

# 土壤微生物对大气氮沉降的响应研究进展

王庆贵<sup>1,2</sup>, 张晓莹<sup>1</sup>

(1.黑龙江大学 现代农业与生态环境学院, 哈尔滨 150080; 2.曲阜师范大学 生命科学学院, 山东 曲阜 273165)

**摘要:**稳定的生态系统对维持生态平衡具有重要意义,而土壤微生物是影响生态系统稳定的重要因素。剧烈的人类活动引起的大气氮沉降对土壤微生物产生了巨大影响,氮沉降增加了陆地生态系统有效氮累积,通过改变生物地球化学循环、土壤微环境以及土壤微生物间的关系,驱动土壤微生物群落结构、多样性和功能的改变。基于此,通过整理国内外关于模拟大气氮沉降导致微生物变化的研究,从氮沉降对土壤微生物生物量、群落结构和多样性、功能群以及响应机理等方面探讨其对微生物产生的影响,探究氮沉降将如何改变微生物功能,进而影响生态系统结构、功能和动态。

**关键词:**氮沉降;微生物生物量;微生物群落;微生物多样性;功能群

**中图分类号:**S812

**文献标志码:**A

工业革命促进人类发展的同时,也带来一系列的生态破坏,大气氮沉降正以一种悄无声息的方式深刻影响着陆地生态系统。自1853年开始,英国洛桑试验站最早发现了氮的湿沉降于1855-1980年间从 $4 \times 10^3 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 增长到 $1.8 \times 10^4 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ [1],随后世界范围内开始广泛关注。发现不断加剧的大气氮沉降已经对生态系统产生影响。目前,全球尺度的氮沉降主要包括干、湿两种沉降方式[2]。我国作为最大的发展中国家,因化石燃料、氮肥的大量使用,自1980-2010年活性氮增加了近3倍[3],已成为西欧、北美之后的第3个全球氮沉降热点区[4]。造成我国大气氮沉降的众多因素中农业源为主体,施氮、畜牧等活动造成的铵态氮沉降约占总量的2/3,化石燃料等非农业源引起的硝态氮沉降约占总量的1/3[5]。我国对大气氮沉降的研究起步于2000年[6]。近年来,随着我国环境保护措施的深入实施,加之产业结构的调整,我国大气氮沉降增加趋势已经放缓,且沉降模式发生变化,沉降物形态中 $\text{NO}_3^-$ 比重升高, $\text{NH}_4^+$ 有所降低[7]。但从全球发展趋势来看,众多发展中国家高速发展所带来的氮沉降影响,对于全球生态系统依然是巨大的挑战。有关氮沉降如何影响生态系统,以及土壤微生物对于氮沉降的内在响应机理依然存在很大争议,因此需要持续关注。

虽然氮沉降可以缓解高纬度地区生态系统的氮限制,提高森林的净初级生产力,但会因改变地上植物群落和土壤养分循环过程而造成负面生态效应[8],同时对氮素有效性异常敏感的土壤微生物产生影响。土壤微生物作为生态系统三大组分之一,在整个生态系统中发挥着重要作用,也是生物地球化学循环和生态系统功能的主要影响因素[9]。此外,不同生态系统土壤氮有效性水平不同,导致微生物对氮沉降表现出不同的响应模式,进而影响甚至改变生态系统功能。本文将从土壤微生物生物量、多样性和群落结构,以及微生物功能群等方面综述其对氮沉降的响应,旨在阐明氮沉降背景下微生物变化对生物地球化学循环和生态系统功能的影响。

## 1 土壤微生物生物量对氮沉降的响应

土壤微生物对外源养分非常敏感,不同施氮量、土壤条件以及气候因子都会对土壤微生物产生影响。以施氮量为例,亚热带针叶林添加 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 对土壤微生物生物量的研究显示,低氮添加对真菌活性和生物量有积极影响,提高了土壤总磷脂脂肪酸(PLFA)和真菌磷脂脂肪酸含量,而高氮水平下真菌则

收稿日期:2021-08-13;修回日期:2021-09-06.

基金项目:国家自然科学基金(41575137);国家重点研发计划项目(2016YFA0600801).

作者简介(通信作者):王庆贵(1970-),男,河北邢台人,黑龙江大学教授,博士,博士生导师,研究方向为森林生态学,

E-mail: wangqinggui@hlju.edu.cn.

表现出相反的变化<sup>[10]</sup>.此外,不同植被类型的微生物生物量碳(MBC)和 PLFA 对施氮量的响应也不同.例如,将 454 个氮添加试验进行 Meta 分析,以整合不同植被类型土壤微生物的响应机制,结果显示,温带森林和草原的 MBC 因外源氮添加而降低,但微生物的 PLFA 总量增加;热带、亚热带森林的 MBC 增加,但 PLFA 总量降低,同时降低了真菌与细菌比(F : B),增加革兰氏阳性菌与革兰氏阴性菌比值(GP : GN)<sup>[11]</sup>.以往研究认为氮添加使土壤有效氮含量提高,引起土壤酸化,是导致微生物生物量变化的主要原因,但该 Meta 分析表明,微生物的变化主要是氮有效性提高造成的,并非土壤酸化产生的结果<sup>[11]</sup>.此外,YAN 等<sup>[12]</sup>研究发现,氮添加增加了硝化细菌的生物量,促进土壤氮素流失,导致氨化细菌显著增加,固氮细菌显著减少.

