

DOI:10.11686/cyxb2024146

<http://cyxb.magtech.com.cn>

贾蕴欢, 胡雯颖, 邓健, 等. 氮添加对黄土丘陵区草地土壤微生物养分限制特征的影响. 草业学报, 2025, 34(2): 221—232.

JIA Yun-huan, HU Wen-ying, DENG Jian, *et al.* Effects of nitrogen addition on soil microbial nutrient limitation characteristics in grassland in the Loess Hilly Region. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(2): 221—232.

氮添加对黄土丘陵区草地土壤微生物 养分限制特征的影响

贾蕴欢¹, 胡雯颖¹, 邓健^{1,2*}, 赵雪³, 陈子玥¹, 王亚楠¹, 李江文^{1,2}, 张晓曦^{1,2}

(1. 延安大学生命科学学院, 陕西省红枣重点实验室, 陕西 延安 716100; 2. 黄土高原应用生态陕西省高等学校重点实验室, 延安大学, 陕西 延安 716000; 3. 西北大学城市与环境学院, 陕西 西安 710127)

摘要: 不断加剧的大气氮沉降会改变土壤养分平衡, 进而引起土壤微生物养分限制, 但目前关于氮沉降对黄土丘陵区草地土壤微生物养分限制特征的影响还不清楚。研究基于野外模拟氮沉降控制试验, 通过测定土壤微生物生物量和养分转化酶活性, 结合土壤理化性质分析, 揭示了不同氮添加水平下草地土壤微生物养分限制特征及其影响因素。结果表明: 氮添加导致土壤pH下降, 并引起土壤养分平衡特征变化, 具体表现为土壤有机碳、全氮含量的增加, 而全磷无显著变化; 氮添加导致了土壤速效养分含量增加, 且速效磷含量增加速率大于可溶性碳和矿质氮, 引起速效养分碳氮的相对不足。草地土壤微生物生物量和胞外酶活性在低浓度氮添加下降低, 在高浓度氮添加下升高。随着氮添加浓度的增加, 草地土壤微生物氮限制加剧而碳限制缓解; 微生物碳限制同时还影响着微生物碳利用效率特征; 氮添加引起的土壤全量和速效养分不平衡变化通过调控微生物生物量和酶活性共同决定着土壤微生物的养分限制特征。研究为理解氮沉降背景下草地土壤养分循环特征提供了进一步的认识。

关键词: 氮沉降; 草地; 养分限制; 胞外酶活性; 养分利用效率

Effects of nitrogen addition on soil microbial nutrient limitation characteristics in grassland in the Loess Hilly Region

JIA Yun-huan¹, HU Wen-ying¹, DENG Jian^{1,2*}, ZHAO Xue³, CHEN Zi-yue¹, WANG Ya-nan¹, LI Jiang-wen^{1,2}, ZHANG Xiao-xi^{1,2}

1. College of Life Sciences, Shaanxi Key Laboratory of Chinese Jujube, Yan'an University, Yan'an 716100, China; 2. Key Laboratory for Applied Ecology of Loess Plateau, Shaanxi Province, Yan'an University, Yan'an 716000, China; 3. College of Urban and Environment Science, Northwest University, Xi'an 710127, China

Abstract: Increasing atmospheric nitrogen deposition is affecting the soil nutrient balance. This may result in decreased nutrient availability to soil microbes. However, the effect of nitrogen deposition on the characteristics of nutrient limitation for soil microbes in grassland in the Loess Hilly Region is still unclear. The objective of this study was to investigate the effects of nitrogen deposition on soil microbial nutrient limitation in this region. A field-based controlled experiment simulating nitrogen deposition was conducted, and the soil microbial biomass, nutrient-transforming enzyme activities, and soil physicochemical properties were determined. This allowed us to elucidate

收稿日期: 2024-04-29; 改回日期: 2024-07-01

基金项目: 陕西省自然科学基金基础研究计划项目(2024JC-YBMS-224), 延安市科技计划项目(2023-CYL-120), 榆林市科技计划项目(2023-CXY-212)和国家级大学生创新创业训练计划项目(202310719001)资助。

作者简介: 贾蕴欢(2000—), 女, 宁夏吴忠人, 在读硕士。E-mail: jyh3983@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: deng050702@126.com

the characteristics of nutrient limitation for grassland soil microorganisms, and its influencing factors, under different nitrogen addition levels. The results showed that nitrogen addition led to a decrease in soil pH, and altered the soil nutrient balance. More specifically, nitrogen addition increased the soil organic carbon and total nitrogen contents, but did not significantly affect the total phosphorus content. In addition, nitrogen addition enhanced the contents of soil available nutrients, with a greater increase in the available phosphorus content than in the soluble carbon and mineral nitrogen contents. This resulted in a relative shortage of carbon and nitrogen as available nutrients. Notably, the soil microbial biomass and extracellular enzyme activities decreased under low nitrogen addition but increased under high nitrogen addition. Further analyses using an enzyme stoichiometric model indicated that with increasing amounts of nitrogen addition, nitrogen limitation for soil microorganisms was intensified, while carbon limitation was alleviated. Microbial carbon limitation also affected the microbial carbon utilization efficiency. The imbalance of soil total and available nutrients caused by nitrogen addition jointly affected the characteristics of nutrient limitation for soil microorganisms by regulating microbial biomass and enzyme activity. In conclusion, these findings provide new information about the characteristics of soil nutrient cycling in grassland as affected by increasing nitrogen deposition.

Key words: nitrogen deposition; grassland; nutrient limitation; extracellular enzyme activity; nutrient use efficiency

氮(nitrogen, N)、磷(phosphorus, P)是植物生长最主要的营养元素,同时也是陆地生态系统初级生产力的主要限制元素^[1]。因此N、P平衡对生态系统稳定和功能维持具有重要作用。近年来由于人类活动导致大气氮沉降的不断增加,改变了陆地生态系统N、P输入比例,打破了养分平衡特征进而对生态系统过程产生强烈干扰^[2-3]。尤其是长期受到水分和养分限制的半干旱区草地生态系统,其对氮沉降的响应更为敏感^[4]。适量的氮沉降能为草地提供额外的有效N并促进草地植物生长和增加微生物多样性^[5]。然而,持续增加的氮沉降会向土壤输入过多的外源N,不仅显著改变土壤理化性质和植被群落生长,并可能引起或加剧草地土壤微生物活动的碳(carbon, C)或P限制,进而影响草地生态功能甚至加剧草地退化风险^[4,6]。尽管目前围绕氮沉降调控的草地植被群落、土壤微生物多样性和土壤理化性质改变等问题已经开展了广泛研究,但对于半干旱草地土壤微生物养分限制特征对氮沉降的响应还缺乏深刻认识,这限制了全球变化背景下草地养分的可持续管理。

氮沉降向草地输入外源氮素,会直接进入土壤并调控土壤养分循环过程^[7]。微生物作为土壤有机质分解和养分循环的主要参与者,其生长代谢特征受到土壤养分限制的强烈影响^[8]。微生物主要通过分泌胞外酶参与土壤C、N、P等养分循环,在面对氮沉降引起的土壤养分失衡或限制时,会通过调节不同胞外酶的活性而改变养分吸收比例和策略^[9]。因而土壤胞外酶活性及其计量比被作为表征土壤养分限制特征的良好指标^[10]。Moorhead等^[11]和Cui等^[12]提出基于土壤胞外酶矢量角度(vector angles, VA)和矢量长度(vector length, VL)预测微生物受到养分限制的情况,认为VA大于45°时,微生物受到P限制,当VA小于45°时,微生物受到N限制,为评估微生物养分限制状态提供了新的视角。大量研究者基于该方法揭示了氮沉降对不同类型生态系统养分限制的影响^[2,10]。为了更准确地评估土壤微生物代谢受到养分限制的状态,Cui等^[13]基于生态化学计量学和微生物代谢理论,开发了新的微生物养分代谢限制阈值元素矢量(vector-threshold element ratio, V-T)模型,该模型不仅考虑了不同区域尺度或特定生态系统下土壤C、N和P胞外酶活性比值的差异,并将微生物养分代谢纳入模型,从而提高了微生物养分限制评估的准确性。Wang等^[8]通过该方法揭示了氮沉降引起的西天山—帕米尔高原荒漠区生态系统的C、P养分共同限制;Xu等^[14]利用该模型表明了黄土高原植被恢复过程中的土壤P限制加剧和C限制缓解规律。因此,通过酶计量学和矢量关系分析,结合微生物资源利用特征能够更准确揭示氮沉降对草地土壤养分限制的影响。

