



不同水平氮添加对盐渍化草地土壤微生物特征的影响

杨建强¹ 刁华杰^{2,3,4} 胡姝娅⁴ 王常慧^{2,3,4*}

¹山西农业大学生命科学院, 山西太谷 030801; ²山西农业大学草业学院, 山西太谷 030801; ³山西右玉黄土高原草地生态系统定位观测研究站, 山西右玉 037200; ⁴中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要 氮是陆地生态系统生产力的主要限制性因素, 土壤微生物是土壤氮转化的主要驱动因子, 随着大气氮沉降的增加, 盐渍化草地土壤微生物对不同水平氮输入的响应尚不清晰。在山西右玉黄土高原草地生态系统定位观测研究站不同水平氮添加平台(0、1、2、4、8、16、24和32 g·m⁻²·a⁻¹)，在实验处理的第4年(2020年)测定生长季(5—9月)氨氧化细菌(AOB)和氨氧化古菌(AOA)丰度, 土壤真菌和细菌组成, 以及土壤微生物生物量碳(MBC)、氮(MBN)含量, 探讨土壤微生物特征对不同氮输入水平的响应机制。研究表明: (1)在2020年生长季的5—9月, 由于土壤温度和水分的差异, 取样日期显著影响氨氧化微生物、细菌和真菌的数量及MBC、MBN含量。(2)氮添加仅显著影响AOB丰度, 对MBC、MBN含量及细菌和真菌丰度的影响均不显著。(3)氮添加对AOB丰度的影响与取样日期有关, 在生长季早期和高峰期(5—8月), 24和32 g·m⁻²·a⁻¹氮添加显著提高AOB丰度, 在生长季后期(9月)氮添加对AOB丰度的影响不显著。(4)土壤阳离子浓度和土壤pH对AOB丰度的变异具有较高的解释度, 分别解释了土壤微生物特征变异的21.8%和17.2%。由于不同水平氮添加并未显著改变土壤阳离子浓度和土壤pH, 土壤MBC、MBN含量, 细菌和真菌的丰度对氮输入的响应不敏感, 仅在高氮处理显著提高了AOB的丰度, 说明高氮添加可能会促进盐渍化草地土壤氮的转化速率。

关键词 盐渍化草地; 氮添加; 氨氧化微生物; 细菌; 真菌

杨建强, 刁华杰, 胡姝娅, 王常慧 (2021). 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, 45, 780-789. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0072

Effects of nitrogen addition at different levels on soil microorganisms in saline-alkaline grassland of northern China

YANG Jian-Qiang¹, DIAO Hua-Jie^{2,3,4}, HU Shu-Ya⁴, and WANG Chang-Hui^{2,3,4*}

¹College of Life Science, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China; ²College of Grassland Science, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China; ³Youyu Loess Plateau Grassland Ecosystem Research Station, Youyu, Shanxi 037200, China; and ⁴State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract

Aims Nitrogen (N) availability is an important limiting factor for grassland ecosystem productivity, and soil microorganisms are the main driving factor on soil N transformation. With the increase of atmospheric N deposition, the response of soil microbial characteristics to different nitrogen input levels is still unclear especially in saline-alkaline grassland.

Methods The experiment was conducted in Youyu Loess Plateau Grassland Ecosystem Research Station, Shanxi Province. Eight different nitrogen addition levels were set, which were 0, 1, 2, 4, 8, 16, 24 and 32 g·m⁻²·a⁻¹, respectively. The Ammonia-oxidizing microorganisms (i.e. ammonia-oxidizing bacteria (AOB) and ammonia-oxidizing archaea (AOA)) abundance, soil bacterial and fungal abundance, as well as soil microbial biomass carbon (MBC) and nitrogen (MBN) content were measured in the growing season (May to September) in 2020 to explore the effects of different levels of N addition on soil microbial characteristics.

Important findings Our results showed that: (1) Sampling month had a significant effect on soil AOB, bacteria, fungal abundance and MBC, MBN content due to the variation in soil temperature and soil water content in the

收稿日期Received: 2021-03-04 接受日期Accepted: 2021-04-22

基金项目: 国家自然科学基金(31770526)和国家重点研发计划(2017YFA0604802)和山西省博士毕业生、博士后研究人员来晋工作奖励资金科研项目(SXBYKY2021052)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31770526), the National Key R&D Program of China (2017YFA0604802), and Research Projects of Shanxi Province's Doctoral Graduates and Postdoctoral Researchers Working in Shanxi Province (SXBYKY2021052).

* 通信作者Corresponding author (wangch@ibcas.ac.cn)

growing season. (2) N addition had a significant effect on soil AOB abundance, while had no effects on soil MBC, MBN content, and bacterial and fungal composition. (3) Higher N addition (24 and 32 g·m⁻²·a⁻¹) significantly increased the abundance of ammonia-oxidizing bacteria (AOB) on the early growth stage (May to August), while having no effect on late growth period (September). (4) Soil microorganisms were mainly regulated by soil cations concentrations and soil pH values, which explained the variation of soil microorganisms by 21.8% and 17.2%, respectively. We found that soil microorganisms were not sensitive to N addition in saline-alkaline grassland, while AOB showed a significant increase under higher N addition, indicating that higher N addition might promote soil N transformation.

Key words saline alkaline grassland; nitrogen addition; Ammonia-oxidizing microorganisms; bacteria; fungi

Yang JQ, Diao HJ, Hu SY, Wang CH (2021). Effects of nitrogen addition at different levels on soil microorganisms in saline-alkaline grassland of northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 780-789. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0072

草地是陆地生态系统的重要组成部分, 对调节气候变化和全球陆地生态系统碳氮循环发挥着重要作用(Huyghe, 2010)。氮(N)是植物自身生存和生长的必需元素。近年来, 随着人类社会快速发展, 化石燃料燃烧大量增加及氮肥过度使用等引起大气氮沉降量持续升高(Gruber & Galloway, 2008)。在2000年, 全球大多数区域的氮沉降量超过了3 g·m⁻²·a⁻¹, 而到2005年, 部分区域大气氮沉降量已达到10 g·m⁻²·a⁻¹(Kanakidou *et al.*, 2016)。在草地生态系统中, 氮是主要限制因素, 氮沉降量的急剧增加缓解了生态系统氮的限制, 促进植物生长, 改变植被光合产物分配以及凋落物的量, 进而影响到土壤微生物特征及土壤氮转化(Ying *et al.*, 2017; 李阳等, 2019; 徐小惠等, 2021)。

