

土壤氮素内循环对生态覆被变化响应的研究进展

杨莉琳, 姚琦馥, 梁琨, 鲁小明

引用本文:

杨莉琳, 姚琦馥, 梁, 等. 土壤氮素内循环对生态覆被变化响应的研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(10): 1543–1550.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190908>

(向下翻页, 阅读全文)

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

鄂尔多斯高原泊江海子流域土地利用动态变化及驱动因素分析

Characteristics and driving factors of land use change in the Bojiang Lake Basin in Ordos Plateau, China

中国生态农业学报. 2017, 25(11): 1693–1706 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.170012>

延安市退耕还林(草)工程对生境质量时空格局的影响

Impact of the ‘Grain for Green’ project on the spatial and temporal pattern of habitat quality in Yan’an City, China

中国生态农业学报(中英文). 2020, 28(4): 575–586 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190762>

三峡库区生态环境效应研究进展

Research progress on the effects of the Three Gorges Reservoir on the ecological environment

中国生态农业学报. 2015(2): 127–140 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.140734>

基于地形梯度的湘西地区生态系统服务价值时空变化

Spatial-temporal changes of ecosystem service values in Xiangxi region based on terrain

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(4): 623–631 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.180751>

旱地雨养农业覆膜体系及其土壤生态环境效应

Review of plastic film mulching system and its impact on soil ecological environment in China's rainfed drylands

中国生态农业学报. 2018, 26(3): 317–328 <https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.170760>

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.190908

杨莉琳, 姚琦馥, 梁琍, 鲁小明. 土壤氮素内循环对生态覆被变化响应的研究进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(10): 1543-1550

YANG L L, YAO Q F, LIANG L, LU X M. Research progress on soil nitrogen internal cycling response to ecological cover change[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(10): 1543-1550

土壤氮素内循环对生态覆被变化响应的研究进展*

杨莉琳, 姚琦馥, 梁琍, 鲁小明

(铜仁学院 铜仁 554300)

摘要: 随着人口增长对粮食需求的不断提高, 人类对自然生态系统扰动频繁, 生态覆被/土地利用变化伴随着土壤活性氮库、氮形态组分及氮素内循环过程的改变, 直接影响生态系统的持续与稳定, 进而引起全球气候变暖, 生物多样性减少等诸多生态环境问题。生态覆被/土地利用变化是全球生态系统变化的重要内容。本综述探讨了活性氮的基本概念及其引发的环境效应, 国内外自然生态系统中森林与草地间转换、自然生态系统开垦为农田、弃耕撂荒或退耕还林还草、城市化发展等生态覆被/土地利用变化对土壤氮库消长、氮矿化产物形态变化以及影响氮循环的关键土壤微生物影响等, 并探讨了制约氮循环的土壤微生物研究进展。指出农业开垦或农田弃耕撂荒会导致土壤全氮大幅度下降, 同时引起土壤硝态氮(NO_3^- -N)增加, 造成环境活性氮增加的风险; 退耕还林修复生态覆被过程中氮库完全恢复需要漫长的时间; 运用现代微生物分子生态学的前沿技术是研究土壤氮循环对生态覆被/土地利用变化响应机理的关键。本综述为自然生态系统的保护与开发利用、退化生态系统的修复与重建以及人工生态系统的科学规划等提供了理论依据。

关键词: 生态覆被; 土地利用变化; 活性氮; 氮转化; 土壤微生物

中图分类号: S153

开放科学码(资源服务)标识码(OSID):



Research progress on soil nitrogen internal cycling response to ecological cover change*

YANG Lilin, YAO Qifu, LIANG Li, LU Xiaoming

(Tongren University, Tongren 554300, China)

Abstract: Soil nitrogen (N) pool and its' cycles is directly related to crop growth, ecological environment security, and sustainable development. Soil N and carbon storage in natural ecosystems is relatively stable, with a low net mineralization and a closed or accumulative cycle. In order to meet the demand from the growing population for food production and living space, humans frequently modify natural ecosystems, resulting in changes to land use and ecological cover, which significantly change the soil active N content and N cycles, thereby affecting global climate change and the natural environment. In the face of threats from global warming, reduction of biodiversity, and ecological degradation, this paper reviewed the impact of soil

* 国家自然科学基金项目(31270521)、贵州省教育厅创新群体重大项目(黔教合 KY 字[2016]053 号)、贵州省科技计划项目(黔科合基础[2019]1312)、贵州省创新人才团队(黔教合人才团队字[2015]67 号)、铜仁学院博士基金项目(trxyDH1525)和农业生态创新团队(CXTD[2020-10])资助

杨莉琳, 主要研究方向为土壤养分循环与环境生态。E-mail: yangllin@sjziam.ac.cn

收稿日期: 2019-12-24 接受日期: 2020-04-09

* This study was supported by the National Natural Sciences Foundation of China (31270521), the Major Research Project of Innovation Group for Guizhou Education Department (Qian Education NO. [2016] 053th), the Science and Technology Plan Project for Guizhou Province (Qian Science NO.[2019] 1312), the Guizhou Innovation Talent Group (Qian Education NO. [2015] 67th), the Doctoral Fund Project for Tongren University (trxyDH1525), and Agro-ecological Innovation Research Group (CXTD[2020-10]).

Corresponding author, YANG Lilin, E-mail: yangllin@sjziam.ac.cn

Received Dec. 24, 2019; accepted Apr. 9, 2020

active N on the environment, N storage, and N cycling process, including mineralization, nitrification, and fixation, caused by land use change. We considered the transformation, deforestation, afforestation, or reconstruction of ecosystems, as well as progress in research methods on microorganisms in the N cycle. Our review showed that agricultural reclamation or disturbance — the conversion of natural ecosystems into farmland or the abandonment of farmland that was originally forest or grassland — would lead to a significant decrease in total N, but an increase in the nitrate (NO_3^- -N) content, which increases the risk of active N in the environment. Reforestation provides an alternative approach for the reconstruction of ecological cover, but full restoration of the N pool will take decades. It seems that the application of modern microbial molecular ecology is the key to research the response mechanism of the soil N cycle to ecological cover/land use change. The aim of this review was to provide a scientific basis for the protection and use of native ecosystems, the restoration and reconstruction of degraded ecosystems, scientific planning and policy-making for artificially disturbed ecosystems by understanding the effects of land use change on the soil N pool, coupled N cycling, and the soil microbial community structure.

