

植被类型对闽江河口湿地不同深度土壤亚硝酸盐还原基因的影响

何铁君^{1,2}, 叶桂萍³, 杨平^{1,2}, 林永新^{1,2*}

1 福建师范大学, 福建省亚热带资源与环境重点实验室, 福建 福州

2 福建师范大学 地理科学学院, 福建 福州

3 闽江学院 地理与海洋学院, 福建 福州

何铁君, 叶桂萍, 杨平, 林永新. 植被类型对闽江河口湿地不同深度土壤亚硝酸盐还原基因的影响[J]. 微生物学报, 2026, 66(6): 2745-2756.

HE Tiejun, YE Guiping, YANG Ping, LIN Yongxin. Vegetation types affect nitrite reductase genes in soils at different depths of the Minjiang River estuary wetland[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2026, 66(6): 2745-2756.

摘要:【目的】滨海湿地是重要的氧化亚氮排放源, 反硝化功能基因 *nirS* 和 *nirK* 的分布直接影响其排放潜力。植被类型可通过改变土壤理化环境和碳氮有效性显著调控反硝化功能基因丰度, 但其作用机制尚待明确。【方法】以闽江口的红树林、互花米草、短叶茳茅、芦苇4种典型植被湿地及裸露光滩为研究对象, 按0-10、10-20、20-30 cm 分层采集土壤样品, 采用荧光定量PCR技术测定 *nirS* 和 *nirK* 基因丰度, 利用随机森林模型和相关性分析解析 *nirS* 和 *nirK* 基因的主要驱动因子。【结果】4种植被覆盖区土壤 *nirS* 和 *nirK* 基因丰度均显著高于裸露光滩, 其中芦苇表层土壤 *nirS* 和 *nirK* 基因丰度最高; 随着土层加深, *nirS* 和 *nirK* 丰度显著下降, 呈现出明显的“表聚效应”。各土壤中 *nirS/nirK* 比值均大于5, 表明 *nirS* 型反硝化菌占优势。红树林表层土壤 *nirS/nirK* 比值最高, 可能是由于其可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)含量较低对 *nirK* 型菌形成限制。随机森林分析显示, 土壤电导率是 *nirS* 和 *nirK* 丰度的最主要驱动因子, 而速效磷主导 *nirS/nirK* 比值变化。高盐环境有助于富集 *nirS* 和 *nirK* 基因, 而高速效磷含量有利于提高 *nirS/nirK* 比值。【结论】植被类型与土层深度通过调控土壤盐分、DOC、养分含量等理化条件共同塑造了闽江口湿地亚硝酸盐还原基因的分布格局, 为湿地氮循环管理和调控提供科学依据。

关键词: 河口湿地; 红树林; 互花米草; 土层深度; 反硝化

资助项目: 国家自然科学基金(42377301); 闽江学院引进人才预研项目(MJY20012)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42377301) and the Talent Introduction Program of Minjiang University (MJY20012).

*Corresponding author. E-mail: yxlin@fjnu.edu.cn

Received: 2025-10-16; Accepted: 2025-11-24; Published online: 2025-12-10

Vegetation types affect nitrite reductase genes in soils at different depths of the Minjiang River estuary wetland

HE Tiejun^{1,2}, YE Guiping³, YANG Ping^{1,2}, LIN Yongxin^{1,2*}

1 Fujian Provincial Key Laboratory for Subtropical Resources and Environment, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian, China