黄土高原属于典型的干旱半干旱气候区,也是我国重要的生态屏障区和生态脆弱区^[15]。近年来生态修复工程的实施形成了大规模的草地,尤其是在黄土丘陵区草地占到区域植被面积的40%以上,其草地生态系统在保障维护区域生态平衡和生物多样性方面发挥着重要作用^[16]。但该地区草地长期以来面临土壤养分、水分限制等

问题^[17],此前研究证实了氮沉降对黄土高原草地植物群落、土壤养分特征、微生物群落和土壤胞外酶活性均有显著影响,然而对氮沉降导致的该地区草地土壤微生物养分限制特征还不清楚^[18]。此外,氮沉降可能会通过改变土壤养分含量、调控养分有效性和改变微生物吸收及胞外酶活性等不同路径影响微生物养分限制情况,但对关键调控因子及其作用过程的认识还不足^[19-21]。本研究拟依托黄土高原草地野外模拟氮沉降控制试验,测定不同水平模拟氮沉降处理下草地土壤养分特征、微生物生物量和关键胞外酶活性,基于酶计量学和V-T矢量模型评估不同氮沉降水平下的土壤微生物养分限制特征,并分析其关键影响因素。研究能加深对全球变化背景下半干旱草地养分循环规律的理解,也可为黄土高原草地可持续管理提供科技支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市安塞区五里湾流域(36°52' N, 109°21' E, 海拔 1061~1371 m),属于典型的黄土丘陵沟壑区,暖温带半干旱气候。年平均气温 8.8 °C,多年平均降水量 505 mm,降水主要在 6—9 月。区域土壤类型为黄绵土, pH 约为 8.4。区域氮沉降以夏季无机氮湿沉降为主,自然氮沉降水平为 10~30 kg N·hm⁻²·a⁻¹^[18, 20]。该区域此前由于开垦导致植被严重破坏,经封育后形成的自然恢复草地是主要植被类型,试验开始时草地恢复年限约为 30 年。

1.2 试验设计和样品采集

研究基于 2017 年 3 月开始的野外氮添加模拟氮沉降控制试验进行,该试验为单因素随机区组设计,根据当地氮沉降量,设置 5 个氮添加水平(0、10、20、40、80 kg N·hm⁻²·a⁻¹,用 N₀、N₁、N₂、N₃、N₄ 表示),每个处理水平设置 3 个重复样方,每个样方面积 9 m²(3 m×3 m),每年分 4 次进行氮添加处理,详细的试验处理描述参见邓健等^[18]的研究。土壤样品采集于 2020 年 8 月,每个样方沿对角线采集 3 个 0~10 cm 的土壤样品并混合作为 1 份土样。随后将土样转至实验室,迅速过 2 mm 筛后,一份阴凉风干用于土壤理化性质测定;另一份在 4 °C 保存用于土壤酶活性和微生物生物量分析。

1.3 土壤理化性质和微生物生物量分析

采用鲍士旦^[22]的土壤养分分析方法,土壤有机碳(soil organic carbon, SOC)用重铬酸钾—浓硫酸外加热法测定;土壤全磷(total phosphorus, TP)和全氮(total nitrogen, TN)经浓硫酸—高氯酸消煮后分别采用钼锑抗比色法和全自动凯氏定氮法测定;土壤速效磷(available phosphorus, AP)经碳酸氢钠浸提后用钼锑抗比色法测定;硝态氮(nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)和铵态氮(ammonium nitrogen, NH₄⁺-N)经 KCl 浸提后分别采用紫外分光光度法和靛酚蓝比色法测定。土壤可溶性有机碳(soluble organic carbon, DOC)采用超纯水 0.45 μm 滤膜过滤后用总有机碳分析仪(TOC, 日本岛津)测定。土壤 pH 采用 pH 计(PHS-25, 中国上海)测定(水土比 5:1)^[22]。土壤微生物生物量碳(microbial biomass carbon, MBC)、微生物生物量氮(microbial biomass nitrogen, MBN)和微生物生物量磷(microbial biomass phosphorus, MBP)采用氯仿熏蒸提取法测定。土壤养分和速效养分计量比采用摩尔比计算。

1.4 酶活性测定和计算

土壤酶活性采用 96 微孔板荧光光度法测定^[18],主要测定土壤碳、氮、磷转化相关的 β-1,4-葡萄糖苷酶(β-1,4-glucosidase, BG)、β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(β-1,4-acetyl-glucosaminidase, NAG)、亮氨酸氨基肽酶(leucine aminopeptidase, LAP)和碱性磷酸酶(alkaline phosphatase, ALP),其测定底物分别使用 4-甲基伞形酮酰-β-D-吡喃葡萄糖苷(4-methylumbelliferyl-β-D-glucopyranoside)、4-甲基伞形酮酰-β-D-吡喃葡萄糖酸苷(4-methylumbelliferyl-nacetyl-β-D-glucosaminide)、L-亮氨酸-7-氨基-4-甲基香豆素盐酸盐(L-leucine-7-amino-4-methylcoumarin)和 4-甲基伞形酮酰-磷酸酯(4-methylumbelliferyl-phosphate)^[23]。

1.5 数据计算

土壤酶计量学、微生物养分限制指标和碳利用效率计算公式如下。

土壤酶化学计量比:

$$EEA_{C:N} = \ln BG / \ln (NAG + LAP)$$

$$EEA_{C:P} = \ln BG / \ln ALP$$

$$EEA_{N:P} = \ln (NAG + LAP) / \ln ALP$$

式中: $EEA_{C:N}$ 、 $EEA_{C:P}$ 、 $EEA_{N:P}$ 分别表示土壤胞外酶活性 C:N、C:P 和 N:P。

通过生态学矢量分析模型及阈值元素比率模型, 计算土壤微生物生物量氮/磷限制指标 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 和碳限制指标 $VT_{C \text{ limitation}}$, 计算公式如下^[13]:

$$TER_{C:X} = (EEA_{C:X} \times B_{C:X}) / Z_0$$

$$TER_{C:X}^0 = (A_X^{\max} / CUE^{\max}) \times B_{C:X}$$

$$\Delta TER_{C:X} = TER_{C:X}^0 - TER_{C:X}$$

$$x_0 = \text{Intercept}(EEA_C / EEA_{C+P} \text{ vs. } \Delta TER_{C:P})$$

$$y_0 = \text{Intercept}(EEA_C / EEA_{C+N} \text{ vs. } \Delta TER_{C:N})$$

$$VT_{N/P \text{ limitation}} = \text{DEGREES}[\text{ATAN2}(x, y)] - \text{DEGREES}[\text{ANTAN2}(x_0, y_0)]$$

$$VT_{C \text{ limitation}} = \sqrt{(x^2 + y^2)} - \sqrt{(x_0^2 + y_0^2)}$$

式中: X 表示 N 或 P; $TER_{C:X}$ 表示阈值比率; A_X 是同化效率; $CUE^{\max}$ 是微生物 C 利用效率的上限。 Z_0 是 $\ln BG$ 和 $\ln (NAG + LAP)$ 之间的截距; $B_{C:X}$ 是土壤微生物生物量 C:X 比率; DEGREES 表示弧度转化为角度的函数; ATAN2 表示以坐标原点为起点, 指向点 (x, y) 的射线在坐标平面上与 x 轴正方向之间夹角的角度, X 是 BG / ALP , Y 是 $BG / (NAG + LAP)$; $A^{\max}$ 和 $CUE^{\max}$ 分别为 0.9 和 0.6。 $VT_{N/P \text{ limitation}} > 0$ 和 $VT_{N/P \text{ limitation}} < 0$ 分别指示土壤微生物受到磷限制和氮限制, 绝对值越大表明限制越严重; $VT_{C \text{ limitation}}$ 指示土壤微生物受到碳限制程度, $VT_{C \text{ limitation}}$ 越大表明碳限制越严重^[13]。

