

DOI: 10.20103/j.stxb.202406011265

曹星森, 郭超群, 张新娜, 王娟, 程艳霞, 张春雨. 氮添加对东北人工幼龄混交林土壤呼吸的影响. 生态学报, 2025, 45(8): 3874-3886.

Cao X M, Guo C Q, Zhang X N, Wang J, Cheng Y X, Zhang C Y. Effects of nitrogen addition on soil respiration in artificial young mixed forest in Northeast China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(8): 3874-3886.

## 氮添加对东北人工幼龄混交林土壤呼吸的影响

曹星森<sup>1</sup>, 郭超群<sup>2</sup>, 张新娜<sup>1</sup>, 王娟<sup>3,\*</sup>, 程艳霞<sup>1</sup>, 张春雨<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 北京林业大学国家林业和草原局森林经营工程技术研究中心, 北京 100083

<sup>2</sup> 北京林业大学林学院, 北京 100083

<sup>3</sup> 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

**摘要:** 测定并比较短期氮添加下土壤总呼吸、异养呼吸和自养呼吸速率, 分析环境条件对幼龄林土壤异养呼吸和自养呼吸速率的影响, 以期揭示未来氮沉降对东北地区幼龄林的土壤呼吸及碳循环影响。以东北舒兰人工混交幼龄林为研究对象, 设计了 3 种模拟氮添加处理: 对照 (CK, 0 kg/hm<sup>2</sup>)、低氮 (LN, 50 kg/hm<sup>2</sup>) 及高氮 (HN, 100 kg/hm<sup>2</sup>), 于 2021—2023 年生长季测定土壤呼吸速率、土壤 pH 值及细根生物量密度, 分析不同氮添加条件下土壤呼吸及其组分的呼吸速率与土壤温度、土壤 pH 值、细根生物量密度之间的关系。研究结果: (1) 氮添加水平对土壤呼吸组分有显著影响, 但未显著改变异养呼吸和自养呼吸的贡献率。其中低氮处理对土壤呼吸及其组分的呼吸速率都有促进作用, 高氮处理则主要通过加强土壤酸化制约土壤异养呼吸速率来抑制土壤总呼吸速率。(2) 氮添加改变了土壤环境 (如土壤温度、土壤 5 cm 体积含水量、土壤 pH 值等) 和植物细根的生长。低氮处理显著促进了幼树的生长, 增加了土壤中的细根生物量密度, 而高氮则呈现出相反的作用。不同氮添加处理均能提高土壤酸化程度, 但高氮处理较低氮处理的作用更强。(3) 土壤温度、细根生物量密度以及土壤 pH 值都与土壤呼吸速率显著正相关, 其中土壤温度与土壤总呼吸及土壤异养呼吸速率呈显著指数相关关系, 解释了土壤呼吸速率变异的 20.2%—45.4%, 是土壤呼吸速率的主要影响因子。研究结果强调了氮添加通过影响土壤环境及植物细根生物量密度而显著作用于土壤呼吸速率的驱动机制。不同氮添加处理中, 低氮处理下土壤呼吸速率显著增加, 高氮处理则降低, 表明了未来氮沉降的改变会对土壤碳循环产生巨大影响。实验期内, 土壤体积含水量的变化对土壤呼吸速率解释较差, 氮添加作用下土壤酸化加重, 与以往的研究结论不一致; 氮添加、土壤 pH 值及细根生物量密度对土壤异养呼吸的贡献率都未产生显著影响, 未来需要做进一步地探索和解释。

**关键词:** 土壤呼吸; 模拟氮添加; 细根生物量密度; 土壤 pH

## Effects of nitrogen addition on soil respiration in artificial young mixed forest in Northeast China

CAO Xingmiao<sup>1</sup>, GUO Chaoqun<sup>2</sup>, ZHANG Xinna<sup>1</sup>, WANG Juan<sup>3,\*</sup>, CHENG Yanxia<sup>1</sup>, ZHANG Chunyu<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Research Center of Forest Management Engineering of State Forestry and Grassland Administration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

<sup>2</sup> College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

<sup>3</sup> College of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

**Abstract:** The study measured and compared the rates of total soil respiration, heterotrophic respiration, and autotrophic respiration under short-term nitrogen addition conditions. Additionally, it examined the effects of environmental factors on the respiration rates of heterotrophic and autotrophic processes within the soils of young forests. The aim was to reveal the implications of prospective nitrogen deposition for soil respiration and carbon cycling in young forests in Northeast China. The research focused on an artificially mixed young forest in Shulan, Northeast China, where three simulated nitrogen

**基金项目:** 国家重点研发计划重点专项项目 (2023YFF1304004-06); 国家自然科学基金项目 (32371870)

**收稿日期:** 2024-06-01; **网络出版日期:** 2025-01-20

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

addition treatments were designed: a control group (CK, 0 kg/hm<sup>2</sup>), a low nitrogen group (LN, 50 kg/hm<sup>2</sup>), and a high nitrogen group (HN, 100 kg/hm<sup>2</sup>). During the growing seasons spanning 2021 to 2023, measurements of soil respiration rates, soil pH, and fine root biomass density were conducted. Relationships between soil total respiration and its components under different nitrogen addition treatments were analyzed, considering factors such as soil temperature, soil pH, and fine root biomass density. Results: (1) Nitrogen enrichment substantially affected the soil respiration components without markedly altering the proportional contributions of heterotrophic and autotrophic respiration. Specifically, low nitrogen addition stimulated soil respiration and increased the respiration rates of its components, whereas high nitrogen addition suppressed total soil respiration primarily by enhancing soil acidification and restricting heterotrophic respiration rates. (2) Nitrogen addition altered the soil environment, including soil temperature, volumetric water content at a 5 cm depth, and soil pH, as well as the growth of plant fine roots. Specifically, low nitrogen addition significantly promoted the growth of saplings and increased fine root biomass density in the soil. In contrast, high nitrogen addition had an inhibitory effect on both sapling growth and fine root biomass density. Both nitrogen addition treatments caused soil acidification, but the impact was more pronounced with high nitrogen addition. (3) Soil temperature, fine root biomass density, and soil pH exhibited significant positive correlations with soil respiration rates. Notably, soil temperature had a significant exponential relationship with both total soil respiration and heterotrophic respiration rates, accounting for 20.2% to 45.4% of the variation in soil respiration rates and serving as the primary influencing factor. The results highlighted the significant impact of nitrogen addition on soil respiration rates, primarily through its effects on the soil environment and plant fine root biomass density. Among the various nitrogen addition treatments, low nitrogen addition notably increased soil respiration rates, whereas high nitrogen addition led to a decrease. This indicated that future changes in nitrogen deposition could exert a considerable impact on soil carbon cycling. During the experimental period, variations in soil volumetric water content were found to be a poor predictor of soil respiration rates. Additionally, nitrogen addition intensified soil acidification, which was contrary to previous research findings. Notably, neither nitrogen addition, soil pH, nor fine root biomass density had a significant effect on the contribution rates of soil heterotrophic respiration. This suggests that further exploration and explanation in this area are necessary.

**Key Words:** soil respiration; simulated nitrogen addition; fine root biomass density; soil pH

人类活动导致氮元素大量排放并沉积在自然生态系统中。在 1984—2016 年,欧洲和北美的氮沉降有所减少<sup>[1]</sup>,但中国的总无机氮沉积速率急剧增加,已成为全球氮沉积的热点之一。近年来,尽管我国过去几年制定并实施了许多政策法规来减少活性氮和大气中氮沉积的排放,使全国空气污染有所缓解,但大气硝酸盐和铵态氮浓度并没有显著降低<sup>[2]</sup>。有一些研究表明,从 2010—2020 年,我国氮沉积速率下降了 14%<sup>[3-4]</sup>,但这些研究中的数据主要集中在城市外围或农田中,我国山地地区对氮沉积反应迅速,氮沉积在山地地区表现出明显的增加趋势<sup>[5]</sup>,尤其是东北部分地区的氮沉降已超过临界负荷<sup>[6]</sup>。氮沉降对土壤碳循环的影响是陆地生态系统碳循环研究的重要课题。土壤碳库是陆地生态系统碳库的最大组成部分<sup>[7]</sup>,在全球碳收支平衡中具有重要地位。土壤呼吸作为碳循环的重要环节,对碳的排放过程起着至关重要的作用,是土壤碳循环的核心关键<sup>[8]</sup>。它被视为全球碳循环中最大的碳流动通量之一<sup>[9]</sup>,任何微小的变化都会对全球碳循环产生深远影响<sup>[10]</sup>。