类似地,在北美阔叶林研究中发现,土壤中表征丛枝菌根(AM)真菌的 PLFA 含量在根内和根外都有所降低<sup>[13]</sup>,表明施氮对共生真菌生物量产生不良作用.通常认为,菌根真菌与植物细根密切相关,菌根真菌感染植物细根并建立共生关系,其十分依赖植物的碳供应,并且许多试验发现根际土壤微生物较非根际更活跃,主要是由于植物根系分泌物为微生物提供了呼吸底物.LU 等<sup>[14]</sup>发现高氮处理使细根生物量减少,因此推测这是造成菌根真菌微生物量下降的重要原因,而细根生物量减少可能是土壤酸化促进铝的移动性增强导致的.此外,在北方针叶林中氮添加可以显著降低植物向外生菌根真菌的碳投入,从而引起菌根真菌的“碳饥饿”,降低其生物量<sup>[15]</sup>.多数研究显示,细菌和放线菌丰度一般随着施氮水平的提高而上升,真菌随着氮处理水平的提高出现显著的抑制效应<sup>[16-17]</sup>.而一些研究表明,氮沉降会抑制细菌生长,但对真菌的抑制效果更显著<sup>[11]</sup>.JANSSENS 等<sup>[18]</sup>的 Meta 分析也显示施氮显著降低土壤微生物生物量.总体而言,氮沉降给土壤微生物生物量带来的是消极影响.

## 2 土壤微生物多样性及群落结构对氮沉降的响应

土壤微生物多样性和群落结构与生态系类型密切相关,不同微生物类群对土壤有机质分解、地下碳固存以及碳氮磷等元素生物化学循环的影响存在差异<sup>[9]</sup>.虽然土壤微生物群落的功能冗余度很高,但微生物多样性的丧失依然可能改变生态系统的功能多样性<sup>[19]</sup>.因此,探究氮沉降驱动的土壤微生物群落动态十分重要,有助于预测未来生物地球化学循环和生态系统功能的变化.

### 2.1 土壤微生物多样性对氮沉降的响应

农业源向大气排放  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 、 $\text{NO}_3^- - \text{N}$  等还原性氮化物,是引起大气氮沉降的主要因素,因此人为模拟施氮通常是研究大气氮沉降对土壤微生物影响的现实方法,具有重要意义<sup>[5]</sup>.

在氮添加对土壤微生物影响的研究中发现,施氮将对微生物多样性产生负面影响.例如,土壤细菌和真菌多样性会随施氮量的增加而下降<sup>[20]</sup>,这可能与植物和微生物间其他限制性资源的竞争、植物引起的土壤真菌和细菌生态位的多样性减少以及土壤酸化等因素有关<sup>[21-22]</sup>.过量氮肥会威胁生态系统的生物多样性,不仅降低土壤微生物多样性<sup>[23]</sup>,还会对土壤动物多样性以及地上部的植物多样性造成消极影响<sup>[24-25]</sup>.相反,一些研究显示施氮未使土壤微生物多样性出现显著变化<sup>[26-27]</sup>.例如,FIERER 等<sup>[28]</sup>通过 16S rRNA 基因测序表明,施氮对细菌多样性无显著影响,但却显著改变了该地的微生物群落组成,而微生物类群变化可能是氮有效性增加所导致的结果.此外,将不同地理位置(南、北方)、气候类型以及森林生态系统类型的氮添加试验进行对比发现,在温带和北方森林生态系统中,一般认为微生物和植物可利用的有效氮有限<sup>[29]</sup>,此时氮添加可能导致细菌和真菌多样性的增加<sup>[30]</sup>,缓解该地区的氮限制.但许多北方森林表现出不同的趋势,例如,在一项北方森林生态系统的氮添加试验中,土壤真菌群落从 67 个下降到 52 个 OTU,生物多样性显著下降,土壤肥力随施氮量增加而下降.同时,腐殖质层真菌群落结构也发生显著改变,施氮增加了担子菌的数量.此外,在相同条件下添加淀粉,该样地凋落物中的真菌多样性和群落结构也表现出相似的变化,推测施氮改变了植物碳的输送进而影响到真菌群落<sup>[9]</sup>.

另一项位于美国阿拉斯加的云杉林(寒温带针叶林)研究结果表明,外生菌根真菌多样性也随氮肥增加而降低,Meta 分析显示,氮添加使试验区菌根丰度下降 15%<sup>[31-33]</sup>.同样,在北美阔叶林(温带大陆性气候)的研究得出相似的结果,土壤中 AM 真菌在长期氮添加试验中生物量显著降低,进一步证明了氮沉降对共生菌根真菌的不良作用<sup>[13]</sup>.而在热带、亚热带等氮丰富的生态系统中,氮基本处于饱和状态,因此土壤中过量

的有效氮积累可能会加剧微生物对其他有限资源的竞争,从而降低土壤细菌和真菌的多样性(竞争假说)<sup>[21]</sup>。同时,丰度假说也得到很大程度的证实,例如,我国南方热带森林的研究发现,高氮处理降低了植物多样性<sup>[14]</sup>,鉴于植物根系分泌物对土壤微生物造成的间接影响,导致土壤微生物多样性降低。

研究还显示不同氮素形态对不同土壤微生物类型的影响也存在较大差异。以我国亚热带常绿杉木林氮沉降监测试验为例,占优势的酸性细菌对  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  和  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  有不同的响应。 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  处理下的酸性细菌丰度高于  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  处理,但酸性细菌丰度会随着  $\text{NH}_4^+ - \text{N}$  的增加而降低,随  $\text{NO}_3^- - \text{N}$  的增加而增加<sup>[19]</sup>。我们对这种特殊的响应了解还很有限,但已有研究发现 pH 会对酸杆菌造成负面影响<sup>[22]</sup>,因此该现象可能与不同氮素形态引起的土壤酸化程度有关(胁迫假说)。以往许多研究显示,施氮使土壤 pH 显著降低,pH 胁迫依然被认为是影响土壤微生物多样性的关键因素,pH 除对酸碱耐受范围较小的细菌有直接影响外,还可能通过提高铝毒效应间接影响微生物<sup>[20]</sup>。