微生物碳利用效率(carbon use efficiency, CUE)表征土壤微生物对碳吸收和转化的程度, 计算公式如下^[13]:

$$CUE = CUE^{\max} \times \left\{ (S_{C:N} \times S_{C:P}) \div [(K_{C:N} + S_{C:N}) \times (K_{C:P} + S_{C:P})] \right\}^{0.5}$$

$$S_{C:N} = B_{C:N} / L_{C:N} \times 1 / EEA_{C:N}$$

$$S_{C:P} = B_{C:P} / L_{C:P} \times 1 / EEA_{C:P}$$

式中: $K_{C:N}$ 和 $K_{C:P}$ 是基于 C、N 和 P 可用性的 CUE 的半饱和常数, 假设所有模型的 $K_{C:N}$ 和 $K_{C:P}$ 为 0.5; $L_{C:N}$ 是土壤有效养分 C:N; $L_{C:P}$ 是土壤有效养分 C:P; $S_{C:X}$ 表示生态酶活性的分配在多大程度上抵消了可用资源的元素组成和微生物生物量组成之间的差异。

1.6 数据处理和分析

数据经过正态性检验和方差同质性检验后, 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)研究氮添加对不同指标影响的显著性, 采用 DUNCAN 法进行多重比较。采用 Pearson 相关分析研究不同团聚体水平土壤酶活性与土壤养分及化学计量比间的相关关系; 采用偏最小二乘回归(partial least squares regression, PLS)模型分析了氮添加通过改变土壤养分指标, 调控微生物生物量和酶活性, 进而影响微生物养分限制特征的关键路径。数据和柱状图采用平均值±标准误表示, 土壤养分计量比均采用摩尔比。所有数据分析均使用 R 软件(V 4.3.3)完成。

2 结果与分析

2.1 氮添加对土壤理化性质和养分计量比的影响

氮添加对土壤养分含量及其计量比、微生物生物量、酶活性等均有显著影响($P < 0.05$, 表 1)。随着氮添加浓度的增加, 土壤 pH 显著降低, 而土壤 AP、 NH_4^+ -N 显著增加($P < 0.05$), 土壤 C:P、N:P 先降低后增加($P < 0.05$)。土壤 SOC、TN 和 NO_3^- -N 含量随氮添加浓度的增加先降低后增加($P < 0.05$), 而 TP 含量无显著变化。氮添加后土壤速效养分 C:P 和 N:P 有所下降, 但是变化趋势不显著。土壤 MBC、MBN、MBP 和养分转化酶活性随着氮添加浓度的增加均先降低后增加, 尤其是在高浓度氮添加处理下增加较多($P < 0.05$, 表 1)。

表 1 不同浓度氮添加处理下的土壤理化性质特征

Table 1 Soil physicochemical properties under different nitrogen addition concentration

指标 Index	N ₀	N ₁	N ₂	N ₃	N ₄
pH	8.57±0.02a	8.51±0.03ab	8.43±0.05bc	8.44±0.02bc	8.35±0.02c
有机碳 Soil organic carbon (SOC, g·kg ⁻¹)	3.82±0.29ab	3.24±0.26bc	2.49±0.06c	3.05±0.18bc	4.08±0.12a
全氮 Total nitrogen (TN, g·kg ⁻¹)	0.52±0.01b	0.46±0.01bc	0.40±0.01c	0.51±0.01b	0.66±0.03a
全磷 Total phosphorus (TP, g·kg ⁻¹)	0.58±0.01a	0.58±0.01a	0.57±0.01a	0.55±0.02a	0.61±0.03a
微生物生物量碳 Microbial biomass carbon (MBC, mg·kg ⁻¹)	102.43±8.44ab	76.90±3.14b	49.82±4.11c	99.87±5.96ab	120.98±8.90a
微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen (MBN, mg·kg ⁻¹)	20.07±1.67bc	15.21±0.59cd	14.08±0.68d	24.99±1.69ab	27.75±1.60a
微生物生物量磷 Microbial biomass phosphorus (MBP, mg·kg ⁻¹)	3.93±0.38b	3.21±0.12b	3.30±0.16b	5.17±0.10a	5.57±0.12a
β-1,4-葡萄糖苷酶 β-1,4-glucosidase (BG, nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	23.83±2.33ab	19.73±1.06b	13.42±0.87c	20.12±0.84b	28.51±0.47a
β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 β-1,4-acetyl-glucosaminidase (NAG, nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	4.16±0.67b	4.17±0.58b	3.90±0.70b	7.22±0.93ab	10.30±1.07a
亮氨酸氨基肽酶 L-leucine aminopeptidase (LAP, nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	18.24±0.93b	17.58±0.13b	12.89±0.85c	16.97±1.18b	27.48±0.45a
碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase (ALP, nmol·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	41.92±4.13ab	39.30±2.29ab	32.98±2.65b	39.73±4.19ab	46.72±1.38a
可溶性有机碳 Soluble organic carbon (DOC, mg·kg ⁻¹)	220.41±5.82a	227.23±9.03a	227.76±5.89a	242.25±10.78a	240.86±2.88a
铵态氮 Ammonium nitrogen (NH ₄ ⁺ -N, mg·kg ⁻¹)	4.27±0.45a	3.94±0.29a	5.97±1.23a	5.12±1.06a	5.03±1.45a
硝态氮 Nitrate nitrogen (NO ₃ ⁻ -N, mg·kg ⁻¹)	4.57±0.14a	3.48±0.26bc	2.82±0.19c	3.71±0.24ab	4.30±0.22ab
速效磷 Available phosphorus (AP, mg·kg ⁻¹)	4.89±0.47b	5.75±0.11ab	6.53±1.01ab	7.52±0.78a	7.75±0.40a
土壤碳氮比 Soil C:N	8.56±1.60a	8.29±1.91a	7.21±0.45a	7.00±0.81a	7.23±1.08a
土壤碳磷比 Soil C:P	17.13±3.21a	14.52±2.80ab	11.30±0.68b	14.33±2.66ab	17.49±2.61a
土壤氮磷比 Soil N:P	2.00±0.09b	1.76±0.09c	1.57±0.17c	2.04±0.17b	2.42±0.12a
速效碳氮比 Soil A _{C:N}	25.35±4.59a	30.61±1.42a	27.75±9.02a	27.85±3.34a	27.92±8.48a
速效碳磷比 Soil A _{C:P}	46.67±11.62a	39.61±4.74a	37.41±12.27a	33.36±8.68a	31.39±4.00a
速效氮磷比 Soil A _{N:P}	1.83±0.13a	1.29±0.13a	1.53±0.88a	1.21±0.38a	1.24±0.60a

注：不同的小写字母表示不同氮添加浓度间差异显著 ($P<0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different nitrogen addition concentrations ($P<0.05$).