土壤呼吸是未被扰动的土壤向大气中释放二氧化碳的过程,主要分为自养呼吸、异养呼吸,根据来源又可分为根呼吸、根际微生物的呼吸以及微生物分解土壤中有有机质产生的呼吸。在实际测量中,很难将根呼吸和根际微生物的呼吸区分开,因此通常将它们统称为自养呼吸。近年来,大量的研究集中于氮添加对陆地生态系统土壤呼吸的影响,但目前尚未形成一致的结论。主要归结为三种效应:正向效应、负向效应和无效应。这些差异与实验区的气候环境特征、生态系统类型、土壤条件以及大气氮沉降背景值、施氮方式、施氮水平和试

验持续时间等因素有关<sup>[11]</sup>。荟萃分析显示,氮添加对生态系统中的土壤呼吸产生积极影响,特别是草地和农田<sup>[12]</sup>。然而在北方森林中,氮添加会降低土壤呼吸<sup>[13]</sup>。森林中的自养呼吸并未受到氮添加影响,而氮添加显著降低了异养呼吸<sup>[14]</sup>。也有研究表明,氮添加对异养呼吸的影响总体来说很小,但在生物群落间存在异质性,在寒带森林中,氮添加显著降低了异养呼吸<sup>[15]</sup>。氮添加对异养呼吸的影响主要由微生物群落、生物量和活性的变化所介导,而对自养呼吸则通过根系生物量、根际微生物、土壤碳含量和光合作用等产生影响。然而,氮添加对异养呼吸和自养呼吸的作用方向及作用强度的差异仍不明确。

氮添加对土壤总呼吸速率的具体作用机理目前尚不清楚。有研究表明,当氮添加量低于  $60 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  时,温带森林土壤呼吸会显著增加;而当氮添加量高于此值时,土壤呼吸会显著减少<sup>[16]</sup>。这是因为较低的氮添加水平会提高微生物生物量和活性,进而刺激异养呼吸,并通过促进植物对氮的吸收和光合碳的固定,导致根系表面积增大,根系氮浓度增加,从而增强自养呼吸<sup>[17]</sup>。然而,过量的氮添加会导致土壤板结和酸化,降低微生物总生物量,改变微生物组成<sup>[17]</sup>、基因表达<sup>[18]</sup>、根系的生长和生物量<sup>[19]</sup>,进而降低自养呼吸和异养呼吸。此外,氮添加对土壤呼吸的影响还与实验持续时间有关。例如,在东北落叶松林中,氮添加对土壤呼吸的影响从短期的正效应(第一年平均增加 8%)转变为长期的负效应(第 11 年平均下降 21%),且氮添加水平越高,这种转变发生的越早<sup>[13]</sup>。

土壤温度和土壤体积含水量是影响土壤呼吸的关键因素,它们直接影响到土壤微生物和根系的活动,间接影响土壤养分的有效性和植物的生长。大量研究表明土壤温度是土壤呼吸的主要影响因子,而土壤体积含水量则表现为无关<sup>[20]</sup>,也有研究认为温度和土壤含水量相互作用影响土壤呼吸速率<sup>[21]</sup>,而降水减少会显著降低土壤呼吸速率<sup>[22-23]</sup>。此外,土壤温度对土壤呼吸的两个主要组成部分的影响程度有所不同。研究表明,农田的自养呼吸对土壤温度和土壤含水量变化的敏感度高于异养呼吸<sup>[24]</sup>,而异养呼吸对温度升高的响应程度低于土壤呼吸<sup>[25]</sup>。另外,有研究也表明异养呼吸受土壤温度的影响比自养呼吸更强烈<sup>[26]</sup>,这可能与微生物的活动密切相关<sup>[27]</sup>。土壤微生物群落的组成和生物量也会受到物种多样性<sup>[28-29]</sup>和土壤酸化<sup>[17,30]</sup>的影响,进而改变异养呼吸速率。近年来,一些研究表明氮添加导致的土壤酸化,而非氮添加本身,对土壤呼吸的变化产生主要影响<sup>[16-17]</sup>。在研究氮添加对土壤呼吸的影响时,土壤的酸碱度起了决定性的作用,但也有研究表明氮添加并未显著改变土壤酸碱度<sup>[16,31]</sup>。根系尤其是细根在碳循环和养分循环中起着至关重要的作用,有研究显示,氮沉降可以通过影响根系特征来影响土壤呼吸<sup>[32]</sup>。然而,也有研究指出氮添加对细根生物量的影响并不显著<sup>[33]</sup>,甚至可能产生负面影响。这可能与采样方法、土壤理化性质、植物种类以及气候条件有关。因此,需要进一步研究这些因素如何相互作用,以更好地理解氮沉降对土壤呼吸的影响<sup>[12]</sup>。

由于氮素是大多数陆地生态系统的重要营养元素<sup>[34]</sup>,施加氮肥有助于解除东北地区的氮限制,从而促进植物生长和土壤碳循环与能量流动。本文研究了氮添加对幼龄人工林土壤呼吸及其组分的影响,以及它们与非生物因子的关系,从而为应对气候变化提供科学依据。具体目标是:研究不同水平氮添加对土壤呼吸及其组分的影响,比较异养呼吸、自养呼吸在氮添加条件下对土壤呼吸速率的相对贡献变化;研究不同氮添加水平下土壤温度、土壤体积含水量、土壤 pH 值以及细根生物量的变异规律,阐明它们对异养呼吸和自养呼吸速率影响的差异性与影响程度。研究结果旨在更好地理解施加氮肥对幼龄人工林土壤呼吸和生态系统功能的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于吉林省舒兰市开原林场,地理位置为北纬  $44^{\circ}23'40''$ ,东经  $127^{\circ}12'30''$ ,地处长白山脉张广才岭与老爷岭交汇处,海拔为 170—220 m。该地区属于温带大陆性气候,四季分明,年均气温为  $4.3^{\circ}\text{C}$ 。7 月至 8 月期间,平均温度约为  $23^{\circ}\text{C}$ 。年均降雨量为 683 mm,年平均相对湿度为 69%,年无霜期约 140 d。

### 1.2 试验样地设置

2021 年,选取退耕地布设物种多样性控制性试验,分成三个试验区域营造混交林,每个区域内设置相同

树种组成和造林方式的样方 159 个,其中树种数量  $N=1$  的样方 36 个, $N=2,4,8$  的样方各 40 个, $N=12$  的样方 3 个,共计 477 个样方。样方大小为  $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ ,彼此间隔  $1\text{ m}$  缓冲区,每个样方中以“S”型的顺序栽植幼苗,苗间距为  $50\text{ cm}$ ,每个样方内幼苗为 81 株。物种主要选择东北地区优势树种(表 1),包括:白桦(*Betula platyphylla*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)、红松(*Pinus koraiensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、怀槐(*Maackia amurensis* Rupr. et Maxim)、黄菠萝(*Phellodendron amurense*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、色木槭(*Acer mono* Thunb.)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、水榆花楸(*Sorbus alnifolia* (Siebold & Zucc.) C. Koch)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.)和紫椴(*Tilia amurensis*)。由于是在退耕地造林并且通过抚育去除灌木和杂草,因此每个样方的树种数量即为物种丰富度(SR)。

表 1 人工控制性试验的树种信息表

Table 1 Information sheet on tree species in artificial mixed forest

树种 Tree species	平均地径 Average diameter/mm			平均株高 Average Plant height/cm			平均南北冠幅长 Average North-south crown/cm			平均东西冠幅长 Average East-west crown/cm		
	CK	LN	HN	CK	LN	HN	CK	LN	HN	CK	LN	HN
白桦 <i>Betula platyphylla</i>	17.56	17.46	14.81	164.3	157.2	151.7	64.3	60.8	54.3	63.2	60.0	53.8
红皮云杉 <i>Picea koraiensis</i>	7.73	8.11	8.21	23.8	24.7	24.35	16.7	17.0	17.8	16.8	15.9	18.0
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	9.40	9.62	8.94	32.5	35.4	29.9	26.6	27.8	23.6	26.6	27.6	24.0
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	10.50	10.12	10.47	61.5	56.3	60.3	61.6	52.4	58.8	60.4	52.6	59.3
怀槐 <i>Maackia amurensis</i> Rupr. et Maxim	14.07	13.87	13.33	85.8	84.4	84.7	46.8	43.4	42.8	46.6	43.5	42.5
黄菠萝 <i>Phellodendron amurense</i>	9.50	9.68	9.30	59.6	67.4	61.2	29.1	32.3	30.2	27.8	31.0	29.1
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	9.21	9.45	9.30	54.5	60.0	54.3	28.3	30.2	27.1	27.3	29.3	26.3
色木槭 <i>Acer mono</i> Thunb.	11.38	11.30	11.14	69.0	67.8	62.8	25.8	26.7	24.1	25.8	26.1	23.7
水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i>	11.08	12.17	12.16	90.6	103.0	102.6	28.1	31.9	32.5	28.3	31.0	31.8
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i> (Siebold & Zucc.) C. Koch	9.06	9.18	7.49	59.9	64.6	52.8	34.6	35.7	31.6	37.7	35.1	28.5
樟子松 <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> Litv.	5.82	7.35	7.81	28.2	33.5	34.4	20.1	24.0	23.8	19.8	23.9	23.9
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	11.35	11.81	11.84	63.0	68.1	62.3	25.7	28.1	25.5	25.4	28.0	25.0