除了不同形态氮对微生物造成的差异影响外,有试验表明,施氮对细菌和真菌多样性的影响存在季节性差异。例如,在东北温带原始林研究不同季节增氮和减水对微生物的影响时发现,生长季微生物对氮添加的响应与前人研究基本一致,但非生长季土壤微生物多样性反而增加<sup>[21]</sup>。对这种“异常现象”做出 2 种推测:1) 遗留效应,氮添加为氮限制环境中的微生物和植物提供了更多的有效性氮,促进植物在生长季生长,从两方面增加了冬季土壤微生物的生长底物,因此对土壤微生物多样性产生积极效果;2) 冬季养分流动和物质循环减慢,高氮有效性可能对土壤微生物产生积极作用<sup>[21,28,34]</sup>。

此外,各种营养元素之间的耦合作用也深刻影响着微生物,例如 KASPARI 等<sup>[20]</sup>进行了 13 年的肥料(氮、磷、钾)和微量营养素添加试验,养分之间积极的协同作用与土壤微生物多样性有显著关联,不同养分的组合更倾向于增强土壤微生物多样性,或缓解氮素在单一添加时引起的土壤微生物多样性抑制的现象。具体来说,与单独施氮相比,氮、磷、钾添加缓解了对土壤真菌和原核生物的不利影响。

## 2.2 土壤微生物群落结构对氮沉降的响应

以往模拟氮沉降的试验表明,施氮会引起微生物群落组成的显著变化,以土壤微生物中占优势地位的细菌和真菌为例,进一步探究土壤微生物结构对氮沉降是否存在一致性响应。土壤细菌群落结构对氮添加响应的试验发现,土壤细菌活性因施氮而增加,细菌群落结构和功能也因此改变,这可能是由于施氮缓解了土壤原本的氮限制所致<sup>[35]</sup>。细菌组成的改变也可以进一步用“富营养假说”解释,即在土壤养分丰富的条件下,富营养细菌群可能增加,而贫营养细菌群可能减少<sup>[28]</sup>。然而,在一项长期施氮试验中出现了与富营养假说相反的结果,诸如变形杆菌类的富营养生物,随着施氮量的增加而减少,而酸杆菌类的贫营养生物,随着施氮量的增加而增加<sup>[12]</sup>。可能意味着,长期施氮的细菌群落并不一定符合“富营养假说”。研究还发现,短期施氮和长期施氮可能会引起微生物不同的响应,YAN 与 YUAN<sup>[12,36]</sup>认为由于短期施氮会刺激富营养群体,而长期施氮由于累积效应会引起土壤酸化等副作用,进而对细菌群落产生消极影响。

球囊菌属(AM 真菌)广泛存在于生态系统中,从 4 亿年的进化过程中逐渐发展为寄主范围最广泛的共生菌种<sup>[37]</sup>。在北方阔叶林 AM 真菌对氮沉降响应的试验中,施氮显著影响了 AM 真菌的群落结构。AM 真菌一部分对氮输入表现为负面响应,另一部分球囊菌属对氮输入则表现为积极响应。可能与生态系统在氮沉降背景下会选择碳利用效率较低的真菌有关,或与植物会选择需碳量更少的真菌物种有关<sup>[13]</sup>。这种真菌群落结构的改变可能会影响生态系统功能。LEFF 等<sup>[38]</sup>的 Meta 分析显示,随着外部氮磷等养分输入,土壤微生物群落组成发生了一致性变化,其变化幅度与植物对养分的响应相关(丰度假说),随之变化的还有微生物群落组成的生态属性。例如,产甲烷古生菌、贫营养细菌以及菌根真菌的相对丰度都随施肥的增加而减少,同时改变了菌群代表性功能基因的相对丰度。但施肥(氮、磷)对真菌的多样性影响与对照相比不显著,却对真菌群落结构有显著影响。氮磷同施降低了球囊菌门微生物,这与 Meta 分析预测结果相符,即菌根真菌在施氮条件下减少,可能是土壤中氮、磷有效性增加的情况下,菌根真菌对宿主的贡献降低,获取的植物碳减少<sup>[38]</sup>。对于这一现象存在另一种可能性,即氮、磷有效性增加时,植物会将更少的碳供给菌根真菌,因为菌根真菌除了有效帮助植物吸收养分外,还能提高植物的各种生理抗性,且对土壤团聚体的形成有积极作用,这些抗性和环境影响因子对植物应对施肥引起的各种不利环境因素大有益处<sup>[39]</sup>。植物碳供给变少可能与施肥引起植物-微生物、微生物-微生物甚至植物-植物之间其他有限资源的竞争有关<sup>[40]</sup>,使得植物无法提供更多的碳或碳形态

不利于菌根真菌吸收利用。

植物群落组成与真菌总体群落变化表现为显著正相关,因此推测植物群落组成的变化是推动真菌群落变化的关键因素,或者植物群落和真菌群落对土壤环境因素的变化做出了相似的响应<sup>[38]</sup>。虽然土壤真菌总体表现出与植物群落的正相关,但个别菌门又有例外,例如,外生菌根(ECM)真菌所占比例随着氮和磷的增加而下降;球囊菌门相对丰度的变化与植物生物量随土壤氮浓度的变化并无显著相关,这在一定程度上表明植物养分限制假说并不能很好地预测不同地点观测到的差异反应。