土壤微生物是调控土壤氮转化的主要生物因子(Kuypers *et al.*, 2018), 影响氮有效性的同时改变了生态系统生产力。氮沉降增加会改变土壤微生物特征, 影响土壤的氮转化过程(Laura, 1976; Lu *et al.*, 2011; Ying *et al.*, 2017), 但前人的研究结果(张璐等, 2009; Wang *et al.*, 2015; Hao *et al.*, 2020)并不一致, 可能与氮的添加量和形态有关(李阳等, 2019)。氨氧化过程是硝化作用的第一步, 在自然生态系统中, 这是由氨氧化微生物(氨氧化细菌和氨氧化古菌)驱动的(贺纪正和张丽梅, 2009; He *et al.*, 2012)。研究表明氮的输入会影响到氨氧化微生物数量(Ying *et al.*, 2017), 土壤细菌和真菌的组成(Luo *et al.*, 2020)以及土壤微生物生物量(Zhou *et al.*, 2017), 进而影响到土壤氮的转化过程。综合考虑氨氧化微生物(氨氧化古菌和氨氧化细菌), 土壤细菌和真菌的丰度, 以及土壤微生物生物量对不同氮水平添加的响应的研究较少。并且随着氮输入水平的提高, 生态系统功能和过程往往呈现出非线性的响应(Zhou *et al.*,

2008)。因此不同氮添加水平是如何影响土壤微生物特征的仍需要深入研究。

土壤盐渍化是自然或人类活动引起的一种严重环境问题, 在全球范围内约8.3亿hm² (约占陆地面积的10%)的土壤资源有不同程度盐渍化的影响(Martinez-Beltran & Licona-Manzur, 2005)。中国是盐碱地面积较大的国家, 约有1亿hm², 大部分分布在干旱和半干旱生态系统。较高的土壤盐渍化程度会影响植物根系对土壤水分和养分的利用, 并对植物造成生理性缺水及直接的危害, 影响生态系统生产力(Li *et al.*, 2014)。土壤的盐碱性会影响到土壤微生物特征(Fierer & Jackson, 2006; Cheng *et al.*, 2013; Rath *et al.*, 2019)。因此氮诱导的土壤盐碱的改变会影响到土壤微生物。然而由于在不同pH的土壤环境中, 氮诱导的土壤酸化的程度不同, 而大部分的研究是在pH < 8的中性或者酸性土壤中进行的, 因此较高的pH范围的碱性土壤对氮输入的响应尚不清晰。并且土壤交换性阳离子是土壤酸化的主要酸缓冲因子(Bowman *et al.*, 2008; Tian & Niu, 2015), 一般较高的土壤阳离子浓度往往具有较高的酸缓冲能力(Tian & Niu, 2015)。因此相对于非盐碱性草地, 盐碱性草地(较高的盐基离子浓度和pH)具有较强的酸缓冲能力, 使得土壤pH对氮输入的响应较小。然而, 由于不同盐碱胁迫下与之相适应的土壤微生物种类也不相同, 对盐碱程度改变的响应也可能不同。较高程度的盐渍化土壤中微生物对于土壤盐碱的改变往往具有较高的抵抗力(Rath *et al.*, 2019), 因此在盐渍化程度较高的草地, 土壤微生物对盐碱改变的响应相对较小, 但是仍缺少较高程度盐渍化草地中土壤微生物变化的实验研究, 限制了我们对盐渍化土壤微生物特征的认识。

本研究在中国北方农牧交错带一个典型的盐渍

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0072

化草地, 通过测定一个完整生长季(5—9月)氨氧化细菌和氨氧化古菌, 以及细菌和真菌的丰度, 并结合微生物生物量碳氮含量, 探究盐渍化草地生态系统土壤微生物特征对不同水平氮输入的响应, 为盐渍化草地管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

本研究在山西右玉黄土高原草地生态系统定位观测研究站(112.29° E, 39.28° N)实验平台开展。试验地海拔1 348 m, 年降水量为435 mm, 主要集中在7—8月, 年平均气温 4.6°C 。无霜期100—120天, 年日照为30%, 土壤pH 9—10, 属于中度盐渍化草地。群落优势种是赖草(*Leymus secalinus*)、碱茅(*Puccinellia distans*)、风毛菊(*Saussurea amara*)等。在样地周围设有小型气象站(HOBO U30-NRC, Onset, Massachusetts, USA), 用于记录降水及气温的季节动态变化。2020年生长季总降水量为426 mm, 主要分布在7月(占生长季总降水量的53%)和8月(占生长季总降水量的22%)。生长季日平均气温为 16.4°C , 其中7月日平均气温最高为 19.3°C 。

1.2 试验设计

试验平台于2017年4月建立, 采用完全随机区组设计, 共设置8个氮添加水平(0 、 1 、 2 、 4 、 8 、 16 、 24 和 $32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 分别用 N_0 、 N_1 、 N_2 、 N_4 、 N_8 、 N_{16} 、 N_{24} 和 N_{32} 表示, 每个处理6个重复, 小区面积 54 m^2 ($6 \text{ m} \times 9 \text{ m}$), 共48个小区, 相邻小区间隔2 m。试验添加的氮为硝酸铵(NH_4NO_3), 将每年的氮添加量平均分为5次, 分别于每年的5—9月的月初(每月1日)添加。每次将预先称好的各处理对应的 NH_4NO_3 溶于10 L水中, 使用肩背充电式喷水器均匀喷洒, 对照处理喷洒等量的水。

1.3 土壤样品采集与测定

试验处理的第4年(2020年)在生长季每月的9—10号进行取样, 在每个小区固定区域随机用土钻取0—10 cm土层土壤, 混合均匀, 过2 mm土壤筛, 分装为3份。其中一份立即 -80°C 保存, 用于测定土壤氨氧化细菌、氨氧化古菌、细菌和真菌的丰度。第二份土壤冷藏保存, 用于测定土壤微生物生物量碳(MBC)、微生物生物量氮(MBN)及土壤无机氮(NH_4^+ 、 NO_3^-)含量。第三份土壤风干处理, 用于测定土壤pH以及阴离子和阳离子浓度。在生长季, 使用

数显温度计和TDR-300 (Spectrum Technologies, Plainfield, USA)每周测定一次各小区0—10 cm土层的土壤温度(ST)和含水量(SM)。

用乙酸铵浸提法测定土壤中的可交换性阳离子浓度, 土壤经过 $1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 乙酸铵浸提后, 通过原子吸收光谱仪(AAS, Shimadzu, Kyoto, Japan)测定可交换性的钾离子(K^+)、钙离子(Ca^{2+})、钠离子(Na^+)、镁离子(Mg^{2+}), 上述阳离子浓度总和定义为总的可交换阳离子(STC)的浓度。双指示剂-中和滴定法测定土壤 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 浓度, 硝酸银滴定法测定土壤 Cl^- 浓度, 上述阴离子浓度总和定义为总的阴离子(STA)的量。土壤和水以质量比1:5混合搅拌均匀后, 用酸度计测定0—10 cm表层土壤的pH。氯仿熏蒸- K_2SO_4 浸提法测定土壤MBC、MBN含量: 氯仿熏蒸前后的土壤通过 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ K_2SO_4 浸提后, 用总有机碳分析仪(Elementar TOC, Elementar, Hanau, Germany)进行测定。土壤无机氮(NH_4^+ 和 NO_3^-)含量是 10 g 新鲜土壤通过50 mL的 $0.5 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ K_2SO_4 浸提, 浸提液用全自动流动分析仪(Continuous-Flow Analysis-CFA, SEAL, Nordestedt, Germany)进行测定。