Keywords: Ecosystem cover; Land use change; Active N; Nitrogen cycling; Soil microbe

1 土壤活性氮及其环境效应

活性氮是相对于占地球大气总量 79% 的非活性氮(N_2)而言。由于 N_2 是稳定态氮素, 这个巨大的氮贮库并不能被自然界生物直接利用。只有将 N_2 的分子键破坏, 得到的单个氮原子通过固氮作用或同化作用与其他营养元素如 O、H 或 C 相结合, 才能被大多数植物、动物和微生物利用^[1]。活性氮直接关系到植被生长、气候变化和生态环境的安全与持续。

工业革命前自然界循环的活性氮总量很少, 人类对自然生态系统干预较少, 生物固氮是植物获得活性氮的主要途径, 植物生产力主要受土壤中氮量的限制。工业革命后, 尤其是近 50 年来, 工业合成铵和化肥在全球大量施用成为土壤活性氮的主要来源, 土壤因而成了人为活性氮的天然汇。全球人为活性氮在 1860 年只有 $15 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$ ($1 \text{ Tg}=10^6 \text{ t}$), 到了 21 世纪初已增加到 $165 \text{ Tg}\cdot\text{a}^{-1}$, 增长了 10 倍, 其中来自于粮食生产的活性氮是能源生产的 5 倍。然而, 粮食生产的活性氮中人类每年只摄取大约 12 Tg [每人 $2 \text{ kg}(\text{N})\cdot\text{a}^{-1}$], 其余近 90% 的活性氮以硝酸盐、亚硝酸盐或氮氧化物的形态排放到土壤、水体和大气等环境中^[2-3]。这些活性氮一旦进入环境, 就会通过各生态系统迅速串联并蔓延开来, 在环境中积累或循环, 并影响着全球生态环境和许多生态过程^[2]。如以 N_xO ($\text{N}_x\text{O}=\text{NO}+\text{NO}_2$) 形式排放到大气中产生温室效应, 引起全球气候变暖^[4]; 生物多样性丧失和亲氮杂草侵入; 生态系统功能发生改变; 之前受活性氮限制的生态系统生产力增加; 森林等系统土壤中氮饱和、水体污染、有毒藻类繁盛、鱼类死亡以及沿海生态系统富营养化; 通过食物链人类易患高铁血红蛋白血症、蓝婴儿综合症、癌症、呼吸系统和心脏疾病等。因此, 活性氮在土壤圈-生物圈-大气圈之间循环的改变与失衡, 对各环节中氮水平维持在适当

范围内提出了严格的限制, 也是生态与环境学家、管理工作者和政策制定者的关注重点^[5]。

土壤活性氮是指易于矿化且易发生形态改变的那部分氮(N), 主要包括微生物氮(N_{mic})和由于微生物活动释放或固定的无机氮(N_{min})、氮氧化物(N_xO)等^[6]。土壤中的 N_{min} , 主要是铵态氮(NH_4^+ -N)和硝态氮(NO_3^- -N), 也是可被植物吸收利用的主要氮素形态, 但其量受土壤氮矿化限制, 因此, 地上部生物量增加经常受到可利用 N_{min} 的限制。土壤氮素内循环包括以下几个主要环节: 1) 固氮作用: 土壤中各种有机氮化合物被微生物吸收利用; 2) 矿化作用: 有机氮被微生物分解释放氨或 NH_4^+ -N; 3) 硝化作用: NH_4^+ -N 或氨在有氧条件下被氧化成 NO_3^- -N; 4) 反硝化作用: NO_3^- -N 在厌氧条件下, 被多种微生物还原成亚硝酸盐或 N_xO ; 5) 脱氮作用: 亚硝酸盐进一步还原成分子 N_2 , 以气态形式从土壤排出到大气中。其中, 硝化作用使得 NO_3^- -N 易在土壤中迁移或淋失到水体中; 反硝化作用的部分产物(NO 及 N)上升至同温层, 与臭氧结合, 从而减弱对太阳光中紫外线的屏蔽作用; 另外, 反硝化产物 N_2O 是重要的温室效应气体, 其热效应是 CO_2 的 298 倍。可见, 土壤氮素内循环不仅影响着土壤的供氮能力, 还与氮素在土壤、大气、水体的转化、迁移、污染紧密相关。人为农业扰动引起的生态覆被/土地利用变化是土壤内循环过程与产物发生变化的重要推手。因此, 在全球生态恶化及气候变暖的背景下, 其相关内容是国际国内生态学和环境科学的研究热点。

2 生态覆被/土地利用变化对土壤氮库的影响

2.1 不同生态系统的土壤氮库差异分析

自然生态系统中, 不同覆被类型的土壤氮库差异很大。森林不仅影响全球气候的碳汇, 而且还是

世界上最大的有机氮库^[7]。特别是古森林, 其碎屑生物量和微生物固氮作用比成熟的次生林更能保留氮, 是强大的氮汇^[8]。尤其是土壤风化程度高的热带林区, 有机质及氮库在土壤功能和森林可持续性方面发挥着重要作用。当森林被清除时, 土壤有机质与有机氮几乎立即开始失去, 并引发一系列土壤退化^[9]。

植被类型决定了土壤氮库的大小。我国黔西北喀斯特地区土层浅薄的灌木林地 0~20 cm 的土壤全氮(TN)和 NO_3^- -N 含量分别比乔木林地高 81.9%和 73.9%^[10]。西格陵兰岛禾草地 0~60 cm 的土壤氮含量比灌木林地高 $0.5 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$ ^[11]。而西藏高原百年以上的原始森林的土壤全氮含量平均 $2.2 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 是相同母质的草地土壤 $[0.92 \text{ g(N)}\cdot\text{kg}^{-1}]$ 的 2 倍以上^[11-12]。

