

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.07.011

引用格式:许净,杨世梅,赵秋梅,等.氮添加对风火山多年冻土区高寒草甸土壤微生物群落的影响[J].草地学报,2026,34(7):2461–2471

XU Jing, YANG Shi-mei, ZHAO Qiu-mei, et al. Effects of Nitrogen Addition on Soil Microbial Community in an Alpine Meadow of the Fenghuo Mountain Permafrost Region[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(7):2461–2471

氮添加对风火山多年冻土区高寒草甸土壤微生物群落的影响

许净¹, 杨世梅¹, 赵秋梅¹, 王根绪², 毛天旭³, 张涛^{1*}

(1. 贵州大学农学院, 贵州 贵阳 550025; 2. 四川大学水利水电学院, 四川 成都 610065;
3. 贵州大学林学院, 贵州 贵阳 550025)

摘要:为探究全球氮沉降加剧背景下高寒生态系统土壤微生物的响应,以青海省风火山多年冻土区高寒草甸为对象,设置0, 1, 3, 6, 9 kg·hm⁻²·a⁻¹五个氮添加水平(记为N₀, N₁, N₃, N₆, N₉)。结果表明:与N₀处理相比, N₁与N₃处理显著提高土壤有机碳含量与碳氮比,而N₃处理显著降低土壤全氮和微生物碳含量($P<0.05$)。氮添加提高了细菌变形菌门与拟杆菌门的相对丰度,但降低了真菌子囊菌门与古菌奇古菌门的丰度。N₆与N₉处理显著增加了细菌Sobs指数与Shannon指数($P<0.05$)。Mantel检验显示,土壤碳氮比和全氮是影响细菌群落的关键环境因子,而微生物碳、脲酶、蔗糖酶和磷酸酶显著影响真菌群落($P<0.05$)。综上,不同微生物类群对氮添加的响应存在差异,细菌群落多样性对氮添加最为敏感,而真菌和古菌群落的响应相对稳定。本研究为理解高寒生态系统中氮沉降对土壤微生物群落的影响提供了科学依据。

关键词:氮沉降;青藏高原;微生物群落;高寒草甸

中图分类号:S812.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)07-2461-11

Effects of Nitrogen Addition on Soil Microbial Community in an Alpine Meadow of the Fenghuo Mountain Permafrost Region

XU Jing¹, YANG Shi-mei¹, ZHAO Qiu-mei¹, WANG Gen-xu², MAO Tian-xu³, ZHANG Tao^{1*}

(1. College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang, Guizhou Province 550025, China; 2. College of Water Resource and Hydropower, Sichuan University, Chengdu, Sichuan Province 610065, China; 3. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang, Guizhou Province 550025, China)

Abstract: To investigate the responses of soil microorganisms in alpine ecosystems under the context of increasing global nitrogen deposition, this study was conducted in an alpine meadow located in the permafrost region of Fenghuo Mountain, Qinghai Province. Five nitrogen addition levels of 0, 1, 3, 6, and 9 kg·hm⁻²·a⁻¹ were established (denoted as N₀, N₁, N₃, N₆, and N₉, respectively). The results showed that compared with the N₀ treatment, the N₁ and N₃ treatments significantly increased soil organic carbon content and the soil C/N ratio, whereas the N₃ treatment significantly reduced soil total nitrogen and microbial carbon content ($P<0.05$). Nitrogen addition increased the relative abundances of bacterial phyla Proteobacteria and Bacteroidota but decreased the abundances of the fungal phylum Ascomycota and the archaeal phylum Thaumarchaeota. The N₆ and N₉ treatments significantly increased the Sobs and Shannon indices of bacterial communities ($P<0.05$). Mantel tests indicated that soil C/N ratio and total nitrogen were key environmental factors influencing bacterial communities, while microbial carbon content, urease, sucrase, and phosphatase activities significantly affected fungal communities ($P<0.05$). In summary, different microbial groups exhibited distinct responses to nitrogen

收稿日期:2025-09-11;修回日期:2025-11-04

基金项目:国家自然科学基金(42061013, 41701081, 41701037)资助

作者简介:许净(1999-),男,苗族,贵州遵义人,硕士研究生,主要从事资源利用与植物保护研究, E-mail: jxu18785252953@163.com;

*通信作者 Author for correspondence, E-mail: zhangtaoeco@outlook.com

addition. The diversity of bacterial community was the most sensitive to nitrogen addition, whereas fungal and archaeal communities responded more stably. This study provides a scientific basis for understanding the effects of nitrogen deposition on soil microbial communities in alpine ecosystems.

Key words: Nitrogen deposition; Qinghai-Tibet Plateau; Microbial community; Alpine meadow

大气氮沉降量在过去一个世纪增长了约三倍^[1],中国已成为全球氮沉降水平最高的地区之一^[2]。作为生态脆弱区的青藏高原,正面临着氮沉降持续增加带来的威胁^[3]。大气氮沉降水平的持续升高引发了诸多生态环境问题,如土壤酸化^[4]、氮化学计量不平衡^[5]、土壤微生物群落多样性降低等^[6-7]。在高寒草甸生态系统中,氮素通常是限制植被生长的主要因子^[8]。适量氮添加已被证实能够缓解青藏高原高寒草地系统氮限制并促进生产力提升^[9]。藏北高寒草原的研究也表明,适量氮添加能增加微生物生物量碳、氮含量^[10]。然而,过量氮输入则会造成负面效应,进而影响土壤微生物及土壤氮转化^[11],青藏高原这一敏感地区更是如此。

土壤微生物作为养分循环的驱动者,其群落结构变化深刻影响生态系统功能^[12],细菌、真菌和古菌作为土壤三大微生物类群,在生态功能上存在显著差异^[13-14]。长期氮添加研究表明,在草地生态系统中,细菌多样性与群落结构通常发生显著变化,而真菌的响应较为保守,古菌则因生境不同呈现出多样化的响应模式^[15-16]。这种类群特异性响应可能是导致微生物整体多样性观测结果不一致的重要原因。在青藏高原高寒草甸的试验中发现,氮添加可提高土壤微生物群落的 α 多样性^[17],若尔盖高寒草甸的研究也显示,氮添加总体上增加了细菌总磷脂脂肪酸(PLFA)含量^[18]。在高寒沼泽草甸的研究进一步发现,氮添加提高了0~10 cm土层中细菌和革兰氏阳性菌的PLFA丰富度^[19]。这些结果表明,在高寒地区,氮输入可能通过改善凋落物质量^[20]和微生物群落间的竞争关系^[21],进而提升土壤微生物多样性。然而,也有研究得出不同结论。例如,有报道指出氮添加会降低青藏高原高寒地区土壤微生物的Simpson指数和Chao1指数^[22],在青海海北高寒草地的研究中,长期氮添加导致土壤微生物多样性下降^[23],在瑞典亚北极苔原的研究中也发现,氮添加使海拔500 m处的微生物多样性降低^[24],高剂量氮添加可能通过引起土壤酸化或加剧微生物碳限制等途径,抑制微生物多样性。此外,还有研究报道氮添加对高寒地区土壤微生物多样性无显著影响^[25-26]。不同研究之间由于氮添加时限、水热

