

DOI: 10.20103/j.stxb.202402030301

陈雨晗, 杨晓聪, 杨柳, 卢金平, 马娇娇, 许中旗, 贾彦龙. 氮添加对华北落叶松人工林土壤微生物呼吸及其温度敏感性的影响. 生态学报, 2025, 45(1): 53-63.

Chen Y H, Yang X C, Yang L, Lu J P, Ma J J, Xu Z Q, Jia Y L. The effects of nitrogen addition on soil microbial respiration and temperature sensitivity of *Larix principis-rupprechtii* plantation. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 53-63.

氮添加对华北落叶松人工林土壤微生物呼吸及其温度敏感性的影响

陈雨晗¹, 杨晓聪¹, 杨柳¹, 卢金平², 马娇娇², 许中旗¹, 贾彦龙^{1,*}

1 河北农业大学林学院, 保定 071000

2 河北省木兰围场国有林场, 围场 068450

摘要: 土壤微生物呼吸是陆地生态系统碳循环的重要组成部分, 受大气氮沉降显著影响。华北地区是我国高氮沉降地区, 研究该地区森林土壤微生物呼吸及其温度敏感性 (Q_{10}) 对氮沉降的响应非常重要。在燕山北部山地的华北落叶松人工林设置 7 个水平氮添加处理 (0、5、10、20、40、80、160 kg N hm⁻² a⁻¹ 的施氮量) 模拟氮沉降, 施肥两年后采集土壤样品, 在 15 °C 和 25 °C 下进行土壤呼吸培养实验, 采用冗余分析、结构方程模型等方法研究氮添加对华北落叶松人工林土壤微生物呼吸及其温度敏感性的影响及机理。结果表明: (1) 15 °C 和 25 °C 培养下, 土壤微生物呼吸速率均随氮添加量增加呈降低趋势, 与对照相比, 160 kg N hm⁻² a⁻¹ 处理的微生物呼吸速率在 15 °C 和 25 °C 下分别降低 23.94% 和 21.64%; (2) Q_{10} 的范围为 2.60—4.92, 随氮添加增加整体呈现先降低后增加的趋势, 于 80 kg N hm⁻² a⁻¹ 水平氮添加下达到最高值; (3) 冗余分析发现氮添加后土壤呼吸速率变化的主要影响因素是土壤惰性有机碳 (NLC) 与硝态氮 (NO₃-N), 而不同温度下土壤呼吸速率的影响因素也存在差异; (4) 氮添加可通过增加土壤氮有效性及改变土壤碳稳定性来提高 Q_{10} 。研究结果表明随着氮添加量的增加华北落叶松人工林土壤微生物呼吸呈降低趋势, 而土壤微生物呼吸的 Q_{10} 则呈现先降低后升高的趋势, 研究可为大气氮沉降背景下的森林生态系统土壤碳动态研究提供科学依据。

关键词: 氮添加; 华北落叶松人工林; 土壤微生物呼吸; 温度敏感性

The effects of nitrogen addition on soil microbial respiration and temperature sensitivity of *Larix principis-rupprechtii* plantation

CHEN Yuhan¹, YANG Xiaocong¹, YANG Liu¹, LU Jinping², MA Jiaojiao², XU Zhongqi¹, JIA Yanlong^{1,*}

1 College of Forestry, Hebei Agricultural University, Baoding 071000, China

2 Mulanweichang National Forestry Administration of Hebei Province, Weichang 068450, China

Abstract: Soil microbial respiration is an important component of the carbon cycle in terrestrial ecosystems, and it is significantly influenced by atmospheric nitrogen deposition. The northern part is a high nitrogen deposition area in China, and it is important to study the response of soil microbial respiration and temperature sensitivity (Q_{10}) to nitrogen deposition in forests in this region. In this study, 7 levels N addition experiment (0, 5, 10, 20, 40, 80, 160 kg N hm⁻² a⁻¹) was set up to simulate N deposition in a *Larix principis-rupprechtii* plantation in Northern Yanshan Mountains, and soil samples were collected two years after fertilization and soil respiration culture experiments were conducted at 15 °C and 25 °C. The effects of N application on soil microbial respiration and temperature sensitivity in *Larix principis-rupprechtii* plantations were

基金项目: 国家自然科学基金 (31700377); 河北省自然科学基金 (C2018204096)

收稿日期: 2024-02-03; **网络出版日期:** 2024-09-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jyl198620@163.com

investigated by redundancy analysis, structural equation modeling and other methods. The main findings were as follows: (1) The soil microbial respiration rate under 15 °C and 25 °C cultivation showed a decreasing trend with the increase of nitrogen addition. Compared with the control, the microbial respiration rate under 160 kg N hm⁻² a⁻¹ treatment decreased by 23.94% and 21.64% at 15 °C and 25 °C, respectively. (2) The range of Q_{10} was between 2.60 and 4.92, the overall trend was first decreased and then increased with the increase of nitrogen addition, reaching the highest value at 80 kg N hm⁻² a⁻¹ level of N addition. (3) Redundancy analysis showed that soil non-labile carbon (NLC) and nitrate nitrogen (NO₃⁻-N) were the main influencing factors of soil respiration rate after nitrogen addition, and the influencing factors of soil respiration rate were also different at different temperatures. (4) N addition may increase Q_{10} by increasing the effectiveness of soil N and by changing soil carbon stability. The results of this study showed that nitrogen addition decreased the soil microbial respiration intensity and first decreased and then increased the temperature sensitivity of *Larix principis-rupprechtii* plantations, which can provide a scientific basis for the study of soil carbon dynamics in forest ecosystems under the background of atmospheric nitrogen deposition.

Key Words: Nitrogen addition; *Larix principis-rupprechtii*; soil microbial respiration; temperature sensitivity

自 19 世纪以来,随着工农业快速发展、化石燃料大量使用以及化肥过度施用,全球大气氮沉降量急剧增加。有研究预测在 21 世纪全球氮沉降速率将增加 2.5 倍^[1]。氮沉降向生态系统的氮输入会通过改变植物光合作用^[2]、凋落物产量^[3]、土壤呼吸^[4]等过程影响生态系统碳循环。土壤呼吸是碳循环中极为重要的一个环节,土壤中的微生物呼吸被视为土壤中碳排放到大气中的主要途径和大气 CO₂重要的来源^[5]。土壤微生物呼吸受到土壤氮素有效性和温度的双重影响,土壤微生物呼吸的温度敏感性指数(Q_{10})是指土壤温度每上升 10 °C 所导致的土壤微生物呼吸速率所发生的变化倍数,是反映土壤微生物呼吸与温度之间相互关系的一个重要指标^[6]。因此通过氮添加实验研究土壤微生物呼吸及其温度敏感性对于理解全球变暖和氮沉降增加的背景下的土壤碳循环有重要意义,特别是在缺氮的北方森林地区^[7-8]。

