

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2023.05.006

铁文周, 黄雪娇, 黄金兰, 等. 亚热带地区土壤硝酸盐异化还原成铵速率的空间差异和驱动因素. 土壤, 2023, 55(5): 974–982.

亚热带地区土壤硝酸盐异化还原成铵速率的空间差异和驱动因素^①

铁文周, 黄雪娇*, 黄金兰, 蒋代华

(广西大学农学院, 南宁 530004)

摘要: 土壤硝酸盐异化还原成铵(DNRA)是生态系统土壤氮转化的重要途径, 理清环境因素对土壤 DNRA 速率的影响意义重大。本研究通过收集 246 项试验观测值采用整合分析方法(Meta-analysis)研究了亚热带地区不同生态系统中 DNRA 速率的变化范围及其影响因素。结果表明: 纬度对亚热带土壤 DNRA 速率无显著影响; 土壤 pH、全氮(TN)、SOC/NO₃-N、Fe(II)、阳离子交换量(CEC)、易氧化有机碳(EOC)、有效磷(AP)、黏粒含量和年平均气温(MAT)的增加均会促进 DNRA 速率; 年平均降水量(MAP)和土壤 NH₄⁺-N 含量的增加会抑制土壤 DNRA 速率。此外, 环境因子对 DNRA 速率的影响随生态系统的不同表现出较大差异。结构方程模型分析结果显示, SOC/NO₃-N 是 DNRA 主要驱动因素, pH、NH₄⁺-N、MAP 和 MAT 对土壤 DNRA 也有较大影响。

关键词: 土壤; 氮素保留; DNRA 速率; 气候因素; 土壤性质

中图分类号: S154.1; Q142.3 **文献标志码:** A

Spatial Difference and Driving Factors of Soil Nitrate Dissimilation to Ammonium in Subtropical Area

TIE Wenzhou, HUANG Xuejiao*, HUANG Jinlan, JIANG Daihua

(College of Agriculture, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: The dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) is a vital pathway for soil nitrogen transformation in ecosystems. Clarifying the impact of environmental factors on soil DNRA rates is urgent and significant. In this study, 246 experimental observation data were collected to investigate the variation ranges of DNRA rates and their influencing factors in different ecosystems in the subtropical regions using meta-analysis. The results showed that latitude had no significant effect on subtropical soil DNRA rate. The increase in mean annual temperature (MAT), pH, total nitrogen (TN), SOC/NO₃⁻-N, Fe(II), cation exchange capacity (CEC), easily oxidizable organic carbon (EOC), available phosphorus (AP), and soil clay content promoted DNRA rate. However, the increase of mean annual precipitation (MAP) and soil NH₄⁺-N content inhibited soil DNRA. In addition, the effects of environmental factors on DNRA rates were complicated in different ecosystems. Structural equation model analysis revealed that SOC/NO₃⁻-N was the main driving factor of DNRA, and MAP, MAT, pH, and NH₄⁺-N also had a significant influence on soil DNRA.

Key words: Soil; Nitrogen retention; DNRA rate; Climatic factor; Soil property

为追求作物高产, 大量化学氮肥被施入土壤, 导致土壤易积累移动性强的硝态氮(NO₃⁻-N), 显著增加氮素损失风险^[1], 导致生态环境的恶化、温室效应、地下水中 NO₃⁻ 的污染以及生物多样性丧失等^[2-4]。已有研究发现, 土壤微生物除可同化固持 NO₃⁻-N 外^[5],

还能通过硝酸盐异化还原成铵(Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammonium, DNRA)途径将 NO₃⁻-N 还原成可被土壤胶体吸附的铵态氮(NH₄⁺-N)^[6], 该过程可将土壤中 3.9% ~ 84.4% 的 NO₃⁻-N 还原成 NH₄⁺-N, 能有效缓解全球气候变暖 and 维持土壤生态系统氮素

①基金项目: 国家自然科学基金项目(42107333), 广西自然科学基金项目(2022GXNSFBA035606)和巴马县人才科技计划项目(20220031)资助。

* 通讯作者(hxuejiao0412@sina.com)

作者简介: 铁文周(1997—), 男, 甘肃陇南人, 硕士研究生, 主要研究方向为土壤氮循环。E-mail:twenzhou@163.com

平衡^[7-10]。

DNRA 途径作为氮循环的重要中间过程,广泛存在于农田、森林、草地、湿地与沙漠等生态系统^[8, 11-13]。近年来国内外学者对 DNRA 途径研究表明,土壤 DNRA 主要受气候因素(温度、降水等)与土壤性质(pH、土壤质地、碳源、氮源、有机质和碳氮比(C/N)等)的影响,因受气候、土壤性质与植被类型等因素影响导致不同研究结果存在差异。有研究认为,高 C/N、高浓度 Fe^{2+} 和 S^{2-} 可促进水田土壤中 DNRA 途径获得更多的 NO_3^- 底物^[14-16],而 Chen 等^[17]研究表明,旱地土壤中 DNRA 速率与降水、土壤黏粒含量、有机碳含量及总碳与硝态氮比(C/ NO_3^- -N)呈正相关,且认为碳与 NO_3^- -N 的有效性及厌氧条件对 DNRA 至关重要。另外,一些学者研究发现 pH 升高会促进 DNRA 速率^[18-19],而一些研究又表明 pH 与 DNRA 无相关性^[20-22]。Chen 等^[17]与 Bai 等^[18]发现 C/ NO_3^- -N 升高可显著促进 DNRA 速率,而 Friedl 等^[7]发现氧化还原电位在调节 DNRA 途径中比 C/ NO_3^- -N 更重要,且高还原电位更易促进 DNRA 反应^[23]。可见,研究结果的差异反映了单个研究的不确定性与较大偏差,不能很好地描述环境因素与 DNRA 速率的普遍规律。整合分析(Meta-analysis)是将许多独立研究的试验数据提取出来进行定量综合分析的方法,可获得高质量的、具有普适性的综合分析结果。

我国亚热带地区面积约 $2.4 \times 10^6 \text{ km}^2$, 占全国土地面积的 1/4, 包含旱耕地、林地、水田和湿地等多种生态系统,是我国粮食、经济作物和林牧业发展的主要基地^[24-25]。该地区植物生产力旺盛、生物量大,促使土壤氮成为易耗竭和限制植物生长的营养元素之一^[26-27],且土壤中氧化物含量较高、水热条件充足、氮肥投入过大等加剧了土壤中含氮化合物的迁移与转化^[28-30]。促进土壤 DNRA 途径,有助于减少亚热带地区土壤 NO_3^- -N 的流失和 N_2O 的排放,对维持生态系统的健康和保护环境具有十分重要的意义。因此,有必要对亚热带土壤 DNRA 地块尺度上的研究进行整合分析,综合评估各生态系统土壤 DNRA 的影响因素。