条件、海拔高度以及植被类型等因素存在差异,并且生态系统功能和过程对氮沉降增加通常呈现非线性变化,使得研究结果存在很大的不确定性。

全球多年冻土区储存着全球近1/3的土壤有机碳^[27],而青藏高原是世界上中低纬度地区海拔最高、面积最大的多年冻土分布区^[28],参与陆地生态系统碳氮循环的关键环节^[29]。近年来,该区域大气年沉降量已接近 $1.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[30],在全球变暖与氮沉降双重胁迫下,阐明这一地区的微生物响应机制至关重要。尽管已有研究关注氮添加对青藏高原高寒生态系统的影响,但多数聚焦于单一微生物类群^[31-33],缺乏对细菌、真菌与古菌三大类群对氮添加响应的系统比较,以及对其背后驱动机制的深入探讨。鉴于此,本研究选取青藏高原风火山多年冻土区高寒草甸,通过野外氮添加试验与高通量测序,系统解析不同氮添加水平对土壤细菌、真菌和古菌群落的差异化影响,并阐明其与关键土壤环境因子的内在关联。本研究旨在揭示氮沉降下土壤微生物群落的响应,为预测高寒生态系统对全球变化的响应提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于青海省境内风火山多年冻土区($92^{\circ}50'12'' \sim 93^{\circ}3'26''\text{E}$, $34^{\circ}40'31'' \sim 34^{\circ}48'26''\text{N}$)。该区海拔4600~4800 m,年均温为 -5.3°C ,年均降雨量为270 mm,80%降雨集中在6—8月。土壤类型属高寒草甸土;植被种类主要包括高寒草甸、沼泽草甸、高山寒漠、高寒草原以及冰缘湿地等。其中,高寒草甸是该区分布最广的草地生态系统。优势种为藏蒿草(*Kobresia tibetica*)、小蒿草(*Kobresia humilis*)、针茅(*Stipa capillata*)、羊茅(*Festuca ovina*)和粗喙苔草(*Carex scabrirostris*)等高寒植物。

1.2 试验设计

在2013年选择该区植被盖度在80%以上的高寒草甸,布置100 m $\times$ 100 m围栏以防止放牧干扰。

设置0,1,3,6,9 kg·hm⁻²·a⁻¹氮添加梯度处理,分别记为N₀,N₁,N₃,N₆和N₉,每处理设置3个重复,共15个试验小区,每个小区面积4 m×4 m,各小区间隔1 m以上。试验于2013年开始,每年在生长季初期(5月)进行氮添加处理。具体施氮方法为:根据小区面积精确计算并称取相应体积的NH₄NO₃溶液(各小区对应添加的纯N量分别为0,1,3,6,9 kg·hm⁻²·a⁻¹),然后贴近土壤表面进行一次性喷施。对照组则喷施等量的水,以消除喷施过程中外加水量差异对实验结果的潜在影响。

在2019年8月,连续氮添加7年后采集土壤样品。在每个小区随机找3个点,用直径为5 cm土钻采集0~10 cm表层土壤,剔除植物根系和石块后分为三份,两份鲜土过2 mm筛后低温运至实验室分别储存于-25℃和-80℃冰箱,用于测定土壤微生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)、微生物量氮(Microbial biomass nitrogen, MBN)、铵态氮(Ammonium nitrogen, NH₄⁺-N)、硝态氮(Nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)、土壤酶活性以及土壤微生物群落多样性。一份风干土样分别过2 mm和0.15 mm筛后用于测定各项土壤指标。其中,过0.15 mm筛的土样用于测定土壤全氮(Total nitrogen, TN)、全磷(Total phosphorus, TP)和土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC),2 mm土壤样品用于测定pH值。

1.3 土壤理化性质测定

土壤pH值采用水浸提(土水比1:2.5)电位法(PHS-3C, 中国);有机碳采用重铬酸钾氧化-外加热法;土壤全氮采用硫酸消煮-水杨酸钠法,土壤全磷采用硫酸消煮-钼锑抗法,用全自动间断化学分析仪(CleverChem380, Germany)测定;土壤铵态氮、土壤硝态氮用氯化钾浸提后采用全自动间断化学分析仪测定;土壤微生物量碳和土壤微生物量氮采用氯仿熏蒸提取法(Vario TOC, 德国)。土壤蔗糖酶(Sucrase)采用3,5-二硝基水杨酸比色法测定;脲酶(Urease)采用苯酚-次氯酸钠比色法(GEN10S UV-VIS, USA)测定;过氧化氢酶(Catalase)采用KMnO₄滴定法测定;土壤碱性磷酸酶(Alkaline phosphatase)采用磷酸苯二钠比色法测定。

1.4 土壤微生物群落测定

土壤样品送至上海美吉生物医药科技有限公司(中国,上海)进行检测。土壤细菌群落的16S

rRNA 基因 V3~V4 高变区使用引物 338F(5'-ACTCCTACGGGAGGAGCAGCAG-3')和 806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')进行扩增;真菌群落的ITS1区域扩增则采用引物ITS1-F(5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3')和ITS2(5'-TGCGTTCTTCATCGATGC-3')。引物的5'端附加了每个样品特定的10 bp 标签序列。扩增反应体系为50 μL,包括:5 μL 10×Ex Taq Buffer(Mg²⁺ plus)、4 μL 12.5 mmol·L⁻¹ dNTP 混合物、1.25 U Ex Taq DNA 聚合酶(TaKaRa)、2 μL 模板DNA和36.75 μL ddH₂O。对于16S rRNA基因的扩增,PCR条件设定为94℃预变性2 min,随后进行30个循环(94℃ 30 s, 57℃ 30 s, 72℃ 30 s),最后72℃延伸10 min。ITS1区域的扩增条件为95℃预变性5 min,接着35个循环(95℃ 45 s, 55℃ 50 s, 72℃ 45 s),最后72℃延伸10 min。古菌群落使用引物524F_10_ext进行扩增^[34]。

1.5 统计分析

使用Excel 2019进行数据预处理。随后,所有统计分析在SPSS 26.0中完成,计量数据以均值±标准误表示,显著性水平定义为 $P<0.05$ 。使用Mothur软件计算反映物种丰富度的Sobs指数和群落多样性的Shannon指数。采用单因素方差分析检验不同氮添加处理对土壤理化性质及上述Alpha多样性指数的显著性影响。基于Bray-Curtis相异度矩阵,在R语言环境中,利用vegan包进行主坐标分析,以可视化不同氮添加处理下土壤细菌、真菌和古菌群落结构的整体变异。使用Bray-Curtis相异度矩阵与土壤理化性质进行曼特列检验,采用Pearson相关性分析,探究土壤关键理化因子与微生物门水平相对丰度及多样性指数之间的关联,结果以相关系数矩阵热图呈现。图形使用R语言4.4.1版本、Origin 2021 Pro及美吉微生物分析平台完成绘制。

2 结果与分析

2.1 土壤理化指标

不同氮添加处理下,土壤pH值、全磷、硝态氮、蔗糖酶、脲酶以及过氧化氢酶活性无显著差异(表1)。较N₀处理,N₁和N₃处理均显著增加了土壤有机碳含量(分别增加16.45%和15.80%)和碳氮比(分别增加25.41%和39.04%)($P<0.05$)。N₃处

理降低了土壤全氮含量($P<0.05$),较 N_0 显著下降了 16.91%($P<0.05$)。土壤微生物碳和微生物氮

在所有处理下均呈下降趋势,其中 N_1 处理较 N_0 处理显著降低($P<0.05$)。

表 1 不同氮添加处理下的土壤养分

Table 1 Soil nutrients under different nitrogen addition treatments

土壤养分 Soil nutrients	N_0	N_1	N_3	N_6	N_9
pH 值	7.90±0.05 ^a	7.88±0.05 ^a	8.06±0.14 ^a	8.05±0.06 ^a	7.95±0.07 ^a
有机碳 Organic C/(g·kg ⁻¹)	35.39±0.56 ^c	41.21±1.07 ^a	40.98±0.79 ^a	39.43±0.21 ^{ab}	37.03±1.26 ^{bc}
全氮 Total N/(g·kg ⁻¹)	2.07±0.07 ^a	1.92±0.08 ^{ab}	1.72±0.07 ^b	2.08±0.04 ^a	1.97±0.09 ^{ab}
碳氮比 C/N ratio	17.16±0.66 ^b	21.52±0.70 ^a	23.86±0.71 ^a	18.97±0.43 ^b	18.91±1.13 ^b
全磷 Total P/(g·kg ⁻¹)	0.50±0.04 ^a	0.48±0.05 ^a	0.45±0.01 ^a	0.45±0.02 ^a	0.45±0.01 ^a
铵态氮 Ammonium N/(mg·kg ⁻¹)	9.52±1.93 ^{ab}	8.50±0.42 ^{ab}	6.01±0.61 ^b	11.00±1.61 ^a	6.56±0.98 ^b
硝态氮 Nitrate N/(mg·kg ⁻¹)	38.86±7.96 ^a	36.80±4.15 ^a	42.64±6.08 ^a	29.76±6.99 ^a	39.31±2.31 ^a
微生物碳 Microbial biomass C/(mg·kg ⁻¹)	539.20±66.51 ^a	287.91±73.48 ^b	372.59±23.69 ^b	424.08±26.61 ^{ab}	347.15±16.63 ^b
微生物氮 Microbial biomass N/(mg·kg ⁻¹)	81.52±16.56 ^a	39.73±8.37 ^b	55.72±3.94 ^a	67.15±4.79 ^a	55.97±3.23 ^a
蔗糖酶 Sucrase/(mg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	326.46±56.46 ^a	220.91±86.7 ^a	241.51±36.48 ^a	304.51±6.21 ^a	266.4±38.52 ^a
脲酶 Urease/(mg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	6.00±0.73 ^a	4.23±1.17 ^a	4.84±0.15 ^a	5.29±0.36 ^a	4.49±0.50 ^a
碱性磷酸酶 Phosphatase/(mg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	0.73±0.07 ^{ab}	0.55±0.10 ^b	0.69±0.05 ^{ab}	0.78±0.01 ^a	0.65±0.04 ^{ab}
过氧化氢酶 Catalase/(mg·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	10.02±0.61 ^a	9.49±0.42 ^a	9.26±0.50 ^a	10.06±0.19 ^a	9.42±0.54 ^a