### 3 土壤微生物功能群对氮沉降的响应

自1984年起,微生物功能群开始被广泛研究。不同于物种分类,微生物功能群是按相同或相似的功能进行划分,如共生菌、固氮菌、纤维素分解菌以及硝化、反硝化细菌,这对于研究生态系统中的养分循环和能量流动、微生物对生态系统功能的影响具有重要意义<sup>[42]</sup>。各种环境因素的改变都可能对土壤微生物功能群造成影响,其中氮沉降就是重要因素之一。

试验证明,施氮不仅能影响土壤微生物多样性和群落结构,同时也会引起微生物功能类群的变化,但不同微生物功能类群对施氮的响应存在明显差异<sup>[15]</sup>。以共生营养型真菌为例,它可以帮助植物在不良条件下获取氮、磷等养分,同时提高植物抗逆性。而LANDEWEERT等<sup>[41]</sup>在对318个北方森林土壤进行测序时发现,北方以ECM为主,南方则以AM为主。同时Meta分析显示,氮沉降正在改变着陆地植被的菌根类型,由ECM向AM转变<sup>[16-17]</sup>。一方面,可能是因共生真菌的不同生理功能差异所致,ECM真菌能有效提高氮限制条件下植物的氮获取,而AM真菌则对磷的吸收有利,因此在氮限制逐渐解除的情况下,植被菌根类型出现了一个转变的趋势<sup>[42]</sup>;另一方面,ECM和AM真菌在侵染寄主的范围上也存在很大差距,ECM真菌属于寄主“专化型”,其中隶属于担子菌纲和子囊菌纲的约2万种,可侵染6000~7000种木本植物和草本植物。而AM真菌属于“广适型”,全球已知314种,但其寄主植物超过了20万种<sup>[37]</sup>。因此,还有可能是植物缓解氮限制而减少地下碳分配后<sup>[43]</sup>,对侵染寄主范围更小的ECM真菌的影响更大,从而出现了向AM真菌转变的趋势。此外,在美国大尺度森林数据中也发现,氮污染区域的ECM真菌树种比AM真菌树种减少的更多。进一步揭示ECM真菌减少与地上植物多样性丧失的紧密联系,并且这种改变极有可能因森林生态系统中菌根群落结构的改变影响到土壤碳平衡,因为ECM真菌被认为与增加土壤碳固存有关,进而影响全球气候变化和生物地球化学循环<sup>[16]</sup>。

除此之外,土壤固氮菌能有效利用空气中的 $N_2$ ,帮植物获取氮<sup>[44]</sup>。而土壤固氮菌因环境中 $NH_4^+$ 和 $NO_3^-$ 的积累,丰富度显著下降,可能是因为施氮缓解植物的氮限制,增加了环境中氮的有效性,反而降低了植物对固氮类微生物的依赖性,直接导致土壤中固氮微生物丰富度下降<sup>[45]</sup>。硝化、反硝化细菌帮助完成土壤氮素循环,其中硝化微生物将 $NH_4^+$ 硝化为 $NO_3^-$ ,反硝化微生物将 $NO_3^-$ 转化为 $N_2$ 等。此类微生物在氮添加试验中也表现出显著变化。硝化细菌中的氨氧化古生菌(AOA)和氨氧化细菌(AOB)被认为是土壤中氨氧化过程的主要控制者<sup>[46]</sup>,会促进 $N_2O$ 的产生,进而加剧气候变化。AOA和AOB的功能基因丰度都随土壤 $NH_4^+-N$ 含量的增加而增加,但又有所不同。AOB在高氮下更显著,而AOA在低氮下更显著,这可能与不同的pH偏好有关。AOA在碱性环境占优势,AOB则在酸性环境中占优势<sup>[47]</sup>。当然也存在不同的研究结果,如在沙漠环境中AOB的丰度在持续2年的高氮添加后并没有增长,这可能是沙漠的极端环境所致<sup>[48]</sup>。与此同时,反硝化细菌也表现出相同的变化趋势,施氮在增加土壤中 $NO_3^- - N$ 含量后,明显增加了土壤中硝酸还原酶基因的丰度<sup>[41]</sup>。

虽然国内外关于氮沉降对土壤微生物功能群的研究有所进展,但仍有许多科学问题有待研究。研究表明氮沉降会降低固氮菌的总体丰富度<sup>[44-45]</sup>,但3类固氮菌(共生固氮菌、自生固氮菌和联合固氮菌)究竟发生怎样的变化,以及是否会因氮限制的解除而出现由共生固氮菌和联合固氮菌向自生固氮菌转变的趋势还不清楚。又如北方生态系统因温度较低,在土壤有机质的分解和矿化过程中,真菌起着至关重要的作用,但分解类真菌在氮沉降背景下的响应仍存在很大的不确定性<sup>[9]</sup>。因此,施氮对土壤微生物功能群的影响有待于进一步研究,这将有助于了解土壤微生物丧失对于森林生态系统功能的影响,也有利于人们预测氮沉降背景下未来生态系统功能的变化。

## 4 土壤微生物对氮沉降的响应机制

陆地生态系统氮循环是生物地球化学循环的重要组成部分,农业源主导的外源氮增多打破了生态系统原有的氮平衡(图 1).通过硝化作用和生物固氮等方式增加土壤有效氮含量(图 1 和图 2),显著影响土壤理化性质和土壤微生物(包括土壤微生物生物量、群落结构和多样性以及土壤微生物功能群)<sup>[48-49]</sup>.