CK:对照 Control( $0\text{ kg}/\text{hm}^2$ );LN:低氮 Low nitrogen( $50\text{ kg}/\text{hm}^2$ );HN:高氮 High nitrogen( $100\text{ kg}/\text{hm}^2$ )

在研究区设置氮添加梯度(表 2),分别是对照区(CK, $0\text{ kg}/\text{hm}^2$ ;159 个)、低氮区(LN, $50\text{ kg}/\text{hm}^2$ ,159 个)和高氮区(HN, $100\text{ kg}/\text{hm}^2$ ,159 个)。从当年开始,每年在 5 月到 8 月中旬进行四次施氮。利用尿素( $\text{CN}_2\text{H}_4\text{O}$ )水溶液作为氮源,通过电动喷雾器进行人工喷施,每次分别将 680 g(低氮区)和 1360 g(高氮区)尿素溶于 20 L 水中,每个样方( $25\text{ m}^2$ )喷施溶液 2 L,折合施氮 31.25 g(低氮区)和 62.5 g(高氮区)。对照组只喷施等量的水。实验区远离城市和工业区,人为干扰较小,且年平均降水量较高,故本研究没有将当地大气氮沉降计算在内。使用机械抽样方式,在对照、低氮及高氮三个区域各选择 40 个样地,并在所选择的 120 个样方中随机布设两类 PVC 呼吸环(环 a 和环 s),其中环 a 的内径 20 cm、高 50 cm,插入土壤的深度为 47 cm;环 s 的内径为 20 cm、高 11 cm,插入土壤的深度为 8 cm。总计布设 240 个呼吸环。

表 2 舒兰幼龄人工林分土壤特征

Table 2 Soil characteristics of Shulan juvenile plantation stand

处理 Treatment	土壤氮 SNC/(g/g)	土壤磷 SPC/(g/g)	土壤钾 SKC/(g/g)
对照 CK	1476.45±168.71a	527.82±111.29a	1412.2±16.92a
低氮 LN	1523.71±178.38b	530.70±122.91a	1410.21±16.01a
高氮 HN	1494.25±144.41c	507.93±108.08a	1412.88±23.67a

不同小写字母代表不同处理区之间在 0.05 水平上差异显著;SNC:土壤氮含量 Soil nitrogen content;SPC:土壤磷含量 Soil phosphorus content;SKC:土壤钾含量 Soil kalium content

### 1.3 土壤呼吸速率测定

2021—2023 年,每年的 7 月至 8 月下旬,选择晴朗天气(降雨后的除外)各测定土壤呼吸速率一次。在测量前一天,贴地面清除土壤呼吸环内的杂草。在 7:00—11:00 和 13:00—17:00,使用 LI-8100 土壤碳通量自动测量系统(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)进行测定。同时,使用仪器配备的温湿度传感器测量呼吸环附近 5 cm 深处的土壤温度( $T$ )和土壤体积含水量( $W$ )。每次测量时,按照不同的顺序进行,以消除系统误差。通过设置不同的 PVC 呼吸环长度,将土壤呼吸、根呼吸组分和土壤微生物呼吸组分区别开。环 s 测量得到的数据为土壤总呼吸速率( $R_s$ ),环 a 测量得到的数据为土壤微生物呼吸速率( $R_h$ )。在 2023 年的测量中,使用便携式 pH 计测定各样地土壤 pH 值。

### 1.4 细根生物量测定

2022—2023 年,每年在布设呼吸环的样方中使用内径为 10 cm 根钻采集表层 10 cm 深土样,然后将土样置于 2 mm 筛网上进行清洗。在 1 mm 筛网上手动将  $\leq 2$  mm 的细根进行分拣,随后将细根置于 65 °C 烘箱中烘干至恒重,最后称得细根的干重( $w$ ; 为 g)。

### 1.5 数据分析与处理

建立土壤呼吸速率与土壤温湿度之间的单变量模型,用线性和非线性关系方程拟合土壤呼吸速率( $R$ ; 单位  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )与 5 cm 土壤温度( $T$ ; 单位 °C)的关系模型:

$$R = ae^{bT}$$

在此基础上,可以推导出全年土壤呼吸温度敏感性系数( $Q_{10}$ ):

$$Q_{10} = e^{10b}$$

式中, $a$ 、 $b$  为拟合参数。

$$RD = w \times 1000 / (\pi (d/2)^2) h$$

式中, $RD$  是细根生物量密度( $\text{t}/\text{hm}^2$ ), $w$  是每个土芯中细根干重(g), $d$  是根钻直径, $h$  是根钻深度(cm)。

使用重复测量方差分析检验氮添加水平和年份对 5 cm 深度土壤温度、土壤体积含水量、土壤呼吸及其组分的呼吸速率、温度敏感性指数的影响。利用单因素方差分析和 LSD 多重比较检验 2022—2023 年不同氮添加水平的细根生物量密度差异、以及 2023 年不同氮添加水平的土壤 pH 值之间的差异。使用 Spearman 相关性分析来量化土壤 pH 值和细根生物量密度与土壤呼吸速率( $R_s$ )、土壤异养呼吸速率( $R_h$ )、土壤自养呼吸速率( $R_a$ )、异养呼吸组分贡献率( $B_h$ )之间的关系。

本文中数据处理及统计分析通过 R 4.3.2 软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮添加水平对土壤总呼吸速率及其组分的影响

利用重复测量方差分析和 LSD 多重比较检验氮添加水平对土壤呼吸的作用(表 3)。氮添加对土壤总呼吸速率( $R_s$ )和土壤异养呼吸速率( $R_h$ )均有显著影响( $P < 0.01$ ),而高氮处理显著抑制了土壤呼吸及其组分的呼吸速率。低氮处理对土壤自养呼吸速率( $R_a$ )有显著促进作用,但高氮处理对土壤自养呼吸速率影响不显著( $P > 0.05$ )。

连续三年的氮添加后,土壤总呼吸与各组分呼吸均呈现显著增加(图 1、图 2),这种趋势在 2022—2023 年尤为明显。不同氮添加处理的总呼吸平均增长率分别为 78.51% (CK)、73.51% (LN) 和 77.65% (HN)。在 2023 年,不同氮添加水平上土壤呼吸差异最为显著。

施加氮肥后首个生长季,7 月测量时高氮处理的土壤呼吸速率高于其它施氮水平,其次是低氮处理。在 2021 年 7 月,低氮处理的土壤呼吸速率低于高氮处理,但在大多数时间,低氮处理的土壤呼吸速率高于其它处理,而高氮处理的土壤呼吸速率则低于其它处理(图 1)。在研究期内,对照、低氮、高氮处理的平均土壤呼吸速率分别为 7.26、9.06、6.71  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。与对照相比,低氮处理的平均异养呼吸速率提高 24.79%,而高氮

处理的平均异养呼吸速率则降低 7.57%。异养呼吸占土壤总呼吸的比例高达 70.26% (CK)、70.50% (LN) 及 68.86% (HN)。在各种处理下,异养呼吸的平均组分贡献率值为 61.83%—75.30%。除 2021 年 7 月以外,土壤总呼吸速率与其异养呼吸组分贡献率均表现为高氮<对照<低氮,这与土壤总呼吸相一致。

表 3 氮添加水平、年份对土壤呼吸、土壤 5cm 温度和土壤 5cm 体积含水量影响的方差分析

Table 3 Analysis of variance for the effects of nitrogen addition levels and years on soil respiration, soil 5 cm temperature and soil 5 cm moisture