注:不同小写字母表示不同氮添加处理间差异显著($P<0.05$),下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among nitrogen addition treatments ($P<0.05$), similarly for the following tables

2.2 土壤微生物群落多样性

与 N_0 相比,各氮添加处理(N_1, N_3, N_6, N_9)均显著提高了土壤细菌群落的 Sobs 指数,且该指数随施氮浓度的增加呈上升趋势,且 N_6 和 N_9 处理的 Sobs 指数显著高于 N_1 处理($P<0.05$,图 1a);细菌 Shannon 指数在氮添加条件下也呈增加趋势,其中 N_1 和 N_3 处理

与 N_0 无显著差异,而高氮处理(N_6, N_9)则显著高于 N_0 ($P<0.05$,图 1d)。真菌群落中, N_1, N_3, N_6 处理的 Sobs 和 Shannon 指数均高于 N_0 处理,但处理间差异不显著(图 1b,e)。古菌群落的 Sobs 指数和 Shannon 指数对氮添加的响应表现为先升高后降低的单峰趋势,两者均在 N_6 处理达到最大值(图 1c,f)。

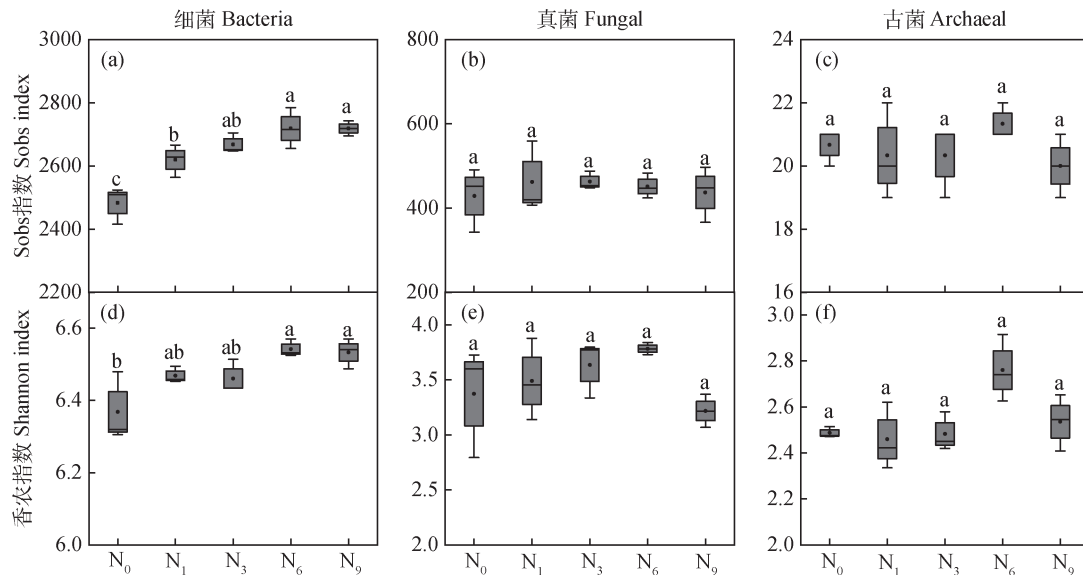


图 1 不同氮添加水平下土壤微生物群落的 Alpha 多样性指数

Fig. 1 Soil microbial alpha-diversity under different nitrogen addition levels

注:箱体图中点表示平均值,线段表示最大值和最小值,横线表示中值($n=3$)

Note: The dots in the boxplot represent the mean values, the whiskers indicate the maximum and minimum values, and the horizontal line represents the median ($n=3$)

基于细菌、真菌和古菌 OTU 水平及 Bray-Curtis 距离进行的主坐标分析(PCoA)。结果显示,在细菌群落中, N_0 和 N_1 处理群落组成表现出明显差异($R^2=0.4806, P=0.001$),PC1 轴解释了细菌群落结构 28.56% 的变异,PC2 轴解释了 14.59% 的变异,前

两轴共同解释了 43.15% 的变异(图 2a)。在真菌群落中, N_0 处理和 N_1, N_3, N_6 处理样本点显著分离($R^2=0.4989, P=0.001$),说明这三个处理与 N_0 处理的真菌群落结构具有显著差异,PC1 轴解释了真菌群落结构 24.47% 的变异,PC2 轴解释了 14.51% 的变

异,前两轴共同解释了38.98%的变异(图2b)。在古菌群落中,PC1轴和PC2轴分别解释了50.07%和

21.8%共71.87%的变异,其中, N_3 、 N_9 处理与 N_0 处理显著分离($R^2=0.4247$, $P=0.025$,图2c)。

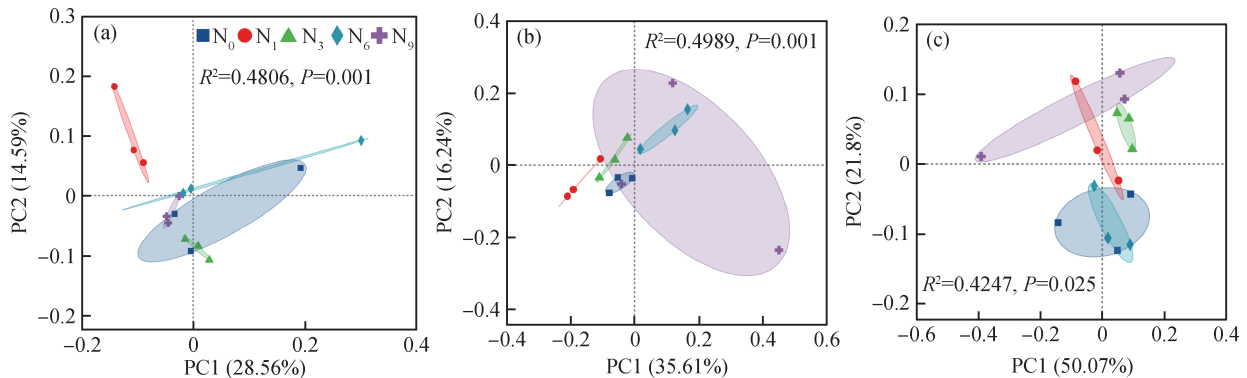


图2 不同氮添加处理下土壤微生物群落的PCoA分析

Fig. 2 Principal coordinates analysis of soil microbial communities under nitrogen addition treatments

注:(a-c)图分别表示细菌、真菌和古菌群落。每个数据点代表一个样本,不同颜色表示不同处理组,椭圆区域表示各组的95%置信区间,组间整体差异的统计学显著性通过置换多元方差分析(PERMANOVA)进行检验, $P<0.05$ 表明组间群落结构存在显著差异