2 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou, Fujian, China

3 College of Geography and Oceanography, Minjiang University, Fuzhou, Fujian, China

Abstract: [Objective] Coastal wetlands are important natural sources of nitrous oxide (N₂O), and the distribution of denitrification genes *nirS* and *nirK* directly influences their N₂O emission potential. Vegetation types can significantly regulate the abundance of these genes by altering soil physicochemical properties and carbon-nitrogen availability, while the underlying mechanisms remain unclear. [Methods] Soils were collected from five representative habitats—*Kandelia obovata* (mangrove), *Spartina alterniflora*, *Cyperus malaccensis*, *Phragmites australis*, and unvegetated mudflat—in the Minjiang River estuary wetland at depths of 0–10, 10–20, and 20–30 cm. The abundance of *nirS* and *nirK* was quantified by real-time quantitative PCR, and their environmental drivers were analyzed through random forest modeling and correlation analysis. [Results] The abundance of *nirS* and *nirK* in all the vegetated soils was significantly higher than that in the unvegetated mudflat, with the highest values observed in the surface soil (0–10 cm) under *P. australis*. Both genes showed significantly decreased abundance as the soil depth increased, presenting a distinct surface enrichment effect. The *nirS/nirK* ratio was greater than 5 across all soil samples, indicating the dominance of *nirS*-type denitrifiers. The mangrove surface soil exhibited the highest *nirS/nirK* ratio, likely due to low dissolved organic carbon (DOC) levels limiting *nirK*-type denitrifiers. Random forest analysis identified soil electrical conductivity as the primary driver of *nirS* and *nirK* abundance, while available phosphorus (AP) was the dominant factor influencing the *nirS/nirK* ratio. High salinity promoted the enrichment of both genes, whereas high AP concentrations increased the *nirS/nirK* ratio. [Conclusion] Vegetation type and soil depth jointly shape the distribution patterns of nitrite reductase genes in the Minjiang River estuary wetland by regulating soil salinity, DOC, and nutrient availability. The results provide insights for nitrogen cycle management in coastal wetlands.

Keywords: estuary wetland; mangrove; *Spartina alterniflora*; soil depths; denitrification

过去2个多世纪以来,大气中氧化亚氮(nitrous oxide, N₂O)浓度已从工业化前的 273 nmol/mol 上升至 336 nmol/mol^[1],并持续攀升。作为强效温室气体和臭氧消耗物, N₂O 对全球气候变化具有重要影响。最新研究表明,全球湿地每年

贡献约(0.97±0.70) Tg 的 N₂O 排放^[2],成为除森林土壤之外的重要自然源。由于湿地土壤长期处于厌氧或缺氧状态, N₂O 的产生主要依赖于微生物介导的反硝化过程^[3]。反硝化是硝酸盐(nitrate, NO₃⁻)逐步还原为亚硝酸盐(nitrite, NO₂⁻)、

一氧化氮(nitric oxide, NO)、N₂O 及最终氮气(nitrogen, N₂)的过程^[4], 其中 NO₂⁻向 NO 的转化是 N₂O 产生的关键环节^[5], 该过程由 *nirS* 和 *nirK* 基因编码的亚硝酸还原酶(nitrite reductase, Nir)共同催化^[6-7]。因此揭示湿地中 *nirS* 与 *nirK* 的分布格局及其环境驱动机制, 是理解与调控湿地 N₂O 排放潜力的关键环节。反硝化过程以及 Nir 发挥作用的具体步骤如图 1 所示。

滨海湿地作为陆海过渡带生态系统, 具有明显的水盐梯度和植被异质性, 不同植被类型显著改变了土壤的生物地球化学过程。一方面, 植被通过凋落物输入和根系分泌物直接调节土壤微生物群落的组成与活性, 从而影响反硝化功能基因的丰度和表达^[8]; 另一方面, 不同植被类型还能通过改变土壤 pH、总碳(total carbon, TC)、总氮(total nitrogen, TN)以及可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)等理化性质, 间接塑造反硝化微生物的群落结构与功能^[4,9]。已有研究指出, *nirS* 型反硝化菌对土壤 pH 和植物多样性较为敏感, 而 *nirK* 型反硝化菌除受 pH 调控外, 还与硝酸盐(NO₃⁻)浓度密切相关^[10-11]。此外, 盐度梯度被认为是滨海湿地反硝化群落结构的重要驱动因子, 可通过调节微生物的渗透压适应与碳氮代谢能力, 影响 *nirS* 与 *nirK* 的生态分布^[12]。然而, 这些影响机制在不同植被类型和垂直土层梯度上的适用性仍存在较大不确定性。

不同植被类型与土层深度对反硝化功能基因丰度的影响在不同地区表现不一。例如 Zou 等^[13]发现, 以草本植物为主的湿地中 *nirS* 基因丰度显著高于灌木型湿地; 而在山东沿海湿地中, 芦苇(*Phragmites australis*)土壤中 *nirK* 基因

丰度普遍高于 *nirS*^[14]。此外, 土层深度也可通过调控氧气扩散、碳氮可利用性及微生物活性影响反硝化潜力^[15]。在三江平原湿地中, 深层土壤较高的 DOC 与硝态氮(nitrate nitrogen, NO₃⁻-N)含量被认为是 *nirS* 和 *nirK* 丰度升高的重要原因^[16]。然而, 关于滨海湿地中不同植被类型与土层深度对反硝化功能基因丰度及其关键环境驱动因子的协同影响, 目前尚缺乏系统研究。