1 材料与方法

1.1 数据收集

本研究采用中国知网、Web of Science、维普网、Google 学术和万方数据知识服务平台等中英文数据库,通过关键词“土壤硝酸盐异化还原成铵”“硝酸盐还原”“硝酸盐铵化”或“土壤 DNRA”进行检索,

截至日期为 2022 年 10 月 30 日,去除重复后共获得 453 篇相关论文。然后按以下收集标准进行数据筛选:①土壤 DNRA 试验样地分布在亚热带地区;②土壤 DNRA 试验样本土壤来自表层土(0~20 cm);③进行 DNRA 试验时,土壤样本需预培养以消除外部环境的干扰;④为减少实验室与真实环境的数据误差,添加 ^{15}N 同位素后需 48 h 内测定。筛选后最终获得 57 项研究。本研究除直接从文章的文本或表格中提取数据外,还借助图形数字化软件 GetData Graph Digitizer(<http://getdata-graph-digitizer.com/>)间接提取,数据主要包括土壤 DNRA 速率(mg/(kg·d)),地理坐标经纬度(°),气候因子如年平均降水量(Mean Annual Precipitation, MAP, mm)、年平均气温(Mean Annual Temperature, MAT, °C),土壤性质如黏粒含量(Clay, %)、pH、有机碳(SOC, g/kg)、全氮(TN, g/kg)、有效磷(AP, mg/kg)、 NH_4^+ -N(mg/kg)、 NO_3^- -N(mg/kg)、SOC/ NO_3^- -N、Fe(II) (mg/kg)和土壤阳离子交换量(CEC, cmol/kg)等指标。若研究中无 MAT 和 MAP 的数据,则根据研究地点经纬度从世界气候数据集(<https://www.worldclim.org/>)中提取。数据库主要包括 57 项研究的 246 项观测数据,其中包括旱耕地(24.8%)、林地(26.0%)、水田(25.2%)和湿地(24.0%)生态系统(图 1)。

1.2 数据处理与统计分析

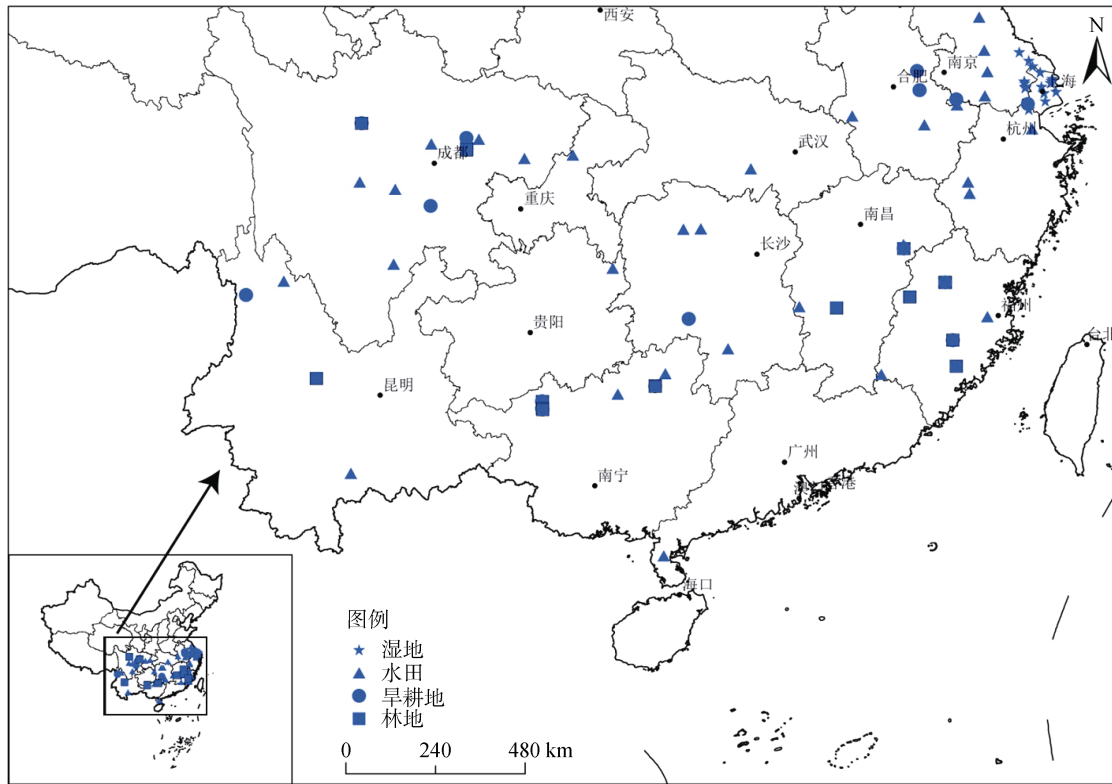
收集的数据除纬度和 pH 外,其余指标取自然对数消除异方差,通过 Kruskal-Wallis 秩和检验使数据符合正态分布,并去除离群值。根据不同生态系统将数据进行分类,计算平均 DNRA 速率并绘制各个生态系统的速率分布图,采用 SPSS 22.0 软件通过 One-way ANOVA 的 LSD 法进行差异显著检验。

利用线性混合效应模型^[31]分析 DNRA 速率与地理位置、气候因素、土壤性质的定量关系,将环境因子作为固定效应,不同的研究作为随机效应。线性混合效应模型为:

$$\ln R = \beta_0 + \beta_1 \times \ln X + \pi_{\text{study}} + \varepsilon$$

式中: β_0 、 β_1 、 π_{study} 和 ε 分别是截距、斜率值、随机效应和随机误差; X 是环境因素, study 是不同的研究,防止同一研究中观测值自相关。

通过结构方程模型分析土壤 DNRA 速率与环境因子的多变量关系。结构方程模型包含了气候因素、土壤性质对 DNRA 途径的直接影响,以及气候通过改变土壤性质对 DNRA 作用的间接影响。结构方程模型的环境因素为固定效应,不同的研究为随机效应,通过去除环境中的冗余因素获得最优结构方程模型^[32]。



(该图基于自然资源部标准地图服务网站下载的审图号为GS(2019)1822的标准地图制作，底图无修改)