土壤水分直接影响土壤氮库的消长。干草原、草甸和湿润草甸的含氮量分别是 $2.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 、 $5.1 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 和 $6.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ^[8]。森林和湿地的土壤 NO_3^- -N 含量较低^[13]。沙漠土壤的全氮、微生物氮和土壤水分含量最低。而土壤氮量少更容易造成土壤荒漠化, 重度荒漠化比未荒漠化的土壤全氮下降 31.5%。草地荒漠化比农田荒漠化的土壤氮量下降幅度更大^[14]。土壤无机氮库的组分含量随气温变化产生波动。热带森林土壤无机氮主要以 NH_4^+ -N 存在, 约占无机氮的 50%~95%, 且随季节变化无机氮含量波动顺序为春季>秋季>冬季>夏季^[15]。黄土高原林地土壤氮含量仅受季节与土壤水分影响, 植被类型和坡向对氮含量影响不大^[16]。

2.2 生态覆被/土地利用变化对土壤氮库的影响

森林类型间的转化会消耗土壤氮库。如地处我国中亚热带的福建三明格氏栲(*Castanopsis kawakamii*)天然林转换为木荷(*Schima superba*)、锥栗(*Castanea henryi*)及福建柏(*Fokienia hodginsii*)3种人工林后, 0~10 cm 土壤可溶性有机氮含量最多下降 27.7%^[17]。印度尼西亚苏门答腊省的森林转化为橡胶(*Hevea brasiliensis*)和油棕(*Elaeis guineensis*)种植园后, 土壤肥力、微生物生物量和 NH_4^+ 转化率均下降, 且初始土壤肥力越高下降量越大^[18]。

随着人口增长对粮食需求的增加, 将天然森林与草地开垦为农田的做法在全球都很普遍, 但这个过程会普遍消耗土壤氮库和碳贮量, 减少土壤养分的含量与比例, 特别是改变 C/N 比和微生物碳/微生物氮比, 引起土壤质量下降^[6,19-21]。印度的原始森林转化为农田 10~15 a, 土壤微生物氮与全氮库分别下降 41.8%和 43.7%, 有机碳氮比由 9.7~13.4 下降到 9.54~12.4^[22]。印度的天然林和草原开垦为农田 30~50 a 后, 土壤氮库下降 25%~66%^[23]。我国黄土高原

的林地开垦为农田后, 土壤大团聚体比例、土壤全氮含量以及 C/N、C/P 和 N/P 比值均明显减少^[24]。内蒙古草原开垦为农田 35 a 左右, 土壤 0~100 cm 的有机碳损失量为 -4%~22%^[25]。紧邻内蒙古的河北坝上高原的干草原开垦为农田并连续耕种大约 80 a 后, 土壤有机碳和全氮分别下降 65.1%~71.5%和 66.1%~72.0%^[26]。西藏高原草原开垦为农田 40~50 a 后, 土壤微生物量氮大幅度下降, 导致微生物氮与全氮比值下降 41.6%^[12]。厦门城郊的草坪转换为农田后, 土壤 pH、C/N、亚硝酸盐和 NH_4^+ -N 含量均显著降低^[27]。如果自然生态系统开垦农田后又被废弃, 废弃农田的土壤氮呈净流失而不是积累。美国明尼苏达州间 1 900 个样地研究结果表明, 1927—1982 年间被废弃的农田土壤氮损失高达 75%^[28]。这为我国自然生态系统开垦和农田随意撂荒提供了很好的借鉴。

并不是所有自然生态系统转换为农田后土壤氮库都会下降, 相反地, 受人工频繁干预, 特别是化肥的大量投入, 对环境影响较大的土壤活性氮特别是 NO_3^- -N 含量呈大幅增加态势。印度原始森林转化为农田 10~15 a, 尽管土壤全氮下降 43.7%, 但土壤有效氮含量反而提高了 4.8%^[22]。美国农田废弃后大约 1 个世纪内, 尽管土壤氮库是消耗状态, 但是土壤硝酸盐的数量和净产量却是上升趋势^[20]。在雅典, 不同土地利用方式的全氮含量顺序为菜地>林地>农田>湿地=草地>灌木, 其中受人扰动最频繁的菜地全氮含量最高, 这应该与其肥料投入量有关。厦门城郊的草坪转换为农田后, 农田的土壤水分、土壤有机质、全氮和 NO_3^- -N 含量都显著提高^[27]。19 世纪以来的农业实践表明, 与森林砍伐相比, 耕作和改良对土壤有机质和氮库总量减少的影响更大, 且普遍引起土壤硝酸盐大幅度增加^[20]。

3 土壤氮素内循环对生态覆被/土地利用变化的响应

3.1 人为扰动对自然生态系统土壤氮素内循环产物的影响

天然森林生态系统的净矿化和净硝化均很低, 天然林通常受土壤低氮供应的限制, 氮素处于封闭、积累型循环, 地上部每年的净初级生产力与土壤净氮矿化呈线性正相关^[29]。美国北部的天然草地转换为森林 35~75 a 的土壤氮矿化和微生物活性基本没有变化^[30]。因为氮损失与氮净矿化率和枯枝落叶氮通量(植物氮循环指标)密切相关, 尽管原始林和次生林的氮量没有显著差异, 但是原始森林的微

生物固氮速度比次生林快,原始森林的粗木屑和微生物量氮的吸收和转化也比次生林大。美国密西根州半岛西部原始阔叶林总氮矿化大约是次生林的 2 倍,而总硝化没有差异^[8]。