闽江河口湿地位于中国东南沿海, 是典型的潮汐作用强烈、植被类型多样的滨海湿地系统。该区域兼具红树林、短叶茳芩(*Cyperus malaccensis*)、互花米草(*Spartina alterniflora*)、芦苇(*Phragmites australis*)及裸露光滩等典型生境类型, 其复杂的水盐动态和植被结构为探究反硝化微生物的群落分布提供了理想平台。本研究基于闽江口不同植被类型与土层深度(0-30 cm)的样品, 采用荧光定量 PCR 技术定量分析 *nirS* 与 *nirK* 基因丰度, 结合土壤理化性质与随机森林模型探讨其关键环境驱动因子, 旨在揭示不同植被类型及土层深度下反硝化功能基因的空间分布格局, 阐明影响 *nirS* 与 *nirK* 丰度变化的主要环境因子及潜在机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省闽江口鳝鱼滩湿地(26°01'46"N, 119°37'31"E), 地处闽江入海口南侧, 总面积约 3 120 hm²。该区域属南亚热带海洋性季风气候, 气候暖湿, 年均气温约 19.3 °C, 年降水量约 1 350 mm, 四季温差较小。土壤以滨海盐土为主, pH 值从弱酸性到中性不等。主

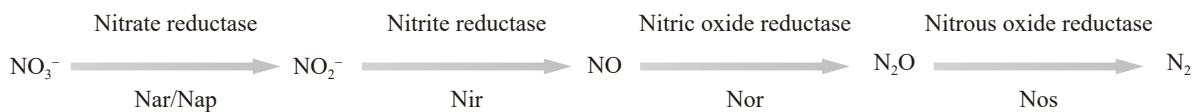


图1 微生物反硝化过程

Figure 1 Transformation pathway of microbial denitrification.

要植被类型包括红树林(*Kandelia obovata*)、短叶茳茌(*Cyperus malaccensis*)、互花米草(*Spartina alterniflora*)、芦苇(*Phragmites australis*)及裸露光滩。

1.2 土壤采样设计与前处理

在研究区分别选取上述 5 类典型生境(红树林、短叶茳茌、互花米草、芦苇、光滩)作为采样类别。每个生境设置 5 个重复样点(样点间距与布局按五点采样法布设),在每个重复点按垂直方向分层采集 0–10、10–20、20–30 cm 3 个土层的土壤样品。每个重复样点由该点周围 5 个等距的子样混合而成,以减少微尺度空间异质性的影响。采样时剔除明显的石块与地表植被残体,将样品置于预冷的保温箱(含冰袋)中带回实验室。

到实验室后,样品分成两部分:一部分新鲜土样过 2 mm 筛后置于 -80°C 冷冻保存,用于分子生物学分析(DNA 提取);另一份土样自然风干,过 2 mm 筛后用于土壤理化性质测定。所有样品在后续处理过程中尽量避免反复冻融与长时间室温放置。

1.3 土壤理化性质测定

土壤 pH、总碳(TC)、总氮(TN)、溶解性有机碳(DOC)、铵态氮(ammonium nitrogen, $\text{NH}_4^+\text{-N}$)、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 与有效磷(available phosphorus, AP)的测定均参照 Lin 等^[17]的方法执行。土壤 pH 在 5:1 水土比下测定。TC、TN 利用碳氮元素分析仪(Elementar 公司)测定。称取 10 g (烘干重计)过 4 mm 筛的鲜土,加入 100 mL 2 mol/L 的 KCl 溶液,250 r/min 振荡 1 h,过滤后用流动分析仪(Skalar 公司)测定浸提液中 NH_4^+ 和 NO_3^- 浓度。可溶性有机碳(DOC)用去离子水浸提,振荡 30 min,在 4 000 r/min 离心 10 min,过 0.45 μm 聚醚砜(polyethersulfone)滤膜,在液态碳氮元素分析仪(Elementar 公司)上测定。土壤速效磷(AP)通过使用 0.012 5 mol/L 的 H_2SO_4 在 0.052 mol/L HCl 中提取,其浓度通过钼蓝比色法测定。土壤