变异 Variation	df	总呼吸 速率 $R_s$	异养呼吸 速率 $R_h$	自养呼吸 速率 $R_a$	异养呼吸 组分贡献率 $B_h$	土壤 5 cm 温度 $T$	土壤 5 cm 体积 含水量 $W$
处理 Treatment	2	44.33 ***	42.39 ***	13.08 ***	0.33	10.33 ***	6.24 ***
年份 Year	2	136.66 ***	278.21 ***	3.95 *	21.56 ***	239.05 ***	11.41 ***
处理×年份 Treatment×Year	4	17.66 ***	17.25 ***	5.07 ***	0.35	5.85 ***	4.99 ***

\*\*\* 表示在 0.001 水平上差异显著, \*\* 表示在 0.01 水平上差异显著, \* 表示在 0.05 水平上差异显著;“×”代表其交互作用; $R_s$ :土壤总呼吸速率 Soil total respiration rate; $R_h$ :异养呼吸速率 Soil heterotrophic respiration rate; $R_a$ :自养呼吸速率 Soil autotrophic respiration rate; $B_h$ :土壤异养呼吸组分贡献率 Contribution rate of heterotrophic soil respiration components; $T$ :土壤 5 cm 温度 Soil temperature of 5 cm; $W$ :土壤 5 cm 体积含水量 Soil volume moisture content of 5 cm

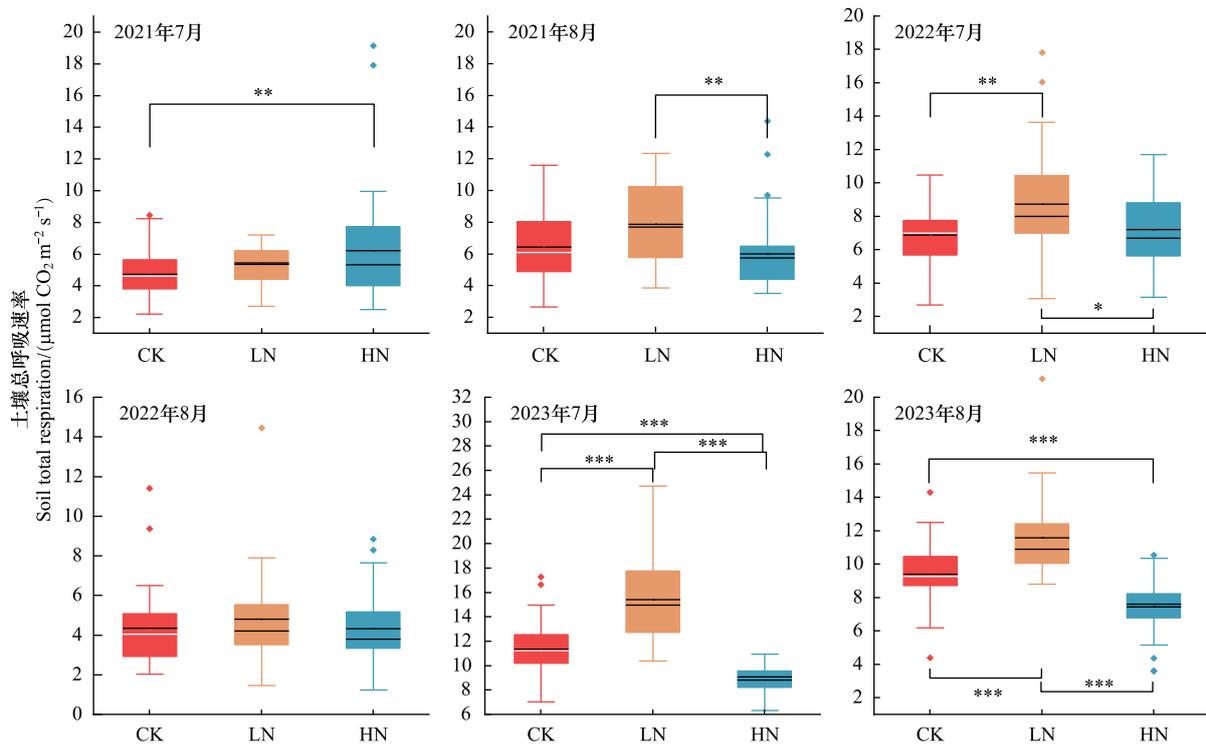


图 1 不同氮添加水平下土壤总呼吸速率对比

Fig.1 Comparative of soil total respiration rate under different nitrogen addition levels

\*\*\* 表示在 0.001 水平上差异显著, \*\* 表示在 0.01 水平上差异显著, \* 表示在 0.05 水平上差异显著;CK:对照 Control (0 kg/hm<sup>2</sup>);LN:低氮 Low nitrogen (50 kg/hm<sup>2</sup>);HN:高氮 High nitrogen (100 kg/hm<sup>2</sup>)

低氮处理的异养呼吸速率较高,在土壤总呼吸中的贡献也较高,而高氮处理的异养呼吸速率较低,在土壤总呼吸中的贡献比也相对较低。与对照相比低氮处理的平均土壤呼吸速率和平均异养呼吸速率提高 16.84%,而高氮处理的平均土壤呼吸速率和平均异养呼吸速率降低 8.6%。

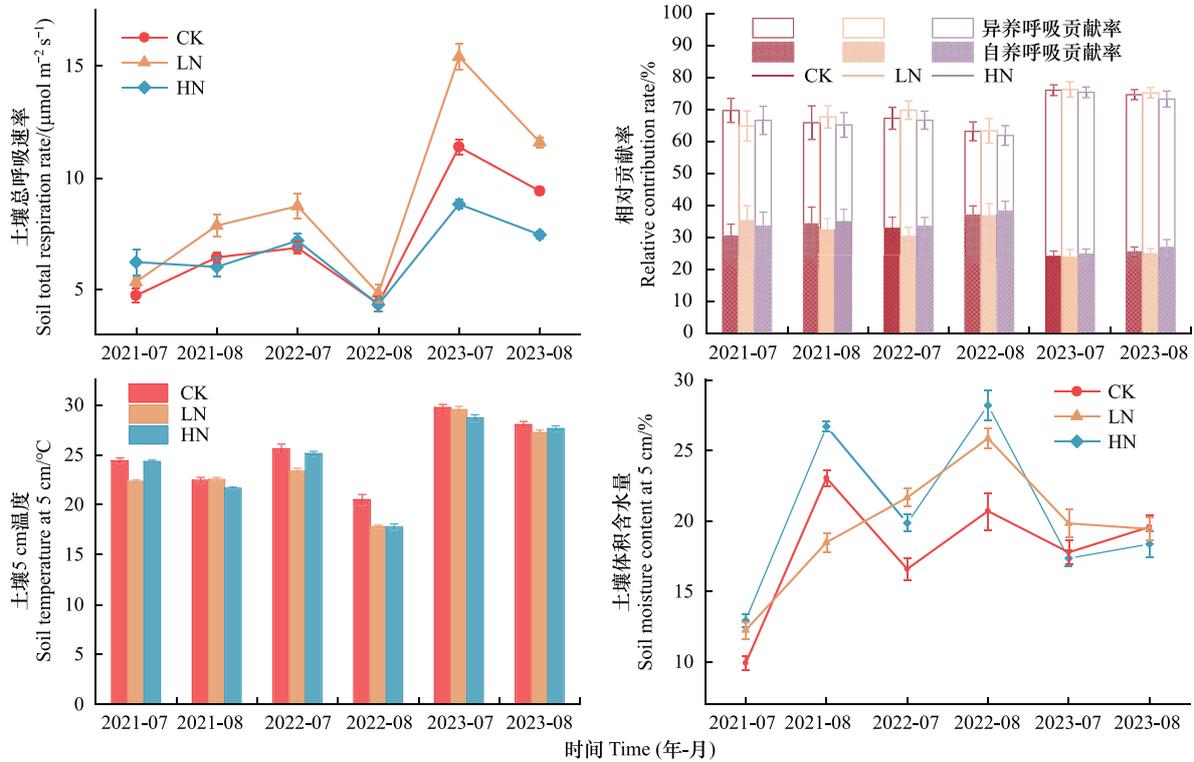


图2 土壤呼吸速率及土壤温度的月际变化规律

Fig.2 Monthly variation of soil respiration rate and soil temperature and humidity