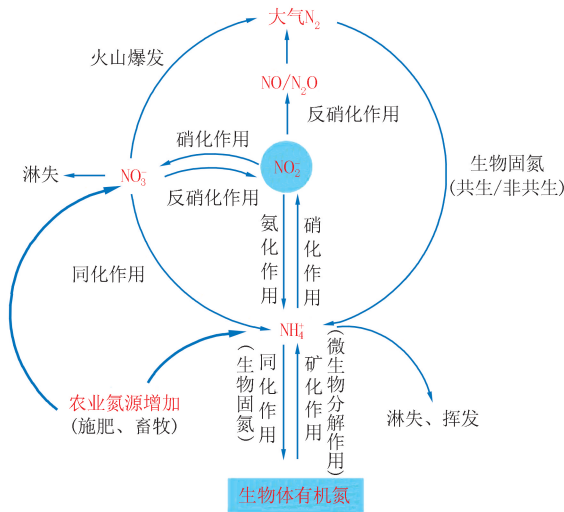


图1 陆地生态系统氮循环示意图

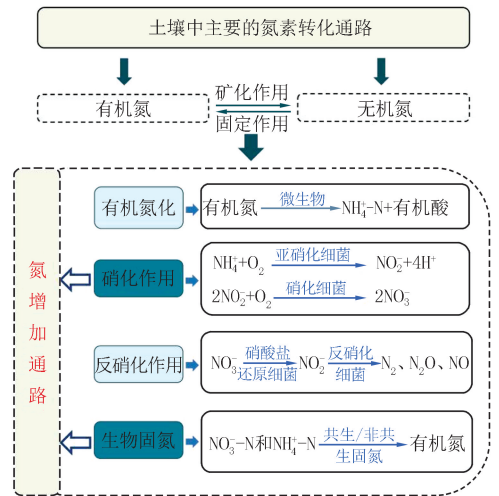


图2 土壤中主要氮素转化图

Fig.1 Schematic diagram of the nitrogen cycle in terrestrial ecosystems

Fig.2 Transformation diagram of main nitrogen in soil

有关微生物群落对氮添加响应的研究常因试验地环境条件、施氮量、试验时长等变量的不同而有所不同,但通常施氮会对共生菌根真菌、细菌、古细菌等土壤微生物的相对丰度产生负面影响<sup>[50-51]</sup>.当然,也有不同的研究结果,例如在全球 25 个草原生态系统的施肥试验中发现,虽然总体上真菌群落的相对丰度存在很大差异,但却并非是施肥等养分输入引起,且施肥并未对真菌群落组成造成显著影响.细菌多样性在施加氮、磷时也未表现出显著变化,这可能与全球范围内草原生态系统具有不同土壤特性、特殊环境条件以及位于不同纬度等有关<sup>[37]</sup>.

截至目前,至少有 3 种假说将生态位与土壤微生物相对丰度变化相联系.从群落尺度的种间相互作用(竞争、捕食、互惠和权衡)、环境条件(pH、温度、湿度)等角度来解释氮沉降对土壤微生物产生的影响<sup>[49-51]</sup>,包括丰度假说(Abundance Hypothesis)、竞争假说(Competition Hypothesis)以及胁迫假说(Stress Hypothesis)<sup>[20]</sup>.丰度假说认为,施氮导致植物生产力和多样性降低,进而对土壤微生物产生影响,减少植物向土壤微生物的碳供应,从而降低微生物多样性,改变微生物群落结构.以 AM 真菌为例,施氮条件下 AM 真菌相对丰度下降,VAN 等<sup>[13]</sup>认为这可能是由于植物-真菌间的密切联系间接引起的.因为地上植物的相对丰度显著下降,而对于共生真菌而言,其相对丰度会因宿主的变化而变化.竞争假说则认为,氮沉降引起了土壤微生物对有限资源的激烈竞争,是土壤微生物多样性和群落结构显著变化的重要诱因<sup>[21]</sup>.例如北方森林通常被认为处于氮限制,少量氮沉降可能会缓解微生物对氮素的竞争,增加土壤中细菌和真菌的相对丰度.但南方一般处于氮饱和,过量氮沉降会引起土壤微生物对其余有限资源的竞争,反而会对土壤中各种微生物的生存不利<sup>[30]</sup>.胁迫假说主要是从环境胁迫角度分析氮沉降对土壤微生物的负面影响<sup>[21]</sup>,包括土壤酸化、铝离子游离性增强、盐基离子流失增加等.例如氮沉降增加了土壤中  $\text{NH}_4^+$  浓度,促进微生物硝化反应,产生的  $\text{NO}_3^-$  加剧了土壤酸化,使得土壤中离子毒性增强,进而降低土壤中微生物的相对丰度<sup>[8]</sup>.

另外几个认可度较高的假说或理论主要从种群尺度阐述微生物的变化,主要有“富营养假说”、“氮矿化理论”以及“化学计量比理论”<sup>[13,50]</sup>.“富营养假说”是指微生物按生活史策略可分为 r 和 K 策略.r 策略是富营养性微生物,繁殖速度快,因此对养分需求较高,如变形杆菌、拟杆菌等;K 策略是贫营养型微生物,个体寿命长,有助于维持生态稳定,如酸性细菌<sup>[12]</sup>.“富营养假说”认为施氮增加土壤有效氮后,促进了微生物从贫营

养型向富营养型的转化<sup>[28]</sup>,是土壤有效性氮增加的进一步推断.此外,“氮矿化理论”认为氮限制有利于有机碳分解,因此随着施氮量增加会引起土壤有机碳分解的减少,从而减小激发效应的强度或可改变激发方向.而“化学计量比理论”认为施氮量增加有利于有机碳分解,因此在氮有效性较高时,形成的碳氮比更符合微生物生长代谢需求,从而促进微生物生长繁殖<sup>[13]</sup>.