通过实时荧光定量qPCR法测定土壤氨氧化细菌和氨氧化古菌的amoA基因拷贝数以及土壤细菌(16S rDNA)和真菌(ITS)的拷贝数。取 0.5 g 鲜土, 用DNA提取试剂盒(FastDNA spin kit for soil, MP Biomedicals, Cleveland, USA), 根据操作步骤提取土壤总DNA。氨氧化古菌amoA基因通过引物Arch-amoAF (STAATGGTCTGGCTTAGACG)和Arch-amoAR (GCGGCCATCCATCTGTATGT)扩增。氨氧化细菌amoA基因通过引物AmoA-1F (GGGGTT-TCTACTGGTGGT)和AmoA-2R (CCCCTCKGSAAA-GCCTTCTTC)扩增。土壤真菌通过引物ITS1F (CTT-GGTCAATTAGAGGAAGTAA)和ITS2R (GCTGCG-TTCTTCATCGATGC)扩增。土壤细菌通过引物Eub338 (ACTCCTACGGGAGGCAGCAG)和Eub806 (GGACTACHVGGGTWTCTAAT)扩增。反应体系($20 \mu\text{L}$): 其中缓冲液和聚合酶预混液 $10 \mu\text{L}$, 上、下游引物各 $0.4 \mu\text{L}$, 模板 $2 \mu\text{L}$, ddH_2O $7.2 \mu\text{L}$ 。反应条件: 95°C 预变性3 min; 95°C 变性30 s, 56°C (细菌), 60°C (AOA、AOB、真菌)退火30 s, 72°C 延伸40 s, 扩增35个循环; 72°C 延伸10 min。通过质粒浓度分别为 $162.21 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ (细菌)、 $153.05 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ (真菌)、 $180.45 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ (AOA)、 $233.99 \text{ ng} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ (AOB)的标准

品建立标准曲线用于计算AOA、AOB、细菌、真菌所测功能基因拷贝数。所有标准曲线 $R^2 > 0.995$, 并且标准品的扩增效率 $>83\%$ 。

1.4 数据处理

采用重复测量方差分析测定不同氮添加水平、采样日期及其交互作用对微生物特征(AOA、AOB、细菌、真菌丰度和MBC、MBN含量)的影响。通过单因素方差分析测定不同氮水平对微生物特征的影响, 并用Duncans法进行多重比较。通过Pearson分析土壤AOA和AOB丰度、细菌和真菌丰度、MBC和MBN含量、ST、SM、NH₄⁺、NO₃⁻、STC和STA浓度

之间的相关性。用SPSS 25进行数据分析。用Canoco 5.0进行冗余分析(RDA), 探讨土壤微生物与相关因子的关系。用SigmaPlot 12.5绘图。

2 结果和分析

2.1 不同水平氮添加对盐渍化草地土壤氨氧化微生物丰度的影响

采样月份显著影响AOA丰度($p < 0.0001$), 而对AOB丰度的影响不显著($p > 0.05$)(表1)。AOA和AOB丰度在生长季呈现平稳的变化趋势(图1)。不同水平的氮添加显著影响AOB的丰度($p < 0.0001$),

表1 氮(N)水平、月份及其交互作用对盐渍化草地土壤微生物特征(氨氧化古菌和氨氧化细菌、细菌、真菌丰度和微生物生物量碳、微生物生物量氮)的影响
Table 1 Effects of nitrogen (N) levels, month and their interactions on soil microorganism (AOA, AOB, bacteria, fungi abundance and MBC, MBN content) in saline-alkaline grassland

处理 Treatment	氨氧化古菌 AOA		氨氧化细菌 AOB		细菌 Bacteria		真菌 Fungal		微生物生物量碳 MBC		微生物生物量氮 MBN	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
氮水平 N levels	0.38	0.907	6.72	<0.0001	0.65	0.710	0.92	0.498	1.62	0.159	1.02	0.434
采样月份 Sampling month	9.72	<0.0001	1.21	0.309	58.66	<0.0001	24.05	<0.0001	6.21	<0.0001	8.54	<0.0001
月份×氮水平 Month × N levels	0.83	0.712	2.44	<0.0001	0.62	0.930	1.09	0.357	0.78	0.776	0.58	0.951

AOA, ammonia-oxidizing archaea; AOB, ammonia-oxidizing bacteria; MBC, microbial biomass carbon; MBN, microbial biomass nitrogen.

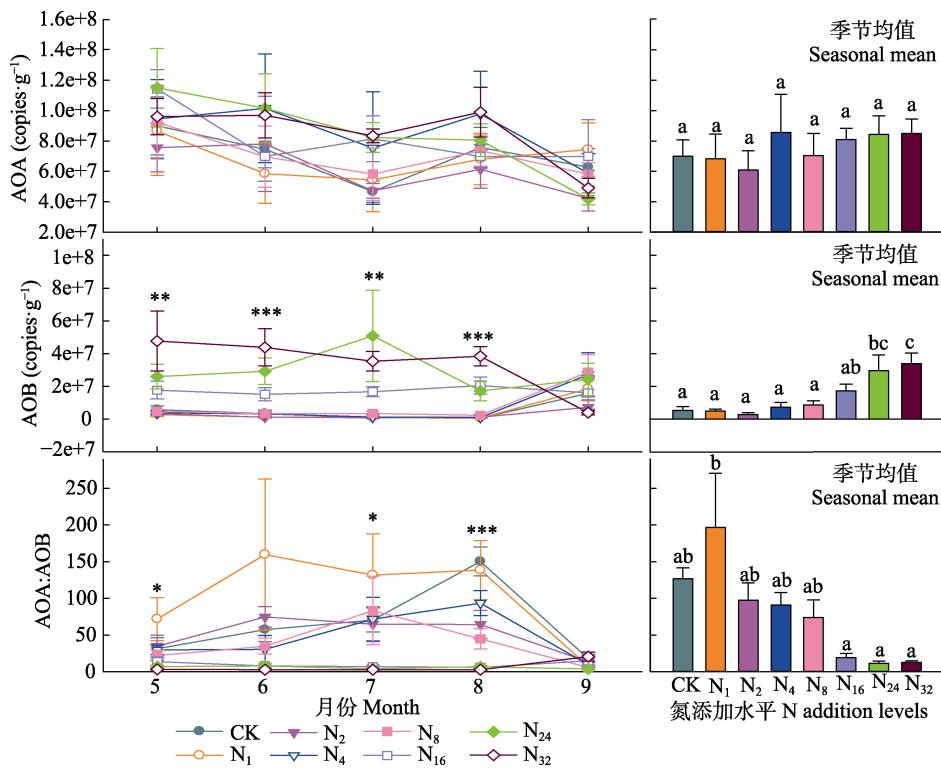


图1 盐渍化草地氨氧化土壤细菌(AOB)和古菌(AOA)丰度季节动态及其年际均值(平均值±标准误)。*、**、***分别表示各处理间在 $p < 0.05$ 、 $p < 0.01$ 及 $p < 0.0001$ 水平上差异显著; 柱形图中不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。CK, 对照; N₁, 氮添加 $1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂, 氮添加 $2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₄, 氮添加 $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₈, 氮添加 $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₁₆, 氮添加 $16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂₄, 氮添加 $24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₃₂, 氮添加 $32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

Fig. 1 Seasonal and inter-annual mean values (mean \pm SE) of soil ammonia-oxidizing bacteria (AOB) and ammonia-oxidizing archaea (AOA) abundance in saline-alkaline grassland. *, ** and *** represent the differences are significant with $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.0001$, respectively; different lowercase letters in the bar chart indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). CK, control; N₁, nitrogen addition level $1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂, nitrogen addition level $2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₄, nitrogen addition level $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₈, nitrogen addition level $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₁₆, nitrogen addition level $16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂₄, nitrogen addition level $24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₃₂, nitrogen addition level $32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$.