Note: Figures (a-c) represent bacterial, fungal, and archaeal communities, respectively. Each data point represents an individual sample, with colors indicating different treatment groups. The ellipses represent the 95% confidence interval for each group, the statistical significance of the overall differences between groups was tested using permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA), with $P<0.05$ indicating a significant difference in community structure among the groups

2.3 土壤微生物群落结构变化

土壤细菌群落优势菌门主要为变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、酸杆菌门(Acidobacteria),各处理三者相对丰度占比达 N_0 (71.5%), N_1 (72.8%), N_3 (73.0%), N_6 (67.3%), N_9 (73.8%)。 N_1 、 N_3 、 N_6 和 N_9 处理变形菌门(Proteobacteria)和拟杆菌门(Bacteroidetes)相对丰度均高于 N_0 处理,其中变形菌门(Proteobacteria)相对丰度分别增加28.3%,2.2%,24%和27.7%,拟杆菌门(Bacteroidetes)相对丰度分别增加108.7%,55.3%,44.7%和85.0%。真菌群落优势菌门主要为子囊菌门(Ascomycota)、被孢霉门(Mortierello-

mycota)和担子菌门(Basidiomycota),三者丰度为 N_0 (91.6%), N_1 (81.4%), N_3 (91.7%), N_6 (93.5%), N_9 (94.7%),其中子囊菌门(Ascomycota)相对丰度在所有处理中均为最高,分别是 N_0 (81.1%), N_1 (63.3%), N_3 (73.7%), N_6 (80.5%), N_9 (85.8%);与 N_0 相比, N_1 、 N_3 、 N_6 处理子囊菌门(Ascomycota)的相对丰度均降低,而 N_9 处理增加。古菌群落主要优势菌门为奇古菌门(Thaumarchaeota),相对丰度达 N_0 (99.2%), N_1 (94.5%), N_3 (97.2%), N_6 (92.9%), N_9 (94.3%),和 N_0 相比,所有氮添加处理均降低了奇古菌门(Thaumarchaeota)相对丰度(图3c)。

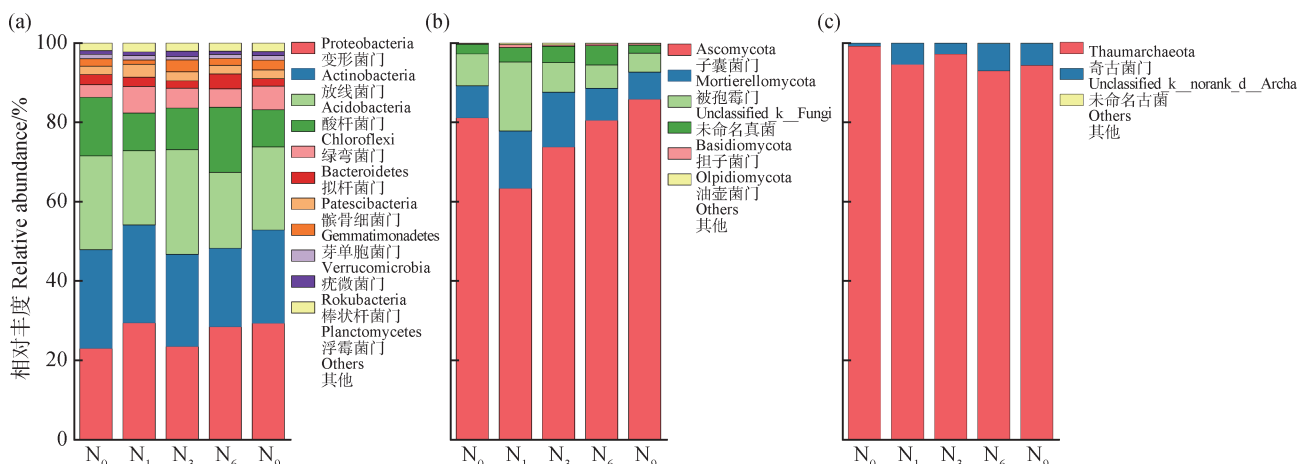


图3 不同氮添加处理下土壤微生物门水平群落组成

Fig. 3 Soil microbial community composition at the phylum level under different nitrogen addition treatments

对不同氮添加处理(N_0, N_1, N_3, N_6, N_9)样本微生物属水平优势属进行组间差异显著性检验(Kruskal-Wallis 秩和检验)分析,细菌群落中,*norank_c_Subgroup_6*和*norank_o_Subgroup_7*属在不同处理间的差异显著($P < 0.05$),其中*norank_c_Subgroup_6*属在 N_3 处理下相对丰度最高,*norank_o_Subgroup_7*属在 N_1 处理下相对丰度最高(图 4a);真菌群落方面,*Cladosporium*, *Ilyonectria*, *Leptosphaeria* 及 *Myco-*

sphaerella 属的相对丰度在各处理之间存在显著差异($P < 0.05$)(图 4b);古菌群落中,*norank_f_Nitrososphaeraceae*, *Candidatus_Nitrocosmicus* 及 *Candidatus_Nitrososphaera* 在不同处理间的丰度差异均达到显著水平($P < 0.05$),*norank_f_Nitrososphaeraceae* 在 N_1 处理下相对丰度最高,而 *Candidatus_Nitrocosmicus* 在 N_6 处理下最高,*Candidatus_Nitrososphaera* 属在 N_0 处理下相对丰度最高(图 4c)。

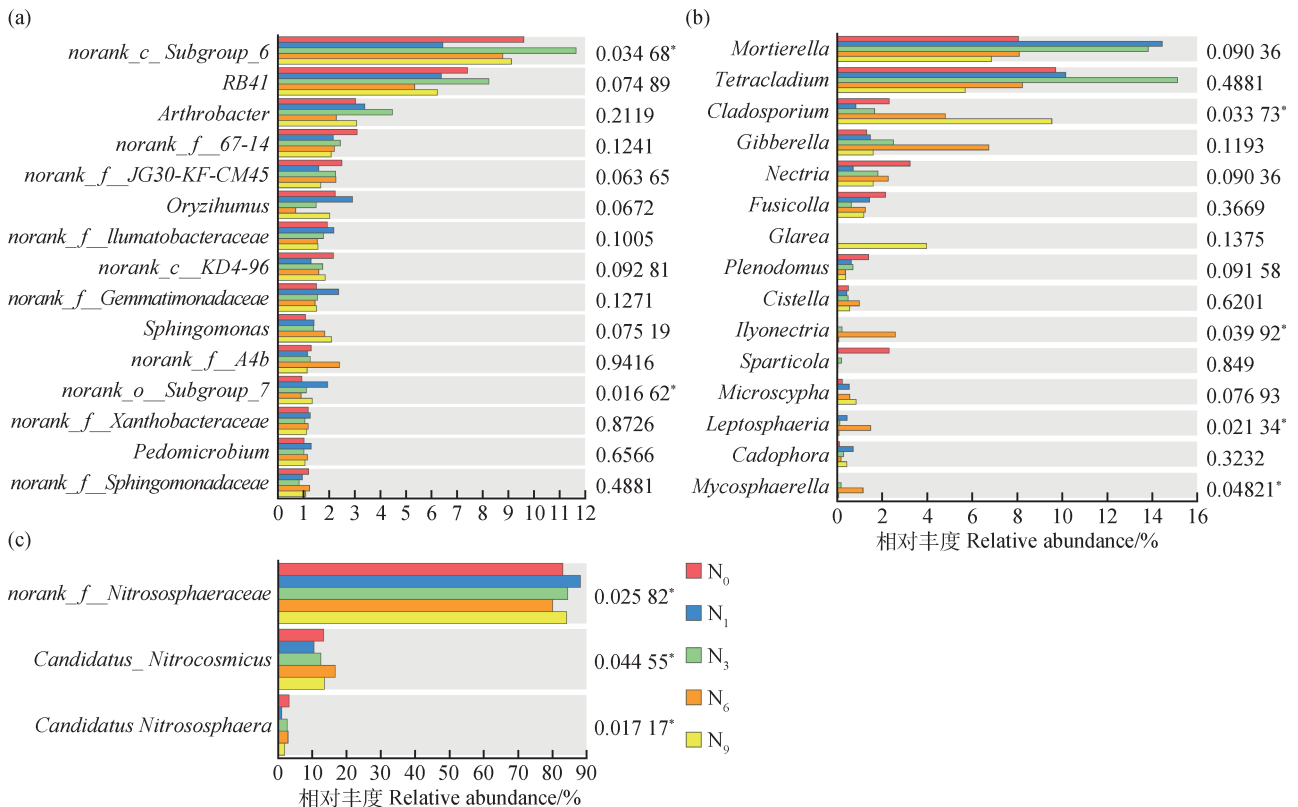


图 4 不同氮添加处理下土壤微生物属水平群落组成差异

Fig. 4 Variations in soil microbial community composition at the genus level under different nitrogen addition treatments