图 1 研究区示意图

Fig.1 Schematic map of study areas

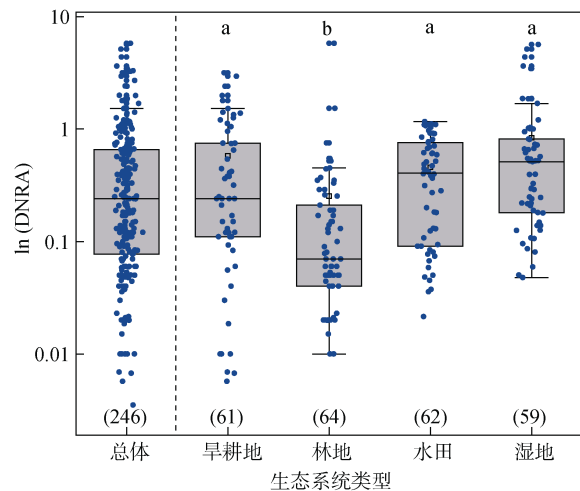
本研究借助 GetData Graph Digitizer 4.2 获取论文图形数据，采用 Excel 2016 收集数据并建立数据集；使用 Rstudio 2022.02.0 中“ggplot2”包的进行作图，“lme4”包完成线性混合效应模型，“piecewiseSEM”包建立结构方程模型。

2 结果与讨论

2.1 亚热带地区不同生态系统中土壤 DNRA 速率

亚热带地区土壤硝酸盐还原的研究主要集中在旱耕地、林地、水田和湿地生态系统，土壤 DNRA 平均速率为 0.56 mg/(kg·d)(以 N 计，下同)(图 2)。不同生态系统中土壤 DNRA 速率存在差异，由高到低分别为：湿地(0.83 mg/(kg·d))>旱耕地(0.57 mg/(kg·d))>水田(0.46 mg/(kg·d))>林地(0.25 mg/(kg·d))，其中，湿地 DNRA 速率最高，林地土壤 DNRA 速率最低，旱耕地、水田、湿地 3 种生态系统土壤 DNRA 速率无显著差异。湿地 DNRA 速率最高是由于长期的淹水环境导致土壤处于厌氧环境(氧化还原电位(Eh)低)中，终端电子受体短缺，进而导致系统中反硝化微生物的代谢途径从反硝化向 DNRA 转移以获取更多能量^[33-36]。但少部分研究表明，DNRA 在低 Eh 环境中并不占主导地位^[12, 23]，可能还受到其他因

素影响。水田由于干湿交替导致 Eh 变化较大，因此 DNRA 速率与旱耕地系统差异不显著。本研究收集的部分 Eh 较高的旱耕地土壤仍呈现出较高的 DNRA 速率(图 2)，这可能是人为管理措施影响促成，如不同程度的有机肥与秸秆处理样地之后能显著提高土壤 DNRA 速率^[10, 20, 37]。



(图中括号内的数字为该生态系统 DNRA 数据的样本量，上方不同小写字母表示不同生态系统间差异显著(P<0.05))

图 2 亚热带地区不同生态系统中的土壤 DNRA 速率

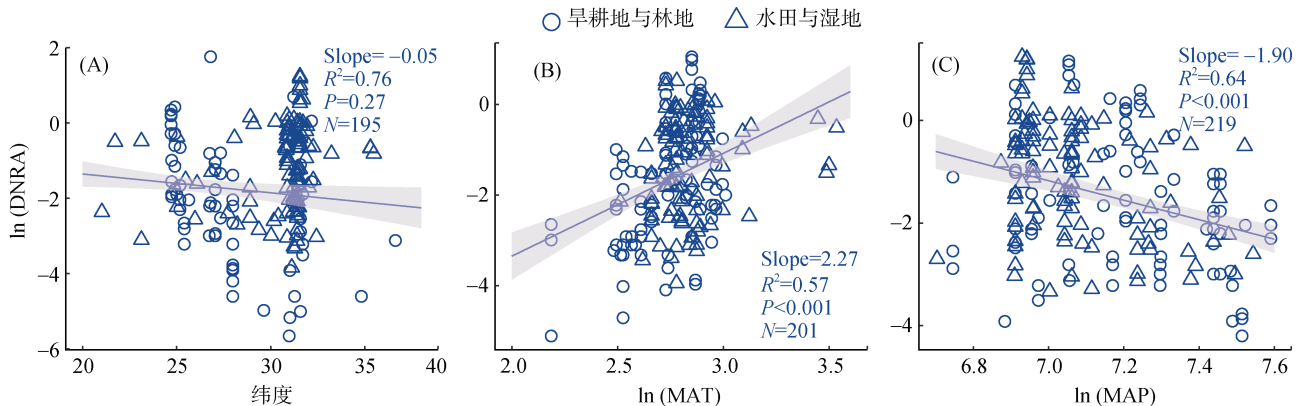
Fig.2 Soil DNRA rates in different ecosystems in subtropical regions

2.2 亚热带地区纬度和气候因子对土壤 DNRA 速率的影响

旱耕地与林地生态系统中, 土壤 DNRA 速率从低纬度到高纬度呈下降趋势($P < 0.001$), 但总体土壤 DNRA 速率与纬度无显著相关性(图 3A), 这与前人的研究结果一致^[31, 38], 可能是由于中国亚热带纬度跨度小, 水热条件差异微小, 且水田 DNRA 的研究主要集中在北亚热带地区导致的。目前有关 DNRA 速率随纬度变化的研究在不同尺度上均有报道, 但已有结论不一致。如, Li 等^[22]研究发现, 中国不同气候梯度水田 DNRA 速率随纬度升高而增强, 而 Cheng 等^[38]对全球尺度的分析结果表明, DNRA 速率随纬度升高而减弱, 若仅考虑北半球可明显看出二者相关性较差。造成这一矛盾结果的可能性原因有两个: 一是目前研究的数据样本不够多, 统计分析存在较大的

误差; 二是 DNRA 反应速率太低不支撑在纬度带上进行分析。

MAT 和 MAP 作为重要的气候因素在全球尺度上对土壤氮循环产生重大影响^[31, 38]。本研究分析了亚热带地区土壤 DNRA 对 MAT 和 MAP 的响应, 结果如图 3B、3C 所示。DNRA 速率会随 MAT 的升高而增强, 这种现象在水田与湿地土壤中更加明显(图 3B), 近年来大量研究也报道了类似的现象, 这可能是由于温度影响系统中的微生物活性, 进而影响 DNRA 过程^[39-41]。亚热带地区 MAP 普遍高于 1 000 mm, 且 DNRA 速率随 MAP 的增加显著降低($P < 0.001$, 图 3C), 与近期的研究结果相似^[22, 42], 可能是由于降水量增加降低了土壤微生物生物量碳(MBC)含量^[43-44], 进而抑制 DNRA 速率^[19], 也可能是由于集中降水造成表层土壤 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的流失^[45-46], 从而抑制 DNRA 速率。