目前关于氮沉降对森林土壤微生物呼吸影响的研究呈现三种不同的结果^[7-8]。1) 氮沉降促进土壤微生物呼吸。这种情况主要发生在氮添加量较低或氮添加的初始时期,氮添加增加了土壤氮素的可利用性,刺激了微生物群落的增加和活性从而促进微生物呼吸^[9]。2) 氮沉降抑制土壤微生物呼吸。这种情况主要发生在长期的氮添加或过量的氮添加时,当过量的氮素进入土壤后会通过土壤酸化、抑制碳矿化作用等降低微生物呼吸^[10]。3) 氮沉降对土壤呼吸无明显影响。一项研究发现,氮添加对华北落叶松人工林土壤微生物呼吸没有显著影响,其主要原因可能是该土壤微生物受到了碳限制,而氮添加没能解除这种限制^[11]。与氮添加对土壤微生物呼吸影响呈现多种结果不同,氮添加对土壤微生物呼吸 Q_{10} 的影响主要是促进作用^[12]。关于氮添加提高 Q_{10} 可能通过多种途径共同影响来实现。1) 土壤微生物生理。温度升高和氮添加引起的土壤可利用态氮的提高共同增加了土壤微生物的数量和活性,促进了土壤呼吸^[13]。2) 土壤底物数量。氮添加会增加凋落物量和抑制土壤碳矿化来增加土壤碳库容量^[3,10],即通过增加土壤分解底物的数量来促进 Q_{10} 的提高。3) 土壤底物质量。氮添加会增加土壤难分解有机碳的含量^[14],依据热力学原理,底物的质量越差,即难分解的有机物含量越高,具有的活化能越高,对温度的敏感性也越大^[15-16]。这是通过改变底物质量来影响 Q_{10} 。总的来说,目前关于森林微生物呼吸及其温度敏感性对氮沉降的响应受到森林类型、氮添加量、土壤条件等多种因素的影响,因此,不同气候区、不同森林类型的土壤呼吸对氮沉降的响应及其机理需要具体问题具体分析。

华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)是燕山北部山区主要的造林树种,在燕山北部山地华北落叶松人工林面积占全部人工林面积的 90% 以上^[17],在京津冀区域碳平衡中具有重要作用。华北地区是我国农业高度集约化、经济发展迅速的区域,其平均氮沉降通量约为 54.5 kg N hm⁻² a⁻¹,是我国高氮沉降区之一^[18-19]。然而,我国对氮沉降对森林土壤呼吸及其敏感性的研究主要集中在之前受氮沉降影响较大的热带和亚热带地

区^[20],而在暖温带森林仅有氮沉降对森林土壤呼吸影响的少量报道^[21],对于氮沉降对该地区森林土壤呼吸及其温度敏感性的影响阈值及机理还不清楚。因此,本研究以燕山北部山地典型的华北落叶松人工林为研究对象,通过7个梯度的氮添加实验,研究的科学问题是:1)华北落叶松人工林土壤呼吸及其温度敏感性对氮添加的响应是否存在阈值,阈值是多少;2)氮添加影响华北落叶松人工林土壤呼吸及其温度敏感性的机制是什么。研究旨在为深入理解大气氮沉降背景下森林生态系统的土壤碳循环过程提供科学依据。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

研究地位于河北省木兰围场国有林场孟滦分场,处于承德市围场满族蒙古族自治县的北部(41°35'N—42°40'N,116°32'E—118°14'E),位于内蒙古高原和河北省北部山区之间的过渡地带,地势平坦,海拔1200—2000 m。属典型的温带大陆性高原季风气候,冬季寒冷干燥,夏季凉爽无热,年平均气温为3.3℃。年平均降水量445 mm,主要集中在7月和8月。

本研究选择立地条件一致的山坡作为加氮实验样地,林分类型为山北坡的落叶松人工林,坡度为15°,林龄30 a,平均树径13.2 cm,平均树高10.5 m,密度约1575株/hm²。林下常见的灌木及草本植物有胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、毛榛(*Corylus mandshurica*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、蒙古蒿(*Artemisia mongolica*)、种阜草(*Moehringia trinervia*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)等。

1.2 实验设计

于2018年7月,沿实验地山坡的等高线一字排开设置28个20 m×20 m的样地,样地间隔10 m的隔离带以避免不同氮添加处理之间相互影响,对样地进行围栏封育,排除人畜干扰。施肥前,在各样地采集土壤样品,并对土壤pH、有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、速效磷(AP)、硝态氮(NO₃⁻-N)、铵态氮(NH₄⁺-N)等养分指标进行测定,其土壤养分本底数据详见表1。结果表明各样地土壤养分背景值无显著差异,适宜进行养分添加控制实验。

表1 氮添加样地土壤 pH 及全量养分本底数据(平均值±标准误)^[22]

Table 1 Background data of soil pH and total nutrients in nitrogen addition sample plot (average value±standard error)

处理 Treatment	N0	N5	N10	N20	N40	N80	N160
SOC/(g/kg)	40.29±1.97a	38.98±2.84a	37.11±1.34a	38.32±3.25a	40.29±2.17a	37.34±1.21a	38.90±4.29a
TN/(g/kg)	5.62±0.73a	5.79±0.12a	5.52±1.07a	5.59±0.13a	5.40±0.57a	5.25±0.35a	5.45±0.49a
TP/(g/kg)	1.02±0.23a	0.96±0.19a	0.92±0.27a	0.92±0.07a	0.92±0.07a	0.92±0.19a	0.92±0.09a
AP/(mg/kg)	10.98±2.00a	10.95±0.22a	13.92±6.13a	10.43±1.55a	11.52±1.29a	12.62±2.91a	12.18±1.65a
NH ₄ ⁺ -N/(mg/kg)	7.55±2.66a	11.04±2.66a	15.69±9.06a	13.94±7.60a	11.62±2.01a	10.45±3.49a	8.72±1.74a
NO ₃ ⁻ -N/(mg/kg)	25.56±10.51a	18.01±8.77a	26.73±9.91a	22.66±3.49a	23.24±1.01a	23.24±1.01a	25.56±2.66a
pH	6.11±0.19a	6.01±0.07a	5.94±0.14a	6.12±0.05a	6.06±0.12a	6.02±0.11a	5.99±0.10a