而对AOA丰度的影响不显著($p > 0.05$)(表1)。AOA的季节丰度均值随氮输入水平的提高变化得比较平稳, 而AOB的季节丰度均值随氮添加水平的提高而增加(图1)。与对照处理相比, AOB丰度的生长季平均值在N₂₄和N₃₂处理下分别显著提高了82.1%和84.4% ($p < 0.05$)(图1)。AOA/AOB随着氮输入水平的提高而降低, 其中在N₁₆、N₂₄、N₃₂处理下显著低于N₁处理(图1)。采样月份与氮添加具有显著的交互作用(表1), 在生长季5–8月高氮处理(N₃₂)显著提高AOB的丰度, 而在9月各施氮处理差异不显著(图1)。

2.2 不同水平氮添加对盐渍化草地土壤细菌和真菌组成的影响

采样月份显著影响细菌和真菌的丰度($p < 0.0001$)。然而氮添加以及氮添加与采样月份的交互

作用均不显著($p > 0.05$)(表1)。细菌的丰度在6月份高于其他月份, 而真菌的丰度在生长季末期(9月)高于其他月份(图2)。真菌和细菌的丰度随着施氮水平的升高先升高后降低, 并且细菌和真菌的丰度在N₈处理下达到最大值(图2), 其中细菌16S rDNA为 1×10^{11} copies·g⁻¹, 真菌ITS为 7.9×10^{10} copies·g⁻¹(图2)。细菌和真菌的丰度比值在各氮水平处理下无显著差异, 仅在8月具有显著差异。

2.3 不同水平氮添加对盐渍化草地微生物生物量碳、氮含量的影响

采样月份显著影响MBC和MBN含量($p < 0.0001$)。氮添加及其与采样月份的交互作用均不显著($p > 0.05$)(表1)。生长季MBC和MBN含量的变化比较平稳(图3)。MBC含量随氮输入水平的提高先升高后降低, 在N₁₆处理下最高(图3)。而MBN含量随着

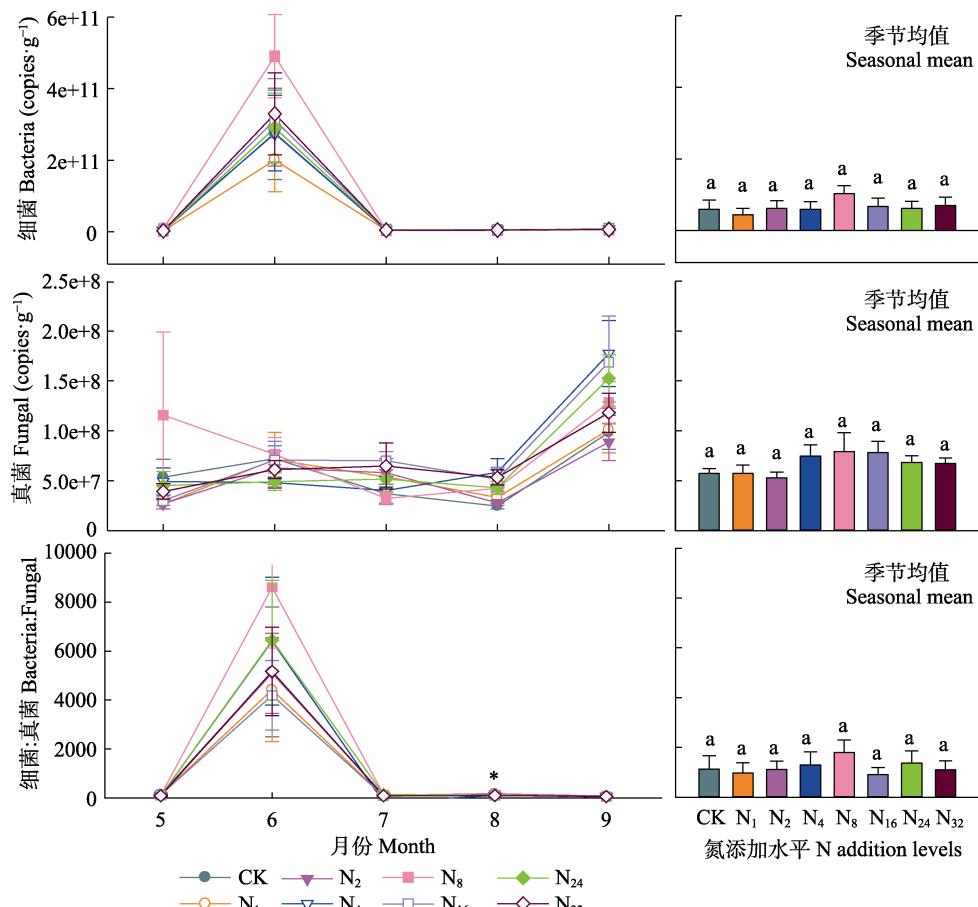


图2 盐渍化草地土壤细菌和真菌组成的季节动态及年际均值(平均值±标准误)。*、**、***分别表示各处理间在 $p < 0.05$, $p < 0.01$ 及 $p < 0.0001$ 水平上差异显著; 柱形图中不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。CK, 对照; N₁, 氮添加 $1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂, 氮添加 $2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₄, 氮添加 $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₈, 氮添加 $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₁₆, 氮添加 $16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂₄, 氮添加 $24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₃₂, 氮添加 $32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

Fig. 2 Seasonal and inter-annual mean values (mean \pm SE) of soil bacterial and fungal in saline-alkaline grassland. *, ** and *** represent the differences among treatments are significant with $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.0001$, respectively; different lowercase letters in the bar chart indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). CK, control; N₁, nitrogen addition level 1 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂, nitrogen addition level 2 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₄, nitrogen addition level 4 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₈, nitrogen addition level 8 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₁₆, nitrogen addition level 16 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂₄, nitrogen addition level 24 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₃₂, nitrogen addition level 32 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$.