## 2.2 土壤温度和含水量对土壤呼吸的影响

土壤呼吸速率与土壤温度之间存在显著的指数关系 ( $P < 0.001$ )。土温解释了土壤总呼吸速率和异养呼吸 20.2%—55% 的变异。与对照相比,低氮处理提高了拟合模型的斜率和拟合精度,高氮处理则降低了模型斜率和拟合精度。不同处理下土壤总呼吸的  $Q_{10}$  值范围为 1.522—1.804,表现为低氮 > 对照 > 高氮。低氮处理的土壤总呼吸  $Q_{10}$  值比对照提高了 5.1%,而高氮处理的土壤总呼吸  $Q_{10}$  值则降低了 15.63% (图 3、表 4)。

与对照处理相比,低氮处理提高了土壤异养呼吸对温度拟合模型的  $R^2$  值,而高氮处理则表现出大幅降低。在所有处理中,异养呼吸的拟合参数均大于总呼吸的拟合参数,且异养呼吸的  $Q_{10}$  值也高于同一处理的土壤总呼吸,这表明异养呼吸更易受到温度变化的影响。

与土壤 5 cm 温度不同,土壤 5 cm 体积含水量仅在高氮处理下与土壤总呼吸速率表现显著负相关关系,在低氮条件下与土壤异养呼吸速率呈显著正相关关系,其它情况下与土壤总呼吸速率及土壤异养呼吸速率没有明显的相关性,拟合模型的  $R^2$  值均小于 0.05。在土壤 5 cm 温度、土壤 5 cm 体积含水量与土壤呼吸速率的复合模型中,土壤 5 cm 体积含水量也未表现出显著的相关性,但相比于土壤 5 cm 温度与土壤呼吸速率的单因子模型,其模型的  $R^2$  值均有所提高 (表 5)。

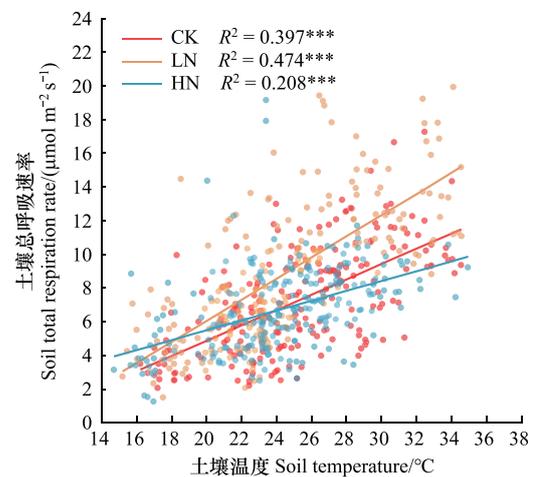


图3 不同氮添加水平土壤总呼吸速率与土壤 5 cm 温度之间的关系

Fig.3 Relationship between soil total respiration rate and soil 5 cm temperature at different levels of nitrogen addition

表 4 不同氮添加水平下土壤呼吸速率与土壤 5 cm 温度的关系

Table 4 Relationship between soil respiration rate and soil temperature of 5 cm under different nitrogen addition levels

土壤呼吸速率 Soil total respiration rate/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	处理 Treatment	拟合公式 $R=ae^{bT}$					
		<i>a</i>	<i>b</i>	拟合公式 Fitting formula	$R^2$	<i>P</i>	$Q_{10}$
土壤总呼吸速率 $R_s$	对照 CK	1.535	0.060	$R_s = 1.535 e^{0.06T}$	0.389	<0.001	1.804
	低氮 LN	1.794	0.064	$R_s = 1.794 e^{0.064T}$	0.454	<0.001	1.896
	高氮 HN	2.420	0.042	$R_s = 2.42 e^{0.042T}$	0.202	<0.001	1.522
异养呼吸速率 $R_h$	对照 CK	0.961	0.066	$R_h = 0.961 e^{0.066T}$	0.421	<0.001	1.935
	低氮 LN	1.081	0.072	$R_h = 1.081 e^{0.072T}$	0.550	<0.001	2.054
	高氮 HN	1.604	0.046	$R_h = 1.604 e^{0.046T}$	0.326	<0.001	1.584

a、b 为常数项;  $R_s$ : 土壤呼吸或异养呼吸 Soil total respiration or heterotrophic respiration;  $T$ : 土壤 5 cm 温度 Soil temperature of 5 cm;  $Q_{10}$ : 土壤呼吸温度敏感性系数 Temperature coefficient  $Q_{10}$

表 5 不同氮添加水平下土壤呼吸速率与土壤 5 cm 温度和体积含水量的关系

Table 5 Relationship between soil respiration rate and soil temperature and volumetric water content at 5 cm under different nitrogen addition levels

土壤呼吸速率 Soil total respiration rate/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	处理 Treatment	拟合公式 Fitting formula		
		$R = aW + b$	$R = a(T \times W) + bT + cW + d$	$R = ae^{bT} W^c$
土壤总呼吸速率 $R_s$	对照 CK	$R_s = 0.021W + 6.871$ $R^2 = 0.002, P > 0.05$	$R_s = -0.009(T \times W) + 0.671T + 0.273W - 10.472$ $R^2 = 0.411^{***}, P < 0.001$	$R_s = 1.342e^{0.058T} W^{0.067}$ $R^2 = 0.397^{***}, P < 0.001$
	低氮 LN	$R_s = 0.01W + 8.857$ $R^2 = 0.004, P > 0.05$	$R_s = -0.019(T \times W) + 1.133T + 0.499W - 19.292$ $R^2 = 0.494^{***}, P < 0.001$	$R_s = 1.979e^{0.066T} W^{(-0.045)}$ $R^2 = 0.455^{***}, P < 0.001$
	高氮 HN	$R_s = -0.077W + 8.334$ $R^2 = 0.05^{***}, P > 0.05$	$R_s = 0.007(T \times W) + 0.106T - 0.174W + 4.433$ $R^2 = 0.207^{***}, P < 0.001$	$R_s = 2.571e^{0.041T} W^{(-0.018)}$ $R^2 = 0.202^{***}, P < 0.001$
异养呼吸速率 $R_h$	对照 CK	$R_h = 4.465W + 4.899$ $R^2 = 0.012, P > 0.05$	$R_h = -0.358(T \times W) + 0.455T + 9.682W - 6.28$ $R^2 = 0.424^{***}, P < 0.001$	$R_h = 0.995e^{0.066T} W^{0.011}$ $R^2 = 0.421^{***}, P < 0.001$
	低氮 LN	$R_h = 5.35W + 8.219$ $R^2 = 0.019^*, P > 0.05$	$R_h = -0.422(T \times W) + 0.643T + 16.566W - 10.352$ $R^2 = 0.577^{***}, P < 0.001$	$R_h = 1.326e^{0.07T} W^{0.092}$ $R^2 = 0.555^{***}, P < 0.001$
	高氮 HN	$R_h = -0.846W + 5.185$ $R^2 = 0.005, P > 0.05$	$R_h = 0.119(T \times W) + 0.217T - 2.941W - 0.318$ $R^2 = 0.337^{**}, P < 0.001$	$R_h = 1.628e^{0.046T} W^{0.075}$ $R^2 = 0.326^{***}, P < 0.001$

### 2.3 短期氮添加对土壤酸碱性及细根生物量的影响

在添加氮肥三年后,土壤 pH 值平均为 5.55(CK)、5.44(LN)和 5.06(HN)。单因素方差分析和 LSD 多重比较显示,短期氮添加显著改变了土壤 pH 值,高氮处理比低氮处理增加了土壤酸度。此外,模拟氮添加水平也显著改变了细根生物量密度,低氮处理增加了土壤中细根生物量密度,而高氮处理对细根生物量的影响不显著(表 6)。

表 6 氮添加水平及年份对细根生物量密度与土壤 pH 值影响的单因素方差分析

Table 6 One-way ANOVA for the effects of addition level and year on fine root biomass density and soil pH

变异 Variation	<i>df</i>	细根生物量密度 Fine root biomass/( $\text{t}/\text{hm}^2$ )	土壤 pH Soil pH
处理 Treatment	2	3.33 *	27.88 ***
年份 Year	1	86.05 ***	/

\*\*\* 表示在 0.001 水平上差异显著, \*\* 表示在 0.01 水平上差异显著, \* 表示在 0.05 水平上差异显著

相关性分析表明,土壤总呼吸及其组分的呼吸速率与细根生物量密度、土壤 pH 值呈显著正相关( $P < 0.05$ )。从相关系数来看,异养呼吸均高于自养呼吸。细根生物量密度和土壤 pH 值对土壤异养呼吸的组分贡献率影响并不显著(表 7)。