N0:氮添加浓度0 kg N hm⁻² a⁻¹ Nitrogen addition concentration of 0 kg N hm⁻² a⁻¹; N5:氮添加浓度5 kg N hm⁻² a⁻¹ Nitrogen addition concentration of 5 kg N hm⁻² a⁻¹; N10:氮添加浓度10 kg N hm⁻² a⁻¹ Nitrogen addition concentration of 10 kg N hm⁻² a⁻¹; N20:氮添加浓度20 kg N hm⁻² a⁻¹ Nitrogen addition concentration of 20 kg N hm⁻² a⁻¹; N40:氮添加浓度40 kg N hm⁻² a⁻¹ Nitrogen addition concentration of 40 kg N hm⁻² a⁻¹; N80:氮添加浓度80 kg N hm⁻² a⁻¹ Nitrogen addition concentration of 80 kg N hm⁻² a⁻¹; N160:氮添加浓度160 kg N hm⁻² a⁻¹ Nitrogen addition concentration of 160 kg N hm⁻² a⁻¹; SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; AP:速效磷 Available phosphorus; NH₄⁺-N:铵态氮 Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N:硝态氮 Nitrate nitrogen; 同一行中字母不同表示不同氮添加梯度间具有显著性差异($P < 0.05$)

围栏一年后,于2019年8月起,开展氮添加施肥实验。共设置7个水平,4个重复,28块样地。将28块样地分为4个区组,每个区组7个水平的氮添加样地随机分布,4个区组即为4个重复。7个水平的氮添加浓度分别为0(N0)、5(N5)、10(N10)、20(N20)、40(N40)、80(N80)、160(N160) kg N hm⁻² a⁻¹,施肥种类为尿素(CH₄N₂O)为主,在生长季每月进行分施,每样地用40 L水溶解尿素,均匀喷洒于各样地,在对照样地喷洒等

量的水。

1.3 取样方法

2020 年 9 月采用五点取样法进行 0—10 cm 表层土壤采样。从每个样地的 5 个点取样并混合成一个样品,去除动物残留物和石头等碎片。根据不同测定指标的需要进行相应预处理。过 2 mm 筛的土样用于测定 SOC、惰性有机碳(NLC)、微生物量碳(MBC)、 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、土壤 pH 等;过 1 mm 筛的土样用于测定土壤酶活性;过 0.25 mm 筛的土样用于测定土壤易氧化有机碳(EOC);过 0.15 mm 筛的土样用于测定土壤 TN、TP。用于测定土壤酶活性、微生物量碳、 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 的土壤样品保存在 4 ℃ 的冰箱中,另一部分土壤在室温下自然干燥,用于测定土壤的基本养分指标。

1.4 测定方法

1.4.1 土壤化学性质

采用重铬酸钾-外加热法测定土壤有机碳;采用酸水解法测定惰性有机碳;采用高锰酸钾比色法测定土壤易氧化有机碳。重铬酸钾-硫酸消解法测定土壤 TN;铵态氮(NH_4^+ -N)和硝态氮(NO_3^- -N)用 2 mol/L KCl 提取,用连续流动分析仪(Skalar san++, Skalar, Netherlands)测定;土壤无机氮(SIN)为 NH_4^+ -N 与 NO_3^- -N 之和^[23]。使用连续流动分析仪检测土壤 TP 和 AP^[24]。采用土水比(1:2.5)酸性计测定土壤 pH 值^[25]。

1.4.2 土壤生物学性质

采用氯仿熏蒸-硫酸钾浸出法测定微生物量碳,采用微孔板荧光法^[26]分别测定土壤脲酶(Urease, UE)、土壤亮氨酸氨基肽酶(Leucine Aminopeptidase, LAP)、土壤酸性磷酸酶(Acid phosphatase, ACP)、土壤 N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶(N-acetyl-β-D-glucosidase, NAG)和土壤 β-葡萄糖苷酶(β-Glucosidase, BG),详细数据见 Yang 等^[22]。采用荧光定量 qPCR 法测定真菌(Fungi)和细菌(Bacteria)的拷贝数。

1.4.3 土壤微生物呼吸及温度敏感性的测定

本研究位于河北省最北端,与内蒙古高原临近,海拔高,生长季为每年的 5 月至 10 月,生长季的平均温度为 15.2 ℃。因此,本研究在探讨该地区森林土壤呼吸及其温度敏感性时设置的温度为 15 ℃ 和 25 ℃,更符合当地未来可能的气候变化情景。

通过室内培养实验,设置温度为 15 ℃ 和 25 ℃,采用碱液吸收法^[14,20,27]来测定土壤微生物的呼吸速率。称取以 20 g 干土折算的鲜土,分别置于 500 mL 的密封良好的培养瓶中,并控制到田间最大持水量的 60% 左右水平,将密封瓶置于培养箱中,温度调至为 25 ℃,进行为期 1 周的预培养。预培养结束后,用镊子夹着放入一个置有 5 mL 0.5 mol/L 的 NaOH 溶液的小白瓶到密封瓶中,将土壤分别置于温度恒定在 15 ℃ 与 25 ℃ 下的培养箱中开始避光培养,期间要使土壤的湿度保持不变。培养 1 d 后,取出装有 NaOH 的小白瓶,并加入 2.5 mL 的 BaCl_2 溶液(浓度为 0.5 mol/L)以去除溶液中的碳酸钠,再滴入少量的酚酞,随后用试剂为 HCl 溶液(浓度为 0.1 mol/L)开始滴定,观察到溶液的颜色刚好产生变化(红色变无色)的瞬间,停止滴定。由消耗的滴定试剂 HCl 的体积,可以得到 HCl 的物质的量,进而推算出 CO_2 释放速率。分别在培养的第 1、2、4、6、10、14 天测定土壤微生物呼吸速率,并计算 14 d 内的土壤微生物累积呼吸^[14,28],土壤呼吸平均速率采用算数平均法计算,累积呼吸采用基于采样间隔时间的加权法计算。

土壤微生物呼吸速率对温度变化的敏感程度(Q_{10})的计算公式^[29]:

$$Q_{10} = \left(\frac{R_{T_2}}{R_{T_1}} \right)^{\frac{10}{(T_2 - T_1)}}$$

其中, T_2 代表温度为 25 ℃, T_1 代表温度为 15 ℃, R_{T_2} 代表 25 ℃ 培养下的土壤呼吸速率, R_{T_1} 代表 15 ℃ 培养下的土壤呼吸速率。

1.5 数据分析

采用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 22.0 进行数据统计和分析。通过 ANOVA 和 Duncan 多重比较法对氮添加处理后的土壤微生物呼吸及其温度敏感性进行显著性差异分析。采用 Canoco 5.0 软件进行冗余分析

(RDA),确定土壤微生物呼吸与环境条件之间的相互关系。通过构建结构方程模型(SEM)评估土壤化学性质、微生物群落及微生物酶活性对土壤微生物呼吸温度敏感性的直接与间接作用。结构方程模型的分析用IBM SPSS Amos 软件完成结构方程模型参数适合度情况如表 2,统计检验的显著性在 $P<0.05$ 水平。利用SigmaPlot 14.0 和 Origin 2021 进行绘图。