电导率(electrical conductivity, EC)采用电导率仪[上海仪电(集团)有限公司]测定,水土比为 5:1。

1.4 DNA 提取与实时荧光定量 PCR

采用 FastDNA SPIN Kit for Soil (MP Biomedicals 公司)试剂盒,按照试剂盒说明书从土壤样品中提取总 DNA^[4]。反硝化功能基因 *nirS* 和 *nirK* 的丰度通过实时荧光定量 PCR (quantitative real-time PCR, qPCR)的方法,在定量 PCR 仪(Bio-Rad 公司)上进行测定^[5]。各个基因扩增所需的引物序列、反应条件和标准曲线的制作参照宛颂等^[18]所述方法,本研究中各反应的熔解曲线均为单峰,扩增效率为 82.8%–94.9%, R^2 介于 0.991–0.998 之间。

1.5 数据处理与统计分析

实验数据使用 Excel 2019 进行初步处理,采用 SPSS 27.0 软件进行统计分析。不同植被类型与土层之间的显著性差异通过单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD, $P<0.05$)进行检验。基于 R 4.5.1 软件,通过 RandomForest 包构建随机森林模型,将 pH、EC、DOC、TC、TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP 等土壤理化因子作为自变量,以 *nirS*、*nirK* 与 *nirS/nirK* 为响应变量,量化因子影响权重并识别关键因子。采用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验植被类型与土层深度对上述指标的交互影响。反硝化功能基因与土壤理化因子之间的相关性通过 Pearson 分析进行评估。图表绘制使用 Origin 2024 软件。

2 结果与分析

2.1 植被类型和土层深度对所有测定的土壤理化性质的影响

由表 1 可知,不同植被类型对土壤 pH、TC、TN、DOC、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP 及 EC 均具有极显著影响($P<0.001$)。在 0–10 cm 土层,光滩土壤的 pH 值最高,为 7.02,显著高于各植被类型土壤;短叶茳茌土壤的 DOC 含量最高,

表1 不同植被类型下土壤基本理化性质

Table 1 Soil physicochemical properties under different vegetation types

Vegetation types	Soil depth/cm	pH	Total carbon/(g/kg)	Total nitrogen/(g/kg)	Dissolved organic carbon/(mg/kg)	NH ₄ ⁺ -N/(mg/kg)	NO ₃ ⁻ -N/(mg/kg)	Available phosphorus/(mg/kg)	Electrical conductivity/(mS/cm)
红树林 <i>Kandelia obovata</i>	0-10	6.70±0.04Ba	17.11±1.47BCa	1.31±0.12Ba	61.15±3.06BCa	4.19±0.35Aa	0.13±0.02Cb	11.61±2.85Aa	3.67±0.23Ba
	10-20	6.76±0.07Ba	15.38±1.41Aa	1.19±0.10Ba	86.98±12.78ABa	4.30±0.41Ba	0.10±0.03Bb	14.22±3.48Aa	3.36±0.18ABa
	20-30	6.87±0.06Ca	14.30±0.91Aa	1.13±0.04Ba	92.65±28.81Ba	4.21±0.29Ba	0.27±0.01Da	10.29±2.28Ba	3.43±0.37ABa
短叶荳蔻 <i>Cyperus malaccensis</i>	0-10	6.71±0.05Bb	18.67±0.49ABa	1.48±0.03Ba	176.62±39.98Aa	5.08±0.89Aa	0.37±0.00ABa	7.34±1.14ABb	3.95±0.14ABa
	10-20	6.82±0.05Bb	14.53±0.18Ab	1.25±0.02ABb	77.77±7.62ABb	4.00±0.14Ba	0.35±0.01Aa	7.06±1.35BCb	3.30±0.08ABb
	20-30	7.07±0.06Ba	14.24±0.50Ab	1.20±0.02Bb	126.35±3.97ABab	5.16±0.23Ba	0.37±0.01ABa	12.45±1.07Ba	2.88±0.12Bc
互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	0-10	6.98±0.01Ab	15.37±0.51Ca	1.29±0.04Ba	97.40±5.70Bb	5.33±0.26Ab	0.41±0.02Aa	12.74±2.22Aa	4.25±0.20Aa
	10-20	6.84±0.10Bb	14.89±0.27Aa	1.17±0.01Bb	101.14±16.39Ab	5.82±0.31Aab	0.38±0.02Aab	16.53±1.36Aa	3.01±0.23Bb
	20-30	7.28±0.04Aa	14.35±0.22Aa	1.14±0.02Bb	158.46±20.94Aa	7.92±1.16Aa	0.33±0.01Cb	17.36±1.48Aa	2.20±0.17Cc
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	0-10	6.67±0.04Bb	20.33±0.78Aa	1.67±0.06Aa	86.08±9.23BCa	4.93±0.29Aab	0.33±0.01Bb	12.54±1.37Aa	4.24±0.06Aa
	10-20	6.80±0.02Ba	15.48±0.23Ab	1.35±0.02Ab	63.40±6.76Ba	4.31±0.04Bb	0.38±0.01Aa	11.41±1.10ABa	3.71±0.09Ab
	20-30	6.88±0.02Ca	15.29±0.37Ab	1.32±0.03Ab	80.98±12.61Ba	5.24±0.36Ba	0.40±0.01Aa	8.24±2.09Ba	3.53±0.09Ab
光滩 Bare tidal flat	0-10	7.02±0.08Aa	1.82±0.29Da	0.21±0.03Ca	32.34±3.46Ca	4.28±0.07Aa	0.33±0.00Bb	3.99±0.60Ba	1.88±0.11Ca
	10-20	7.06±0.08Aa	1.12±0.41Bab	0.13±0.02Cb	25.72±3.13Ca	3.68±0.17Bb	0.35±0.01Aa	1.87±0.46Cb	1.31±0.08Cb
	20-30	7.02±0.08BCa	0.77±0.21Bb	0.09±0.02Cb	10.59±1.30Cb	3.73±0.16Bb	0.35±0.01BCab	2.37±0.44Cb	1.16±0.06Db
Vegetation types		***	***	***	***	***	***	***	***
Soil depth		***	***	***	ns	*	***	ns	***
Vegetation types× soil depth		**	*	ns	**	*	***	ns	***