森林或草地被开垦后土壤净矿化作用普遍增强,氮循环由封闭转向开放^[31-32]。新西兰将 1 800 a 以上的原始森林砍伐后种植牧草 70 a 及原始森林砍伐后种植松树已 22 a 的 0~10 cm 土壤分析表明,其氮矿化顺序为草地>松树>森林,且净氮矿化与碳矿化关系较弱。从原始森林转变为草地或松树林导致土壤总硝化作用、净硝化作用以及 NO_3^- -N 的淋失作用增加^[33]。西藏高原的草地开垦为农田 40 a 后,0~20 cm 土壤的净氮矿化率几乎是原始森林和草原的 2 倍,相同母质的原始森林和草原土壤净矿化率没有显著差异,但矿化后的无机氮形态差异较大,原始森林土壤矿化后 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 分别占净矿化量的 49.8% 和 50.2%;草原土壤净矿化产生 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 分别占净矿化量的 68.6% 和 31.4%, NH_4^+ -N 占绝对优势,而由草原开垦而来的农田净矿化产生的 NO_3^- -N 占矿化产物无机氮的 99.3%^[12]。淮河流域的不同生态覆被/土地利用的矿化率为农田>复垦林地>草地>乔木林地^[34]。黄土高原土壤净氮矿化率与植被类型无关,净氮矿化产物以硝化为主导^[16]。

然而,印度、巴西和伊朗北部等地的天然林地硝化作用很强,转换为草地后土壤氮矿化和硝化作用均显著减弱^[35-37]。我国河北坝上高原的天然次生林转变为人工林 30~40 a,氮净矿化率下降 43.7%,其矿化产物中 NO_3^- -N 占 N_{min} 增量的 94%;草原开垦为农田 50 a,氮净矿化率下降高达 87.9%, NO_3^- -N 增量占净矿化产物的 99%^[23]。城市草坪的硝化作用显著高于家庭草坪和森林^[27]。灌木林地、玉米(*Zea mays*)地和撂荒地土壤氮矿化率依次降低^[10]。

印度奥里萨马尤尔班吉区生物圈保护区森林转化为农田 10~15 a 后平均年净硝化和净氮矿化分别减少了 50.71% 和 47.67%^[22]。热带森林转化为草地、农田和废弃矿山,土壤净硝化率分别下降 33%、46% 和 70%^[37]。热带地区的人工林种植园每年 1 次的极短轮伐与 10 a 未砍伐的种植园之间氮循环没有差异。10 a 不砍伐也不施肥的种植园的总硝化与老林没有差异,老林的微生物生物量氮和 NH_4^+ -N 同化率较高,转化为种植园后总氮矿化率下降近 50%,而短轮伐林或施肥可使总硝化增加 6 倍^[38]。土壤生态系统氮循环另一个影响因素是放牧,轻度放牧会显著增强土壤的固氮作用、氨化作用和硝化作用,中

度放牧对氮循环的这 3 个过程影响不显著,过度放牧则会显著抑制土壤中的固氮作用和氨化作用,却显著加强了氮素的硝化过程^[39]。而薛晓辉等^[10]认为放牧强度对氮素转化细菌、固氮作用、氨化作用和硝化作用的季节性变化规律无明显影响。

3.2 生态修复对土壤氮库消长的影响

3.2.1 退耕还林还草对土壤氮库积累的效应

随着自然生态环境的不断恶化,退耕还林还草是重建生态系统、恢复生态功能的重要措施。江西省进贤县红土区坡耕地退耕后分别改为人工牧草地和茶园,0~10 cm 土层的全氮含量均显著提高^[40]。陕西省延安市黄土丘陵区退耕还林还草 30~50 a 土壤全氮含量显著提高,其中人工乔木林 0~100 cm 土层全氮含量增幅最大,是农田的 1.30 倍,人工草地的全氮是农田的 1.21 倍^[41]。江西太和县退化丘陵地重新造林后,0~75 cm 土层的氮库减少 18%,由灌木林转向乔木林后,土壤团聚体增加 30% 以上^[42]。Tengger 沙漠 1956 年、1964 年和 1981 年的造林地,土壤 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N 和 N_{min} 分别是无造林的流动沙丘的 2.64~4.06 倍、3.37~7.74 倍和 3.06~6.12 倍,各林地均以 NO_3^- -N 为主,且比例随林龄增长而增加,造林后土壤供氮量与植物吸收量具有较强的同步性^[43]。退化湿地恢复为不同土地类型 30 a 后,土壤有机质和全氮含量依次为林地>耕地>公园绿地、水产养殖地、防护林带^[44]。

植被种类直接影响生态系统的修复速率。在遗弃 50 a 以上的荒地上种植阔叶林、针叶林、牧场和种植园,会显著影响土壤氮含量和硝化速率^[20]。我国黄土高原退耕还林还草 30 a 后,恢复的草原、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、红松(*Pinus koraiensis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)以及油松-紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)混交林等土壤有机质、全氮、有效氮均提高了 2 倍多,其中,刺槐-紫穗槐混合林恢复最迅速,油松-紫穗槐混交林恢复较慢^[45]。晋西黄土丘陵区退耕还林或撂荒地还林还草后,荒草地土壤全氮表聚效应最强,0~48 cm 土层中以刺槐林地的全氮含量提升最快^[46]。黄土高原的退化草地分别栽种油松和柠条(*Caragana korshinskii*)30 多年后,油松地 0~20 cm 土层有效氮减少,而柠条灌丛林地的有效氮却增加^[47]。在巴西里约热内卢州沿海城镇的退化土地上,于 1991 年种植了 7 种速生的先锋豆科植物用以恢复退化土壤的肥力,13 a 中土壤氮库的年增长率为 0.13 $\text{Mg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ^[9]。豆类植物能增加土壤氮和碳的积累,C3 植物和杂草会降低氮和碳的积累率,C4 植物提高了土壤 C/N 比^[28]。

尽管种植林草是增加土壤对碳、氮固定的途径,但生态系统恢复重建绝非易事,正所谓毁坏容易修复难。明尼苏达州废弃 61 a 的农田要恢复到之前耕作时 95% 的水平,氮库需要 180 a,碳库需要 230 a,且碳的积累速率受氮积累的影响^[28]。也有研究结果报道,在 50 a 内可以成功恢复严重退化的森林土壤氮的有效性,但如果在恢复过程中继续收获林下植被和凋落物,则难以实现这种恢复速率和恢复水平^[15]。