注:(a-c)图分别表示细菌、真菌和古菌群落。图中*表示不同氮添加处理间该物种相对丰度差异显著,*表示($P < 0.05$),**表示($P < 0.01$),***表示($P < 0.001$)

Note: Figures (a-c) represent bacterial, fungal, and archaeal communities, respectively. Asterisks (*) indicate significant differences in the relative abundance of the species among different nitrogen addition treatments. *, **, and *** represent significance levels at $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively

2.4 微生物群落变化驱动因子

对微生物群落结构与土壤环境因子进行 Mantel 检验,结果显示,细菌群落与土壤 TN 和 C/N 比显著正相关($P < 0.05$),真菌群落则与土壤 MBC 和 Urease 显著正相关,与 Sucrease 和 Phosphatase 极显著相关($P < 0.01$)。而古菌群落与环境因子之间无显著相关性(图 5a)。进一步筛选出对细菌、真菌和古菌群落影响显著的土壤环境因子进行优势菌群的相关性分析,结果显示,土壤细菌中丰度最高

的三种菌门与土壤理化性质之间无显著相关性。而 Bacteroidetes (拟杆菌门)与土壤 MBC, MBN, Urease, Phosphatase 呈显著负相关关系($P < 0.05$); Gemmatimonadetes (芽单胞菌门)与土壤 Phosphatase 显著负相关($P < 0.05$); Verrucomicrobia (疣微菌门)与土壤 NO_3^- -N 呈显著正相关关系($P < 0.05$); Planctomycetes (浮霉菌门)与土壤 C/N, NO_3^- -N 显著正相关($P < 0.05$),与 TN 显著负相关($P < 0.01$)。细菌 Alpha 多样性指数(Sobs、Shan-

non)与土壤理化性质之间无显著相关性(图 5b)。真菌群落中,Ascomycota(子囊菌门)与 MBN 显著正相关;Mortierellomycota(被孢菌门)与土壤 C/N 显著正相关($P<0.05$);油壶菌门(Olpidiomycota)与土壤 TP 显著负相关;Unclassified_k_fungi(未分

类真菌门)与土壤 MBN,Phosphatase 显著负相关($P<0.05$)。真菌物种丰富度指数(Sobs)与土壤 MBC, MBN 和 Urease 显著负相关($P<0.05$)(图 5c)。古菌门水平群落组成未发现与土壤理化性质显著相关(图 5d)。

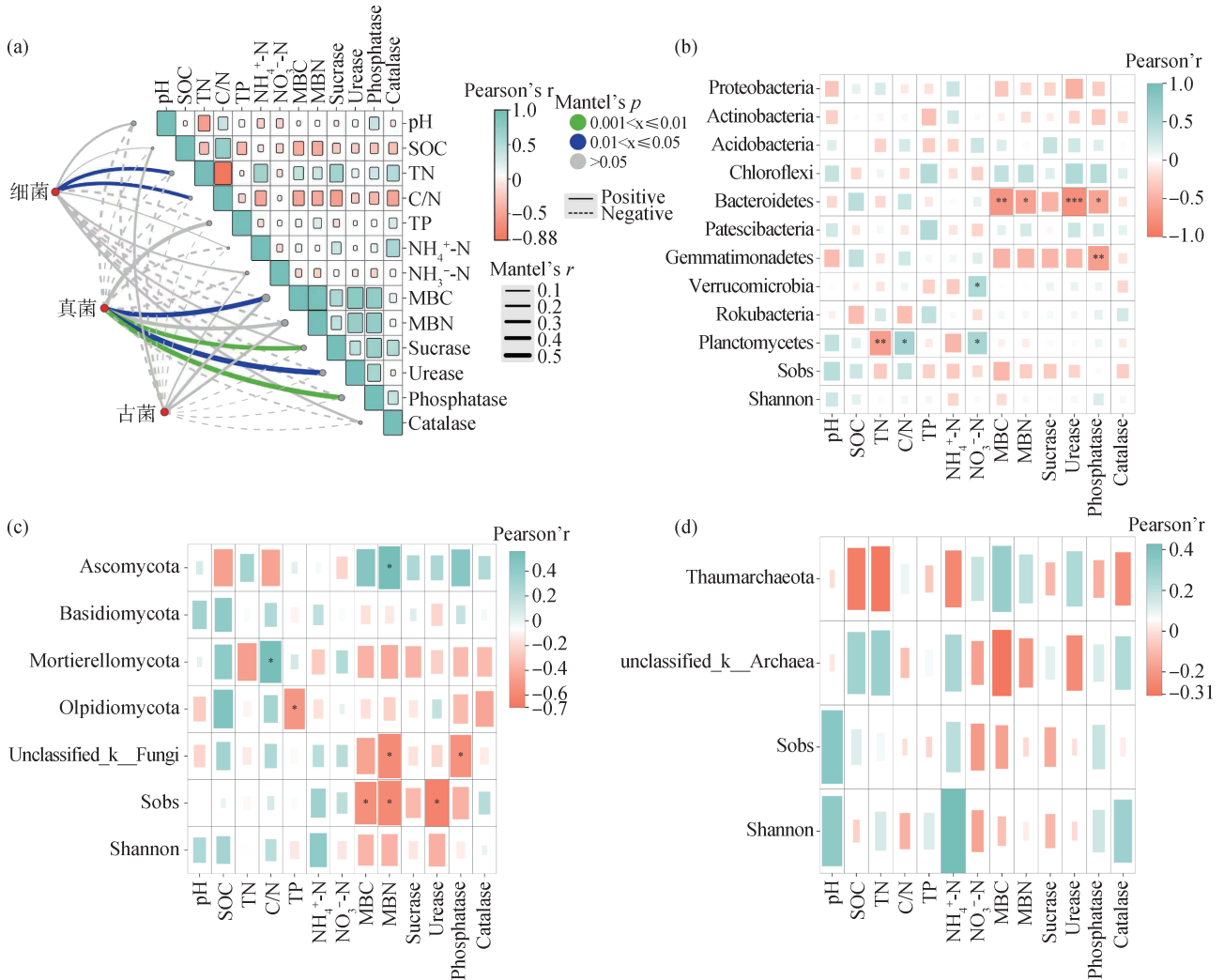


图 5 不同氮添加处理下土壤微生物群落与环境因子的相关性分析

Fig. 5 Correlation between soil microbial communities and environmental factors under different nitrogen addition treatments

注:(a)图连线粗细表示 Mantel 检验的 r 值,连线颜色表示显著性水平,实线表示正相关,虚线表示负相关。(b—d)图表示主要微生物菌门(细菌、真菌和古菌)、群落丰富度(Sobs 指数)和群落多样性(Shannon 指数)与土壤理化因子之间的相关性,*表示主要菌门与土壤理化因子显著相关,*表示($P<0.05$),**表示($P<0.01$),***表示($P<0.001$)

Note: (a) The width of the connecting lines represents the Mantel's r value, and the line color indicates the significance level. Solid lines denote positive correlations, while dashed lines denote negative correlations. (b-d) Correlation analysis between the relative abundance of dominant microbial phyla (for bacteria, fungi, and archaea, respectively), community richness (Sobs index), community diversity (Shannon index) and soil physicochemical properties, * indicate significant correlations between microbial phyla and soil factors: * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