表 2 结构方程模型参数范围

Table 2 Parameter range of structural equation model

参数 Parameter	范围 Range	参数 Parameter	范围 Range
P	>0.05	模型拟合度 GFI	>0.9
卡方比自由度 χ^2/df	1—3	均方根误差 RMSEA	<0.08

模型拟合度:Goodness of fit index ;均方根误差 RMSEA:Root mean square error of approximation

2 结果与分析

2.1 氮添加对土壤微生物呼吸速率的影响

氮添加对华北落叶松人工林土壤微生物呼吸(R_s)的影响如图 1、2 所示。15℃、25℃ 培养的土壤微生物 R_s 在整体上来说,具有相似的变化趋势,随着测定时间的后移,土壤的微生物 R_s 均呈下降趋势,并在第 4 天后趋于稳定。在 15℃ 条件下,第 1 天在 N40 开始与对照和低氮的处理梯度出现显著性差异,随着时间推移到第 14 天这种显著性差异逐渐消失。与 15℃ 条件不同,在 25℃ 条件下,第 1 天至第 14 天氮添加处理与对照及各处理梯度间大多出现显著性差异,但也呈现随着时间延长其显著性差异逐渐降低的趋势。在整个培养期间,不同温度处理下的土壤微生物 R_s 均随氮添加水平的升高而下降,其中 15℃ 下的微生物 R_s 降低了 0.99%—23.94%,25℃ 下的微生物 R_s 降低了 3.55%—21.64%。

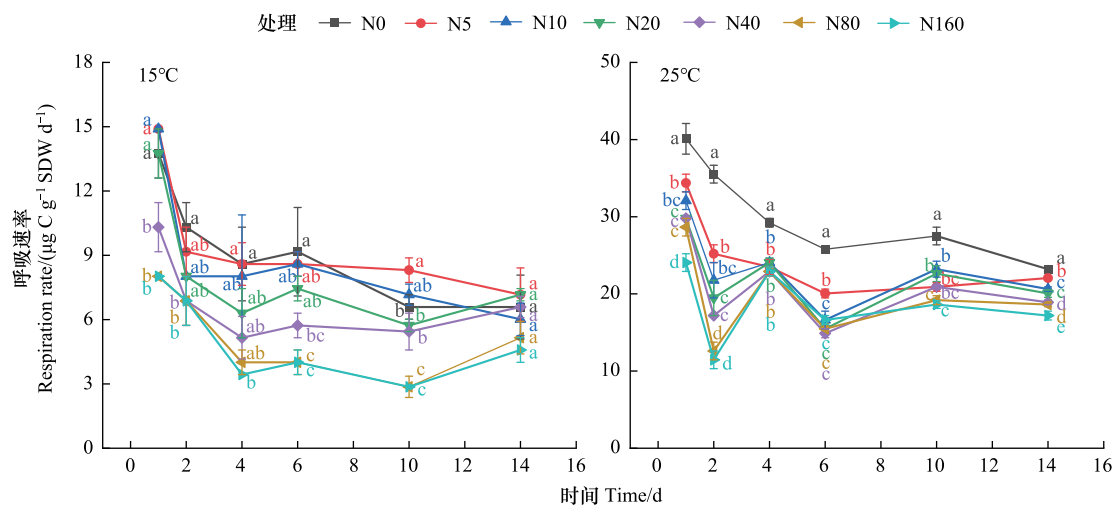


图 1 不同氮添加水平下的 15℃ 及 25℃ 土壤微生物呼吸速率及其对应的方差显著性分析

Fig.1 Soil microbial respiration rates at 15℃ and 25℃ at different nitrogen supplemental levels and their corresponding variance significance analysis

N0: 氮添加浓度 0 kg N hm⁻² a⁻¹; N5: 氮添加浓度 5 kg N hm⁻² a⁻¹; N10: 氮添加浓度 10 kg N hm⁻² a⁻¹; N20: 氮添加浓度 20 kg N hm⁻² a⁻¹; N40: 氮添加浓度 40 kg N hm⁻² a⁻¹; N80: 氮添加浓度 80 kg N hm⁻² a⁻¹; N160: 氮添加浓度 160 kg N hm⁻² a⁻¹; 字母不同表示不同氮添加梯度间具有显著性差异 ($P<0.05$); SDW: 土壤干重 Soil dry weight

2.2 氮添加对土壤累积碳释放量的影响

氮添加对华北落叶松人工林土壤累积碳释放量的影响如图 3、4 所示。氮添加后,不同温度处理下的土壤累积碳释放量随测定时间的后移而逐渐增加。氮添加后,不同温度处理下的土壤累积碳释放量均呈下降趋

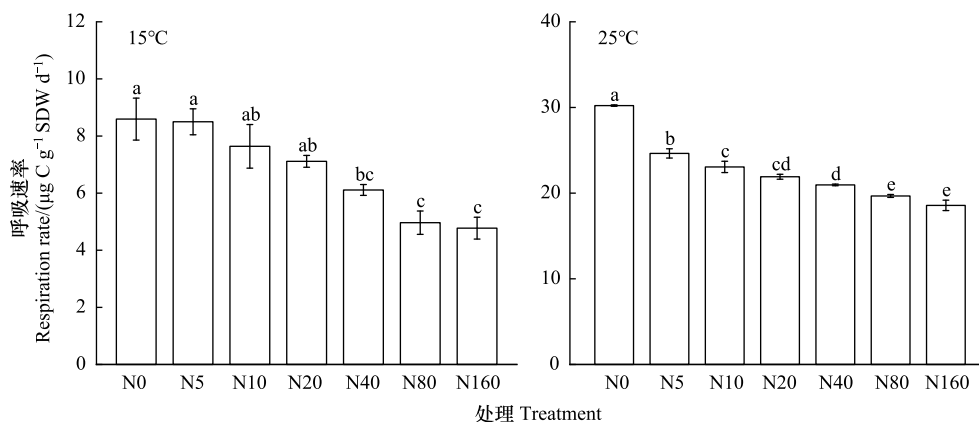


图2 不同氮添加水平下的 15 °C 及 25 °C 土壤微生物平均呼吸速率

Fig.2 The average respiration rate of soil microorganisms at 15 °C and 25 °C under different gradient nitrogen levels

字母不同表示不同氮添加梯度间具有显著性差异 ($P < 0.05$) SDW: 土壤干重 Soil dry weight

势,其中 15 °C 下的土壤累积碳释放在 N10 后开始降低,降低范围为 7.77%—49.51%,其从大到小排序为 N5 > N0 > N10 > N20 > N40 > N80 > N160; 25 °C 下的土壤累积碳释放在 N5 后开始降低,降低范围为 15.76%—23.25%,其从大到小排序为 N0 > N5 > N10 > N20 > N40 > N80 > N160。在 15 °C 条件下,第 1 天和第 2 天在 N40 开始与对照和低氮的处理梯度出现显著性差异,随着时间推移至第 10 天在这种显著性差异开始在 N80 出现。在 25 °C 条件下,第 1 天至第 14 天氮添加处理与对照及各处理梯度间大多出现显著性差异。在整个培养期间,相较于 15 °C 培养,25 °C 下的土壤微生物 CO₂ 累积释放量更高。