3.2.2 恢复重建土壤氮碳库的其他措施

相对于单一植被系统,农林复合系统对生态的恢复效果一直被广泛推崇。可可(*Theobroma cacao*)林/农复合系统的土壤碳氮贮量低于天然林,但高于单一的可可林,在维持生态系统功能服务方面比单一农业种植更好,并接近天然森林^[48]。尤其是在障碍性土壤区域,实施农林复合系统是克服土壤障碍,恢复生态功能的重要途径。我国华北低平原盐碱地区枣(*Ziziphus jujuba*)/冬小麦(*Triticum aestivum*)-夏玉米间作 22 a 以上的研究表明,枣/粮间作系统的种植和生态效益仍然比单作农业和单作枣树高^[49]。

休耕和轮作也是恢复土壤有机质和氮含量的有效措施^[50]。对亚马逊河流域多样化的森林研究表明,土壤修复除了修复物或施用化肥,还可以通过延长田间使用时间、缩短休耕期来提升土壤肥力,提高生物多样性^[51]。

施用氮肥对不同生态系统氮库组分的贡献有所不同,河北坝上高原天然次生林土壤中施入尿素 30 d $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 占无机氮增量的 98.6%; 农田土壤施用尿素 30 d, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 占无机氮增量的 95.0%, 人工林和草原土壤中, 尿素转化成的 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 分别占无机氮增量的 77.3% 和 70.7%^[26]。

3.3 土壤氮素内循环对生态修复的响应

我国太湖地区水稻(*Oryza sativa*)-小麦轮作农田改成葡萄(*Vitis vinifera*)园 5 a 后, 土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 同化速率显著降低, 自养硝化速率增加, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 在土壤中累积, 增加了土壤中氮的淋溶和径流损失风险^[52]。植树造林是修复生态系统的重要措施, 但土壤氮库重建及循环恢复过程很漫长。Tengger 沙漠流动沙丘的土壤年净氮硝化和矿化率分别为 $1.25 \text{ mg(N)}\cdot\text{m}^{-2}$ 和 $1.87 \text{ mg(N)}\cdot\text{m}^{-2}$, 30~60 a 的人造灌木林地的土壤净氮硝化和矿化率则分别高出沙丘的 5.32~11.89 倍和 5.98~15.16 倍。没有造林的流动沙丘和 1981 年建立的人工灌木林地呈现氮净固定, 而造林较早的人工灌木林地(1964 年和 1956 年)则又表现为氮净矿化^[43]。爱沙尼亚 Tartu 弃耕地上栽植银桦(*Grevillea*

robusta) 树或种草, 8 a 后银桦树林 0~10 cm 土层的氮净矿化率 [$99 \text{ kg(N)}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$] 大约是草地 [$51 \text{ kg(N)}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$] 的 2 倍^[53]。多米尼加共和国东北部喀斯特地区对未受干扰的森林、次生林和邻近农田的研究结果表明, 农业扰动显著降低土壤肥力, 但农业抛荒后次生林生长, 肥力下降趋势会得到较快逆转^[54]。

4 土壤微生物对生态覆被/土地利用变化的响应

4.1 生态系统土壤微生物量与氮矿化的关系

土壤微生物是氮素等养分元素循环的引擎, 氨化作用、固氮作用、硝化作用和反硝化作用构成土壤氮循环的主要环节, 且每一个过程都需要相应微生物参与。土壤微生物群落结构控制了不同生态系统中的氮素转化, 进而调节生态系统的功能与稳定。自然森林土壤中有较高的微生物量氮, 净氮矿化相对较少^[31], 因此森林系统常受供氮量低的限制。外生菌根等微生物也是森林系统的重要氮源, 澳大利亚国家公园强酸且贫瘠土壤上生长着极度濒危的 Wollemi 松树, 高度依赖于其根部一个独特的细菌群落^[55]。可见不同森林的土壤微生物量差异很大。小兴安岭 6 种森林类型的土壤微生物碳与微生物氮的大小顺序依次为: 次生白桦(*Betula platyphylla*)林>人工红松林>择伐林>阔叶红松林>人工落叶松(*Larix gmelinii*)林>谷地云冷杉(*Abies fabri*)林, 总体表现为阔叶林(次生白桦林、阔叶红松林和择伐林)的土壤微生物量高于针叶林或针叶树占比较高的森林类型^[56]。

地上部植被和土壤环境均对土壤微生物生物量氮和氮矿化有影响^[37]。幼龄草甸土壤微生物生物量氮较低, 随着年限增加, 微生物氮与全氮比(Nmic/TN)增加, 土壤总氮矿化率下降, 氮对植物的有效性降低, 植物产量下降^[57]。

4.2 土壤微生物对生态覆被/土地利用变化的响应

土壤氮素的有效性取决于微生物生物量, 土壤微生物活性又是生态覆被/土地利用变化响应的敏感指标^[18,21]。甚至有研究建议, 在环境风险评估和模型中, 土壤微生物特性作为生态覆被/土地利用变化引起生态系统干扰的指标^[21]。在 Ecuador 南部热带雨林地区, 土壤微生物对从森林到牧场和从牧场废弃的生态覆被/土地利用变化的反应完全不同^[58]。内蒙古西部阿勒泰山脉的 Bulgansum 中心绿洲, 农业生态资源稀缺, 农田微生物生物量较低, 但腐生真菌多于非栽培地, 而在山麓地带的非农区, 土壤微生物量较高^[59]。相同气候和土壤条件下的奥地利多

璠河漫滩不同生态覆被/土地利用(耕地、森林、草地)对土壤微生物影响很大,但仅限于上层土壤。耕地上层微生物量是森林和草地的 4~5 倍,森林和草地土壤随着深度增加,微生物生物量和活性均下降了 3~4 倍,到碳层时微生物群落结构和功能相似,土地利用的影响消失^[60]。微生物还与森林的年限有关,古森林具有较高的微生物生物量氮和 NH_4^+ 同化率,但种植园土壤中很难检测到微生物氮同化^[38]。从森林到集约农业的生态覆被/土地利用变化,表层土壤的微生物显著改变而下层土壤的变化不大^[59]。