(图 3 和图 4 中, 除纬度和 pH 外, 其他指标取自然对数; 图中直线为拟合趋势线, 灰色区域为 95% 置信区间)

图 3 亚热带地区土壤 DNRA 对纬度与气候因子的响应

Fig. 3 Responses of soil DNRA to latitude and climatic factors in subtropical regions

2.3 亚热带地区土壤性质对 DNRA 速率的影响

在亚热带地区, 土壤 DNRA 速率随着 pH 的增加而显著增加($P < 0.001$, 图 4A; 图 5)。Zhang 等^[47]研究表明, 相比酸性土壤(pH 4.7), 偏碱性土壤中 DNRA 是土壤 NO_3^- 还原的主要途径; Bai 等^[18]在添加秸秆的土壤中也发现, 碱性土壤微生物的 DNRA 活性要强于酸性土壤。这是由于高 pH 会增强 DNRA 微生物活性从而促进其对反硝化底物 NO_3^- 的竞争能力^[48-49], 而低 pH 土壤中因为氨氧化微生物氨单加氧酶(AMO)的底物(NH_3)含量非常低^[50], 土壤硝化速率较低导致 DNRA 的底物(NO_3^-)缺乏。本研究表明, DNRA 速率与土壤 CEC($P < 0.001$, 图 4F)和黏粒含量($P = 0.022$, 图 4J)呈正相关, 这可能是由于土壤质地会影响黏粒与有机质的结合或者土壤微生物活性, 从而对氮转化速率产生影响^[51-53], 而土壤 CEC 可能会间接调控土壤环境(含水量、透气性及氧化还原电位)

进而影响 DNRA 速率^[53]。

Rütting 等^[21]指出, 碳作为微生物的能量来源, 是影响硝酸盐还原途径的关键因素。在无氧硝酸盐还原反应中, 反硝化过程只需 $5e^-$, 而 DNRA 过程需 $8e^-$ 。当 $\text{C}/\text{NO}_3\text{-N}$ 比值较高时, DNRA 微生物与 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的亲合力更高, $\text{NO}_3\text{-N}$ 作为电子受体会接收更多的电子从而促进 DNRA^[13, 54]。Yoon 等^[55]证实, 在 $\text{NO}_3\text{-N}$ 受限($\text{C}/\text{NO}_3\text{-N}$ 较高)条件下, DNRA 占主导地位, 而当碳含量受限时, 反硝化则占主导地位。本研究结果表明, DNRA 速率与 $\text{SOC}/\text{NO}_3\text{-N}$ 呈显著正相关($P < 0.001$, 图 4C), 验证了碳源在硝酸盐还原中起关键作用的结论^[56]。不同活性碳源对 DNRA 影响差异较大^[21, 33, 57]。EOC 作为土壤中不稳定、易分解的碳源, 易被微生物代谢利用^[58-59], 本研究发现, 当 EOC 含量升高时, DNRA 速率也随之增强($P = 0.004$, 图 4G), 这可能是 EOC 易被 DNRA 微生物分解, 为