多项试验表明施氮对富营养型微生物的生长有积极影响,但对贫营养型微生物的生长产生消极影响.一方面可能是生态化学计量的原因,预计富营养类群的生物量碳氮比更低,因而对氮的需求比贫营养类群高.另一方面,可能是间接的氮效应作用,即施氮增加土壤有机碳有效性,或者与植物生产力因施氮而提高有关<sup>[28]</sup>.可见单独的理论不足以解释土壤微生物对氮沉降的响应,各理论间还需相互补充(图 3).同时,因不同的土壤微生物对氮沉降的响应各异,使得我们需要进一步研究微生物的内在机制,为预测氮沉降影响下的土壤微生物变化趋势提供理论依据.

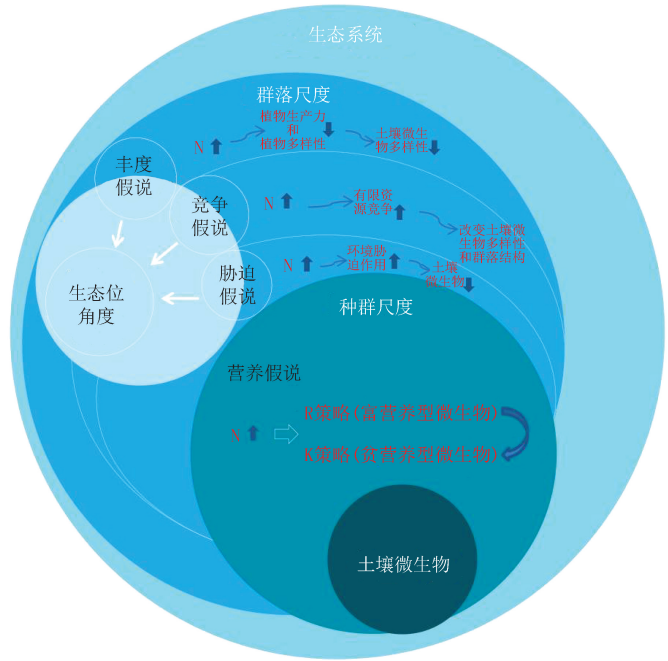


图3 氮对土壤微生物影响的理论研究示意图

Fig.3 Schematic diagram of theoretical research on the effect of nitrogen on soil microorganisms

### 5 总结与展望

由人类活动引起的大气氮沉降对整个地球生态系统造成了不可估量的影响.这种影响多半是负面的,但对于氮沉降引起土壤微生物变化的内在机制还存在很大争议,对氮沉降如何影响地下微生物群落相关功能知之甚少.因此,合理利用新方法和新技术,提高揭示氮沉降引起土壤微生物变化内在机理的研究手段,阐明氮沉降引起土壤微生物群落结构和多样性改变会对生态系统功能造成何种影响,是今后该研究领域的重点内容.此外,利用科学试验构建氮沉降模型,对于研究氮沉降对土壤微生物的影响至关重要,对建立氮沉降生态风险评价体系以及预测生态系统功能的转变也具有重要意义.但当前关于模拟氮沉降的试验还不能保证试验监测的长期性,也不能保证研究范围的多尺度,会降低试验结果的代表性.因此,构建国家、区域乃至全球尺度的长期模拟大气氮沉降联网研究平台势在必行.

### 参 考 文 献

[1] GOULDING K W T, BAILEY N J, BRADBURY N J, et al. Nitrogen deposition and its contribution to nitrogen cycling and associated soil processes[J]. *New Phytologist*, 1998, 139(1): 49-58.

[2] FOWLER D, PYLE J A, RAVEN J A, et al. The global nitrogen cycle in the twenty-first century: introduction[J]. *Biological Sciences*, 2013, 368(1621): 1-2.

[3] 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[J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, 27(5): 500-522. LU X K, MO J M, ZHANG W, et al. Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystems in China: an overview[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, 27(5): 500-522.

[4] DENTENER F, DREVET J, LAMARQUE J F, et al. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: a multimodel evaluation