2.2 氮添加对土壤微生物生物量和酶活性及其计量比的影响

土壤胞外酶活性计量比和微生物生物量计量比均受到氮添加处理的显著影响($P<0.05$,图1)。随着氮添加浓度的增加,土壤微生物生物量C:N、C:P和N:P均显示出先减小后增加的趋势,在中等水平氮添加处理(N_2)下最低(图1a~c, $P<0.05$)。

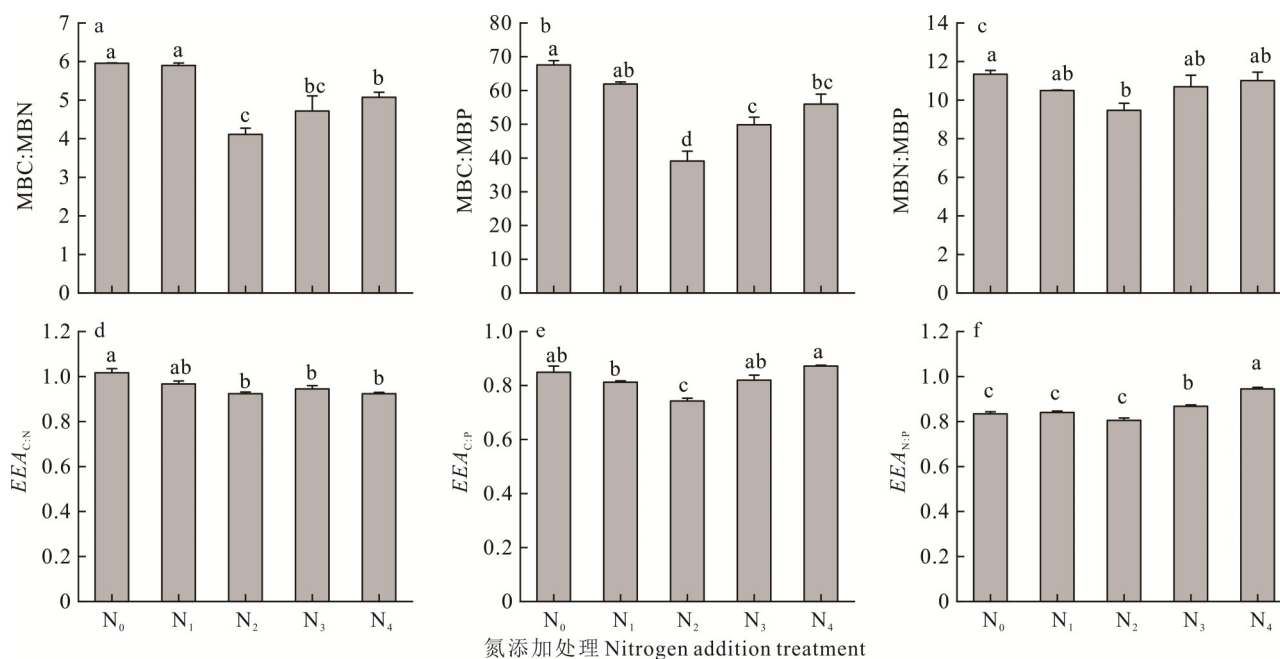


图1 氮添加处理对土壤微生物生物量计量比和胞外酶活性计量比的影响

Fig. 1 Effects of nitrogen addition on soil microbial biomass and extracellular enzyme activity stoichiometric ratio

MBC:微生物生物量碳;MBN:微生物生物量氮;MBP:微生物生物量磷; $EEA_{C:N}$:酶活性碳氮比; $EEA_{C:P}$:酶活性碳磷比; $EEA_{N:P}$:酶活性氮磷比,下同。MBC: Microbial biomass carbon; MBN: Microbial biomass nitrogen; MBP: Microbial biomass phosphorus; $EEA_{C:N}$: Enzyme activity carbon:nitrogen; $EEA_{C:P}$: Enzyme activity carbon:phosphorus; $EEA_{N:P}$: Enzyme activity nitrogen:phosphorus, the same below. 不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$).

随氮添加浓度的增加,土壤 $EEA_{C:N}$ 呈显著减小的趋势,从 N_0 到 N_4 下降了4.02%($P<0.05$,图1d); $EEA_{C:P}$ 随氮添加浓度的增加先减小后增大($P<0.05$,图1e); $EEA_{N:P}$ 在低浓度氮添加处理下无显著变化,而在高浓度氮添加处理(N_3 和 N_4)下显著增加($P<0.05$,图1f)。

2.3 氮添加对土壤微生物养分限制特征和养分利用效率的影响

氮添加对土壤微生物养分限制特征和养分利用效率均有显著影响($P<0.05$,图2)。 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 在所有氮添加浓度处理下均 <0 ,表明土壤微生物受到氮限制;且随着氮添加浓度的增大 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 逐渐减小,指示着氮限制的加剧($P<0.05$,图2a)。 $VT_{C \text{ limitation}}$ 在所有氮添加浓度处理下均 >0 ,且随着氮添加浓度的增加呈先减小后增大的趋势,表明土壤微生物碳限制有所缓解($P<0.05$,图2b)。CUE随着氮添加浓度的增加先增大后减小;在氮添加水平为 $20 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时,CUE最高($P<0.05$,图2d)。土壤 $VT_{C \text{ limitation}}$ 与 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 之间没有显著的相关关系(图2c),但微生物碳利用效率与 $VT_{C \text{ limitation}}$ 之间显著负相关($P<0.05$,图2e)。

2.4 土壤理化性质与微生物养分限制特征和碳利用效率的关系

Pearson相关性分析的结果表明,土壤胞外酶活性计量比与土壤SOC、TN、N:P和AP等指标显著相关($P<0.05$,图3)。 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 与土壤TN、N:P、DOC和AP显著相关($P<0.05$)。而CUE、 $VT_{C \text{ limitation}}$ 与土壤理化指标均无显著的相关性(图3)。

偏最小二乘回归分析结果表明,氮添加显著影响了土壤全量和速效养分含量,并调控了土壤微生物生物量和酶活性特征($P<0.05$,图4)。 $VT_{C \text{ limitation}}$ 受到土壤微生物生物量(路径系数0.523, $P<0.05$)和胞外酶活性(路径系数0.766, $P<0.05$)的共同影响,但土壤 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 仅受到胞外酶活性的调控(路径系数0.773, $P<0.05$)。 $VT_{C \text{ limitation}}$ 对土壤碳利用效率有显著的调控作用(路径系数-0.589, $P<0.05$,图4)。