参与氮循环的土壤微生物的数量、活性和菌群结构控制着养分矿化与固持的方向与过程,生态覆被/土地利用变化导致多样性与活性均发生显著变化,进而影响氮循环过程和产物^[37,61]。在肥力较低的土壤中,微生物量、总氮矿化度和 NH_4^+ 固定化率也较低;反之,肥力较高的黏土,土壤微生物量和 NH_4^+ 转化率较大。生长在黏性土壤中的森林转化为橡胶和油棕后微生物生物量和 NH_4^+ 转化率降低,进而土壤肥力降低^[18]。而草原转变为农田后土壤微生物碳氮比显著提高^[6]。西藏高原天然草原生态系统转换为农田 40 a 后土壤氨氧化细菌(AOB)菌群的多样性和均匀度显著降低,但 AOB 菌群结构的相似性较高;相同母质的原始森林土壤 AOB 的菌群数量、多样性及均匀度均最低,也是其硝化率低的主要原因^[35-36,62]。

城市化过程对土壤氮循环的关键微生物影响很大。城市草坪土壤中的氨氧化古菌(AOA)丰度高于郊区和农村的农田土壤,AOA 对城市草坪土壤硝化起关键作用。城市草坪土壤中的根瘤菌、变形杆菌(*Proteus*)和绿弯菌(*Chloroflexi*)也比农田土壤丰富,但城市草坪土壤 AOB 和反硝化细菌(*nirS*, *nosZ*)的相对丰度低于郊区草坪和农田^[27]。

4.3 土壤氮素内循环对生态覆被/土地利用变化响应的研究方法展望

由于土壤环境的多样性和土壤微生物的复杂性,导致生态覆被/土地利用变化与土壤氮循环过程的效应至今难有确定结论。在生态覆被/土地利用加剧和全球气候变暖趋势下,对这一科学问题的探索仍是研究热点。其瓶颈仍然在于土壤微生物,因为土壤中多数微生物在休眠状态下长时间存活,休眠期间细胞活性很低甚至没有活性。传统的平板培养法无法将它们分离出来。目前常用的熏蒸法测定土壤微生物碳和微生物氮误差非常大,结果重现性差。运用分子生物学技术研究土壤微生物与土壤氮素循环之间的关系是目前的方向,但是,微生物群落的

数量(丰度)以及多样性指数(如 Shannon 和 Simpson 指数)难以揭示复杂的微生物群落结构与功能微生物之间量化关系^[63-65]。特别是找出微生物群落中控制生态功能的关键物种是本方向研究中的一个难点。近年来,利用高通量基因芯片数据和微生物群落的生态网络分析方法是提升土壤微生物群落结构研究定量化和可视化新方向。