- [J].*Global Biogeochemical Cycles*,2006,20(4):1-21.
- [5] LIU X J,ZHANG Y,HAN W X,et al.Enhanced nitrogen deposition over China[J].*Nature*,2013,494(7438):459-462.
- [6] 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[J].*植物生态学报*,2020,44(5):475-493.
- FU W,WU H,ZHAO A H,et al.Ecological impacts of nitrogen deposition on terrestrial ecosystems:research progresses and prospects [J].*Chinese Journal of Plant Ecology*,2020,44(5):475-493.
- [7] YU G R,JIA Y L,HE N P,et al.Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade[J].*Nature Geoscience*,2019,12(6):424-429.
- [8] WANG C,LIU D W,BAI E.Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition [J].*Soil Biology and Biochemistry*,2018,120:126-133.
- [9] ALLISON S D,HANSON C A,TRESEDER K K.Nitrogen fertilization reduces diversity and alters community structure of active fungi in boreal ecosystems[J].*Soil Biology and Biochemistry*,2007,39(8):1878-1887.
- [10] WANG Y S,CHENG S L,FANG H J,et al.Contrasting effects of ammonium and nitrate inputs on soil CO<sub>2</sub> emission in a subtropical coniferous plantation of Southern China[J].*Biology and Fertility of Soils*,2015,51(7):815-825.
- [11] ZHOU Z H,WANG C K,ZHENG M H,et al.Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition [J].*Soil Biology and Biochemistry*,2017,115:433-441.
- [12] YAN G Y,XING Y J,HAN S J,et al.Long-time precipitation reduction and nitrogen deposition increase alter soil nitrogen dynamic by influencing soil bacterial communities and functional groups[J].*Pedosphere*,2020,30(3):363-377.
- [13] VAN DIEPEN L T A,LILLESKOV E A,PREGITZER K S.Simulated nitrogen deposition affects community structure of arbuscular mycorrhizal fungi in northern hardwood forests[J].*Molecular Ecology*,2011,20(4):799-811.
- [14] LU X,MO J,GILLIAM F S,et al.Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest[J].*Global Change Biology*,2010,16(10):2688-2700.
- [15] HÖGBERG M N,BRIONES M J I,KEEL S G,et al.Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest[J].*New Phytologist*,2010,187(2):485-493.
- [16] AVERILL C,DIETZE M C,BHATNAGAR J M.Continental-scale nitrogen pollution is shifting forest mycorrhizal associations and soil carbon stocks[J].*Global Change Biology*,2018,24(10):4544-4553.
- [17] JO I,FEI S L,OSWALT C M,et al.Shifts in dominant tree mycorrhizal associations in response to anthropogenic impacts[J].*Science Advances*,2019,5(4):eaav6358.
- [18] JANSSENS I A,DIELEMAN W,LUYSSAERT S,et al.Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition[J].*Nature Geoscience*,2010,3(5):315-322.
- [19] LIU C X,DONG Y H,SUN Q W,et al.Soil bacterial community response to short-term manipulation of the nitrogen deposition form and dose in a Chinese fir plantation in Southern China[J].*Water Air & Soil Pollution*,2016,227(12):1-12.
- [20] KASPARI M,BUJAN J,WEISER M D,et al.Biogeochemistry drives diversity in the prokaryotes, fungi, and invertebrates of a Panama forest[J].*Ecology*,2017,98(8):2019-2028.
- [21] YAN G Y,HAN S J,WANG Q G,et al.Variations of the effects of reduced precipitation and N addition on microbial diversity among different seasons in a temperate forest[J].*Applied Soil Ecology*,2021,166:103995.
- [22] LAUBER C L,HAMADY M,KNIGHT R,et al.Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale[J].*Applied and Environmental Microbiology*,2009,75(15):5111-5120.
- [23] CARFRAE J A,SKENE K R,SHEPPARD L J,et al.Effects of nitrogen with and without acidified sulphur on an ectomycorrhizal community in a Sitka spruce(*Picea sitchensis* Bong.Carr) forest[J].*Environmental Pollution*,2006,141(1):131-138.
- [24] XU G L,MO J M,ZHOU G Y,et al.Preliminary response of soil fauna to simulated N deposition in three typical subtropical forests[J].*Pedosphere*,2006,16(5):596-601.
- [25] CLARK C M,TILMAN D.Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands[J].*Nature*,2008,451(7179):712-715.
- [26] GILLIAM F S.Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition[J].*Journal of Ecology*,2006,94(6):1176-1191.
- [27] BOBBINK R,HICKS K,GALLOWAY J,et al.Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity:a synthesis [J].*Ecological Applications*,2010,20(1):30-59.
- [28] FIERER N,LAUBER C L,RAMIREZ K S,et al.Comparative metagenomic, phylogenetic and physiological analyses of soil microbial communities across nitrogen gradients[J].*The ISME Journal*,2012,6(5):1007-1017.
- [29] VITOUSEK P M,HOWARTH R W.Nitrogen limitation on land and in the sea:How can it occur[J].*Biogeochemistry*,1991,13(2):87-115.
- [30] ZHALNINA K,DIAS R,QUADROS P D,et al.Soil pH determines microbial diversity and composition in the park grass experiment[J].