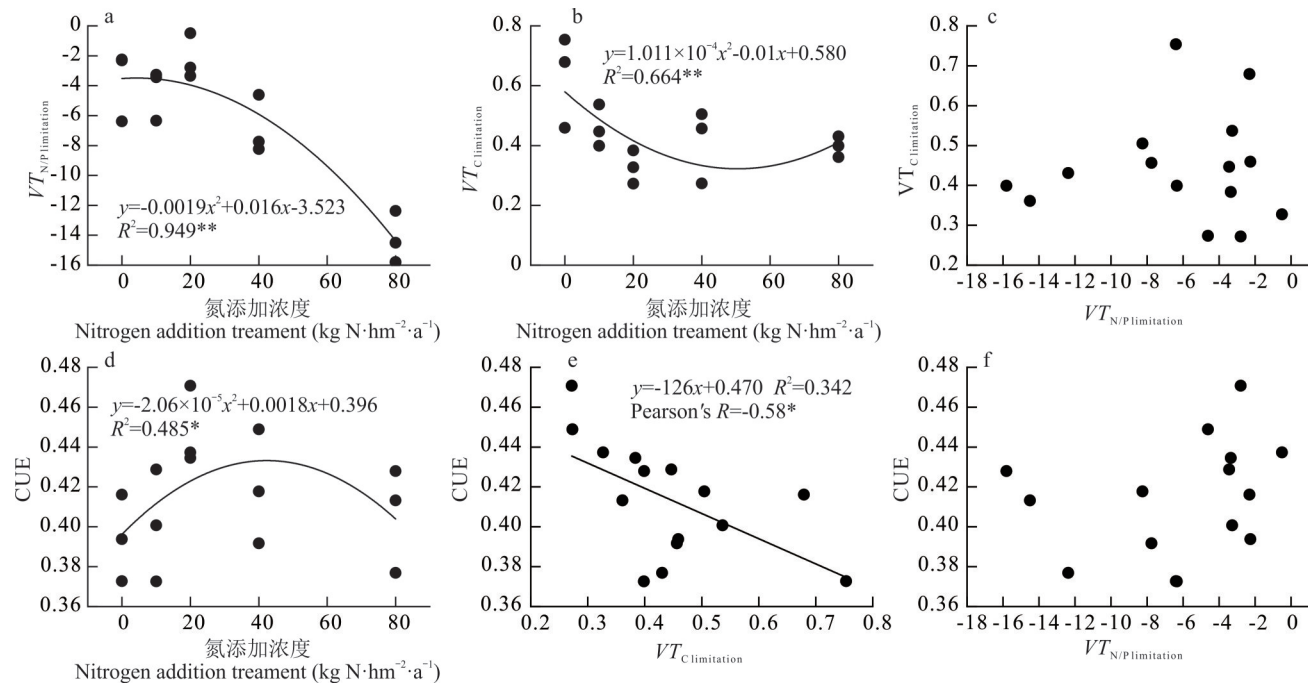


图2 氮添加处理下的土壤微生物养分限制特征、碳利用效率及其关系

Fig. 2 Characteristics of soil microbial nutrient limitation, carbon use efficiency and their relationship under nitrogen addition treatment

a: 不同氮添加水平下的土壤氮/磷限制指标 $VT_{N/P\text{ limitation}}$; b: 不同氮添加水平下的土壤碳限制指标 $VT_{C\text{ limitation}}$; d: 不同氮添加水平下的土壤微生物碳利用效率; $VT_{C\text{ limitation}}$: 碳限制, $VT_{N/P\text{ limitation}}$: 氮磷限制, CUE: 碳利用率; *和**分别表示在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平上显著相关, 没有标记表示相关性不显著, 下同。a: Soil nitrogen/phosphorus limitation under different nitrogen addition levels; b: Soil carbon limitation under different nitrogen addition levels; d: Soil microbial carbon use efficiency under different nitrogen addition levels; $VT_{C\text{ limitation}}$: Carbon limitation, $VT_{N/P\text{ limitation}}$: Nitrogen and phosphorus limitation, CUE: Carbon use efficiency; * and ** indicate significant correlation at the $P<0.05$ and $P<0.01$ levels, respectively, and no marker indicates that the correlation is not significant, the same below.

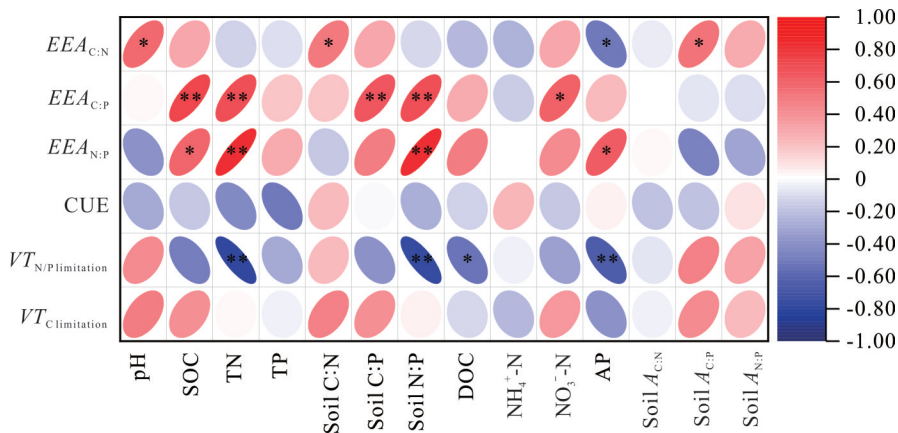


图3 土壤理化性质与微生物养分限制特征和碳利用效率的关系

Fig. 3 Relationship between soil physicochemical properties and microbial nutrient limitation characteristics and carbon use efficiency

椭圆方向顺时针表示正相关, 逆时针表示负相关; 椭圆颜色越深表示相关系数越高; pH: 酸碱度; SOC: 有机碳; TN: 全氮; TP: 全磷; Soil C:N: 土壤碳氮比; Soil C:P: 土壤碳磷比; Soil N:P: 土壤氮磷比; DOC: 可溶性有机碳; NH_4^+-N : 铵态氮; NO_3^--N : 硝态氮; AP: 速效磷; Soil $A_{C:N}$: 速效碳氮比; Soil $A_{C:P}$: 速效碳磷比; Soil $A_{N:P}$: 速效氮磷比, 下同。The elliptic direction indicates a positive correlation clockwise, and the counterclockwise indicates a negative correlation, and the darker the ellipse, the higher the correlation coefficient; SOC: Soil organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; Soil C:N: Soil carbon:nitrogen; Soil C:P: Soil carbon:phosphorus; Soil N:P: Soil nitrogen:phosphorus; DOC: Soluble organic carbon; NH_4^+-N : Ammonium nitrogen; NO_3^--N : Nitrate nitrogen; AP: Available phosphorus; Soil $A_{C:N}$: Available carbon:nitrogen; Soil $A_{C:P}$: Available carbon:phosphorus; Soil $A_{N:P}$: Available nitrogen:phosphorus, the same below.

3 讨论

3.1 模拟氮沉降对草地土壤养分及其平衡特征的影响

氮沉降会通过增加土壤外源氮的输入而改变土壤氮素含量及其有效性^[3]。此前研究表明氮添加会增加土壤SOC^[24]、TN和有效氮含量^[25]。本研究中高浓度氮添加下土壤TN、SOC和NH₄⁺-N含量有所增加证实了上述结论,这主要来自于外源氮素的积累^[25]和氮添加促进植物生长带来的有机残体输入增加^[26]。然而,值得注意的是,本研究中土壤SOC和TN对氮添加浓度的响应并不是呈线性增长的关系,从N₁到N₂,低浓度氮添加反而使得土壤SOC和TN含量下降,这很可能是由激发效应引起^[27]。土壤C、N库取决于外部有机质输入和输出的平衡,由于研究区土壤N含量相对较低,外部输入的少量N素即可引起土壤微生物的强烈反应,刺激微生物活性,激发微生物对土壤原有有机质中有机碳、有机氮的分解释放,并由此加剧土壤C、N输出损失^[28]。同时,此前对本平台植被群落的研究发现低浓度氮添加对植被生物量的增加十分有限,因而其输入的有机残体增加量可能被激发效应带来的分解增加抵消掉^[29]。此外,氮添加还引起了土壤pH显著下降和土壤AP含量等的显著变化,这都可能通过改变参与有机质分解的微生物群落而影响土壤C、N的分解或积累^[30]。本研究中氮添加对土壤全P的影响不显著,这与此前大多数研究一样^[31-32],其主要原因是土壤中的P主要来自于岩石风化,对植物群落变化和外部氮输入不敏感^[33]。由于土壤C、N、P对氮添加的差异化响应,导致了土壤养分平衡特征的变化。随着氮添加浓度的增加,土壤C:N逐渐降低,而C:P和N:P先降低后增加,这表明氮添加导致土壤总体养分中C、N的积累,而P可能相对不足^[24]。然而,土壤速效养分C:P和N:P均随着氮添加浓度的增加而降低,说明高浓度氮添加导致微生物可利用C、N相对不足,这与上述全量养分所反映土壤P不足的趋势有差异。造成这种差异的原因,一方面是微生物通过胞外酶对土壤可利用养分的调控,即微生物能通过改变对应的胞外酶活性调控土壤有机质分解和释放速效磷等可溶性养分,因而速效养分对氮添加的反应比全量养分更快^[22];另一方面是来自于氮添加引起的pH下降,增强了土壤P的溶解性和有效性,进而导致了土壤速效磷的显著增加,而pH对土壤可溶性C和N的调控作用则相对较小^[34]。