3 讨论

3.1 微生物多样性

氮沉降对微生物群落的影响表现各异,主要受生态系统类型、氮添加浓度及环境因子等多种因素

驱动^[35-37]。本研究发现,氮添加对土壤中细菌、真菌和古菌多样性的影响存在明显差异。具体而言,氮添加增加了土壤细菌多样性指数,且变形菌门和拟杆菌门等富营养型类群的相对丰度上升。这一发现与 Ma 等^[38]在多年冻土泥炭地以及 Li 等^[39]在那曲

高寒草甸的研究结果一致。然而,不同生态系统氮添加对细菌多样性的影响存在差异。例如,Zhou等^[40]对全球454项研究的荟萃分析指出,氮添加总体上会降低细菌多样性及微生物生物量;Song等^[41]在半干旱草地的长期试验中也发现,当施氮量达到 $32\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 时,土壤细菌的 α 多样性显著下降。此外,Yuan等^[42]在美国科罗拉多州高山苔原的研究同样发现氮添加降低了细菌多样性。这些不一致的结果表明,微生物对氮添加的响应具有生态系统和剂量依赖性。本研究发现的氮添加对细菌群落的正效应可能有两个原因:一方面,本研究中土壤有机碳含量的增加为富营养型类群细菌提供了更为充足的碳源和能量来源,从而支持了更多细菌类群的生长与共存^[43];另一方面,在高海拔、低温的多年冻土区,适量的氮输入直接缓解了系统的氮限制,为那些原本受氮匮乏抑制的细菌类群创造了生存机会^[44]。与细菌相比,高寒草甸土壤真菌群落的多样性对氮添加的响应更为稳定。这可能是由于该生态系统的真菌群落长期适应了低温、贫养的环境,已进化出应对低营养条件的生理策略,因而对外源氮输入表现出较低的敏感性^[45]。本研究表明,尽管各氮添加处理下的真菌物种丰富度(Sobs指数)和多样性(Shannon指数)均略高于对照,但差异均未达到显著水平;该结果与Liu等^[46]的长期氮添加试验结果一致,该研究发现氮添加对真菌多样性无显著影响。此外,青藏高原高寒草甸的长期氮添加试验同样指出,氮添加对真菌群落的影响则较为有限^[47]。值得注意的是,尽管真菌整体多样性反应不显著,特定功能类群或较高氮水平下仍可能出现群落结构变化。例如,国显宝等^[48]的研究表明,在青藏高原高寒草甸中,氮添加在 $5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 和 $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 浓度水平下显著降低了丛枝菌根真菌(AMF)的Chao1指数,并指出土壤铵态氮、硝态氮和有机碳含量是驱动AMF群落结构变化的关键因子,这说明在特定条件下,真菌功能类群对氮添加仍具有一定敏感性。相比之下,古菌群落在氮添加条件下表现出最高的稳定性。这种稳定性可能由多种策略共同维持:首先,古菌的分子生态网络具有较长的路径距离和高模块性特性,这有助于缓冲外界环境的扰动^[49]。其次,由确定性过程主导的群落组装机制使其能够快速适应环境变化^[50]。此外,根际微域为古菌提供生态位保护^[51]。并且古菌自身高度的代谢灵活性及其与其它生物域构建的复

杂互作网络,能够进一步巩固其在脆弱生态系统中的生态位与功能韧性^[52]。

3.2 群落组成

本研究土壤细菌群落优势类群主要为变形菌门、放线菌门和酸杆菌门等,与向雪梅等^[53]和尹亚丽等^[54]的研究结果一致。氮添加处理提高了变形菌门和拟杆菌门的相对丰度。已有研究表明,氮输入对变形菌门的促进作用尤为突出^[55-56]。变形菌门作为典型的富营养型菌门,其在氮添加后的丰度上升与其在氮循环中的关键作用密切相关,如硝化和反硝化过程^[57]。本研究中氮添加增加了土壤有机碳的含量,拟杆菌门通常具有强大的多糖降解能力,在碳源丰富的环境中具有竞争优势^[58]。在真菌群落中,子囊菌门与微生物量氮的正相关关系表明,该类群在氮循环中具体重要作用。子囊菌门包含许多腐生菌和病原菌,其菌丝体具有强大的养分转运能力,能够有效获取和转运氮素^[59]。本研究发现古菌门水平群落组成与土壤理化性质无显著相关性,表明氮添加条件下高寒草甸古菌群落相对稳定。Mantel检验结果显示,土壤碳氮比是影响细菌群落结构的关键因子,这与Zhang等^[60]在青藏公路沿线多年冻土高寒草甸的研究结论一致,该研究发现土壤碳氮比是调控高寒系统细菌组成的关键驱动力。细菌疣微菌门和浮霉菌门与硝态氮呈显著正相关,而拟杆菌门和芽单胞菌门则与微生物生物量氮呈显著负相关,表明全氮和无机氮含量是驱动细菌群落构建的关键因素^[61-62]。与细菌不同,真菌群落结构主要与微生物生物量碳及多种水解酶活性显著正相关,表明其在驱动土壤碳、氮、磷循环中的核心作用^[63]。相比之下,古菌群落与环境变量的相关性较弱,这可能是由于古菌具有独特的稳定结构^[64],且多生于极端环境下,居于独特的进化地位^[65]。

4 结论

本研究表明适度氮添加($1\sim3\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)显著增加高寒草甸土壤有机碳(增幅 $15.80\%\sim16.45\%$)和C/N($25.41\%\sim39.04\%$)。高幅度氮添加($6\sim9\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)能够显著增加细菌群落多样性,而真菌和古菌群落多样性对氮添加不敏感。氮添加使细菌变形菌门和拟杆菌门丰度分别增加 $2.2\%\sim28.3\%$ 和 $44.7\%\sim108.7\%$;真菌群落组成

主要为子囊菌门,而古菌群落则为奇古菌门。环境因子对不同微生物群落的影响存在不同:土壤碳氮比和全氮含量是影响细菌群落的主要环境因子,真菌则主要受微生物碳和水解酶影响,而古菌对土壤环境因子响应不明显。本研究结果为氮沉降背景下高寒生态系统微生物群落响应提供了重要科学依据。