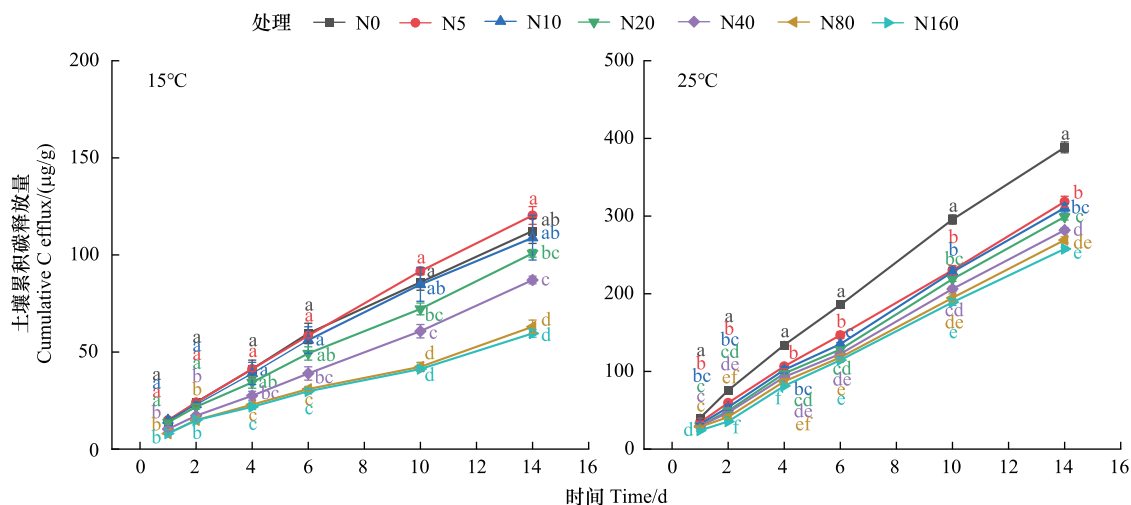


图3 不同氮添加水平下的 15 °C 及 25 °C 土壤累积碳释放量及其对应的方差显著性分析

Fig.3 Soil cumulative carbon release at 15 °C and 25 °C at different nitrogen addition levels and the corresponding variance significance analysis

字母不同表示不同氮添加梯度间具有显著性差异 ($P < 0.05$)

2.3 氮添加对土壤微生物呼吸温度敏感性的影响

氮添加对华北落叶松人工林土壤微生物呼吸温度敏感性 (Q_{10}) 的影响如图 5 所示。土壤微生物呼吸温度敏感性的范围为 2.60—4.92,随着氮添加的增加, Q_{10} 整体呈现先降低后增加的趋势,N5 时 Q_{10} 最低,N40 后逐渐升高,在 N80 后达到最高值并趋于稳定。

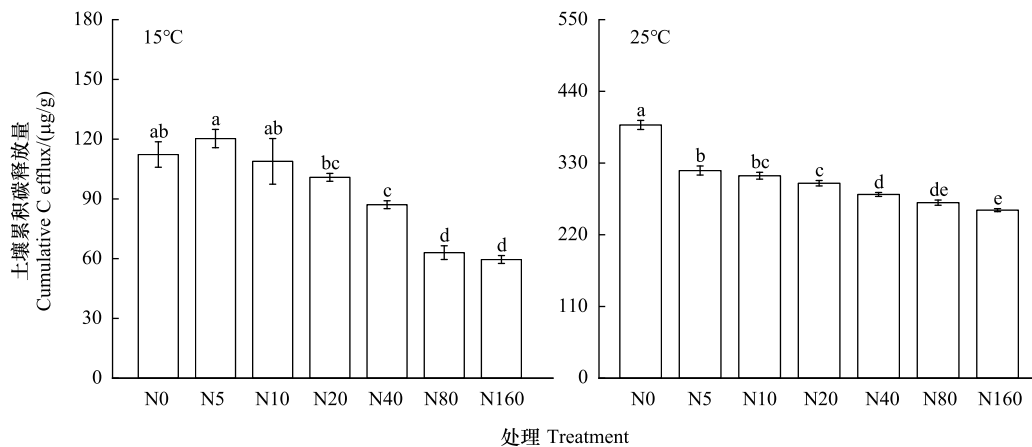


图4 不同氮添加水平下的 15 °C 及 25 °C 土壤累积碳释放量

Fig.4 Soil cumulative carbon release at 15 °C and 25 °C under different gradient nitrogen levels

字母不同表示不同氮添加梯度间具有显著性差异 ($P < 0.05$)

2.4 氮添加对土壤微生物呼吸速率及其温度敏感性的影响因素

2.4.1 土壤微生物呼吸速率与土壤环境因子的关系

采用冗余分析的方法,以 15 °C 及 25 °C 培养下的土壤微生物 R_s 为响应变量,以土壤化学性质、真菌与细菌数量等微生物群落数据及微生物酶活性为解释变量。如图 6 所示,土壤微生物呼吸速率的箭头连线为蓝色,土壤环境因子的箭头连线为红色。第一轴对变量的总解释率数值为 94.45%,第二轴对变量的总解释率数值为 5.55%,其中 NLC、 NO_3^- -N 对土壤微生物呼吸变异的解释率分别为 32.3% 和 12.1%,土壤 NLC 的箭头线投影最长,解释率最高。此外,不同温度下土壤微生物呼吸的影响因素也有差异。15 °C 培养下的土壤微生物 R_s 与 MBC、BG、LAP 的夹角范围较小,说明 15 °C 培养下的土壤微生物 R_s 受土壤微生物特性的正向影响较大。25 °C 培养下的土壤微生物 R_s 与土壤 N:P、C:P 等的夹角范围较小,说明 25 °C 培养下的土壤微生物 R_s 受土壤化学计量比的正向影响较大。