3.2 氮添加对微生物养分限制特征的影响及其调控因素

土壤微生物分泌的胞外酶是其获取可用养分的主要途径,对土壤中代谢底物养分平衡比较敏感,因而胞外酶化学计量比是表征微生物养分需求和受养分限制特征的重要指标^[35]。理论上,氮添加会直接增加土壤中微生物可利用氮含量(如NH₄⁺-N和NO₃⁻-N),从而导致微生物氮代谢相关酶(NAG和LAP等)活性的下降,引起EEA_{C:N}的增加和EEA_{N:P}的降低^[10]。然而,本研究发现,土壤NAG和LAP活性在低浓度氮添加处理下不变或略微降低,而在高浓度氮添加处理下显著增加(表1);由此引起EEA_{C:N}随着氮添加浓度增加反而降低,而EEA_{N:P}在

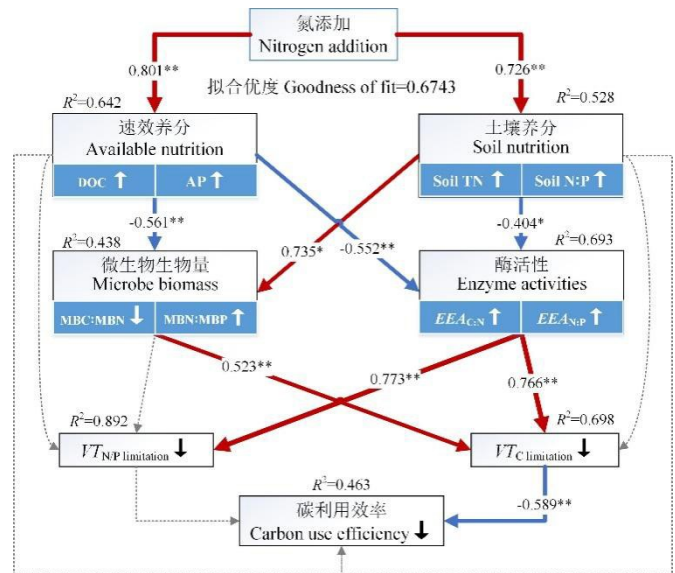


图4 氮添加调控土壤养分限制和碳利用效率的偏最小二乘回归分析

Fig. 4 Partial least squares regression analysis of nitrogen addition regulating soil nutrient limitation and carbon use efficiency

图中实线表示影响路径显著($P < 0.05$),虚线表示不显著,显著的路径箭头上标注了标准化路径系数和显著性水平,潜变量附近的 R^2 表示由模型解释的因变量方差;潜变量下部的指标为模型分析使用的观测变量,指标名称旁边的箭头表示该指标随着氮添加浓度增加总体呈现增加(↑)或降低(↓)趋势。The solid line indicates that the influence path is significant ($P < 0.05$), the dotted line indicates that it is not significant, and the significant path arrows indicate the normalized path coefficient and significance level, R^2 near the latent variable represents the variance of the dependent variable explained by the model, and the indicator in the lower part of the latent variable is the observed variable used in the model analysis, and the arrow next to the indicator name indicates that the index shows an overall increasing (↑) or decreasing (↓) trend with the increase of nitrogen addition concentration.

高浓度氮添加下有所增加(图1)。基于酶矢量模型的结果也发现 $VT_{N/P \text{ limitation}} < 0$ (图2), 指征土壤微生物代谢受到氮限制, 且随着氮添加浓度的增加, 氮限制程度反而越发加剧。与此前的多项研究结果均不一致^[24, 36], 且与土壤全量养分计量比所反映的磷限制结果也不同。其原因可能有两个方面: 其一, 虽然本研究中土壤 TN 含量在高氮添加下有所增加, 但是微生物可利用的矿质氮 (NH_4^+-N 和 NO_3^--N) 含量变化较小; 而土壤 AP 和 DOC 含量随着氮添加浓度增加却显著增加, 由此导致土壤速效养分 N:P 的下降和 C:N 的上升, 即速效 N 的相对不足。由于土壤速效养分是微生物能直接吸收利用的部分, 因而土壤中生物有效 N 的相对不足会诱导其分泌更多的氮转化酶^[10], 进而导致 $EEA_{C:N}$ 的降低和 $EEA_{N:P}$ 的增加。从这个角度来看, 微生物是受到土壤速效氮限制的, 土壤 AP 含量与 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 的负相关关系能证实这一推测。其二, 本研究氮添加剂为尿素, 而尿素无法被微生物直接吸收利用, 需要通过分泌氮转化胞外酶来进行分解^[37]。此前多项研究均证实了尿素添加引起的土壤脲酶和硝酸还原酶等氮转化酶活性的增加^[38-39]。本研究中土壤氮转化酶活性 (NAG 和 LAP) 也随着氮添加浓度增加而增加, 这是因为速效养分中 N 的相对不足刺激氮转化酶活性的增加共同调控了土壤、微生物酶计量比, 最终导致 $VT_{N/P \text{ limitation}} < 0$ 且随着氮添加浓度的增加而降低, 表现出氮限制特征。这说明氮添加引起的微生物养分限制特征可能更多取决于可利用养分的相对比例, 且与氮添加剂的类型有关。

尽管自然生态系统植物残体的输入为微生物代谢提供了丰富的碳源, 但是氮沉降等引起的土壤养分不平衡变化仍然可能会诱发微生物代谢的碳限制, 这主要来自于外部 N 输入使得微生物代谢底物中 C:N 的降低^[40]。而本研究中, 随着氮添加浓度增加, $EEA_{C:N}$ 呈逐渐下降趋势, 且 $VT_{C \text{ limitation}}$ 也随着氮添加浓度的增加而降低, 说明土壤微生物对碳的相对获取需求降低和受到的碳限制有所缓解(图2)。Liu 等^[41]的研究也得到了类似的结论, 其主要原因是氮添加导致植物性有机物输入增加和微生物残体碳在土壤中积累^[26, 41]。本研究中随着氮添加浓度增加土壤 SOC 先降低后增加而 DOC 含量有所增加, 尤其是在高浓度氮添加处理下更加显著(表1), 说明土壤微生物代谢底物中总碳源和可利用碳源都更加丰富, 进而缓解了微生物碳限制^[30]。此外, 本研究表明微生物 $VT_{C \text{ limitation}}$ 和 $VT_{N/P \text{ limitation}}$ 之间不存在显著的相关性, 表明氮添加导致的微生物氮磷限制和碳限制之间是解耦的, 这可能主要来自于氮添加对土壤氮磷养分及其有效性的影响和对有机碳含量及其有效性的影响。