参考文献

- [1] LIU X J, ZHANG Y, HAN W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462
- [2] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 等. 氮沉降增加对土壤微生物的影响[J]. *生态环境*, 2005, 14(5): 777-782
XUE J H, MO J M, LI J, et al. Effects of nitrogen deposition on soil microorganism[J]. *Ecology and Environment*, 2005, 14(5): 777-782
- [3] TIAN D S, NIU S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition[J]. *Environmental Research Letters*, 2015, 10(2): 1714-1721
- [4] 程蕾, 周嘉聪, 林开森, 等. 氮添加对亚热带毛竹林土壤微生物群落结构的影响[J]. *生态学杂志*, 2020, 39(6): 1927-1937
CHENG L, ZHOU J C, LIN K M, et al. Effects of nitrogen addition on soil microbial community structure in subtropical Moso bamboo forests[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(6): 1927-1937
- [5] 连晨星, 张秋芳, 任飞, 等. 生态化学计量不平衡驱动高寒草甸土壤细菌群落对氮添加的响应[J]. *应用生态学报*, 2025, 36(4): 1081-1090
LIAN C X, ZHANG Q F, REN F, et al. Ecological stoichiometric imbalance drives the response of soil bacterial communities in alpine meadows to nitrogen addition[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2025, 36(4): 1081-1090
- [6] DEMOLING F, NILSSON L O, BÅÅTH E. Bacterial and fungal response to nitrogen fertilization in three coniferous forest soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(2): 370-379
- [7] WANG C, LIU D W, BAIE. Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018(120): 126-133
- [8] 陈欢, 王瑞兵, 潘珍珍, 等. 氮磷添加对甘南高寒草甸植物生物量和物种多样性的影响[J]. *中国草地学报*, 2025, 47(6): 1-9
CHEN H, WANG R B, PAN Z Z, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on plant biomass and species diversity in alpine meadows of the gannan region[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(6): 1-9
- [9] YU J, XU R, QU S, et al. Plant nitrogen retention in alpine grasslands of the Tibetan Plateau under multi-level nitrogen addition[J]. *Scientific Reports*, 2023, 13(1): 877
- [10] 吕晶花, 赵旭燕, 陆梅, 等. 氮沉降下纳帕海草甸植被与土壤变化对微生物生物量碳氮的影响[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(6): 1525-1532
LYU J H, ZHAO X Y, LU M, et al. Effects of vegetation and soil changes on microbial biomass carbon and nitrogen in the Napahai meadow under N deposition[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(6): 1525-1532
- [11] 宋珂辰, 王星, 许冬梅, 等. 短期氮添加对荒漠草原土壤微生物特征的影响[J]. *水土保持学报*, 2022, 36(3): 303-310
SONG K C, WANG X, XU D M, et al. Effects of short-term nitrogen addition on soil biological properties in desert steppe[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2022, 36(3): 303-310
- [12] 朱永官, 彭静静, 韦中, 等. 土壤微生物组与土壤健康[J]. *中国科学: 生命科学*, 2021, 51(1): 1-11
ZHU Y G, PENG J J, WEI Z, et al. Linking the soil microbiome to soil health[J]. *Scientia Sinica(Vitae)*, 2021, 51(1): 1-11
- [13] BOER W D, FOLMAN L B, SUMMERBELL R C, et al. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development[J]. *FEMS Microbiol Reviews*, 2005, 29(4): 795-811
- [14] OFFRE P, SPANG A, SCHLEPER C. Archaea in biogeochemical cycles[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2013, 67(1): 437-457
- [15] LI Y L, YANG H L, SU Y Z, et al. Phosphorus coupled with high nitrogen addition exerts a great influence on soil bacterial community in a semiarid grassland[J]. *Microbial Ecology*, 2023(86): 2993-3002
- [16] REN B H, MA X W, LI D Y, et al. Nitrogen-cycling microbial communities respond differently to nitrogen addition under two contrasting grassland soil types[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024(15): 1290248
- [17] 翟珈莹. 氮磷添加对青藏高原高寒草地土壤微生物及化学计量特征的影响[D]. 北京: 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2020: 45-46
ZHAI J Y. Effects of nitrogen and phosphorus addition on soil microbes and stoichiometric characteristic of alpine meadow in Qinghai-Tibet Plateau[D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences(Institute of soil and water conservation, Chinese academy of sciences, ministry of water resources), 2020: 45-46
- [18] LIU W L, JIANG Y L, WANG G X, et al. Effects of N addition and clipping on above and belowground plant biomass, soil microbial community structure, and function in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2021(106): 103344
- [19] 王长庭, 王根绪, 李香真, 等. 氮肥添加对高寒藏嵩草(*Kobresia tibetica*)沼泽化草甸和土壤微生物群落的影响[J]. *生态学报*, 2017, 37(2): 405-415
WANG C T, WANG G X, LI X Z, et al. Effects of N addition on the plant and soil microbial community in alpine *Kobresia tibetica* meadow of Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(2): 405-415
- [20] 隋心, 张荣涛, 杨立宾, 等. 模拟氮沉降对三江平原小叶章湿地土壤细菌多样性的影响[J]. *草业科学*, 2016, 10(4): 589-598
SUI X, ZHANG R T, YANG L B, et al. Effect of simulation nitrogen depositions on bacterial diversity of *Deyeuxia angustifolia* in wetland of Sanjiang Plain[J]. *Pratacultural Science*, 2016, 10(4): 589-598
- [21] HU Z K, DELGADO-BAQUERIZO M, FANIN N, et al. Nutrient-induced acidification modulates soil biodiversity-function relationships[J]. *Nature Communications*, 2024, 15(1): 2858

- [22] 徐润宏, 谭梅, 刘泽华, 等. 高寒湿地土壤微生物区系组成对氮添加的响应[J]. 生态科学, 2022, 41(1): 120-128
XU R H, TAN M, LIU Z H, et al. Response of microbial flora to nitrogen addition in alpine wetlands[J]. Ecological Science, 2022, 41(1): 120-128
- [23] CHEN W J, ZHOU H K, WU Y, et al. Direct and indirect influences of long-term fertilization on microbial carbon and nitrogen cycles in an alpine grassland[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020(149): 107922
- [24] SUNDQVIST M K, LIU Z F, GIESLER R, et al. Plant and microbial responses to nitrogen and phosphorus addition across an elevational gradient in subarctic tundra[J]. Ecology, 2014, 95(7): 1819-1835
- [25] 童永尚, 张春平, 董全民, 等. 不同形态氮添加对多年生高寒栽培草地土壤理化性质和微生物群落结构的影响[J]. 环境科学, 2024, 45(6): 3595-3604
TONG Y S, ZHANG C P, DONG Q M, et al. Effects of different forms of nitrogen addition on soil physical and chemical properties and microbial community structure of perennial alpine cultivated grassland[J]. Environmental Science, 2024, 45(6): 3595-3604
- [26] 曾红丽, 白炜, 房佳辰, 等. 氮添加对青藏高原高寒沼泽草甸土壤细菌群落的影响[J]. 西北农业学报, 2022, 31(8): 1035-1045
ZENG H L, BAI W, FANG J C, et al. Effect of nitrogen addition on soil bacterial community in alpine swamp meadow of Qinghai-Tibet Plateau[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2022, 31(8): 1035-1045
- [27] LI Z L, KANG L Y, WANG L, et al. Accelerated soil phosphorus cycling upon abrupt permafrost thaw[J]. Nature Climate Change, 2025(15): 1234-1240
- [28] 程国栋, 赵林, 李韧, 等. 青藏高原多年冻土特征、变化及影响[J]. 科学通报, 2019, 64(27): 2783-2795
CHENG G D, ZHAO L, LI R, et al. Characteristic, changes and impacts of permafrost on Qinghai-Tibet Plateau[J]. Chinese Science Bulletin, 2019, 64(27): 2783-2795
- [29] CHEN H, JU P, ZHU Q, et al. Carbon and nitrogen cycling on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Nature Reviews Earth and Environment, 2022, 3(10): 701-716
- [30] 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
- [31] 徐欢, 丁明军, 张华, 等. 高寒草原退化过程中植被和土壤因子对微生物群落的交互影响[J]. 环境科学, 2023, 45(7): 4251-4265
XU H, DING M J, ZHANG H, et al. Interactive effects of vegetation and soil factors on microbial communities during alpine steppe degradation[J]. Environmental Science, 2023, 45(7): 4251-4265
- [32] 朱锦福, 黄瑞灵, 董志强, 等. 青海湖高寒湿地土壤细菌群落对氮添加的响应[J]. 生态环境学报, 2022, 31(6): 1101-1109
ZHU J F, HUANG R L, DONG Z Q, et al. Response of the soil bacterial community to nitrogen addition in alpine wetland of Qinghai lake[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2022, 31(6): 1101-1109
- [33] 林昕, 董强, 王平, 等. 氮、磷添加对青藏高原高寒草甸丛枝菌根真菌群落的影响[J]. 华南农业大学学报, 2020, 41(2): 95-103
LIN X, DONG Q, WANG P, et al. Effects of nitrogen and phosphorus additions on arbuscular mycorrhizal fungi community in the alpine meadow in Qinghai-Tibetan plateau[J]. Journal of South China Agricultural University, 2020, 41(2): 95-103
- [34] WEI G S, LI M C, SHI W C, et al. Similar drivers but different effects lead to distinct ecological patterns of soil bacterial and archaeal communities[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020(144): 107759
- [35] 康巍巍, 王庆贵, 邢亚娟. 氮添加对土壤和根际微生物群落结构影响的研究进展[J]. 世界生态学, 2022, 11(2): 180-193
KANG W W, WANG Q G, XING Y J. Research progress on the effects of nitrogen addition on soil and rhizosphere microbial community structure[J]. International Journal of Ecology, 2022, 11(2): 180-193
- [36] 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率[J]. 生态学报, 2024, 44(4): 1737-1746
SUN Q X, DAI H, ZENG Q X, et al. The influence of soil microbial community structure on microbial carbon use efficiency under nitrogen addition[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1737-1746
- [37] 王学良, 潘钰, 窦龙涛, 等. 氮沉降和氮添加对土壤微生物的影响[J]. 农业科学, 2022, 12(7): 634-642
WANG X L, PAN Y, DOU L T, et al. Effects of nitrogen deposition and addition on soil microorganisms[J]. Agricultural Sciences, 2022, 12(7): 634-642
- [38] MA X, SONG Y, SONG C, et al. Effect of nitrogen addition on soil microbial functional gene abundance and community diversity in permafrost peatland[J]. Microorganisms, 2021, 9(12): 2498
- [39] LI H, HASBAGAN G, HU G Z. Warming enhances the effects of nitrogen addition on fungal but not on bacterial diversity in an alpine meadow[J]. Basic and Applied Ecology, 2025(84): 110-120
- [40] ZHOU Z, WANG C, ZHENG M, et al. Patterns and mechanisms of responses by soil microbial communities to nitrogen addition[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017(115): 433-441
- [41] SONG B, LI Y, YANG L Y, et al. Soil acidification under long-term N addition decreases the diversity of soil bacteria and fungi and changes their community composition in a semiarid grassland[J]. Microbial Ecology, 2023, 85(1): 221-231
- [42] YUAN X, KNELMAN J E, WANG D L, et al. Patterns of soil bacterial richness and composition tied to plant richness, soil nitrogen, and soil acidity in alpine tundra[J]. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2017, 49(3): 441-453
- [43] ZHANG D Y, WANG L, QIN S Q, et al. Microbial nitrogen and phosphorus co-limitation across permafrost region[J]. Global Change Biology, 2023, 29(14): 3910-3923
- [44] WANG J Q, SHI X Z, ZHENG C Y, et al. Different responses of soil bacterial and fungal communities to nitrogen deposition in a subtropical forest[J]. Science of the Total Environment, 2021(755): 142449
- [45] DELTEDESCO E, KEIBLINGER K M, PIEPHO H P, et al. Soil microbial community structure and function mainly respond to indirect effects in a multifactorial climate manipulation experi-