2.4.2 土壤微生物呼吸温度敏感性与土壤环境因子的关系分析

从结构方程模型(图 7)可以看出,该模型能解释 54% 的土壤微生物呼吸温度敏感性。氮添加通过作用于 SIN(路径系数为 0.69; $P < 0.001$)间接影响土壤 R_s ,SIN 通过作用于 BG(路径系数为 -0.48; $P < 0.05$)、LAP(路径系数为 -0.89; $P < 0.01$)及 SOC(路径系数为 0.38)间接影响土壤 R_s 。SOC(路径系数为 0.26)对 Q_{10} 的影响是直接和积极的,除此之外是 SIN(路径系数为 0.23),而 LAP(路径系数为 -0.33)对 Q_{10} 的影响是直接和抑制的,其次是 BG(路径系数为 -0.19)。整合结构方程模型中各环境因子的标准化总效应,进一步确定土壤环境因子对土壤微生物呼吸敏感性的整体影响。结果表明,SIN 对 Q_{10} 的总效应值最高,且为正面影响,其次是 SOC,而 BG 与 LAP 对 Q_{10} 为负面影响。

3 讨论

3.1 氮添加对土壤微生物呼吸的影响

本研究中氮添加显著降低微生物呼吸,且多数研究表明氮添加会降低土壤微生物呼吸^[10,30],其机理主要

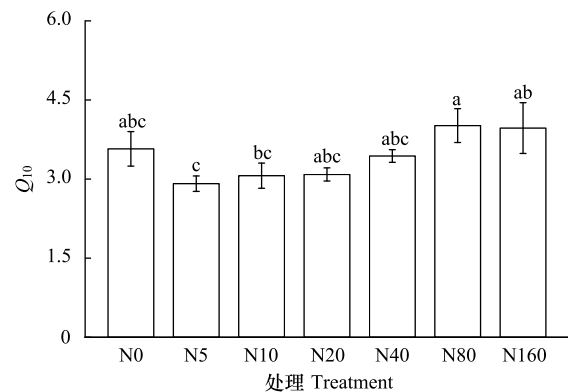


图5 不同氮添加水平下的土壤呼吸温度敏感性

Fig.5 Temperature sensitivity of soil respiration under different gradient nitrogen levels

字母不同表示不同氮添加梯度间具有显著性差异 ($P < 0.05$)

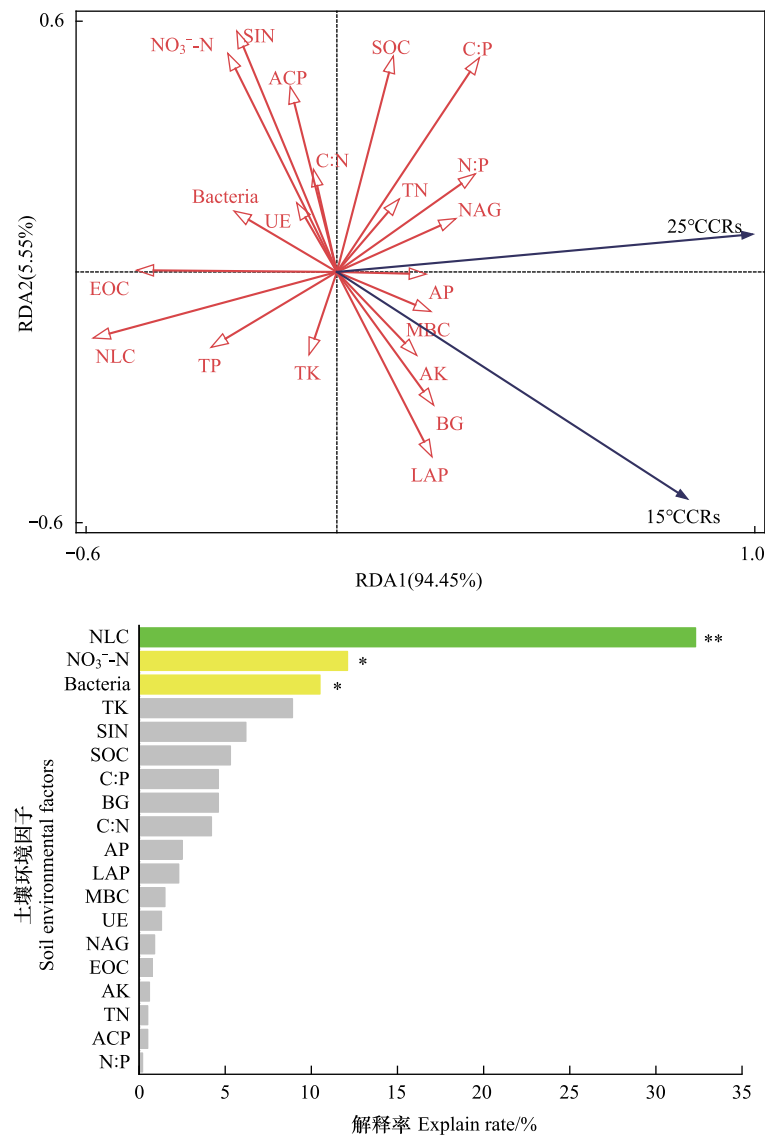


图 6 土壤微生物呼吸与土壤环境因子的冗余分析

Fig.6 Redundancy analysis of soil microbial respiration and soil environmental factors

TK:全钾;NLC:惰性有机碳;BG:β-葡萄糖苷酶;SOC:土壤有机碳;TP:全磷;Bacteria:细菌; NO_3^- -N:硝态氮;Bacteria:细菌;SIN:土壤无机氮;AP:速效磷;LAP:土壤亮氨酸氨基肽酶;MBC:土壤微生物生物量碳;UE:土壤脲酶;NAG:土壤 N-乙酰-β-D-葡萄糖苷酶;EOC:易氧化有机碳;AK:速效钾;TN:全氮;ACP:土壤酸性磷酸酶; * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

为:一方面氮添加引起的氮富集环境会改变微生物群落结构,例如会抑制寡营养型细菌而增加富营养细菌,从而整体降低土壤微生物呼吸^[31];另一方面,氮添加会抑制土壤微生物和胞外酶活性,降低土壤碳矿化能力从而表现出微生物呼吸下降^[32]。Ramirez 等^[33]对落基山脉前山脉的实验表明,土壤氮有效性的增加可直接抑制微生物呼吸,与本研究微生物呼吸与 SIN、 NO_3^- -N 呈显著负相关的结果相一致。

本研究中,外源氮输入后土壤 NLC 变化是影响微生物呼吸速率的主要原因。前期研究^[22]发现,NLC 会随氮添加而增加,同时 BG 活性在氮添加条件下显著降低,说明氮添加后通过降低 BG 酶活性减少了土壤碳的分解,从而使 NLC 呈增加变化。本研究中微生物呼吸速率在 N80 处理后趋于稳定^[34],不再持续降低,与我们的前期研究^[22]中 BG 活性在 N80 处理后的升高有关。BG 活性升高,其降解纤维素形成的葡萄糖多糖等可被微生物呼吸利用的碳源增多^[35],一定程度上促进了微生物呼吸,抵消了上述抑制微生物呼吸的效应,呼吸速