The values in the table are expressed as mean±standard error (n=5). Different uppercase letters within the same soil layer denote significant differences among vegetation types, while different lowercase letters within the same vegetation type indicate significant differences across soil layers. *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001; ns: No significant difference. The same below.

达 176.62 mg/kg, 显著高于其他植被类型和光滩土壤; 芦苇土壤的 TC 和 TN 含量最高, 分别为 20.33 g/kg 和 1.67 g/kg, 显著高于互花米草、红树林及光滩土壤; 互花米草土壤的铵态氮和硝

态氮含量最高, 分别为 5.33 mg/kg 和 0.41 mg/kg, 显著高于红树林土壤。光滩土壤的 TC、TN、DOC、AP 和 EC 含量均显著低于各植被类型土壤。在 10–20 cm 和 20–30 cm 土层中植被类型对土壤理化性质的影响仍显著, 但变化规律与 0–10 cm 土层不尽相同。

土层深度对土壤 pH、EC、TC、TN 和 NO_3^- -N 含量具有极显著影响 ($P < 0.001$)。随土层加深, 各植被类型土壤 pH 均呈升高趋势, 而 TC、TN 和 EC 则普遍降低。土壤 DOC 在不同植被类型下变化规律不同: 红树林和互花米草土壤 DOC 随土层加深而增加, 而光滩土壤则呈相反趋势。土壤 AP 在短叶茳芩的 20–30 cm 土层中显著高于 0–10 cm 和 10–20 cm 土层, 在光滩的 0–10 cm 土层显著高于 10–20 cm 和 20–30 cm 土层, 其他植被类型不同土层中无显著差异。土壤铵态氮和硝态氮随土层深度的变化因植被类型而异, 但整体变异较小。不同植被类型与土层深度的交互作用对土壤 pH、TC、DOC、 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N 含量及 EC 有显著影响 ($P < 0.05$)。