氮输入水平的提高而升高(图3)。其中MBC含量在N₁₆处理下最高为89.9 mg·kg⁻¹, 在N₁处理下最低, 为52.2 mg·kg⁻¹, MBN含量在N₃₂处理下最高, 为39.8 mg·kg⁻¹, 同样在N₁处理下最低, 为29.5 mg·kg⁻¹(图3)。

2.4 土壤微生物特征与环境因子的关系

ST和SM与土壤微生物具有显著的相关性(表2)。其中ST与氨氧化细菌丰度和MBN含量呈显著负相关关系(表2)。SM与土壤MBN含量呈显著正相关关系(表2)。土壤pH随着氮输入水平的提高而降低(图4)。土壤表层阳离子和阴离子浓度在各氮水平处理下均无显著改变(图4)。冗余分析发现相关因子解释了土壤微生物总变异的52.1%(图5)。其中土壤总

的阳离子浓度对土壤微生物特征的变异解释了21.8%, pH对土壤微生物特征的变异解释了17.2%(图5)。

3 讨论

3.1 氮添加对草地土壤微生物特征的影响

我们发现氮添加显著影响盐碱草地AOB的丰度, 随着氮输入水平的提高逐渐提高, 并且在N₂₄和N₃₂处理下达到显著水平, 这与前人的研究结果一致。Ying等(2017)研究表明氮添加显著提高了AOB的丰度, 而AOA的丰度变化不显著。氮添加对AOB丰度的影响与氮添加量有关, 已有研究表明较高的氮输入会抑制AOB的丰度(Norman & Barrett, 2014;

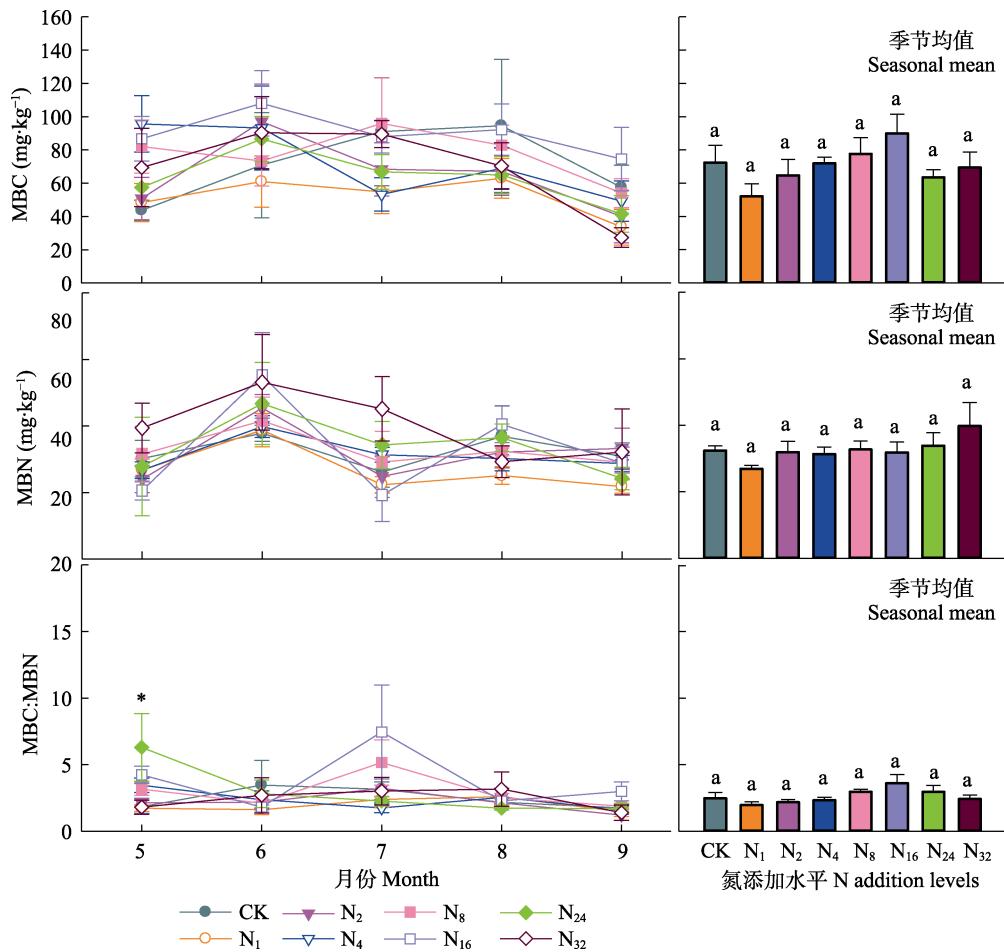


图3 盐渍化草地土壤微生物生物量碳(MBC)、氮(MBN)含量的季节动态及年际均值(平均值±标准误)。*、**、***分别表示各处理间在 $p < 0.05$, $p < 0.01$ 及 $p < 0.0001$ 水平上差异显著; 柱形图中不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。CK, 对照; N₁, 氮添加 $1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂, 氮添加 $2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₄, 氮添加 $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₈, 氮添加 $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₁₆, 氮添加 $16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂₄, 氮添加 $24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₃₂, 氮添加 $32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

Fig. 3 Seasonal and inter-annual mean values (mean \pm SE) of soil microbial biomass carbon (MBC) and nitrogen (MBN) content in saline-alkaline grassland. *, ** and *** represent the differences among treatments are significant with $p < 0.05$, $p < 0.01$ and $p < 0.0001$, respectively; different lowercase letters in the bar chart indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$). CK, control; N₁, nitrogen addition level $1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂, nitrogen addition level $2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₄, nitrogen addition level $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₈, nitrogen addition level $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₁₆, nitrogen addition level $16 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₂₄, nitrogen addition level $24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; N₃₂, nitrogen addition level $32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

表2 土壤微生物特征与土壤微环境、土壤阳离子和阴离子浓度的Pearson相关性**Table 2** Pearson correlation between soil microorganisms and soil microenvironment, soil cations and anions concentration

因子 Factor	AOA	AOB	Bacteria	Fungi	MBC	MBN	ST	SM	pH	Ca ²⁺	K ⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	STC	CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	STA	NH ₄ ⁺
AOB	0.23																		
细菌 Bacteria		-0.49**	-0.03																
真菌 Fungi		0.47**	0.09	-0.06															
MBC		-0.19	-0.01	0.33*	0.11														
MBN		0.09	0.14	0.19	0.23	0.44**													
ST		-0.26	-0.61**	-0.06	-0.19	-0.21	-0.47**												
SM		-0.26	-0.019	0.03	-0.17	0.24	0.37**	0.00											
pH		-0.36*	-0.63**	0.10	-0.10	0.14	-0.07	0.53**	0.42**										
Ca ²⁺		0.42**	0.58**	-0.28	0.21	-0.29*	-0.05	-0.37**	-0.34*	-0.61**									
K ⁺		0.04	-0.03	0.01	0.02	-0.02	-0.08	0.22	-0.17	0.10	-0.02								
Mg ²⁺		0.42**	-0.32*	-0.36*	0.06	0.01	-0.01	0.29*	0.23	0.34*	-0.36*	0.17							
Na ⁺		-0.47**	-0.46**	0.07	-0.29*	0.15	0.05	0.25	0.62**	0.77**	-0.51**	-0.09	0.17						
STC		0.52**	-0.11	-0.50**	0.09	-0.13	-0.03	0.17	0.21	0.24	0.09	0.27	0.85**	0.19					
CO ₃ ²⁻		-0.45**	-0.27	0.28	-0.21	0.08	-0.11	0.23	0.21	0.39**	-0.26	-0.20	-0.24	0.34*	-0.31*				
HCO ₃ ⁻		0.25	0.05	-0.27	-0.13	-0.10	0.02	0.08	0.16	0.14	0.11	0.39**	0.39**	0.22	0.59**	-0.47**			
Cl ⁻		0.06	-0.06	0.03	-0.26	-0.07	0.01	0.01	0.03	0.03	0.14	0.12	0.09	0.06	0.22	-0.03	0.21		
STA		0.19	0.00	-0.24	-0.19	-0.10	0.00	0.13	0.21	0.22	0.08	0.39**	0.38**	0.29*	0.59**	-0.33*	0.98**	0.30*	
NH ₄ ⁺		0.26	0.05	-0.12	0.32*	-0.20	-0.17	-0.19	-0.21	-0.15	0.33*	-0.09	-0.19	-0.29*	-0.10	-0.33*	0.08	-0.19	0.01
NO ₃ ⁻		-0.09	-0.11	0.17	0.05	0.37**	-0.02	-0.18	-0.04	-0.03	-0.02	-0.03	-0.11	0.08	-0.09	-0.16	0.03	-0.03	0.00 0.22