表 7 细根生物量密度、土壤 pH 值与土壤呼吸的 Spearman 相关性分析

Table 7 Spearman correlation analysis of fine root biomass density, soil pH and soil respiration

土壤呼吸 Soil respiration	细根生物量密度 Fine root biomass/(t/hm <sup>2</sup> )	土壤 pH 值 Soil pH value
土壤呼吸速率 $R_s$	0.55 ***	0.41 ***
土壤异养呼吸速率 $R_h$	0.53 ***	0.34 *
土壤自养呼吸速率 $R_a$	0.25 ***	0.28 *
异养呼吸组分贡献率 $B_h$	0.04	-0.15

### 3 讨论

#### 3.1 氮添加对土壤呼吸及其组分的影响

土壤呼吸源自土壤微生物的异养呼吸和植物根系及其根际微生物的自养呼吸。氮添加通过影响这两个组分,进而作用于土壤呼吸。本研究中异养呼吸占总呼吸的比例约为 69.6%,这与以往的研究一致<sup>[20]</sup>,表明土壤微生物在陆地生态系统碳循环和能量流动中起着关键作用<sup>[35]</sup>。因而,氮添加对异养呼吸的影响更容易在土壤总呼吸中得到表达。经过三年的氮添加,土壤总呼吸、异养呼吸及自养呼吸的速率表现出逐年增加的趋势。这与以往的研究存在差异<sup>[36]</sup>,原因是幼树的快速生长引起树木生物量、根系生长以及凋落物增加,引起自养呼吸增加,同时也为异养呼吸提供了丰富的底物<sup>[37]</sup>。土壤呼吸及各组分的平均速率在 2022—2023 年增长最快,这与树木的株高和冠幅的增长率基本一致(表 8)。此外,这也与外界土壤温度逐年上升有关。较高的土温提高了根系和土壤微生物活动所需的酶活性,进而提高了自养呼吸和异养呼吸速率。

表 8 舒兰幼龄人工林林分 2021—2023 年平均增长情况

Table 8 Average growth of Shulan juvenile plantation stand from 2021 to 2023

时间 Time	平均地径 Average diameter/cm			平均株高 Average plant height/cm			平均南北冠幅长 Average north-south crown/cm			平均东西冠幅长 Average east-west crown/cm		
	CK	LN	HN	CK	LN	HN	CK	LN	HN	CK	LN	HN
试验开始 The beginning of the experiment	7.93	7.85	7.92	66.4	65.4	68.1	18.8	19.9	20.9	18.4	19.9	20.3
2021 年	11.09	11.29	10.87	68.8	71.6	67.8	34.92	35.7	33.67	34.6	35.2	33.3
2022 年	11.14	11.31	10.93	69.2	71.67	68.02	35.0	35.70	33.71	34.6	35.24	33.37
2023 年	13.4	13.87	12.14	88.9	89.25	83.90	40.7	42.69	34.63	39.8	42.14	34.37

氮添加对土壤呼吸的影响与土壤本身的氮含量以及施氮量密切相关。在第一年添加氮后,低氮和高氮处理均促进了土壤呼吸,且随着氮添加量的增加,促进作用更加明显。这可能是由于土壤中氮含量尚未达到饱和状态,适当的氮添加能够解除土壤中的氮限制,并提高土壤中可用的碳氮含量<sup>[15]</sup>。同时,氮的添加也会提高土壤酶活性<sup>[38]</sup>,促进土壤中微生物与植物根系对氮的利用,进而促进土壤呼吸。在土壤氮素丰富的生态系统中,氮的添加可能会抑制土壤呼吸速率,而在土壤氮素受限的地区,氮的添加在早期会提高森林净初级生产力,进而提高土壤呼吸<sup>[13]</sup>。然而,随着时间的推移会转变为负面影响<sup>[39-40]</sup>。此外,氮沉降对土壤呼吸的影响存在阈值效应<sup>[41]</sup>,即在一定浓度范围内的氮添加处理下,低氮能够促进土壤呼吸,而高氮则会抑制土壤呼吸。

#### 3.2 土壤温度和含水量对土壤呼吸的影响

低氮处理的异养呼吸速率、高氮处理的总呼吸速率与土壤含水量表现出较强的相关性,土壤含水量与土壤呼吸速率的总体拟合效果较差,这与郝龙飞等<sup>[42]</sup>、全权等<sup>[43]</sup>、杨璐等<sup>[44]</sup>的研究结果一致,但梁阳森等<sup>[45]</sup>、赵博等<sup>[46]</sup>认为土壤含水量对土壤呼吸有显著影响。由于测量期间土壤含水量变化较小,含水量对土壤异养呼吸速率的影响因微生物受到土壤氮的限制而表达有限,而氮添加在一定程度上解除了这一影响,进而表现在土壤总呼吸速率上。本研究中林分处于人工营建初期,适量浓度的氮添加促进了幼龄林的生长(表 8),土

壤含水量对土壤呼吸速率的影响会被其它因素的影响所掩盖。此外在观测期间降雨量较多,土壤含水量无法成为限制性因子。

土壤异养呼吸、土壤总呼吸速率与土壤温度存在显著指数关系。相较于土壤温度与土壤呼吸速率间的单因子拟合模型,加入土壤含水量对  $R^2$  的提升有限。说明氮添加改变了土壤呼吸与土壤水热之间的关系,但土壤温度仍是土壤呼吸速率的主要影响因子,这与以往的研究结果<sup>[31,47-48]</sup>一致。低氮处理中,模型的上升趋势较明显、拟合模型决定系数相对较高,而高氮处理则较低,表明在低氮处理下,土壤异养呼吸和土壤总呼吸速率更容易受到温度的影响。低氮处理下土壤呼吸对土壤温度变化较为敏感,这是由于适量的氮添加可以促进微生物的活动,在一定程度上增加了根系的生长,而微生物增加提高了土壤异养呼吸和土壤总呼吸的温度敏感性。高氮处理会降低模型的决定系数和皮尔逊指数,这是由于高剂量氮添加改变了土壤微生物的群落结构和代谢活动,进而提高了土壤微生物对土壤呼吸的影响程度。同时,它也会改变土壤 pH 值和通透性,从而降低土壤温度变化对土壤呼吸速率变异的解释能力。相比于土壤总呼吸,土壤异养呼吸的拟合模型系数及  $Q_{10}$  值更大,说明土壤异养呼吸更易受到温度变化的影响,这与以往东北温带森林的研究结果<sup>[32]</sup>一致。青藏高原为期 3 年的实验发现,剔除根系后的土壤呼吸(即异养呼吸)对温度的变化更敏感,也更易于受土壤温度的影响<sup>[26]</sup>。三种氮添加处理下异养呼吸的组分贡献率约占 70%,且低氮条件提高了异养呼吸的组分贡献比,使得温度对土壤呼吸速率的影响更为显著。

$Q_{10}$  值反映了土壤呼吸对土壤温度变化的敏感度。对照处理的  $Q_{10}$  值为 1.63,低于全球范围内土壤呼吸的平均值,而东北地区的研究值为 0.3—5.4<sup>[32]</sup>。低氮处理增加了  $Q_{10}$  值,而高氮处理则降低  $Q_{10}$  值,与以往研究结果一致<sup>[42]</sup>。在东北温带森林系统中,自养呼吸的  $Q_{10}$  值变化与细根生物量有很高的相关性。本研究发现低氮添加显著增加了细根生物量密度,这可能在一定程度上提高了  $Q_{10}$  值。高氮处理下, $Q_{10}$  值下降的原因可能是由于高氮降低了微生物、土壤动物与根系活动所需的底物浓度<sup>[49]</sup>和土壤酶的活性。此外,低氮处理下,适当浓度的外源氮输入可以有效提高土壤可溶性碳等底物的浓度,从而提高微生物丰度进而增加  $Q_{10}$  值<sup>[26]</sup>。

### 3.3 土壤酸碱性及细根生物量含量与土壤呼吸的关系

低氮添加显著增加了土壤中的细根生物量密度,而高氮则呈现出相反的作用。这一发现与蔡瑛莹等<sup>[50]</sup>的结果一致。然而,纪娇娇等<sup>[51]</sup>的研究则显示,在低氮和高氮处理下,杉木的细根生物量并无显著差异。这可能是由于氮添加后土壤中含氮量增加,细根的生产虽然增加,但其周转速度也加快。此外,不同生长阶段的树木由于其生态可塑性而表现出不同的特征。随着土壤氮有效性的增加,幼树的细根产量和周转率通常会增加<sup>[52]</sup>。值得注意的是,土壤 pH 值与细根生物量密度之间存在显著的正相关关系。这表明氮添加引起的土壤酸碱度变化也会进一步影响细根生物量密度。有研究显示,在东北大兴安岭落叶松林中,氮沉降可以通过改变菌根侵染、加剧土壤酸化以及土壤养分不平衡等影响细根周转<sup>[17,53]</sup>。