2.2 植被类型对反硝化基因丰度的影响

如图 2–3 所示, 植被类型对反硝化基因 *nirS* 和 *nirK* 的拷贝数均具有显著影响 ($P < 0.05$)。其中, 各植被类型土壤的 *nirS* 和 *nirK* 基因拷贝数在各个土层中均显著高于光滩。在 0–10 cm 土层, 植被类型对 *nirS* 基因拷贝数无显著影响。在 10–20 cm 土层, 芦苇的 *nirS* 基因拷贝数最高, 为 6.13×10^8 copies/g, 显著高于红树林。在 20–30 cm 土层, 红树林的 *nirS* 基因拷贝数最高, 为 2.81×10^8 copies/g, 但与其他植被类型无显著差异。在 0–10 cm 土层, 芦苇的 *nirK* 基因拷贝数最高, 为 1.22×10^8 copies/g, 显著高于红树林。在 10–20 cm 土层, 短叶茳芩的 *nirK* 基因拷贝数最高, 为 4.47×10^7 copies/g, 显著高于红树林和互花米草。在 20–30 cm 土层, 红树林的 *nirK* 基因拷贝数最高, 为 1.81×10^7 copies/g, 但与其他植被类型无显著差异。除红树林外, 其他植被类型和光滩土壤的 *nirS* 和 *nirK* 基因拷贝

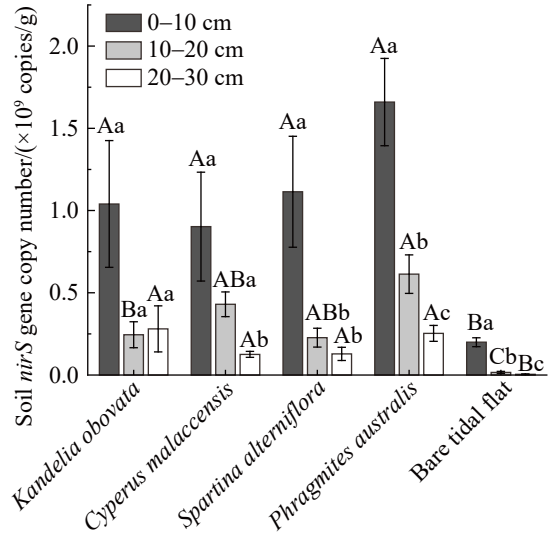


图2 不同植被类型下不同土层中*nirS*基因拷贝数
Figure 2 Copy numbers of *nirS* gene in different soil layers under different vegetation types. Significant differences between different vegetation types and soil layers were tested using one-way analysis of variance (one-way ANOVA) and the least significant difference (LSD) method ($P < 0.05$). Error bars represent the standard error of the mean (SEM, $n=5$). Different uppercase letters in the same column indicate significant differences between different vegetation types in the same soil layer ($P < 0.05$), while different lowercase letters indicate significant differences between different soil layers of the same vegetation type ($P < 0.05$). The same below.

数均随土层深度增加而降低。芦苇、互花米草和光滩 0–10 cm 土层 *nirS* 和 *nirK* 基因拷贝数显著高于 10–20 cm 和 20–30 cm 土层, 短叶茳芩 0–10 cm 和 10–20 cm 土层 *nirS* 和 *nirK* 基因拷贝数显著高于 20–30 cm 土层。

由图 4 可知, 植被类型对 *nirS/nirK* 比值也有显著影响。在 0–10 cm 土层, 红树林的 *nirS/nirK* 比值最高, 为 22.58, 显著高于短叶茳芩, 但与其他植被和光滩无显著差异; 在 10–20 cm 土层, 芦苇的 *nirS* 与 *nirK* 比值为 19.99, 显著高于光滩, 但与其他植被类型无显著差异。在

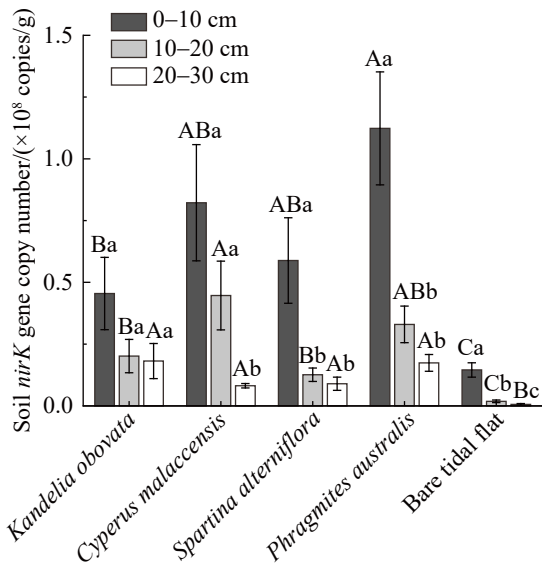


图3 不同植被类型下不同土层中nirK基因拷贝数
Figure 3 Copy numbers of nirK gene in different soil layers under different vegetation types.