AOA, 氨氧化古菌; AOB, 氨氧化细菌; MBC, 微生物生物量碳; MBN, 微生物生物量氮; SM, 土壤含水量; ST, 土壤温度; STA, 总阴离子含量; STC, 总阳离子含量。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.0001$ 。

AOA, ammonia-oxidizing archaea; AOB, ammonia-oxidizing bacteria; MBC, microbial biomass carbon; MBN, microbial biomass nitrogen. SM, soil moisture; ST, soil temperature; STA, soil total anions content; STC, soil total cations content. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.0001$.

Ying *et al.*, 2017; 刘红梅等, 2019)。本研究中高水平氮输入对AOB丰度的促进作用与较高的植被生物量有关。高氮添加增加了土壤中可利用氮的量, 提高了地上生物量。高氮处理下, 进入土壤的凋落物数量及质量提高, 这也有利于微生物对氮的转化。并且氮输入提高土壤硝态氮含量, 表明微生物参与的氮转化过程加快, 使得与氮转化有关的AOB的丰度增加。其次, 本研究发现(图4)随着氮输入水平的提高, 土壤Mg²⁺浓度有降低趋势, 而土壤AOB丰度与Mg²⁺浓度呈显著负相关关系, 进而引起土壤AOB丰度的升高。土壤pH是影响氨氧化微生物的主要因子(Nicol *et al.*, 2008)。本研究结果表明AOB与土壤pH显著负相关, 这与Ying等(2017)的结果一致。氮添加会引起土壤酸化(Tian & Niu, 2015), 使得AOB的丰度升高。因此高氮输入引起的土壤pH降低是引起AOB丰度升高的另一个原因。土壤微生物是影响土壤氮转化的主要因素(Kuypers *et al.*, 2018)。因此随着氮输入水平的提高, AOB的丰度提高, 表明高氮添加提高了微生物参与的土壤氮矿化, 这在之前

的研究中已经得到验证(徐小惠等, 2021)。

本研究发现盐渍化草地土壤细菌和真菌的丰度对氮添加的响应不敏感。这和前人的研究结果不一致, Luo等(2020)研究表明土壤细菌和真菌丰度在施氮处理下均显著提高。尽管土壤细菌的丰度与总阳离子浓度以及土壤真菌的丰度与NH₄⁺浓度具有显著的相关性(表2), 而经过4年的处理未发现土壤总阳离子及NH₄⁺浓度的显著变化, 因此土壤细菌和真菌的丰度对氮输入的响应不敏感。同时本研究结果表明盐渍化草地土壤微生物生物量在不同水平氮添加之后无显著改变, 这与过去的研究结果也不一致。Wei等(2018)研究表明氮添加降低了土壤微生物生物量, 并且土壤微生物生物量随着盐渍化程度的提高而降低(Yuan *et al.*, 2007; Rath & Rousk, 2015)。因此我们推断, 在盐渍化程度较高的草地, 土壤微生物对氮输入的响应相对不敏感。

3.2 盐渍化草地土壤微生物对氮输入的响应机制

本研究结果表明盐渍化草地土壤微生物对氮输入的响应不敏感(细菌和真菌丰度及微生物生物量

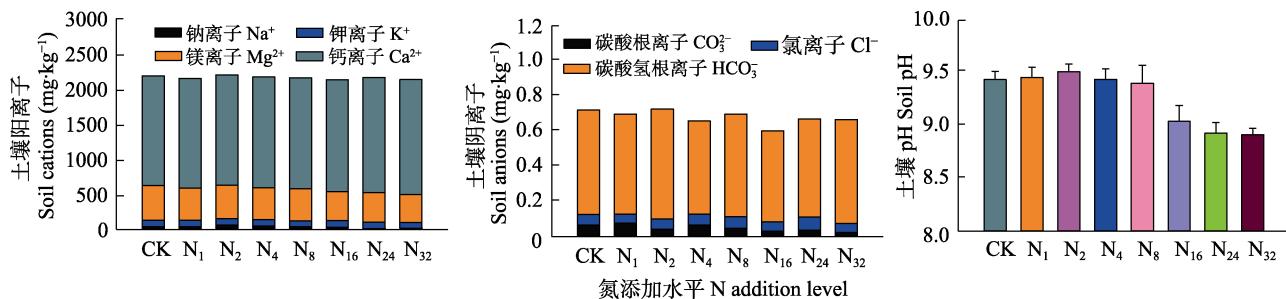


图4 不同水平氮(N)添加对盐渍化草地土壤pH值(平均值±标准误)、阳离子和阴离子浓度的影响。CK, 对照; N₁, 氮添加1 g·m⁻²·a⁻¹; N₂, 氮添加2 g·m⁻²·a⁻¹; N₄, 氮添加4 g·m⁻²·a⁻¹; N₈, 氮添加8 g·m⁻²·a⁻¹; N₁₆, 氮添加16 g·m⁻²·a⁻¹; N₂₄, 氮添加24 g·m⁻²·a⁻¹; N₃₂, 氮添加32 g·m⁻²·a⁻¹。

Fig. 4 Effects of nitrogen (N) addition at different levels on soil pH value (mean \pm SE), cations, and anions concentration. CK, control; N₁, nitrogen addition level 1 g·m⁻²·a⁻¹; N₂, nitrogen addition level 2 g·m⁻²·a⁻¹; N₄, nitrogen addition level 4 g·m⁻²·a⁻¹; N₈, nitrogen addition level 8 g·m⁻²·a⁻¹; N₁₆, nitrogen addition level 16 g·m⁻²·a⁻¹; N₂₄, nitrogen addition level 24 g·m⁻²·a⁻¹; N₃₂, nitrogen addition level 32 g·m⁻²·a⁻¹.