细根生物量密度与土壤呼吸及其组分的呼吸速率之间存在显著的正相关关系。一般来说,自养呼吸速率的增加与细根生物量的增加有很强的相关性。在本文中,较高的细根生物量意味着更高的自养呼吸速率,这与先前的研究结论<sup>[54]</sup>一致。然而,细根生物量的增加也导致异养呼吸速率的增加,这可能是由于根系生长引起的根系分泌物释放的变化诱导土壤有机质分解细菌活性变化所致<sup>[55]</sup>。植物和根系的生长为碳提供了充足的底物,从而引发了根际的“启动效应”<sup>[56]</sup>,不稳定的碳有利于周围的微生物分解土壤有机质,进而促进微生物的呼吸作用。细根生物量密度通过影响自养和异养呼吸速率影响土壤呼吸。然而,本研究未发现细根生物量密度与土壤呼吸组分贡献率之间的相关性,与以往研究结果<sup>[49]</sup>不同。这可能是由于在土壤呼吸的两个组分的驱动因素之间存在相互作用,而细根生物量并不是关键的控制因子<sup>[47]</sup>。

研究区的土壤整体呈酸性,添加氮会进一步增加土壤的酸度,这与其它地点的研究结果一致<sup>[16-17,39]</sup>。但荟萃分析显示,北方森林土壤不太可能因添加氮而酸化<sup>[16]</sup>,本研究在实验第三年后土壤酸化明显,这种反应可能会随着时间的推移而减弱,具体如何减弱还需要进一步研究。Chen 等<sup>[57]</sup>研究表明,氮沉降主要通过影响土壤酸化进而影响地下生物群落和相关生态系统。本研究中,氮添加导致了土壤酸化的加重,土壤酸化显

著降低了异养呼吸和自养呼吸速率。这是因为土壤酸性的增加会直接改变植物和微生物生长所需的土壤氮的可利用性<sup>[29]</sup>,并降低细根生物量<sup>[58]</sup>和微生物生物量<sup>[12]</sup>,从而直接导致自养呼吸速率和异养呼吸速率的降低。值得注意的是,异养呼吸速率的贡献率与土壤 pH 值之间的相关性不显著,这表明土壤 pH 值的变化对异养呼吸组分的影响相对较弱。然而,这并不意味着这种影响不重要,因为土壤酸化会改变微生物群落组成<sup>[59-60]</sup>,降低纤维素降解酶的活性<sup>[61]</sup>,进而影响异养呼吸速率。

#### 4 结论

通过模拟氮沉降实验,探讨了不同氮添加处理对土壤呼吸及其组分、土壤温度、土壤体积含水量、土壤 pH 值和植物细根生物量密度的影响。结果表明,氮沉降显著改变了植物根生物量密度和土壤环境,从而作用于土壤呼吸速率,其中土壤温度是主要的调控因子,土壤体积含水量未对土壤呼吸速率表现出显著影响。氮添加导致的土壤酸化加重显著降低了土壤呼吸速率,但这种相关性仍未超过土壤温度变化对土壤呼吸速率的影响。不同氮添加处理对土壤呼吸的作用不同,低氮处理促进了土壤呼吸速率,而高氮处理则会显著抑制土壤呼吸速率。氮添加主要通过影响异养呼吸速率进而作用总呼吸速率。研究结果为深入理解氮沉降对幼龄林生态系统碳循环的调控机制提供了基础,对未来东北地区森林经营管理和氮沉降影响的预测具有重要参考价值。此外,本研究中氮添加显著引起了土壤酸化,未来土壤酸碱度如何变化仍需进一步的观测研究。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Ackerman D, Millet D B, Chen X. Global estimates of inorganic nitrogen deposition across four decades. *Global Biogeochemical Cycles*, 2019, 33 (1): 100-107.
- [ 2 ] Meng F L, Zhang Y B, Kang J H, Heal M R, Reis S, Wang M R, Liu L, Wang K, Yu S C, Li P F, Wei J, Hou Y, Zhang Y, Liu X J, Cui Z L, Xu W, Zhang F S. Trends in secondary inorganic aerosol pollution in China and its responses to emission controls of precursors in wintertime. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2022, 22(9): 6291-6308.
- [ 3 ] Gao Q, Zhang X Y, Liu L, Lu X H, Wang Y Y. A database of atmospheric inorganic nitrogen deposition fluxes in China from satellite monitoring. *Scientific Data*, 2023, 10: 698.
- [ 4 ] Liu L, Wen Z, Liu S, Zhang X Y, Liu X J. Decline in atmospheric nitrogen deposition in China between 2010 and 2020. *Nature Geoscience*, 2024, 17: 733-736.
- [ 5 ] Peng Y R, Wang T, Chang R Y. An increasing trend of inorganic nitrogen deposition across montane regions of China. *Atmospheric Environment*, 2023, 304: 119780.
- [ 6 ] 黄静文, 刘磊, 颜晓元, 遆超普. 我国自然生态系统氮沉降临界负荷评估. *环境科学*, 2023, 44(6): 3321-3328.
- [ 7 ] Liu G C, Yan G Y, Chang M Y, Huang B B, Sun X Y, Han S J, Xing Y J, Wang Q G. Long-term nitrogen addition further increased carbon sequestration in a boreal forest. *European Journal of Forest Research*, 2021, 140(5): 1113-1126.
- [ 8 ] 刘世荣, 王晖, 栾军伟. 中国森林土壤碳储量与土壤碳过程研究进展. *生态学报*, 2011, 31(19): 5437-5448.
- [ 9 ] 秦淑琦, 彭琴, 董云社, 齐玉春. 土壤呼吸对降雨变化和氮沉降交互作用响应的研究进展. *应用生态学报*, 2022, 33(4): 1145-1152.
- [ 10 ] 刘绍辉, 方精云. 土壤呼吸的影响因素及全球尺度下温度的影响. *生态学报*, 1997, 17(5): 19-26.
- [ 11 ] 董利利. 不同形式氮添加对落叶松人工林生态系统土壤碳循环过程的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
- [ 12 ] Chen C, Chen X L, Chen H Y H. Mapping N deposition impacts on soil microbial biomass across global terrestrial ecosystems. *Geoderma*, 2023, 433: 116429.
- [ 13 ] Xing A J, Du E Z, Shen H H, Xu L C, Zhao M Y, Liu X Y, Fang J Y. High-level nitrogen additions accelerate soil respiration reduction over time in a boreal forest. *Ecology Letters*, 2022, 25(8): 1869-1878.
- [ 14 ] 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.
- [ 15 ] Liu Y, Men M X, Peng Z P, Chen H Y H, Yang Y H, Peng Y F. Spatially explicit estimate of nitrogen effects on soil respiration across the globe. *Global Change Biology*, 2023, 29(13): 3591-3600.
- [ 16 ] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(2): 024019.
- [ 17 ] 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.