参考文献 References

- [1] ERISMAN J W, DE VRIES W, KROS H, et al. An outlook for a national integrated nitrogen policy[J]. *Environmental Science & Policy*, 2001, 4(2/3): 87-95
- [2] GALLOWAY J N, ABER J D, ERISMAN J W, et al. The nitrogen cascade[J]. *BioScience*, 2003, 53(4): 341-356
- [3] SMIL V. Detonator of the population explosion[J]. *Nature*, 1999, 400(6743): 415
- [4] GÜTLEIN A, GERSCHLAUER F, KIKOTI I, et al. Impacts of climate and land use on N_2O and CH_4 fluxes from tropical ecosystems in the Mt. Kilimanjaro region, Tanzania[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(3): 1239-1255
- [5] XU Z Z, JIANG Y L, ZHOU G S. Nitrogen cycles in terrestrial ecosystems: Climate change impacts and mitigation[J]. *Environmental Reviews*, 2016, 24(2): 132-143
- [6] DILLY O, BLUME H P, SEHY U, et al. Variation of stabilised, microbial and biologically active carbon and nitrogen in soil under contrasting land use and agricultural management practices[J]. *Chemosphere*, 2003, 52(3): 557-569
- [7] MARTY C, HOULE D, GAGNON C, et al. The relationships of soil total nitrogen concentrations, pools and C/N ratios with climate, vegetation types and nitrate deposition in temperate and boreal forests of eastern Canada[J]. *CATENA*, 2017, 152: 163-172
- [8] FISK M C, ZAK D R, CROW T R. Nitrogen storage and cycling in old-and second-growth northern hardwood forests[J]. *Ecology*, 2002, 83(1): 73-87
- [9] MACEDO M O, RESENDE A S, GARCIA P C, et al. Changes in soil C and N stocks and nutrient dynamics 13 years after recovery of degraded land using leguminous nitrogen-fixing trees[J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(5/6): 1516-1524
- [10] 薛晓辉, 赵常万, 张嵩. 黔西北不同土地利用类型下土壤全氮及硝态氮的分布与残留[J]. *草地学报*, 2016, 24(4): 819-824
XUE X H, ZHAO C W, ZHANG S. Distribution and residual of soil total N and nitrate-N under different land-use types in Northwest Guizhou[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2016, 24(4): 819-824
- [11] PETRENKO C L, BRADLEY-COOK J, LACROIX E M, et al. Comparison of carbon and nitrogen storage in mineral soils of graminoid and shrub tundra sites, western Greenland[J]. *Arctic Science*, 2016, 2(4): 165-182
- [12] YANG L L, ZHANG F S, MAO R Z, et al. Conversion of natural ecosystems to cropland increases the soil net nitrogen mineralization and nitrification in Tibet[J]. *Pedosphere*, 2008, 18(6): 699-706
- [13] 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
- [14] ZHAO H L, HE Y H, ZHOU R L, et al. Effects of desertification on soil organic C and N content in sandy farmland and grassland of Inner Mongolia[J]. *CATENA*, 2009, 77(3): 187–191
- [15] MO J M, BROWN S, PENG S L, et al. Nitrogen availability in disturbed, rehabilitated and mature forests of tropical China[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175(1/3): 573–583
- [16] KONG W B, YAO Y F, ZHAO Z N, et al. Effects of vegetation and slope aspect on soil nitrogen mineralization during the growing season in sloping lands of the Loess Plateau[J]. *CATENA*, 2019, 172: 753–763
- [17] 刘翥, 杨玉盛, 朱锦懋, 等. 中亚热带森林转换对土壤可溶性有机质数量与光谱学特征的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(19): 6288–6297
- LIU Z, YANG Y S, ZHU J M, et al. Effects of forest conversion on quantities and spectroscopic characteristics of soil dissolved organic matter in subtropical China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(19): 6288–6297
- [18] ALLEN K, CORRE M D, TJOA A, et al. Soil nitrogen-cycling responses to conversion of lowland forests to oil palm and rubber plantations in Sumatra, Indonesia[J]. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0133325
- [19] DILLY O. Regulation of the respiratory quotient of soil microbiota by availability of nutrients[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 43(3): 375–381
- [20] COMPTON J E, BOONE R D. Long-term impacts of agriculture on soil carbon and nitrogen in new England forests[J]. *Ecology*, 2000, 81(8): 2314–2330
- [21] MAHARJAN M, SANAUULLAH M, RAZAVI B S, et al. Effect of land use and management practices on microbial biomass and enzyme activities in subtropical top- and sub-soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 113: 22–28
- [22] TRIPATHI N, SINGH R S. Cultivation impacts nitrogen transformation in Indian forest ecosystems[J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2007, 77(3): 233–243
- [23] PRASAD P, BASU S, BEHERA N. A comparative account of the microbiological characteristics of soils under natural forest, grassland and cropfield from Eastern India[J]. *Plant and Soil*, 1995, 175(1): 85–91
- [24] GE N N, WEI X R, WANG X, et al. Soil texture determines the distribution of aggregate-associated carbon, nitrogen and phosphorous under two contrasting land use types in the Loess Plateau[J]. *CATENA*, 2019, 172: 148–157
- [25] WANG Z P, HAN X G, LI L H. Effects of grassland conversion to croplands on soil organic carbon in the temperate Inner Mongolia[J]. *Journal of Environmental Management*, 2008, 86(3): 529–534
- [26] YANG L L, ZHANG F S, GAO Q, et al. Impact of land-use types on soil nitrogen net mineralization in the sandstorm and water source area of Beijing, China[J]. *CATENA*, 2010, 82(1): 15–22
- [27] WANG H T, MARSHALL C W, CHENG M Y, et al. Changes in land use driven by urbanization impact nitrogen cycling and the microbial community composition in soils[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 44049
- [28] KNOPS J M H, TILMAN D. Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment[J]. *Ecology*, 2000, 81(1): 88–98
- [29] BONITO G M, COLEMAN D C, HAINES B L, et al. Can nitrogen budgets explain differences in soil nitrogen mineralization rates of forest stands along an elevation gradient?[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 176(1/3): 563–574
- [30] MCKINLEY D C, RICE C W, BLAIR J M. Conversion of grassland to coniferous woodland has limited effects on soil nitrogen cycle processes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(10): 2627–2633
- [31] AGGANGAN R T, O'CONNELL A M, MCGRATH J F, et al. Fertilizer and previous land use effects on C and N mineralization in soils from *Eucalyptus globulus* plantations[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(13): 1791–1798
- [32] ROSS D J, TATE K R, SCOTT N A, et al. Land-use change: Effects on soil carbon, nitrogen and phosphorus pools and fluxes in three adjacent ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(6): 803–813
- [33] PARFITT R L, SCOTT N A, ROSS D J, et al. Land-use change effects on soil C and N transformations in soils of high N status: Comparisons under indigenous forest, pasture and pine plantation[J]. *Biogeochemistry*, 2003, 66(3): 203–221
- [34] 杨雪玲, 陈群, 周育智, 等. 不同土地利用类型对土壤有机碳矿化过程的影响[J]. *安徽农业科学*, 2017, 45(4): 110–114
- YANG X L, CHEN Q, ZHOU Y Z, et al. Effects of different land use types on soil organic mineralization in Huainan City[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2017, 45(4): 110–114
- [35] NEILL C, PICCOLO M C, STEUDLER P A, et al. Nitrogen dynamics in soils of forests and active pastures in the western Brazilian Amazon Basin[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(9): 1167–1175
- [36] RHOADES C C, COLEMAN D C. Nitrogen mineralization and nitrification following land conversion in montane Ecuador[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(10): 1347–1354
- [37] TRIPATHI N, SINGH R S. Influence of different land uses on soil nitrogen transformations after conversion from an Indian dry tropical forest[J]. *CATENA*, 2009, 77(3): 216–223
- [38] SILVER W L, THOMPSON A W, REICH A, et al. Nitrogen cycling in tropical plantation forests: Potential controls on nitrogen retention[J]. *Ecological Applications*, 2005, 15(5): 1604–1614
- [39] 高雪峰, 韩国栋. 放牧对羊草草原土壤氮素循环的影响[J]. *土壤*, 2011, 43(2): 161–166
- GAO X F, HAN G D. Study on effect of grazing on steeper soil nitrogen cycle[J]. *Soils*, 2011, 43(2): 161–166
- [40] 贾龙, 黄荣珍, 王赫, 等. 红壤区坡耕地改造后不同土地利用类型对土壤养分的影响[J]. *南昌工程学院学报*, 2016, 35(6): 35–40
- JIA L, HUANG R Z, WANG H, et al. Effect of different land use types on soil nutrients in red soil region[J]. *Journal of Nanchang Institute of Technology*, 2016, 35(6): 35–40
- [41] 王志齐, 杜兰兰, 赵慢, 等. 黄土区不同退耕方式下土壤碳氮的差异及其影响因素[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(3): 716–722
- WANG Z Q, DU L L, ZHAO M, et al. Differences in soil or-