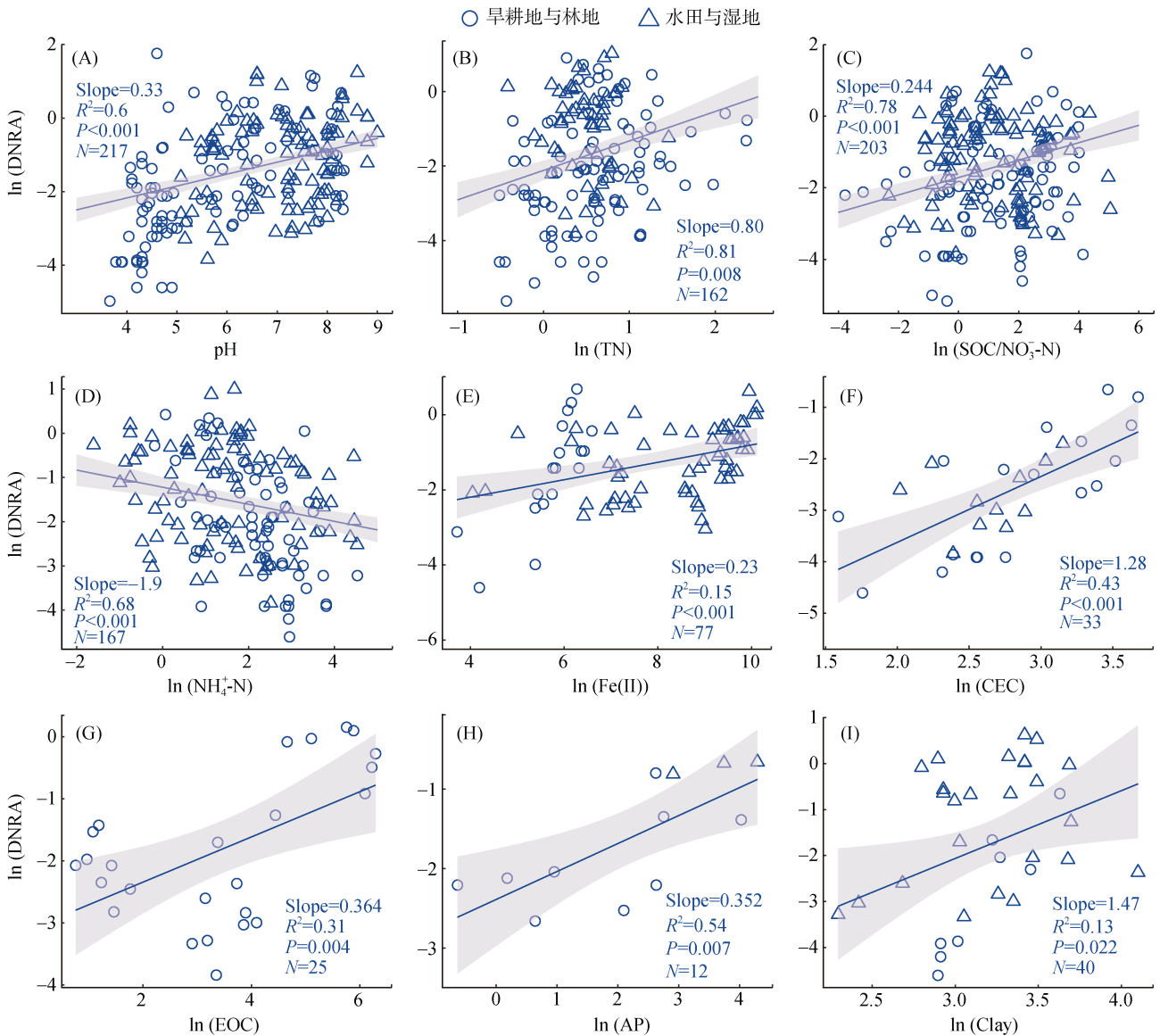


图 4 土壤性质对 DNRA 速率的影响

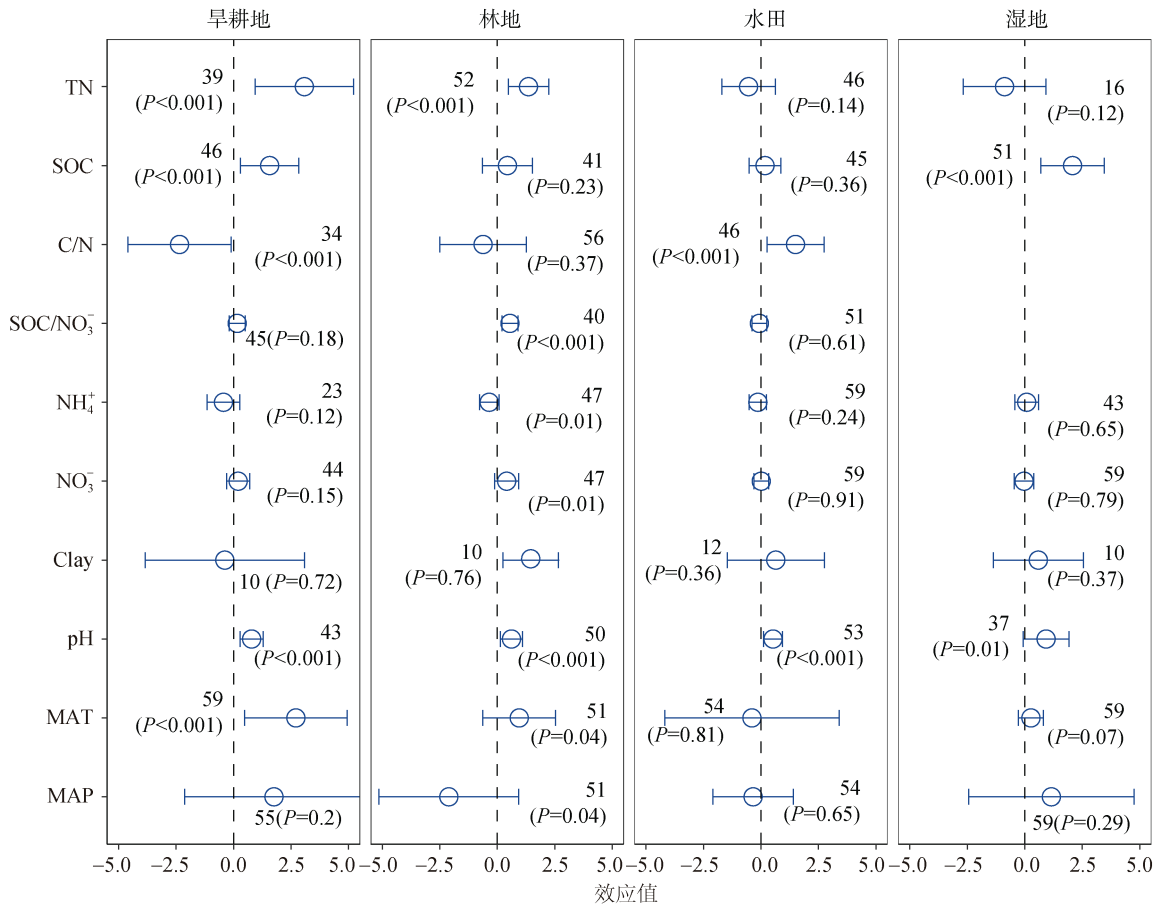
Fig. 4 Effects of soil properties on DNRA rates

反应提供电子从而促进 NO₃⁻-N 的还原^[58, 60]。

前人研究发现,土壤 TN 对 DNRA 有一定影响^[61],而本研究仅在旱耕地和林地土壤发现 TN 能显著促进 DNRA($P<0.001$, 图 5)。这是由于在含水量低的土壤中 TN 会影响微生物生物量氮^[62],进而间接调节土壤 DNRA^[63-64];而在含水量较高的土壤中, TN 对微生物生物量氮的影响很小^[65]。图 5 中还显示,旱耕地土壤中 DNRA 速率会随 SOC 含量增加而显著提高,此现象进一步说明旱耕地土壤中 NO₃⁻-N 过剩。此外,本研究还发现,土壤 NH₄⁺-N 会显著抑制 DNRA($P<0.001$, 图 4D),且这种抑制作用在旱耕地与林地生态系统中更明显(图 5),与 Cheng 等^[38]的研究结果一致。但部分研究表明, NH₄⁺-N 含量与 DNRA 无相关性^[20, 42, 66],表明 NH₄⁺-N 可能不是 DNRA 途径决定

性因素。

由土壤微生物主导的 NO₃⁻-N 还原途径中,土壤电子供应能力很大程度上决定了 DNRA 在硝酸盐还原途径中的占比^[67]。有研究报道,水田土壤微生物可利用 Fe(II)作为电子供体与硝酸盐还原相耦合^[68]。本研究中,土壤 Fe(II)含量能显著促进 DNRA 速率($P<0.001$, 图 4E),表明体系中较高的 Fe(II)含量能促进 DNRA 微生物获取更多电子还原 NO₃⁻-N。目前,相比旱地土壤 DNRA 对 Fe(II)的响应,更多的研究集中在水田土壤中^[14, 22, 68],这是由于旱地土壤中 Fe(II)含量极低,对 DNRA 的影响不大,也反映出水田土壤中 Fe(II)作为电子供体对 NO₃⁻-N 还原具有独特的意义。此外,本研究发现,土壤 AP 含量与 DNRA 速率呈正相关($P<0.01$, 图 4H)。而 AP 在亚热带土壤



(小圆点表示土壤 DNRA 速率与环境因子之间的效应，水平线段表示效应值 ± 95% 置信区间。当区间范围与虚线不相交时，效应达到显著水平(P<0.05)。括号内的数值为 P 值，括号外的数据为样本量)