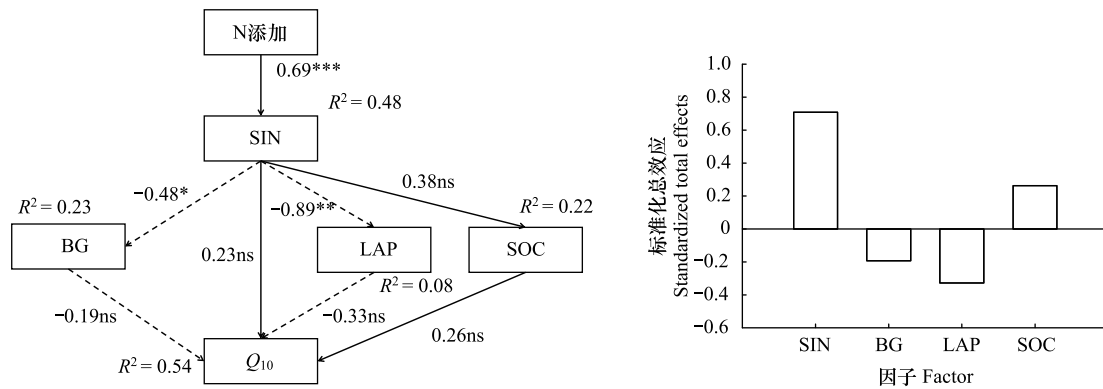


图7 土壤微生物呼吸温度敏感性与土壤环境因子的结构方程模型与标准化总效应

Fig.7 Structural equation model of soil microbial respiration temperature sensitivity and soil environmental factors and standardized total effects

氮添加对土壤微生物呼吸温度敏感性影响机制的结构方程模型 (SEM) 采用卡方 (χ^2) 和近似均方根误差 (RMSEA) 评价模型 ($\chi^2 = 3.310$, $df = 3$, $P = 0.346$, $GFI = 0.951$, $RMSEA < 0.08$); 模型中的四边方形框代表各个变量, 箭头旁的数字代表标准化后的路径系数, 实线代表正相关关系, 虚线代表负相关关系, R^2 表示土壤环境因子对变量变异的解释度; ns 表示相关关系不显著, * 表示相关关系在 $P = 0.05$ 水平上显著, ** 表示相关关系在 $P = 0.01$ 水平上显著, *** 表示相关关系在 $P = 0.001$ 水平上显著; N: 施氮; SIN: 土壤无机氮; BG: 土壤 β -葡萄糖苷酶; LAP: 亮氨酸氨基肽酶; SOC: 土壤有机碳; Q_{10} : 温度敏感性

率不再持续降低。此外, 本研究中高氮添加引起土壤中酶 C:P 的值降低, 证明高氮添加增强了磷的限制, 从而使土壤中的微生物生长受到抑制, 进一步使微生物对土壤有机碳的分解也受到抑制, 最终导致微生物呼吸的降低^[36]。

3.2 氮添加对土壤微生物呼吸温度敏感性的影响

研究发现温带森林 Q_{10} 的范围为 2.4—4.1^[37], 本研究中对照处理的 Q_{10} 平均值为 3.57, 与之前的研究范围相符。本研究中随着氮添加量的增加华北落叶松人工林土壤微生物呼吸的 Q_{10} 整体呈现先降低后升高的趋势, 其中低氮处理下 Q_{10} 降低的现象与之前的一些研究结果类似^[38—40]。通过分析本研究土壤呼吸的数据发现, 低氮处理下 Q_{10} 降低的主要原因是 15℃ 培养下土壤微生物呼吸在 N20 以前未显著下降 (图 2), 其主要原因可能是低温环境下土壤微生物不活跃, 低氮输入并未对土壤微生物产生显著影响, 故其微生物呼吸也未产生显著变化。

本研究中高氮添加后 Q_{10} 呈现增加趋势, 这与大多数研究结果类似。氮素富集条件下 Q_{10} 的增加归因于多种影响因素, 包括土壤微生物生理^[41]、基质有效性^[42] 和土壤有机碳质量的变化^[43]。本研究中, 结构方程模型显示氮添加主要通过抑制土壤 BG 和 LAP 酶活性及增加 SOC 含量来提高土壤微生物呼吸的 Q_{10} 。氮添加主要通过两种方式影响土壤 SOC: 一是氮添加增加了凋落物量, 从而增加了向土壤的碳输入, 使土壤 SOC 增加^[3]; 二是氮添加会抑制酶活性从而影响土壤碳矿化过程, 减少 SOC 的损失^[44]。因此, 在本研究短期的氮添加中, 可能主要通过以上两个过程影响了 SOC 的数量来影响 Q_{10} , 随着本实验研究时间的延续, 未来可能会改变为影响土壤有机碳的质量而影响 Q_{10} , 还需要继续探索。

4 结论

(1) 氮添加降低了华北落叶松人工林土壤的微生物呼吸强度, 并于 N80 处理后趋于平稳, 且对 25℃ 下的土壤微生物呼吸速率影响强度高于其在 15℃ 的值。

(2) 氮添加使得华北落叶松人工林土壤微生物呼吸的 Q_{10} 呈先降低后升高的趋势, 并于 N80 处理下达到最高值, 之后趋于稳定。

(3) 氮添加提高了华北落叶松人工林土壤有效态氮含量, 进而通过影响土壤酶活性和 SOC 改变其土壤呼吸的温度敏感性。

参考文献 (References):