3.3 氮添加对微生物碳利用效率的影响及其与养分限制的关系

土壤微生物 CUE 是其在特定资源状态下表现出来的 C 分配特征, CUE 越高意味着微生物将更多的 C 转化为微生物生物量而非呼吸或者其他代谢^[42]。本研究中微生物 CUE 在低浓度氮添加下增加, 而在高浓度氮添加下显著降低, 说明少量氮添加会导致微生物将更多能量分配到自身生长, 而高浓度氮添加时微生物会将更多 C 分配用于呼吸和代谢过程。由于研究区土壤 N 含量较低限制了微生物的生长, 少量的外源 N 输入能刺激微生物群落充分利用资源快速生长, 因而会将更多的 C 分配到自身生长, 并由此导致 CUE 的降低^[24]。而微生物 CUE 与其受碳限制的状态密切相关, 理论上微生物受到碳限制越严重, 会将更多的能量分配给自身生长, 并由此导致 CUE 增加^[43]。然而本研究中不同氮添加浓度下 CUE 却随着微生物碳限制的缓解而增加(图2)。原因可能是微生物碳限制缓解的同时氮限制却在不断加剧, 因而其在供给自身增长的同时, 需要分配更多的 C 和能量用于胞外酶和代谢来获取营养元素^[44-45]。本研究与 Li 等^[46]的研究中 CUE 随氮添加的变化趋势相同, 同时该研究还表明高浓度氮添加导致 CUE 下降是土壤微生物群落向 CUE 较低的微生物转变的结果, 这也可能是造成 CUE 与 $VT_{C \text{ limitation}}$ 负相关的原因。孙雪琦等^[47]的研究也证明氮添加导致的土壤微生物 CUE 改变是由于群落中富营养类群的变化导致, 但该研究结果却表明高氮添加增加了土壤 CUE, 本研究结果与其相反, 可能是该研究氮添加处理对象是亚热带森林, 其土壤 C、N 供应能力、气候特征和微生物群落均与本研究的半干旱草地有较大差别。因此, 不同氮添加水平对土壤 CUE 的调控与土壤本身养分含量特征和环境条件有关, 且受到微生物群落演变特征的强烈影响, 未来研究中有必要继续深入分析氮添加驱动的微生物群落结构变化与微生物养分限制特征和养分利用效率的关系。

4 结论

黄土丘陵区草地土壤养分的平衡特征受到氮添加的显著影响, 但全量养分和速效养分的变化趋势不同。氮添加促进了土壤 SOC、TN 的积累, 引起 TP 的相对不足; 而土壤速效养分表现出 C、N 的相对不足。草地土壤微

生物生物量和酶活性在低浓度氮添加下降低而在高浓度氮添加下增加。

氮添加加剧了黄土丘陵区草地土壤微生物N限制而缓解了C限制;微生物CUE随着氮添加浓度的增加先增加后降低,且与微生物碳限制特征负相关;土壤微生物养分限制特征受到来自氮添加引起的土壤全量和速效养分含量不平衡变化的综合影响。

参考文献 References:

- [1] Bao P A, Qiu K Y, Huang Y Y, *et al.* Leaf functional trait characteristics and plasticity of desert steppe plants under nitrogen and phosphorus addition. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(3): 97—106.
鲍平安, 邱开阳, 黄业芸, 等. 荒漠草原植物在氮磷添加下叶功能性状特征及其可塑性. *草业学报*, 2024, 33(3): 97—106.
- [2] Zhang Y, Zhang C H, Wang Q T, *et al.* Difference of soil carbon sequestration between rhizosphere and bulk soil in a mountain coniferous forest in southwestern China under nitrogen deposition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(4): 473—483.
张英, 张常洪, 汪其同, 等. 氮沉降下西南山地针叶林根际和非根际土壤微生物养分限制特征差异. *植物生态学报*, 2022, 46(4): 473—483.
- [3] Fu W, Wu H, Zhao A H, *et al.* Ecological impacts of nitrogen deposition on terrestrial ecosystems: research progresses and prospects. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(5): 475—493.
付伟, 武慧, 赵爱花, 等. 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展与展望. *植物生态学报*, 2020, 44(5): 475—493.
- [4] Zhang X, Zhao W B, Liu Y X, *et al.* The relationships between grasslands and soil moisture on the Loess Plateau of China: A review. *Catena*, 2016, 145: 56—67.
- [5] Zhu R F, Tang F L, Liu J L, *et al.* Response of soil microbial biomass carbon and nitrogen on a short-term fertilizing N in *Leymus chinensis* meadow. *Acta Agrestia Sinica*, 2016, 24(3): 553—558.
朱瑞芬, 唐凤兰, 刘杰淋, 等. 羊草草甸草原土壤微生物生物量碳氮对短期施氮的响应. *草地学报*, 2016, 24(3): 553—558.
- [6] Zhang T A, Chen Y H, Ruan H H, *et al.* Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes. *Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2018, 12(7): 1817—1825.
- [7] Xu Q M, Gu X M, Wang Y Y, *et al.* Simulated nitrogen deposition significantly increases nitrous oxide emission rate from alpine grassland on the Tibetan Plateau. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(12): 3785—3792.
许庆民, 顾晓梦, 王云英, 等. 模拟氮沉降显著提高青藏高原高寒草地氧化亚氮排放速率. *草地学报*, 2023, 31(12): 3785—3792.
- [8] Wang X Y, Li Y Q, Wang L L, *et al.* Soil extracellular enzyme stoichiometry reflects microbial metabolic limitations in different desert types of northwestern China. *Science of the Total Environment*, 2023, 874: 162504.
- [9] Shen F Y, Liu N, Chen F S, *et al.* Soil extracellular enzyme stoichiometry reveals the increased P limitation of microbial metabolism after the mixed cultivation of Korean pine and Manchurian walnut in Northeast China. *European Journal of Soil Biology*, 2023, 118: 103539.
- [10] Guo Y H, Zhao H T, Gao Y, *et al.* Effect of inorganic nitrogen addition on soil microbial nutrient requirement strategy in the *Pinus tabulaeformis* forest in Taiyue Mountain, Shanxi Province. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2022, 28(1): 137—144.
郭银花, 赵洪涛, 高雨, 等. 山西太岳山油松林无机氮添加对土壤微生物养分限制类型的影响. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(1): 137—144.
- [11] Moorhead D L, Rinkes Z L, Sinsabaugh R L, *et al.* Dynamic relationships between microbial biomass, respiration, inorganic nutrients and enzyme activities: informing enzyme-based decomposition models. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 223.
- [12] Cui Y X, Wang X, Zhang X C, *et al.* Soil moisture mediates microbial carbon and phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 147: 107814.
- [13] Cui Y X, Moorhead D L, Guo X B, *et al.* Stoichiometric models of microbial metabolic limitation in soil systems. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(11): 2297—2311.
- [14] Xu M P, Li W J, Wang J Y, *et al.* Soil ecoenzymatic stoichiometry reveals microbial phosphorus limitation after vegetation restoration on the Loess Plateau, China. *Science of the Total Environment*, 2022, 815: 152918.
- [15] Cao Y Y, Su X M, Zhou Z C, *et al.* Spatial differences in, and factors influencing, the shear strength of typical herb root-soil complexes in the Loess Plateau of China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(5): 94—105.
曹玉莹, 苏雪萌, 周正朝, 等. 黄土高原典型草本植物根—土复合体抗剪性能的空间差异性及其影响因素研究. *草业学报*,