图 5 亚热带地区不同生态系统中环境因子对 DNRA 的影响

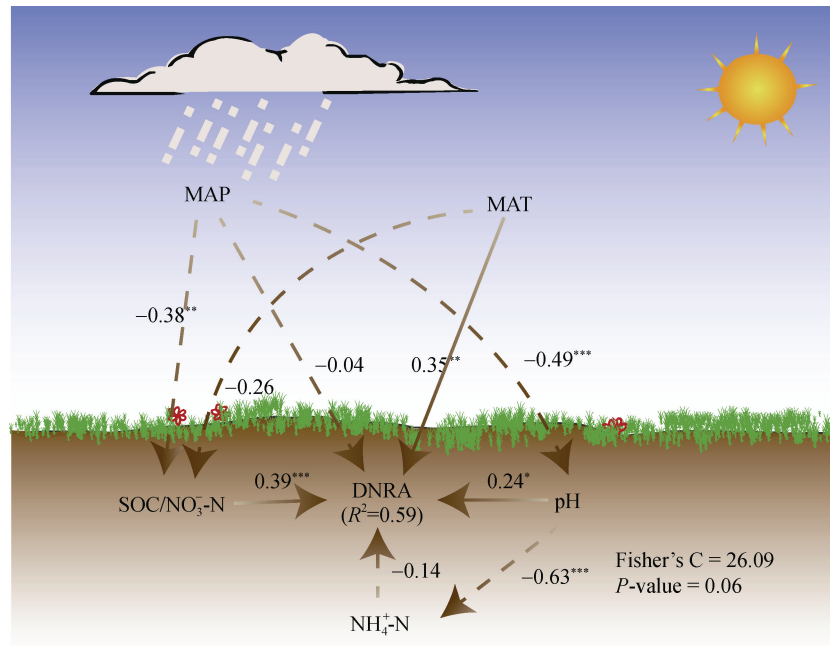
Fig. 5 Effects of environmental factors on DNRA in different ecosystems in subtropical regions

中含量较低，因此，人为管理或凋落物中磷的释放可能在控制生态位分离和微生物功能方面发挥关键作用^[69-70]。Yuan 等^[71]研究表明，Fe(II)耦合的 DNRA 途径使铁磷络合物解体，导致水体中磷含量增加，土壤中是否存在这一过程还有待进一步验证。

2.4 亚热带地区土壤 DNRA 与环境因素之间的多元关系

通过建立结构方程模型进一步分析土壤 DNRA 速率与环境因子间的多元关系，结果如图 6 所示。SOC/NO₃⁻-N、MAT、pH 的升高可显著促进土壤 DNRA 速率(P<0.001)，而 NH₄⁺-N 和 MAP 的升高会抑制土壤 DNRA 速率。亚热带土壤 DNRA 的首要影响因素是 SOC/NO₃⁻-N，其直接与间接效应的总系数(Total Coefficient, TC)为 0.39，pH(TC=0.33)对 DNRA 的影响仅次于 SOC/NO₃⁻-N，其他重要驱动因素为 MAP(TC= -0.31)、NH₄⁺-N(TC= -0.14)、MAT(TC= 0.25)。综合环境因子对亚热带土壤 DNRA 速率的解释率为 59%。

结构方程模型不仅可以描述环境变量与土壤 DNRA 速率的直接关系，还可判断环境因素之间的相互关系。从图 6 中可看出，MAT 与 MAP 会通过影响 SOC/NO₃⁻-N 间接调控 DNRA 过程。其中 MAT 升高会显著抑制 SOC/NO₃⁻-N 升高，这可能是由于环境温度升高使 DNRA 微生物代谢进而提高反应速率^[14, 40]。MAP 主要通过影响土壤 pH 间接调控 DNRA，二者呈显著负相关(P<0.001)，pH 与土壤 DNRA 速率呈正相关，这可能是由于降水量增加会导致碱性阳离子淋失增强，从而加剧土壤酸化^[72]，进而抑制 DNRA 微生物生长与代谢。Zhang 等^[47]研究发现在降水量低、pH 高的土壤中 DNRA 速率更高，另外，Li 等^[22]研究我国不同气候梯度下稻田土壤的 DNRA 途径，结果表明，DNRA 途径的差异几乎完全可被土壤变量解释，且认为气候梯度下稻田土中氮素还原过程空间差异的控制因素是土壤变量，而非气候，这可能是空间尺度范围较小引起的。本研究建立的模型进一步说明降水量主要通过影响土壤 pH 间接调节 DNRA 过



(图中实线表示正向影响, 虚线表示负向影响, 箭头旁边的数字是标准化系数, *, **, ***分别代表 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 显著性水平)

图 6 亚热带地区土壤 DNRA 的环境因素驱动分析

Fig. 6 Analysis of environmental factors driving soil DNRA in subtropical regions

程。总之, DNRA 在降水量相对较低且 pH 较高的土壤中更容易发生, 这再次验证了上文线性混合效应模型的分析结果。

3 结论

1) 亚热带地区旱耕地、林地、水田和湿地 4 种不同生态系统中土壤 DNRA 速率的大小排序为: 湿地 > 旱耕地 > 水田 > 林地。

2) 气候因素中的 MAT 的升高会显著促进土壤 DNRA, 而 MAP 的升高则显著抑制 DNRA; 土壤理化性质对 DNRA 的影响表现为: 土壤 pH、SOC/NO₃-N、CEC 及 TN、Fe(II)、EOC、AP、Clay 含量均与土壤 DNRA 速率呈正相关, NH₄⁺-N 含量与土壤 DNRA 速率呈负相关。

3) 环境因素对亚热带地区土壤 DNRA 速率的影响顺序为: SOC/NO₃-N > pH > MAP > MAT > NH₄⁺-N, 其中气候因素 MAP 主要通过调节土壤性质间接影响 DNRA 过程。

参考文献:

[1] Beekman F, Motte H, Beekman T. Nitrification in agricultural soils: Impact, actors and mitigation[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2018, 50: 166–173.

[2] Liang K M, Zhong X H, Huang N R, et al. Nitrogen losses and greenhouse gas emissions under different N and water

management in a subtropical double-season rice cropping system[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 609: 46–57.