- [1] Davidson E A. The contribution of manure and fertilizer nitrogen to atmospheric nitrous oxide since 1860. *Nature Geoscience*, 2009, 2: 659-662.
- [2] Gu F X, Zhang Y D, Tao B, Wang Q F, Yu G R, Zhang L M, Li K R. Modeling the effects of nitrogen deposition on carbon budget in two temperate forests. *Ecological Complexity*, 2010, 7(2): 139-148.
- [3] Sundert K V, Linder S, Marshall J D, Nordin A, Vicca S. Increased tree growth following long-term optimised fertiliser application indirectly alters soil properties in a boreal forest. *European Journal of Forest Research*, 2021, 140(1): 241-254.
- [4] 周政达, 张蕊, 高升华, 张旭东, 付晓, 唐明方, 吴钢. 模拟氮沉降对长江滩地杨树林土壤呼吸温度敏感性的影响. *生态学报*, 2015, 35(21): 6947-6956.
- [5] Shao P, Zeng X B, Moore D J P, Zeng X D. Soil microbial respiration from observations and Earth System Models. *Environmental Research Letters*, 2013, 8(3): 034034.
- [6] 于贵瑞. 全球变化与陆地生态系统碳循环和碳蓄积. 北京: 气象出版社, 2003.
- [7] Yu G R, Jia Y L, He N P, Zhu J X, Chen Z, Wang Q F, Piao S L, Liu X J, He H L, Guo X B, Wen Z, Li P, Ding G A, Goulding K. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade. *Nature Geoscience*, 2019, 12: 424-429.
- [8] Wen Z, Xu W, Li Q, Han M J, Tang A H, Zhang Y, Luo X S, Shen J L, Wang W, Li K H, Pan Y P, Zhang L, Li W Q, Collett J L, Zhong B Q, Wang X M, Goulding K, Zhang F S, Liu X J. Changes of nitrogen deposition in China from 1980 to 2018. *Environment International*, 2020, 144: 106022.
- [9] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews*, 1988, 63(3): 433-462.
- [10] Waldrop M P, Zak D R, Sinsabaugh R L. Microbial community response to nitrogen deposition in northern forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(9): 1443-1451.
- [11] Schimel J P, Bennett J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 2004, 85(3): 591-602.
- [12] 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.
- [13] 杨庆朋, 徐明, 刘洪升, 王劲松, 刘丽香, 迟永刚, 郑云普. 土壤呼吸温度敏感性的影响因素和不确定性. *生态学报*, 2011, 31(8): 2301-2311.
- [14] 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.
- [15] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440: 165-173.
- [16] Wagai R, Kishimoto-Mo A W, Yonemura S, Shirato Y, Hiradate S, Yagasaki Y. Linking temperature sensitivity of soil organic matter decomposition to its molecular structure, accessibility, and microbial physiology. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 1114-1125.
- [17] 贾彦龙. 基于 CO2FIX 模型的燕山北部山地华北落叶松人工林碳动态研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2012.
- [18] 高士杰, 王春梅, 王鹏, 商帅帅, 邱景琮, 李俊清. 多形态多水平氮添加对温带森林土壤根系呼吸和微生物呼吸的影响. *环境化学*, 2020, 39(6): 1568-1577.
- [19] Wang Z, Zhang X Y, Liu L, Cheng M M, Xu J F. Spatial and seasonal patterns of atmospheric nitrogen deposition in North China. *Atmospheric and Oceanic Science Letters*, 2020, 13(3): 188-194.
- [20] 陈书涛, 邹建文, 胡正华. 陆地生态系统土壤呼吸的观测与模拟. *生态环境学报*, 2017, 26(11): 1985-1996.
- [21] Du Z H, Wang W, Zeng W J, Zeng H. Nitrogen deposition enhances carbon sequestration by plantations in Northern China. *PLoS One*, 2014, 9(2): e87975.
- [22] Yang X C, Yang L, Li Q R, Li X, Xu G Q, Xu Z Q, Jia Y L. Short-term responses of soil nutrients and enzyme activities to nitrogen addition in a *Larix principis-rupprechtii* plantation in North China. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2023, 11: 1105150.
- [23] 韩艳英, 刘云龙, 叶彦辉, 杜佳豪. 模拟氮沉降对西藏高山栎林地土壤理化性质的影响. *东北林业大学学报*, 2017, 45(9): 73-76.
- [24] Hedley M J, Stewart J W B, Chauhan B S. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions induced by cultivation practices and by laboratory incubations. *Soil Science Society of America Journal*, 1982, 46: 970-976.
- [25] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [26] Chen H, Li D J, Xiao K C, Wang K L. Soil microbial processes and resource limitation in Karst and non-karst forests. *Functional Ecology*, 2018, 32(5): 1400-1409.
- [27] 聂棠棠, 王娟, 姚槐应, 葛超荣. 土壤呼吸及其¹³C 同位素测定方法的对比研究. *土壤*, 2023, 55(3): 578-586.

- [28] Bowden R D, Davidson E, Savage K, Arabia C, Steudler P. Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest soils at the Harvard Forest. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 43-56.
- [29] Karhu K, Auffret M D, Dungait J A J, Hopkins D W, Prosser J I, Singh B K, Subke J A, Wookey P A, Ågren G I, Sebastià M T, Gouriveau F, Bergkvist G, Meir P, Nottingham A T, Salinas N, Hartley I P. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature*, 2014, 513: 81-84.
- [30] Craine J M, Morrow C, Fierer N. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology*, 2007, 88(8): 2105-2113.
- [31] Fierer N, Lauber C L, Ramirez K S, Zaneveld J, Bradford M A, Knight R. Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients. *The ISME Journal*, 2012, 6(5): 1007-1017.
- [32] 苏立城, 陈晓珊, 罗志忠, 胡英, 陈煜佳, 吴道铭, 曾曙才. 氮添加对森林土壤有机碳库固存及 CO₂ 排放影响的研究进展. *生态学报*, 2024, 44(7): 2717-2733.
- [33] 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.
- [34] 王泽西, 陈倩妹, 黄尤优, 邓慧妮, 谌贤, 唐实玉, 张健, 刘洋. 川西亚高山森林土壤呼吸和微生物生物量碳氮对施氮的响应. *生态学报*, 2019, 39(19): 7197-7207.
- [35] Sinsabaugh R L, Turner B L, Talbot J M, Waring B G, Powers J S, Kuske C R, Moorhead D L, Follstad Shah J J. Stoichiometry of microbial carbon use efficiency in soils. *Ecological Monographs*, 2016, 86(2): 172-189.
- [36] Zhou Z H, Wang C K, Jin Y. Stoichiometric responses of soil microflora to nutrient additions for two temperate forest soils. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(4): 397-406.
- [37] Yuste J C, Janssens I A, Carrara A, Ceulemans R. Annual Q₁₀ of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 2004, 10(2): 161-169.
- [38] 陈阳, 周俊杰, 陈志飞, 简春霞, 赖帅彬, 徐炳成. 氮磷添加下黄土丘陵区退耕草地土壤呼吸速率日变化特征. *中国环境科学*, 2021, 41(12): 5779-5792.
- [39] 刘冠成. 长期氮添加对大兴安岭兴安落叶松林碳收支的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.
- [40] 余景松, 付若仙, 俞元春, 李春涛, 陶晓. 氮沉降对北亚热带麻栎林土壤呼吸及其温湿度敏感性的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(4): 1029-1037.
- [41] Guo H, Yang H, Zhang X, Wang L, Lv Y, Zou X, Ling T. Long-term outcomes of peroral endoscopic myotomy for patients with achalasia: a retrospective single-center study. *Diseases of the Esophagus*, 2017, 30(5): 1-6.
- [42] 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.
- [43] Stone M M, Weiss M S, Goodale C L, Adams M B, Fernandez I J, German D P, Allison S D. Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N-fertilization in two temperate forests. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 1173-1184.
- [44] 李瑞, 冯继广, 朱彪. 氮磷添加对温带和亚热带森林土壤碳氮矿化的影响. *北京大学学报: 自然科学版*, 2022, 58(4): 730-738.