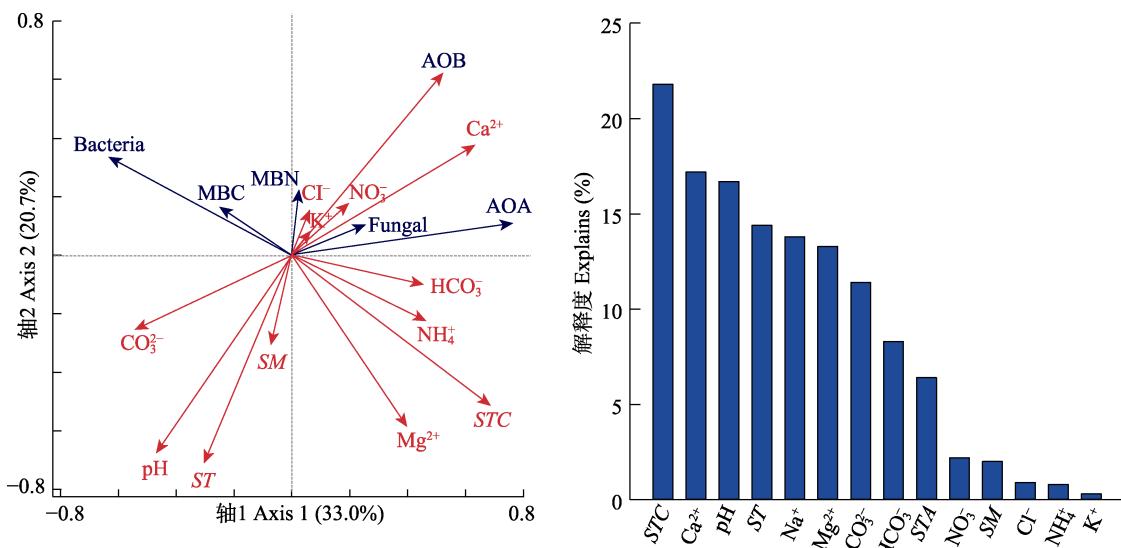


图5 土壤氨氧化古菌(AOA)和氨氧化细菌(AOB)、细菌、真菌丰度和微生物生物量碳(MBC)、氮(MBN)含量与相关因子的冗余分析。SM, 土壤含水量; ST, 土壤温度; STA, 土壤总阴离子含量; STC, 土壤总盐离子含量。

Fig. 5 Redundancy analysis (RDA) of soil ammonia-oxidizing bacteria (AOB) and ammonia-oxidizing archaea (AOA), bacteria, fungi abundance and microbial biomass carbon (MBC), and nitrogen (MBN) content with related factors. SM, soil moisture; ST, soil temperature; STA, soil total anions content; STC, soil total cations content.

碳、氮含量变化不显著), 这与草地较高的盐渍化程度有关。首先, 较高的盐渍化会抑制土壤微生物活性, 大量的研究表明随着盐渍化程度的升高, 土壤微生物生物量降低(Yuan *et al.*, 2007; Rath & Rousk, 2015), 土壤微生物活性降低(Yuan *et al.*, 2007; Rath & Rousk, 2015; Yang *et al.*, 2018, 2020)。盐渍化程度不同的土壤中土壤微生物群落结构与组成存在较大差异(Yang *et al.*, 2020)。在我们的实验地点发现土壤阳离子浓度和土壤pH是调控土壤微生物的关键因子, 这与已有的研究结果(Rath & Rousk, 2015; Yang *et al.*, 2020)一致。氮添加会引起土壤的酸化(Cai *et al.*, 2017), 这是由于氮的输入增加了土壤的硝化作

用, 使得氮转化过程中H⁺释放增加, 同时硝酸盐淋溶损失增加, 引起土壤酸性增加(Lucas *et al.*, 2011; Cai *et al.*, 2017), 影响土壤微生物的群落和组成(Rousk *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2018)。土壤具有一定的酸缓冲能力, 一方面与土壤自身的pH高低有关, 研究表明, 较高的土壤pH往往具有相对较强的抵抗力(Bowman *et al.*, 2008; Rath *et al.*, 2019)。因此在本试验中, 尽管随着氮输入水平的提高土壤pH不断降低, 但不同施氮水平下土壤pH差异并不显著, 氮添加诱导的酸化作用较弱。另一方面土壤交换性阳离子对土壤的酸化起到主要的酸缓冲作用(Bowman *et al.*, 2008; Tian & Niu, 2015), 盐渍化草地较高的土

壤交换性阳离子能够阻止氮输入引起的pH降低，减弱氮输入诱导的pH改变对土壤微生物的影响，从而调控氮添加对微生物的影响(Bowmanet al., 2008; Lucas et al., 2011; Tian & Niu, 2015)。因此，盐渍化草地土壤pH和土壤阳离子浓度共同调控着土壤微生物特征，而相对较低的土壤pH和土壤阳离子浓度的改变使得土壤微生物特征对氮输入的响应不敏感。

4 结论

盐渍化草地土壤微生物对氮输入的响应不敏感(细菌和真菌的丰度以及微生物生物量碳、氮含量变化不显著)，氮添加仅对AOB的丰度影响显著。盐渍化草地的土壤阳离子浓度和土壤pH对土壤微生物起着关键的调控作用。在盐渍化程度较高的草地伴随着较高的土壤可交换性阳离子浓度，具有较高的酸缓冲能力，抑制了氮添加诱导的土壤酸化，使得土壤pH对氮输入的响应不敏感，因此减弱了土壤微生物对氮输入的响应。综上所述，盐渍化草地土壤微生物对氮输入响应与天然非盐渍化草地不同，在氮沉降持续增加的背景下，盐渍化草地土壤微生物的响应较弱。

