journal of Soil Biology*, 2018, 89: 33-38.
- [34] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews*, 1988, 63(3): 433-462.
- [35] Wang J W, Zhang G Y, Yu C Q. A meta-analysis of the effects of organic and inorganic fertilizers on the soil microbial community. *Journal of Resources and Ecology*, 2020, 11(3): 298.
- [36] Kleber M, Eusterhues K, Keiluweit M, Mikutta C, Mikutta R, Nico P S. Chapter one mineral-organic associations: formation, properties, and relevance in soil environments. *Advances in Agronomy*, 2015, 130: 1-140.
- [37] Soong J L, Fuchslueger L, Maraňon-Jimenez S, Torn M S, Janssens I A, Penuelas J, Richter A. Microbial carbon limitation: The need for integrating microorganisms into our understanding of ecosystem carbon cycling. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 1953-1961.
- [38] Chen J, Luo Y Q, van 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): eaaq1689.
- [39] Liu W X, Qiao C L, Yang S, Bai W M, Liu L L. Microbial carbon use efficiency and priming effect regulate soil carbon storage under nitrogen deposition by slowing soil organic matter decomposition. *Geoderma*, 2018, 332: 37-44.
- [40] 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.
- [41] Wang J Q, Shi X Z, Zheng C Y, Suter H, Huang Z Q. Different responses of soil bacterial and fungal communities to nitrogen deposition in a subtropical forest. *Science of the Total Environment*, 2021, 755: 142449.
- [42] Shi X Z, Hu H W, Wang J Q, He J Z, Zheng C Y, Wan X H, Huang Z Q. Niche separation of comammox *Nitrospira* and canonical ammonia oxidizers in an acidic subtropical forest soil under long-term nitrogen deposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 126: 114-122.
- [43] Allison S D, Lu Y, Weihe C, Goulden M L, Martiny A C, Treseder K K, Martiny J B H. Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change. *Ecology*, 2013, 94(3): 714-725.
- [44] Spohn M, Pötsch E M, Eichorst S A, Woebken D, Wanek W, Richter A. Soil microbial carbon use efficiency and biomass turnover in a long-term fertilization experiment in a temperate grassland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 168-175.
- [45] Zhang K P, Ni Y Y, Liu X J, Chu H Y. Microbes changed their carbon use strategy to regulate the priming effect in an 11-year nitrogen addition experiment in grassland. *Science of the Total Environment*, 2020, 727: 138645.
- [46] Jian S Y, Li J W, Chen J, Wang G S, Mayes M A, Dzantor K E, Hui D F, Luo Y Q. Soil extracellular enzyme activities, soil carbon and nitrogen storage under nitrogen fertilization: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 101: 32-43.
- [47] Zeglin L H, Stursova M, Sinsabaugh R L, Collins S L. Microbial responses to nitrogen addition in three contrasting grassland ecosystems. *Oecologia*, 2007, 154: 349-359.
- [48] Zhou X Q, Chen C R, DWang Y F, Xu Z H, Han H Y, Li L H, Wan S Q. Warming and increased precipitation have differential effects on soil extracellular enzyme activities in a temperate grassland. *Science of the Total Environment*, 2013, 444: 552-558.