- [3] Liu H Y, Meng C, Wang Y, et al. Multi-spatial scale effects of multidimensional landscape pattern on stream water nitrogen pollution in a subtropical agricultural watershed[J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, 321: 115962.
- [4] 魏静, 郭树芳, 翟丽梅, 等. 有机无机肥配施对水稻氮素利用率与氮流失风险的影响[J]. *土壤*, 2018, 50(5): 874–880.
- [5] Reay M K, Charteris A F, Jones D L, et al. ¹⁵N-amino sugar stable isotope probing (¹⁵N-SIP) to trace the assimilation of fertiliser-N by soil bacterial and fungal communities[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 138: 107599.
- [6] Denk T R A, Mohn J, Decock C, et al. The nitrogen cycle: A review of isotope effects and isotope modeling approaches[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 105: 121–137.
- [7] Friedl J, De Rosa D, Rowlings D W, et al. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA), not denitrification dominates nitrate reduction in subtropical pasture soils upon rewetting[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 340–349.
- [8] Pandey A, Suter H, He J Z, et al. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium dominates nitrate reduction in long-term low nitrogen fertilized rice paddies[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 149–156.
- [9] Pan H W, Qin Y, Wang Y T, et al. Dissimilatory nitrate/nitrite reduction to ammonium (DNRA) pathway dominates nitrate reduction processes in rhizosphere and

- non-rhizosphere of four fertilized farmland soil[J]. Environmental Research, 2020, 186: 109612.
- [10] Shi X Z, Wang J Q, Müller C, et al. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium dominates soil nitrate retention capacity in subtropical forests[J]. Biology and Fertility of Soils, 2020, 56(6): 785–797.
- [11] 祝贵兵. 陆地和淡水生态系统新型微生物氮循环研究进展[J]. 微生物学报, 2020, 60(9): 1972–1984.
- [12] Yang W H, Ryals R A, Cusack D F, et al. Cross-biome assessment of gross soil nitrogen cycling in California ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 107: 144–155.
- [13] Pandey C B, Kumar U, Kaviraj M, et al. DNRA: A short-circuit in biological N-cycling to conserve nitrogen in terrestrial ecosystems[J]. The Science of the Total Environment, 2020, 738: 139710.
- [14] Wei Z J, Jin K, Li C L, et al. Environmental factors controlling dissimilatory nitrate reduction to ammonium in paddy soil[J]. Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2022, 22(4): 4241–4248.
- [15] Shan J, Zhao X, Sheng R, et al. Dissimilatory nitrate reduction processes in typical Chinese paddy soils: Rates, relative contributions, and influencing factors[J]. Environmental Science & Technology, 2016, 50(18): 9972–9980.
- [16] 金科, 魏志军, 马小芳, 等. 环境因子对水稻土硝酸根异化还原过程速率和分配的影响[J/OL]. 土壤学报, 2022: 1–12.
- [17] Chen Z M, Ding W X, Xu Y H, et al. Importance of heterotrophic nitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium in a cropland soil: Evidences from a ^{15}N tracing study to literature synthesis[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 91: 65–75.
- [18] Bai R, Fang Y T, Mo L Y, et al. Greater promotion of DNRA rates and *nrfA* gene transcriptional activity by straw incorporation in alkaline than in acidic paddy soils[J]. Soil Ecology Letters, 2020, 2(4): 255–267.
- [19] 李小飞, 侯立军, 刘敏. 崇明东滩湿地土壤硝酸盐异化还原成铵过程及其影响因素[J]. 环境科学学报, 2019, 39(4): 1284–1294.
- [20] Luo X S, Qian H, Wang L, et al. Fertilizer types shaped the microbial guilds driving the dissimilatory nitrate reduction to ammonia process in a Ferralic Cambisol[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 141: 107677.
- [21] Rütting T, Boeckx P, Müller C, et al. Assessment of the importance of dissimilatory nitrate reduction to ammonium for the terrestrial nitrogen cycle[J]. Biogeosciences, 2011, 8(7): 1779–1791.
- [22] Li X F, Sardans J, Gargallo-Garriga A, et al. Nitrogen reduction processes in paddy soils across climatic gradients: Key controlling factors and environmental implications[J]. Geoderma, 2020, 368: 114275.
- [23] Minick K J, Pandey C B, Fox T R, et al. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium and N_2O flux: Effect of soil redox potential and N fertilization in loblolly pine forests[J]. Biology and Fertility of Soils, 2016, 52(5): 601–614.
- [24] Zhang J B, Zhu T B, Meng T Z, et al. Agricultural land use affects nitrate production and conservation in humid subtropical soils in China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 62: 107–114.
- [25] Xu R K, Zhao A Z, Li Q M, et al. Acidity regime of the red soils in a subtropical region of southern China under field conditions[J]. Geoderma, 2003, 115(1/2): 75–84.
- [26] 陈洁, 骆土寿, 周璋, 等. 氮沉降对热带亚热带森林土壤氮循环微生物过程的影响研究进展[J]. 生态学报, 2020, 40(23): 8528–8538.
- [27] 程谊, 张金波, 蔡祖聪. 气候-土壤-作物之间氮形态契合在氮肥管理中的关键作用[J]. 土壤学报, 2019, 56(3): 507–515.
- [28] 续勇波, XU Z H, 蔡祖聪. 热带亚热带土壤氮素反硝化研究进展[J]. 生态环境学报, 2014, 23(9): 1557–1566.
- [29] 黄来明, 杨金玲, 张甘霖. 我国亚热带丘陵地区流域氮素的平衡与源汇特征[J]. 环境科学, 2010, 31(12): 2981–2987.
- [30] 高茹, 李裕元, 杨蕊, 等. 亚热带主要耕作土壤硝态氮淋失特征试验研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2012, 18(4): 839–852.
- [31] Li Z L, Zeng Z Q, Tian D S, et al. Global patterns and controlling factors of soil nitrification rate[J]. Global Change Biology, 2020, 26(7): 4147–4157.
- [32] Lefcheck J S. PiecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics[J]. Methods in Ecology and Evolution, 2016, 7(5): 573–579.
- [33] Buresh R J, Patrick Jr W H. Nitrate reduction to ammonium in anaerobic soil[J]. Soil Science Society of America Journal, 1978, 42(6): 913–918.
- [34] Buresh R J, Patrick W H. Nitrate reduction to ammonium and organic nitrogen in an estuarine sediment[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1981, 13(4): 279–283.
- [35] Tiedje J M, Sextone A J, Myrold D D, et al. Denitrification: Ecological niches, competition and survival[J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 1983, 48(6): 569–583.
- [36] Kraft B, Tegetmeyer H E, Sharma R, et al. Nitrogen cycling. The environmental controls that govern the end product of bacterial nitrate respiration[J]. Science, 2014, 345(6197): 676–679.
- [37] Wang J, Zhu B, Zhang J B, et al. Mechanisms of soil N dynamics following long-term application of organic fertilizers to subtropical rain-fed purple soil in China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 91: 222–231.
- [38] Cheng Y, Elrys A S, Merwad A R M, et al. Global patterns and drivers of soil dissimilatory nitrate reduction to ammonium[J]. Environmental Science & Technology, 2022, 56(6): 3791–3800.
- [39] Dong L F, Sobey M N, Smith C J, et al. Dissimilatory reduction of nitrate to ammonium, not denitrification or anammox, dominates benthic nitrate reduction in tropical estuaries[J]. Limnology and Oceanography, 2011, 56(1): 279–291.