参考文献

- Bowman WD, Cleveland CC, Halada L, Hreško J, Baron JS (2008). Negative impact of nitrogen deposition on soil buffering capacity. *Nature Geoscience*, 1, 767-770.
- Cai JP, Luo WT, Liu HY, Feng X, Zhang YY, Wang RZ, Xu ZW, Zhang YG, Jiang Y (2017). Precipitation-mediated responses of soil acid buffering capacity to long-term nitrogen addition in a semi-arid grassland. *Atmospheric Environment*, 170, 312-318.
- Cheng Y, Wang J, Mary B, Zhang JB, Cai ZC, Chang SX (2013). Soil pH has contrasting effects on gross and net nitrogen mineralizations in adjacent forest and grassland soils in central Alberta, Canada. *Soil Biology & Biochemistry*, 57, 848-857.
- Fierer N, Jackson RB (2006). The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 626-631.
- Gruber N, Galloway JN (2008). An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, 451, 293-296.
- Hao TX, Zhang YY, Zhang JB, Müller C, Li KH, Zhang KP, Chu HY, Stevens C, Liu XJ (2020). Chronic nitrogen addition differentially affects gross nitrogen transformations in alpine and temperate grassland soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 149. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107962.
- He JZ, Hu HW, Zhang LM (2012). Current insights into the autotrophic thaumarchaeal ammonia oxidation in acidic soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 55, 146-154.
- He JZ, Zhang LM (2009). Advances in ammonia-oxidizing microorganisms and global nitrogen cycle. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 406-415. [贺纪正, 张丽梅 (2009). 氨氧化微生物生态学与氮循环研究进展. 生态学报, 29, 406-415.]
- Huyghe C (2010). New utilizations for the grassland areas and the forage plants: What matters. *Fourrages*, 203, 213-219.
- Kanakidou M, Myriokefalitakis S, Daskalakis N, Fanourgakis G, Nenes A, Baker AR, Tsagris K, Mihalopoulos N (2016). Past, present and future atmospheric nitrogen deposition. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 73, 2039-2047.
- Kuypers MMM, Marchant HK, Kartal B (2018). The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 16, 263-276.
- Laura RD (1976). Effects of alkali salts on carbon and nitrogen mineralization of organic matter in soil. *Plant and Soil*, 44, 587-596.
- Li JG, Pu LJ, Han MF, Zhu M, Zhang RS, Xiang YZ (2014). Soil salinization research in China: advances and prospects. *Journal of Geographical Sciences*, 24, 943-960.
- Li Y, Xu XH, Sun W, Shen Y, Ren TT, Huang JH, Wang CH (2019). Effects of different forms and levels of N additions on soil potential net N mineralization rate in meadow steppe, Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 174-184. [李阳, 徐小惠, 孙伟, 申颜, 任婷婷, 黄建辉, 王常慧 (2019). 不同形态和水平的氮添加对内蒙古草甸草原土壤净氮矿化潜力的影响. 植物生态学报, 43, 174-184.]
- Liu HM, Zhang HF, Qin J, Wang H, Zhang YJ, Yang DL (2019). Effects of simulated nitrogen deposition on soil nitrogen-transforming microorganisms in *Stipa baicalensis* steppe. *Journal of Agro-environment Science*, 38, 2386-2394. [刘红梅, 张海芳, 秦洁, 王慧, 张艳军, 杨殿林 (2019). 模拟氮沉降对贝加尔针茅草原土壤氮转化微生物的影响. 农业环境科学学报, 38, 2386-2394.]
- Lu M, Yang YH, Luo YQ, Fang CM, Zhou XH, Chen JK, Yang X, Li B (2011). Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: a meta-analysis. *New Phytologist*, 189, 1040-1050.
- Lucas RW, Klaminder J, Futter MN, Bishop KH, Egnell G, Laudon H, Höglberg P (2011). A meta-analysis of the effects of nitrogen additions on base cations: implications for plants, soils, and streams. *Forest Ecology and Management*, 262, 95-104.
- Luo RY, Kuzyakov Y, Liu DY, Fang JL, Luo JF, Lindsey S, He JS, Ding WX (2020). Nutrient addition reduces carbon sequestration in a Tibetan grassland soil: disentangling microbial and physical controls. *Soil Biology & Biochemistry*, 144. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107764.

- Martinez-Beltran J, Licona-Manzur C (2005). Overview of salinity problems in the world and FAO strategies to address the problem//*Proceedings of the International Salinity Forum*. Riverside, California, USA. 311-313.
- Nicol GW, Leininger S, Schleper C, Prosser JI (2008). The influence of soil pH on the diversity, abundance and transcriptional activity of ammonia oxidizing archaea and bacteria. *Environmental Microbiology*, 10, 2966-2978.
- Norman JS, Barrett JE (2014). Substrate and nutrient limitation of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in temperate forest soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 69, 141-146.
- Rath KM, Fierer N, Murphy DV, Rousk J (2019). Linking bacterial community composition to soil salinity along environmental gradients. *The ISME Journal*, 13, 836-846.
- Rath KM, Rousk J (2015). Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: a review. *Soil Biology & Biochemistry*, 81, 108-123.
- Rousk J, Bååth E, Brookes PC, Lauber CL, Lozupone C, Caporaso JG, Knight R, Fierer N (2010). Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME Journal*, 4, 1340-1351.
- Tian DS, Niu SL (2015). A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 10, 024019. DOI: 10.1088/1748-9326/10/2/024019.
- Wang C, Butterbach-Bahl K, He N, Wang Q, Xing X, Han X (2015). Nitrogen addition and mowing affect microbial nitrogen transformations in a C₄ grassland in Northern China. *European Journal of Soil Science*, 66, 485-495.
- Wei L, Su JS, Jing GH, Zhao J, Liu J, Cheng JM, Jin JW (2018). Nitrogen addition decreased soil respiration and its components in a long-term fenced grassland on the Loess Plateau. *Journal of Arid Environments*, 152, 37-44.
- Xu XH, Diao HJ, Tan CY, Hao J, Shen Y, Dong KH, Wang CH (2021). Response of soil net nitrogen mineralization to different levels of nitrogen addition in a saline-alkaline grassland of northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 85-95. [徐小惠, 刁华杰, 覃楚仪, 郝杰, 申颜, 董宽虎, 王常慧 (2021). 华北盐渍化草地土壤净氮矿化速率对不同水平氮添加的响应. 植物生态学报, 45, 85-95.]
- Yang C, Wang XZ, Miao FH, Li ZY, Tang W, Sun J (2020). Assessing the effect of soil salinization on soil microbial respiration and diversities under incubation conditions. *Applied Soil Ecology*, 155, 103671. DOI: 10.1016/j.apsoil.2020.103671.
- Yang JS, Zhan C, Li YZ, Zhou D, Yu Y, Yu JB (2018). Effect of salinity on soil respiration in relation to dissolved organic carbon and microbial characteristics of a wetland in the Liaohe River estuary, Northeast China. *Science of the Total Environment*, 642, 946-953.
- Ying JY, Li XX, Wang NN, Lan ZC, He JZ, Bai YF (2017). Contrasting effects of nitrogen forms and soil pH on ammonia oxidizing microorganisms and their responses to long-term nitrogen fertilization in a typical steppe ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 107, 10-18.
- Yuan BC, Li ZZ, Liu H, Gao M, Zhang YY (2007). Microbial biomass and activity in salt affected soils under arid conditions. *Applied Soil Ecology*, 35, 319-328.
- Zhang L, Huang JH, Bai YF, Han XG (2009). Effect of nitrogen addition on net nitrogen mineralization in *Leymus chinensis* grassland, Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 563-569. [张璐, 黄建辉, 白永飞, 韩兴国 (2009). 氮素添加对内蒙古羊草草原净氮矿化的影响. 植物生态学报, 33, 563-569.]
- Zhao S, Liu JJ, Banerjee S, Zhou N, Zhao ZY, Zhang K, Tian CY (2018). Soil pH is equally important as salinity in shaping bacterial communities in saline soils under halophytic vegetation. *Scientific Reports*, 8, 4550. DOI: 10.1038/s41598-018-22788-7.
- Zhou XH, Weng ES, Luo YQ (2008). Modeling patterns of nonlinearity in ecosystem responses to temperature, CO₂, and precipitation changes. *Ecological Applications*, 18, 453-466.
- Zhou ZH, Wang CK, Zheng MH, Jiang LF, Luo YQ (2017). Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition. *Soil Biology & Biochemistry*, 115, 433-441.

特邀编委: 黄建国 编辑: 赵航