- Microbial Ecology, 2015, 69(2): 395-406.
- [31] LILLESKOV E A, FAHEY T J, LOVETT G M. Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient[J]. *Ecological Applications*, 2001, 11(2): 397-410.
- [32] LILLESKOV E A, FAHEY T J, HORTON T R, et al. Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska[J]. *Ecology*, 2002, 83(1): 104-115.
- [33] TRESEDER K K. A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO<sub>2</sub> in field studies[J]. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 347-355.
- [34] HUANG G, LI L, SU Y G, et al. Differential seasonal effects of water addition and nitrogen fertilization on microbial biomass and diversity in a temperate desert[J]. *CATENA*, 2018, 161: 27-36.
- [35] WANG H, LIU S R, ZHANG X, et al. Nitrogen addition reduces soil bacterial richness, while phosphorus addition alters community composition in an old-growth N-rich tropical forest in Southern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 22-30.
- [36] YUAN X, KNELMAN J E, GASARCH E, et al. Plant community and soil chemistry responses to long-term nitrogen inputs drive changes in alpine bacterial communities[J]. *Ecology*, 2016, 97(6): 1543-1554.
- [37] 王浩, 吴爱姣, 刘保兴, 等. 菌根真菌多样性与植物多样性的相互作用研究进展[J]. *微生物学通报*, 2020, 47(11): 3918-3932.  
WANG H, WU A J, LIU B X, et al. Interactions between mycorrhizal fungal diversity and plant diversity: a review[J]. *Microbiology China*, 2020, 47(11): 3918-3932.
- [38] LEFF J W, JONES S E, PROBER S M, et al. Consistent responses of soil microbial communities to elevated nutrient inputs in grasslands across the globe[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(35): 10967-10972.
- [39] 冯固, 张玉凤, 李晓林. 丛枝菌根真菌的外生菌丝对土壤水稳性团聚体形成的影响[J]. *水土保持学报*, 2001, 15(4): 99-102.  
FENG G, ZHANG Y F, LI X L. Effect of external hyphae of arbuscular mycorrhizal plant on water-stable aggregates in sandy soil[J]. *Journal of Soil Water Conservation*, 2001, 15(4): 99-102.
- [40] KUZYAKOV Y, XU X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance[J]. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 656-669.
- [41] REDDING M R, SHORTEN P R, LEWIS R, et al. Soil N availability, rather than N deposition, controls indirect N<sub>2</sub>O emissions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 95: 288-298.
- [42] MARSCHNER H, DELL B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis[J]. *Plant and soil*, 1994, 159(1): 89-102.
- [43] 赵超, 张文文, 阮宏华, 等. 模拟氮沉降对杨树人工林土壤微生物群落结构的影响[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(2): 360-366.  
ZHAO C, ZHANG W W, RUAN H H, et al. Effects of elevated nitrogen deposition on microbial community structure in poplar plantation[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(2): 360-366.
- [44] 韩斌, 孔继君, 邹晓明, 等. 生物固氮研究现状及展望[J]. *山西农业科学*, 2009, 37(10): 86-89.  
HAN B, KONG J J, ZOU X M, et al. The evolution and expectation of biological nitrogen fixation[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2009, 37(10): 86-89.
- [45] BERTHRONG S T, YEAGER C M, GALLEGOS-GRAVES L, et al. Nitrogen fertilization has a stronger effect on soil nitrogen-fixing bacterial communities than elevated atmospheric CO<sub>2</sub>[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(10): 3103-3112.
- [46] MEINHARDT K A, STOPNISEK N, PANNU M W, et al. Ammonia-oxidizing bacteria are the primary N<sub>2</sub>O producers in an ammonia-oxidizing Archaea dominated alkaline agricultural soil[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(6): 2195-2206.
- [47] DI H J, CAMERON K C, SHEN J P, et al. Ammonia-oxidizing bacteria and Archaea grow under contrasting soil nitrogen conditions[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 72(3): 386-394.
- [48] YUE P, ZUO X A, LI K H, et al. The driving effect of nitrogen-related functional microorganisms under water and nitrogen addition on N<sub>2</sub>O emission in a temperate desert[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 772: 145470.
- [49] ZHOU J Z, NING D L. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, 81(4): 1-17.
- [50] 张武, 杨琳, 王紫娟. 生物固氮的研究进展及发展趋势[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2015, 30(5): 810-821.  
ZHANG W, YANG L, WANG Z J. Advance and development trend of biological nitrogen fixation research[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University(Natural Science)*, 2015, 30(5): 810-821.
- [51] 宋延静, 马兰, 李萌, 等. 黄河三角洲芦苇根际固氮微生物的空间分布特征[J]. *河南农业大学学报*, 2020, 54(6): 1026-1032.  
SONG Y J, MA L, LI M, et al. Spatial distribution of nitrogen-fixing microbes in rhizosphere soil of *Phragmites australis* in Yellow River Delta[J]. *Journal of Henan Agricultural University*, 2020, 54(6): 1026-1032.



- [30] WOLFRUM M, OMELCHENKO O E, YANCHUK S, et al. Spectral properties of chimera states[J]. *Chaos*, 2011, 21(1): 013112.
- [31] WOLFRUM M, GUREVICH S V, OMELCHENKO O E. Turbulence in the Ott-Antonsen equation for arrays of coupled phase oscillators[J]. *Nonlinearity*, 2015, 29(2): 257-270.
- [32] XIE J, KNOBLOCH E, KAO H C. Multicluster and traveling chimera states in nonlocal phase-coupled oscillators[J]. *Physical Review E*, 2014, 90: 022919.
- [33] SIEBER J, OMELCHENKO O E, WOLFRUM M. Controlling unstable chaos: stabilizing chimera states by feedback[J]. *Physical Review Letters*, 2014, 112(5): 054102.

## The traveling chimera state in non-locally asymmetric coupled phase oscillators

Zhu Yun, Xie Chen, Huang Jingxiang

(School of Science, Jiangxi University of Science and Technology, Ganzhou 341000, China)

**Abstract:** In this paper, we study the traveling chimera state of one-dimensional array of nonlocally coupled identical phase oscillators with asymmetric coupling under random initial conditions. It is found that the coherent groups can move and the velocity is linearly related to the asymmetric coupling. The results are confirmed by the theoretical analysis based on the Ott-Antonsen(OA) ansatz.

**Keywords:** nonlocal; chimera state; asymmetric coupling; OA ansatz

[责任编辑 杨浦 刘洋]

(上接第 18 页)

## Response of soil microorganisms to atmospheric nitrogen deposition: A review

Wang Qinggui<sup>1,2</sup>, Zhang Xiaoying<sup>1</sup>

(1. College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080, China;

2. School of Life Sciences, Qufu Normal University, Qufu 273165, China)

**Abstract:** Stable ecosystems are of great significance to maintain ecological balance, and soil microorganisms are an important factor affecting the stability of ecosystems, but atmospheric nitrogen deposition caused by human activities has a huge impact on soil microorganisms. Nitrogen deposition will increase the accumulation of available nitrogen in terrestrial ecosystems, and drive changes in structure, diversity, and functions of soil microbial communities by changing the relationship between biogeochemical cycles, soil environment and microbes. Therefore, this article sorts out domestic and foreign studies on simulated nitrogen deposition leading to microbial changes, and discusses its impact on microorganisms from the aspects of nitrogen deposition on soil microbial biomass, community structure and diversity, functional groups, and response mechanisms, and aims to explore how nitrogen deposition will change the function of microorganisms and then affect the structure, function and dynamics of the ecosystem.

**Keywords:** nitrogen deposition; microbial biomass; microbial community structure; microbial diversity; functional groups

[责任编辑 刘洋 杨浦]