- ment[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020(142):107704
- [46] LIU W X, LIU L L, YANG X, et al. Long-term nitrogen input alters plant and soil bacterial, but not fungal beta diversity in a semiarid grassland[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(16): 3939-3950
- [47] CHENG B H, LIU H Y, BAI J, et al. Soil fungal composition drives ecosystem multifunctionality after long-term field nitrogen and phosphorus addition in alpine meadows on the tibetan plateau[J]. *Plants*, 2022, 11(21):2893
- [48] 国显宝, 韩冰, 逯新民, 等. 氮添加对青藏高原高寒草甸丛枝菌根真菌群落的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(7):2054-2061
- GUO X B, HAN B, LU X M, et al. The effects of nitrogen addition on arbuscular mycorrhizal fungal communities in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(7):2054-2061
- [49] 卢慧, 赵珩, 盛玉钰, 等. 基于高通量测序的两种高寒草甸土壤原核生物群落特征研究[J]. *生态学报*, 2018, 38(22):8080-8087
- LU H, ZHAO H, SHENG Y Y, et al. Soil prokaryotic community characteristics in two alpine meadow types based on high-throughput sequencing techniques [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(22):8080-8087
- [50] 李娅聪. 青藏高原不同空间尺度原核微生物地理分布格局及其构建机制研究[D]. 兰州:兰州大学, 2022:4-6
- LI Y C. Study on geographical distribution pattern and assembly mechanism of prokaryotic microorganisms at different spatial scales on the Tibetan Plateau[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2022:4-6
- [51] IQBAL A, REHMAN M M U, WANG W, et al. Compartment-specific archaeal responses to alpine wetland grasslandification reveal distinct taxonomic, functional, and network reorganization across soil-root interfacial continua [J]. *Journal of Advanced Research*, 2026(6):475-488
- [52] WANG B, CHEN C, XIAO Y M, et al. Trophic relationships between protists and bacteria and fungi drive the biogeography of rhizosphere soil microbial community and impact plant physiological and ecological functions[J]. *Microbiological Research*, 2024(280):127603
- [53] 向雪梅, 德科加, 林伟山, 等. 增温对青藏高原高寒草甸土壤微生物群落的影响[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(6):1681-1690
- XIANG X M, DE K J, LIN W S, et al. The impact of warming on soil microbial communities in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(6):1681-1690
- [54] 尹亚丽, 王玉琴, 李世雄, 等. 围封对退化高寒草甸土壤微生物群落多样性及土壤化学计量特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(1):127-136
- YIN Y L, WANG Y Q, LI S X, et al. Effects of enclosing on soil microbial community diversity and soil stoichiometric characteristics in a degraded alpine meadow [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(1):127-136
- [55] 李惠霖, 张曦瑜, 沈幸, 等. 氮肥减施对库勒香梨成熟期果园土壤细菌群落结构的影响[J]. *南方农业学报*, 2024, 55(10):3071-3083
- LI H L, ZHANG X Y, SHEN X, et al. Effects of nitrogen fertilizer reduction on the structure of soil bacterial communities in Korla fragrant pear orchard at ripening stage [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2024, 55(10):3071-3083
- [56] YIN H B, XU M Y, HUANG Q Y, et al. Response of soil bacteria to short-term nitrogen addition in nutrient-poor areas [J]. *Microorganisms*, 2025, 13(1):56
- [57] 束红梅, 张国伟, 杨长琴, 等. 麦秸还田下施氮量对花生结荚期土壤养分及细菌群落结构的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2024, 46(6):1348-1356
- SHU H M, ZHANG G W, YANG C Q, et al. Effects of nitrogen application under wheat straw return on soil nutrients and bacterial community structure at peanut pod setting stage [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2024, 46(6):1348-1356
- [58] FIERER N, BRADFORD M A, JACKSON R B. Toward an ecological classification of soil bacteria [J]. *Ecology*, 2007, 88(6):1354-1364
- [59] TRESEDER K K, LENNON J T. Fungal traits that drive ecosystem dynamics on land [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2015, 79(2):243-262
- [60] ZHANG X F, XU S J, LI C M, et al. The soil carbon/nitrogen ratio and moisture affect microbial community structures in alkaline permafrost-affected soils with different vegetation types on the Tibetan plateau [J]. *Research in Microbiology*, 2014, 165(2):128-139
- [61] 王英成, 姚世庭, 金鑫, 等. 三江源区高寒退化草甸土壤细菌多样性的对比研究[J]. *生态环境学报*, 2022, 31(4):695-703
- WANG Y C, YAO S T, JIN X, et al. Comparative study on soil bacterial diversity of degraded alpine meadow in the Sanjiangyuan Region [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2022, 31(4):695-703
- [62] 王占青, 张杰雪, 杨雪莲, 等. 高寒草甸不同斑块草地土壤微生物多样性特征研究[J]. *草地学报*, 2021, 29(9):1916-1926
- WANG Z Q, ZHANG J X, YANG X L, et al. Characteristics of soil microbial diversity in different patches of alpine meadow [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(9):1916-1926
- [63] GEORGOPOULOS K, BEZEMER T M, VESTERDAL L, et al. Soil microbes and nutrient inputs influence root nodulation and tree performance in *Alnus glutinosa* [J]. *Applied Soil Ecology*, 2025(215):106466
- [64] 解桂秋, 高仁钧, 毕云枫, 等. 古细菌 *Aeropyrum pernix* K1超嗜热酯酶APE1547的稳定性[J]. *高等学校化学学报*, 2008(1):109-112
- XIE G Q, GAO R J, BI Y F, et al. Stability of a hyperthermophilic esterase ape1547 from an archaeon *Aeropyrum pernix* K1 [J]. *Chemical Journal of Chinese Universities*, 2008(1):109-112
- [65] 东秀珠, 李猛, 向华, 等. 探秘生命的第三种形式——我国古菌研究之回顾与展望[J]. *中国科学:生命科学*, 2019, 49(11):1520-1542
- DONG X Z, LI M, XIANG H, et al. Unraveling the secrets of the third form of life——A review and future perspective on archaeal research in China [J]. *Scientia Sinica(Vitae)*, 2019, 49(11):1520-1542