- 2023, 32(5): 94—105.
- [16] Yao N, Liu G Q, Yao S B, *et al.* Evaluating on effect of conversion from farmland to forest and grassland project on ecosystem carbon storage in loess hilly-gully region based on InVEST model. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2022, 42(5): 329—336.
- 姚楠, 刘广全, 姚顺波, 等. 基于 InVEST 模型的黄土丘陵沟壑区退耕还林还草工程对生态系统碳储量的影响评估. *水土保持通报*, 2022, 42(5): 329—336.
- [17] Yao Y W, Ren H R. Estimation of grassland aboveground biomass in northern China based on topography-climate-remote sensing data. *Ecological Indicators*, 2024, 165: 112230.
- [18] Deng J, Zhao X, Lu X Y, *et al.* Different responses of enzymes activities related to nitrogen and phosphorus transformation to nitrogen addition in different sized soil aggregates in semi-arid grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(16): 6539—6549.
- 邓健, 赵雪, 卢笑玥, 等. 半干旱草地土壤团聚体氮磷转化相关酶活性对氮添加的响应. *生态学报*, 2023, 43(16): 6539—6549.
- [19] Han Y H, Dong S K, Zhao Z Z, *et al.* Response of soil nutrients and stoichiometry to elevated nitrogen deposition in alpine grassland on the Qinghai—Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2019, 343: 263—268.
- [20] Wei Y, Tong Y A, Qiao L, *et al.* Preliminary estimate of the atmospheric nitrogen deposition in different ecological regions of Shaanxi province. *Journal of Agro-Environment Science*, 2010, 29(4): 795—800.
- 魏样, 同延安, 乔丽, 等. 陕西省不同生态区大气氮沉降量的初步估算. *农业环境科学学报*, 2010, 29(4): 795—800.
- [21] Zheng H, Xue J B, Hao J, *et al.* Effects of short-term different N addition levels on phosphorus components in a saline-alkaline grassland in North China. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(3): 712—720.
- 郑慧, 薛江博, 郝杰, 等. 短期不同水平氮添加对华北盐渍化草地土壤磷组分的影响. *草地学报*, 2022, 30(3): 712—720.
- [22] Bao S D. *Soil agrochemical analysis (3rd edition)*. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- 鲍士旦. *土壤农化分析(第三版)*. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [23] Zhang W, Xu Y D, Gao D X, *et al.* Ecoenzymatic stoichiometry and nutrient dynamics along a revegetation chronosequence in the soils of abandoned land and *Robinia pseudoacacia* plantation on the Loess Plateau, China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 134: 1—14.
- [24] Geng J, Cheng S L, Fang H J, *et al.* The effects of types and doses of nitrogen addition on soil N₂O flux in a cold-temperate coniferous forest, northern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(2): 395—404.
- 耿静, 程淑兰, 方华军, 等. 氮素类型和剂量对寒温带针叶林土壤 N₂O 排放的影响. *生态学报*, 2017, 37(2): 395—404.
- [25] Guo J Y, Wang Y X, Li J L, *et al.* Effects of nitrogen addition on plant-soil carbon dynamics in terrestrial ecosystems of China. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(12): 4823—4833.
- 郭洁芸, 王雅歆, 李建龙, 等. 氮添加对中国陆地生态系统植物—土壤碳动态的影响. *生态学报*, 2022, 42(12): 4823—4833.
- [26] Liu Y W, Bai W, Yin P S, *et al.* Effects of exogenous nitrogen addition on soil nutrients and plant community biomass in alpine swamp meadow in the headwaters region of the Yangtze River. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(2): 483—491.
- 刘永万, 白炜, 尹鹏松, 等. 外源氮素添加对长江源区高寒沼泽草甸土壤养分及植物群落生物量的影响. *草地学报*, 2020, 28(2): 483—491.
- [27] Reay D S, Dentener F, Smith P, *et al.* Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*, 2008, 1: 430—437.
- [28] Liu S W, Yin M, Chu G, *et al.* Research progress of soil nitrogen priming effect and its microbial mechanisms. *Chinese Journal of Rice Science*, 2019, 33(4): 303—312.
- 刘少文, 殷敏, 褚光, 等. 土壤氮激发效应及其微生物机理研究进展. *中国水稻科学*, 2019, 33(4): 303—312.
- [29] Huang J, Wang G F, An S Z, *et al.* Effect of nitrogen fertilization on the vegetation structure and biomass of degraded meadow and soil fertility. *Pratacultural Science*, 2009, 26(3): 75—78.
- 黄军, 王高峰, 安沙舟, 等. 施氮对退化草甸植被结构和生物量及土壤肥力的影响. *草业科学*, 2009, 26(3): 75—78.
- [30] Li R, Chang R Y. Effects of external nitrogen additions on soil organic carbon dynamics and the mechanism. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(10): 1012—1020.
- 李嵘, 常瑞英. 土壤有机碳对外源氮添加的响应及其机制. *植物生态学报*, 2015, 39(10): 1012—1020.
- [31] Fang Y, Xun F, Bai W M, *et al.* Long-term nitrogen addition leads to loss of species richness due to litter accumulation and soil acidification in a temperate steppe. *PLoS One*, 2012, 7(10): e47369.
- [32] Yang J Q, Diao H J, Hu S Y, *et al.* Effects of nitrogen addition at different levels on soil microorganisms in saline-alkaline

- grassland of northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(7): 780—789.
- 杨建强, 刁华杰, 胡姝娅, 等. 不同水平氮添加对盐渍化草地土壤微生物特征的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 780—789.
- [33] Zhao M Z. Desorption of phosphate on some soils and clay minera. *Acta Pedologica Sinica*, 1988, 25(2): 156—163.
- 赵美芝. 几种土壤和粘土矿物上磷的解吸. *土壤学报*, 1988, 25(2): 156—163.
- [34] Ma Y J, Xu F L, Wang W L, *et al.* Increase of soil nutrients and enzymatic activity by adding nitrogen and phosphorus to *Larix principis-rupprechtii* plantation. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2015, 21(3): 664—674.
- 马亚娟, 徐福利, 王渭玲, 等. 氮磷提高华北落叶松人工林地土壤养分和酶活性的作用. *植物营养与肥料学报*, 2015, 21(3): 664—674.
- [35] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, *et al.* Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 2008, 11: 1252—1264.
- [36] Ma W J, Li J, Gao Y, *et al.* Responses of soil extracellular enzyme activities and microbial community properties to interaction between nitrogen addition and increased precipitation in a semi-arid grassland ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2020, 703: 134691.
- [37] Claudia M B, Ed K H, Karolien D, *et al.* Long-term reactive nitrogen loading alters soil carbon and microbial community properties in a subalpine forest ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 92: 211—220.
- [38] Chang E H, Chung R S, Trai Y H, *et al.* Effect of different application rates of organic fertilizer on soil enzyme activity and microbial population. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2007, 53(2): 132—140.
- [39] Lu X K, Mo J M, Zhang W, *et al.* Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystems in China: An overview. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, 27(5): 500—522.
- 鲁显楷, 莫江明, 张炜, 等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 500—522.
- [40] Zhang X B, Zhang Z H, Lu X K. Responses of soil microbial carbon use efficiency to elevated nitrogen deposition in forest ecosystem. *Advances in Earth Science*, 2023, 38(10): 999—1014.
- 张雪冰, 张泽和, 鲁显楷. 森林生态系统土壤微生物碳利用效率对氮沉降增加的响应及其机制. *地球科学进展*, 2023, 38(10): 999—1014.
- [41] Liu J B, Kathleen M R, Chen J H, *et al.* Aerosol-weakened summer monsoons decrease lake fertilization on the Chinese Loess Plateau. *Nature Climate Change*, 2017, 7(3): 190—194.
- [42] Zak D R, Holmes W, Burton A J, *et al.* Simulated atmospheric NO_3^- deposition increases soil organic matter by slowing decomposition. *Ecological Applications*, 2008, 18(8): 2016—2027.
- [43] Wu J P, Wang S M, Cai M T, *et al.* Review on carbon use efficiency of plants and microbes and its influencing factors. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(20): 7771—7779.
- 吴建平, 王思敏, 蔡慕天, 等. 植物与微生物碳利用效率及影响因子研究进展. *生态学报*, 2019, 39(20): 7771—7779.
- [44] Cleveland C C, Liptzin D. C: N: P stoichiometry in soil: is there a “Redfield ratio” for the microbial biomass? *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235—252.
- [45] Keiblinger K M, Hall E K, Wanek W, *et al.* The effect of resource quantity and resource stoichiometry on microbial carbon-use-efficiency. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 73(3): 430—440.
- [46] Li J, Sang C P, Yang J Y, *et al.* Stoichiometric imbalance and microbial community regulate microbial elements use efficiencies under nitrogen addition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 156(1): 108207.
- [47] Sun X Q, Dai H, Zeng Q X, *et al.* The influence of soil microbial community structure on microbial carbon use efficiency under nitrogen addition. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(4): 1737—1746.
- 孙雪琦, 戴辉, 曾泉鑫, 等. 氮添加土壤微生物群落结构影响微生物碳利用效率. *生态学报*, 2024, 44(4): 1737—1746.