- [40] Roberts K L, Kessler A J, Grace M R, et al. Increased rates of dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) under oxic conditions in a periodically hypoxic estuary[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2014, 133: 313–324.
- [41] Gardner W S, McCarthy M J. Nitrogen dynamics at the sediment-water interface in shallow, sub-tropical Florida Bay: Why denitrification efficiency may decrease with increased eutrophication[J]. *Biogeochemistry*, 2009, 95(2): 185–198.
- [42] Zhang J B, Cai Z C, Zhu T B, et al. Mechanisms for the retention of inorganic N in acidic forest soils of Southern China[J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2342.
- [43] 赵先丽, 周广胜, 周莉, 等. 盘锦芦苇湿地土壤微生物生物量 C 的季节动态[J]. *土壤通报*, 2008, 39(1): 43–46.
- [44] 许华, 何明珠, 唐亮, 等. 荒漠土壤微生物量碳、氮变化对降水的响应[J]. *生态学报*, 2020, 40(4): 1295–1304.
- [45] Ascott M J, Wang L, Stuart M E, et al. Quantification of nitrate storage in the vadose (unsaturated) zone: A missing component of terrestrial N budgets[J]. *Hydrological Processes*, 2016, 30(12): 1903–1915.
- [46] Yang S H, Wu H Y, Dong Y, et al. Deep nitrate accumulation in a highly weathered subtropical critical zone depends on the regolith structure and planting year[J]. *Environmental Science & Technology*, 2020, 54(21): 13739–13747.
- [47] Zhang J B, Lan T, Müller C, et al. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) plays an important role in soil nitrogen conservation in neutral and alkaline but not acidic rice soil[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2015, 15(3): 523–531.
- [48] 周利, 王晓侠, 周立光, 等. 旱地作物根际和非根际土壤硝酸盐异化还原成铵细菌群落组成的研究[J]. *环境科学学报*, 2019, 39(2): 527–536.
- [49] 王元涛, 王晓玲, 刘时光, 等. 人工湿地沟壕系统中硝酸盐异化还原成铵细菌群落特征研究[J]. *环境科学学报*, 2020, 40(6): 2175–2185.
- [50] Li Y Y, Chapman S J, Nicol G W, et al. Nitrification and nitrifiers in acidic soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 116: 290–301.
- [51] 黎宁, 李华兴, 朱凤娇, 等. 菜园土壤微生物生态特征与土壤理化性质的关系[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(2): 285–290.
- [52] 杨家伟, 王天巍, 包莹莹, 等. 黏粒阳离子交换量估测模型的优化研究[J]. *土壤学报*, 2021, 58(2): 514–525.
- [53] 赵婷, 张军辉, 王芳, 等. 全球森林土壤氮素总转化速率的调控因素及空间分布[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(12): 3746–3756.
- [54] Putz M, Schleusner P, Rütting T, et al. Relative abundance of denitrifying and DNRA bacteria and their activity determine nitrogen retention or loss in agricultural soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 123: 97–104.
- [55] Yoon S, Cruz-García C, Sanford R, et al. Denitrification versus respiratory ammonification: Environmental controls of two competing dissimilatory $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ reduction pathways in *Shewanella loihica* strain PV-4[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9(5): 1093–1104.
- [56] Smith M S. Dissimilatory reduction of NO_2^- to NH_4^+ and N_2O by a soil *Citrobacter* sp.[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1982, 43(4): 854–860.
- [57] Fazzolari E, Guérif J, Nicolardot B, et al. A method for the preparation of repacked soil cores with homogeneous aggregates for studying microbial nitrogen transformations under highly controlled physical conditions[J]. *European Journal of Soil Biology*, 1998, 34(1): 39–45.
- [58] Blair G J, Lefroy R, Lisle L. Soil carbon fractions based on their degree of oxidation, and the development of a carbon management index for agricultural systems[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1995, 46(7): 1459–1466.
- [59] 张忠启, 于东升, 潘剑君, 等. 红壤典型区不同类型土壤有机碳组分构成及空间分异研究[J]. *土壤*, 2015, 47(2): 318–323.
- [60] Yin G Y, Hou L J, Liu M, et al. DNRA in intertidal sediments of the Yangtze Estuary[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, 122(8): 1988–1998.
- [61] Li D J, Wen L, Xiao K C, et al. Responses of soil gross nitrogen transformations to three vegetation restoration strategies in a subtropical Karst region[J]. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(8): 2520–2527.
- [62] 黄娟, 邓羽松, 韦慧, 等. 喀斯特峰丛洼地不同植被类型土壤微生物量碳氮磷和养分特征[J]. *土壤通报*, 2022, 53(3): 605–612.
- [63] Yang K, Zhu J J, Zhang M, et al. Soil microbial biomass carbon and nitrogen in forest ecosystems of Northeast China: A comparison between natural secondary forest and larch plantation[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 3(3): 175–182.
- [64] Shibahara F, Inubushi K. Effects of organic matter application on microbial biomass and available nutrients in various types of paddy soils[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1997, 43(1): 191–203.
- [65] 孙星照, 沈建国, 王忠, 等. 水田施用磷肥对土壤氮库活性及周转特性的影响[J]. *浙江农业科学*, 2017, 58(8): 1447–1451, 1455.
- [66] Li X F, Gao D Z, Hou L J, et al. Soil substrates rather than gene abundance dominate DNRA capacity in the *Spartina alterniflora* ecotones of estuarine and intertidal wetlands[J]. *Plant and Soil*, 2019, 436(1): 123–140.
- [67] Rahman M M, Roberts K L, Grace M R, et al. Role of organic carbon, nitrate and ferrous iron on the partitioning between denitrification and DNRA in constructed stormwater urban wetlands[J]. *The Science of the Total Environment*, 2019, 666: 608–617.
- [68] 吴敏, 李进芳, 魏志军, 等. 水稻土 Fe^{2+} 氧化耦合硝酸根异化还原成铵(DNRA)及其对氧气存在和碳源添加的响应[J]. *土壤学报*, 2022, 59(1): 253–262.
- [69] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(3): 696–704.
- [70] Wang A C, Li X, Hao X L, et al. Ammonia level influences the assembly of dissimilatory nitrate reduction to ammonia bacterial community in soils under different heavy metal remediation treatments[J]. *The Science of the Total Environment*, 2022, 838(Pt 3): 156393.
- [71] Yuan H Z, Jia B C, Zeng Q F, et al. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) potentially facilitates the accumulation of phosphorus in lake water from sediment[J]. *Chemosphere*, 2022, 303(Pt 1): 134664.
- [72] Rengel Z. *Soil pH, soil health and climate change*[M]// *Soil Health and Climate Change*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2011: 69–85.