- [18] Li S L, Cui Y X, Xia Z Q, Zhang X H, Zhu M M, Gao Y, An S Y, Yu W T, Ma Q. The mechanism of the dose effect of straw on soil respiration: evidence from enzymatic stoichiometry and functional genes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 168: 108636.
- [19] Phillips R P, Fahey T J. Fertilization effects on fineroot biomass, rhizosphere microbes and respiratory fluxes in hardwood forest soils. *New Phytologist*, 2007, 176(3): 655-664.
- [20] Hu S D, Li Y F, Chang S X, Li Y C, Yang W J, Fu W J, Liu J, Jiang P K, Lin Z W. Soil autotrophic and heterotrophic respiration respond differently to land-use change and variations in environmental factors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 250: 290-298.
- [21] Chen L F, Yang S P, He Z B, Zhao W Z, Kong J Q, Feng X Y, Li X G. Divergent seasonal patterns and drivers of soil respiration in alpine forests of Northwestern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 343: 109787.
- [22] Wang H H, Huang W D, He Y Z, Zhu Y Z. Effects of warming and precipitation reduction on soil respiration in Horqin sandy grassland, Northern China. *CATENA*, 2023, 233: 107470.
- [23] 李冰, 朱湾湾. 降水量变化下荒漠草原土壤呼吸及其影响因素. *植物生态学报*, 2023, 47(9): 1310-1321.
- [24] 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*, 2017, 110: 103-115.
- [25] Tomotsune M, Masuda R, Yoshitake S, Anzai T, Koizumi H. Seasonal and inter-annual variations in contribution ratio of heterotrophic respiration to soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Journal of Geography: Chigaku Zasshi*, 2013, 122(4): 745-754.
- [26] Xiong J, Wang G X, Sun S Q. Roots exert greater influence on soil respiration than aboveground litter in a subalpine Cambisol. *Geoderma Regional*, 2023, 34: e00705.
- [27] Yang Y, Li T, Pokharel P, Liu L X, Qiao J B, Wang Y Q, An S S, Chang S X. Global effects on soil respiration and its temperature sensitivity depend on nitrogen addition rate. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 174: 108814.
- [28] Chen C, Chen H Y H, Chen X L, Huang Z Q. Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 1332.
- [29] Beugnon R, Du J Q, Cesarz S, Jurburg S D, Pang Z, Singavarapu B, Wubet T, Xue K, Wang Y F, Eisenhauer N. Tree diversity and soil chemical properties drive the linkages between soil microbial community and ecosystem functioning. *ISME Communications*, 2021, 1(1): 41.
- [30] Hu Z K, Delgado-Baquerizo M, Fanin N, Chen X Y, Zhou Y, Du G Z, Hu F, Jiang L, Hu S J, Liu M Q. Nutrient-induced acidification modulates soil biodiversity-function relationships. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 2858.
- [31] 汪金松, 赵秀海, 张春雨, 李化山, 王娜, 赵博. 模拟氮沉降对油松林土壤有机碳和全氮的影响. *北京林业大学学报*, 2016, 38(10): 88-94.
- [32] Han M G, Jin G Z. Seasonal variations of Q<sub>10</sub> soil respiration and its components in the temperate forest ecosystems, Northeastern China. *European Journal of Soil Biology*, 2018, 85: 36-42.
- [33] Lange M, Eisenhauer N, Sierra C A, Bessler H, Engels C, Griffiths R I, Mellado-Vázquez P G, Malik A A, Roy J, Scheu S, Steinbeiss S, Thomson B C, Trumbore S E, Gleixner G. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 2015, 6: 6707.
- [34] Hall S J, Matson P A. Nutrient status of tropical rain forests influences soil n dynamics after n additions. *Ecological Monographs*, 2003, 73(1): 107-129.
- [35] 余景松, 付若仙, 俞元春, 李春涛. 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.
- [36] Forsmark B, Nordin A, Maaroufi N I, Lundmark T, Gundale M J. Low and high nitrogen deposition rates in northern coniferous forests have different impacts on aboveground litter production, soil respiration, and soil carbon stocks. *Ecosystems*, 2020, 23(7): 1423-1436.
- [37] Pei J M, Dijkstra F A, Li J Q, Fang C M, Su J H, Zhao J Y, Nie M, Wu J H. Biochar-induced reductions in the rhizosphere priming effect are weaker under elevated CO<sub>2</sub>. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107700.
- [38] Ao Y, Hou R J, Fu Q, Li T X, Li M, Cui S, Liu D. Mechanisms of soil respiration and its temperature sensitivity in black soil farmland. *Journal of Cleaner Production*, 2023, 427: 139066.
- [39] 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.
- [40] 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.
- [41] Li W, Wang J L, Li X L, Wang S L, Liu W H, Shi S L, Cao W X. Nitrogen fertilizer regulates soil respiration by altering the organic carbon storage in root and topsoil in alpine meadow of the north-eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 13735.
- [42] 郝龙飞, 王庆成, 刘婷岩. 东北地区 4 种林分土壤呼吸及温、湿度敏感性对氮添加的短期响应. *生态学报*, 2020, 40(2): 560-567.
- [43] 全权, 张震, 何念鹏, 苏宏新, 温学发, 孙晓敏. 短期氮添加对东灵山三种森林土壤呼吸的影响. *生态学杂志*, 2015, 34(3): 797-804.

- [44] 杨璐, 汪金松, 赵博, 赵秀海. 长期施氮对暖温带油松林土壤呼吸及其组分的影响. 林业科学, 2021, 57(1): 1-11.
- [45] 梁阳森, 王克勤, 宋娅丽, 郑兴蕊, 胡淳. 氮沉降下滇中华山松林土壤特性变化对土壤呼吸的影响. 西北林学院学报, 2023, 38(6): 10-19.
- [46] 赵博. 太岳山油松林土壤呼吸对采伐和模拟氮沉降的响应[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [47] Yuan J Y, Peng M C, Tang G Y, Wang Y. Effects of simulated nitrogen deposition on soil respiration: evidence from a three-year field study of the *Abies georgei* (Orr) forest in the jiaozhi snow mountains national nature reserve, Southwest China. *Forest Ecology and Management*, 2023, 542: 121098.
- [48] 夏国威, 汪东方, 朱涛, 姜晓涵, 陈光平, 黄承玲. 氮添加和凋落物去除对黔中喀斯特地区柳杉人工林土壤呼吸的影响. 生态学报, 2023, 43(20): 8587-8597.
- [49] Guo Z B, Liu C G, Hua K K, Wang D Z, Wu P P, Wan S X, He C L, Zhan L C, Wu J. Changing soil available substrate primarily caused by fertilization management contributed more to soil respiration temperature sensitivity than microbial community thermal adaptation. *Science of the Total Environment*, 2024, 912: 169059.
- [50] 蔡瑛莹, 熊德成, 李茵茵, 郑欣, 陈廷廷, 陈望远, 郭润泉, 宋涛涛, 陈光水, 杨玉盛. 土壤增温和氮沉降对杉木幼树细根生物量的影响. 亚热带资源与环境学报, 2018, 13(1): 36-44.
- [51] 纪娇娇, 张秋芳, 杨智杰, 熊德成, 刘小飞, 胥超. 模拟氮沉降对中亚热带杉木幼树根系生物量的影响. 生态学报, 2020, 40(17): 6118-6125.
- [52] Jagodziński A, Kałucka I L. Fine root biomass and morphology in an age-sequence of post-agricultural *Pinus sylvestris* L. stands. *Dendrobiology*, 2011, 66: 71-84.
- [53] 闫国永. 模拟氮沉降对兴安落叶松细根动态和形态结构的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2018.
- [54] Aaron Hogan J, Labbé J L, Carrell A A, Franklin J, Hoyt K P, Valverde-Barrantes O J, Baraloto C, Warren J M. Functional variability in specific root respiration translates to autotrophic differences in soil respiration in a temperate deciduous forest. *Geoderma*, 2023, 432: 116414.
- [55] Kumari T, Singh R, Verma P, Raghubanshi A S. Monsoon-phase regulates the decoupling of auto- and heterotrophic respiration by mediating soil nutrient availability and root biomass in tropical grassland. *CATENA*, 2022, 209: 105808.
- [56] Yin L M, Dijkstra F A, Wang P, Zhu B, Cheng W X. Rhizosphere priming effects on soil carbon and nitrogen dynamics among tree species with and without intraspecific competition. *New Phytologist*, 2018, 218(3): 1036-1048.
- [57] Chen C, Chen H Y H. Mapping global nitrogen deposition impacts on soil respiration. *Science of the Total Environment*, 2023, 871: 161986.
- [58] Meng C, Tian D S, Zeng H, Li Z L, Yi C X, Niu S L. Global soil acidification impacts on belowground processes. *Environmental Research Letters*, 2019, 14(7): 074003.
- [59] Liu Y R, Delgado-Baquerizo M, Wang J T, Hu H W, Yang Z M, He J Z. New insights into the role of microbial community composition in driving soil respiration rates. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 118: 35-41.
- [60] Maestre F T, Delgado-Baquerizo M, Jeffries T C, Eldridge D J, Ochoa V, Gozalo B, Quero J L, García-Gómez M, Gallardo A, Ulrich W, Bowker M A, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Florentino A, Gaitán J, Gutiérrez J R, Huber-Sannwald E, Jankju M, Mau R L, Miriti M, Naseri K, Ospina A, Stavi I, Wang D L, Woods N N, Yuan X, Zaady E, Singh B K. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(51): 15684-15689.
- [61] Li Y, Sun J, Tian D S, Wang J S, Ha D L, Qu Y X, Jing G W, Niu S L. Soil acid cations induced reduction in soil respiration under nitrogen enrichment and soil acidification. *Science of the Total Environment*, 2018, 615: 1535-1546.