- ganic carbon and total nitrogen and their impact factors under different restoration patterns in the Loess Plateau[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(3): 716–722
- [42] ZOU L Q, CHEN F S, DUNCAN D S, et al. Reforestation and slope-position effects on nitrogen, phosphorus pools, and carbon stability of various soil aggregates in a red soil hilly land of subtropical China[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2015, 45(1): 26–35
- [43] LI X J, YANG H T, SHI W L, et al. Afforestation with xerophytic shrubs accelerates soil net nitrogen nitrification and mineralization in the Tengger Desert, Northern China[J]. *CATENA*, 2018, 169: 11–20
- [44] 简兴, 王松, 王玉良, 等. 城市湿地转变为不同土地利用类型后土壤碳氮分布特征[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(5): 1408–1416
JIAN X, WANG S, WANG Y L, et al. Distribution characteristics of soil carbon and nitrogen in different land use types changed from urban wetlands[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(5): 1408–1416
- [45] WANG B, XUE S, LIU G B, et al. Changes in soil nutrient and enzyme activities under different vegetations in the Loess Plateau area, Northwest China[J]. *CATENA*, 2012, 92: 186–195
- [46] 杨帆, 潘成忠, 鞠洪秀. 晋西黄土丘陵区不同土地利用类型对土壤碳氮储量的影响[J]. *水土保持研究*, 2016, 23(4): 318–324
YANG F, PAN C Z, JU H X. Effects of different land use types on storage of soil organic carbon and total nitrogen in western Shanxi Hilly Loess Plateau region[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2016, 23(4): 318–324
- [47] WEI X R, SHAO M A, FU X L, et al. The effects of land use on soil N mineralization during the growing season on the northern Loess Plateau of China[J]. *Geoderma*, 2011, 160(3/4): 590–598
- [48] OBENG E A, AGUILAR F X. Marginal effects on biodiversity, carbon sequestration and nutrient cycling of transitions from tropical forests to cacao farming systems[J]. *Agroforestry Systems*, 2015, 89(1): 19–35
- [49] YANG L L, DING X Q, LIU X J, et al. Impacts of long-term jujube tree/winter wheat-summer maize intercropping on soil fertility and economic efficiency — A case study in the lower North China Plain[J]. *European Journal of Agronomy*, 2016, 75: 105–117
- [50] VAN EERD L L, CONGREVES K A, HAYES A, et al. Long-term tillage and crop rotation effects on soil quality, organic carbon, and total nitrogen[J]. *Canadian Journal of Soil Science*, 2014, 94(3): 303–315
- [51] WOOD S L R, RHEMTULLA J M, COOMES O T. Cropping history trumps fallow duration in long-term soil and vegetation dynamics of shifting cultivation systems[J]. *Ecological Applications*, 2017, 27(2): 519–531
- [52] 王敬, 张金波, 蔡祖聪. 太湖地区稻麦轮作农田改葡萄园对土壤氮转化过程的影响[J]. *土壤学报*, 2016, 53(1): 166–176
WANG J, ZHANG J B, CAI Z C, et al. Effects of conversion of paddy field into vineyard on soil nitrogen transformation in the Taihu Lake region of China[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2016, 53(1): 166–176
- [53] URI V, LÖHMUS K, KUND M, et al. The effect of land use type on net nitrogen mineralization on abandoned agricultural land: Silver birch stand *versus* grassland[J]. *Forest Ecology and Management*, 2008, 255(1): 226–233
- [54] TEMPLER P H, GROFFMAN P M, FLECKER A S, et al. Land use change and soil nutrient transformations in the Los Haitises region of the Dominican Republic[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2005, 37(2): 215–225
- [55] RIGG J L, OFFORD C A, SINGH B K, et al. Variation in soil microbial communities associated with critically endangered Wollemi pine affects fungal, but not bacterial, assembly within seedling roots[J]. *Pedobiologia*, 2016, 59(1/2): 61–71
- [56] 刘纯, 刘延坤, 金光泽. 小兴安岭 6 种森林类型土壤微生物量的季节变化特征[J]. *生态学报*, 2014, 34(2): 451–459
LIU C, LIU Y K, JIN G Z. Seasonal dynamics of soil microbial biomass in six forest types in Xiaoxing'an Mountains, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(2): 451–459
- [57] BLAŠKO R, HOLM BACH L, YARWOOD S A, et al. Shifts in soil microbial community structure, nitrogen cycling and the concomitant declining N availability in ageing primary boreal forest ecosystems[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 91: 200–211
- [58] POTTHAST K, HAMER U, MAKESCHIN F. Land-use change in a tropical mountain rainforest region of southern Ecuador affects soil microorganisms and nutrient cycling[J]. *Biogeochemistry*, 2012, 111(1/3): 151–167
- [59] GOENSTER S, GRÜNDLER C, BUERKERT A, et al. Soil microbial indicators across land use types in the river oasis Bulgan sum center, Western Mongolia[J]. *Ecological Indicators*, 2017, 76: 111–118
- [60] VAN LEEUWEN J P, DJUKIC I, BLOEM J, et al. Effects of land use on soil microbial biomass, activity and community structure at different soil depths in the Danube floodplain[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 79: 14–20
- [61] MOSCATELLI M C, DI TIZIO A, MARINARI S, et al. Microbial indicators related to soil carbon in Mediterranean land use systems[J]. *Soil and Tillage Research*, 2007, 97(1): 51–59
- [62] 杨莉琳, 毛任钊, 刘俊杰, 等. 土地利用变化对土壤硝化及氨氧化细菌区系的影响[J]. *环境科学*, 2011, 32(11): 3455–3460
YANG L L, MAO R Z, LIU J J, et al. Impact of land-use type changes on soil nitrification and ammonia-oxidizing bacterial community composition[J]. *Environmental Science*, 2011, 32(11): 3455–3460
- [63] KOWALCHUK G A, BODELIER P L E, HEILIG G H J, et al. Community analysis of ammonia-oxidising bacteria, in relation to oxygen availability in soils and root-oxygenated sediments, using PCR, DGGE and oligonucleotide probe hybridisation[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1998, 27(4): 339–350
- [64] HERMANSSON A, BÄCKMAN J S K, SVENSSON B H, et al. Quantification of ammonia-oxidising bacteria in limed and non-limed acidic coniferous forest soil using real-time PCR[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(12): 1935–1941
- [65] GRIFFITHS R I, WHITELEY A S, O'DONNELL A G, et al. Influence of depth and sampling time on bacterial community structure in an upland grassland soil[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, 43(1): 35–43