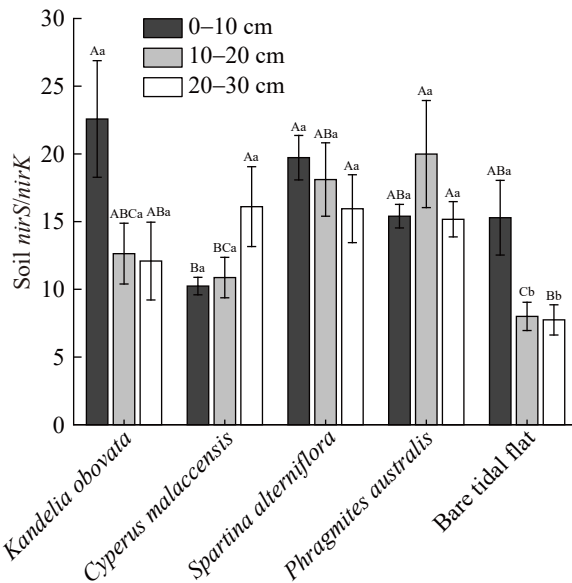


图4 不同植被类型下不同土层中nirS与nirK的比值
Figure 4 The ratio of nirS to nirK in different soil layers under different vegetation types.

20-30 cm 土层, 短叶荳芰的 nirS/nirK 比值为 16.10, 显著高于光滩, 但与其他植被类型无显

著差异。土层深度仅对光滩的 nirS/nirK 比值有显著影响, 0-10 cm 土层的比值为 15.29, 显著高于 10-20 cm 和 20-30 cm 土层。

双因素方差分析表明, 植被类型和土层深度均显著影响 nirS 和 nirK 基因丰度 (P<0.001), 但土层深度的 F 值略高于植被类型。植被类型显著影响 nirS 与 nirK 比值 (P<0.001), 植被类型和土层深度交互作用也对 nirS 和 nirK 基因丰度及 nirS/nirK 有显著影响 (P<0.05)。然而, 土层深度对 nirS 与 nirK 比值均无显著影响 (表 2)。

2.3 反硝化微生物功能基因丰度的影响因素

随机森林模型分析表明 (图 5), 土壤电导率是影响 nirS 和 nirK 基因丰度的最主要环境因子, 而土壤速效磷含量是影响 nirS/nirK 比值的最主要因子。此外, 土壤总碳、总氮、可溶性有机碳也对 nirS 和 nirK 基因丰度具有重要影响。

相关分析结果 (图 6) 显示, 土壤电导率、总碳、总氮、可溶性有机碳和速效磷含量均与 nirS 和 nirK 基因丰度呈显著正相关 (P<0.05), 而与土壤 pH 呈显著负相关 (P<0.01)。此外, 速效磷、土壤电导率、总碳和总氮含量与 nirS/nirK 比值均呈显著正相关 (P<0.01) (图 6)。

3 讨论

本研究表明, 与裸露光滩相比, 红树林、互花米草、短叶荳芰和芦苇覆盖的土壤中 nirS 和 nirK 功能基因的丰度均显著升高。植被通过凋落物输入和根系分泌物释放大量有机质, 经微生物矿化后可增加无机氮供应, 从而为反硝化菌群提供充足底物。已有研究显示, 植被覆盖显著提升土壤净氮矿化率, 促进 NH₄⁺-N 供应和有效氮保持^[19], 与本研究结果一致。孔维波等^[20]也发现, 植被恢复可提高土壤固氮和反硝化功能基因丰度, 进一步印证了本研究的推断。4 种植被类型之间的 nirS 和 nirK 丰度差异总体

表2 植被类型和土层深度及其交互作用对*nirK*、*nirS*及*nirS/nirK*基因丰度影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of vegetation type, depth and their interaction on the abundance of *nirK*, *nirS* and *nirS/nirK* genes

Genes	Vegetation types		Soil depth		Vegetation types×soil depth	
	F	P	F	P	F	P
<i>nirS</i>	41.178	0.001	52.071	0.001	2.875	0.009
<i>nirK</i>	36.936	0.001	50.861	0.001	2.610	0.016
<i>nirS/nirK</i>	5.195	0.001	2.591	0.083	2.527	0.019

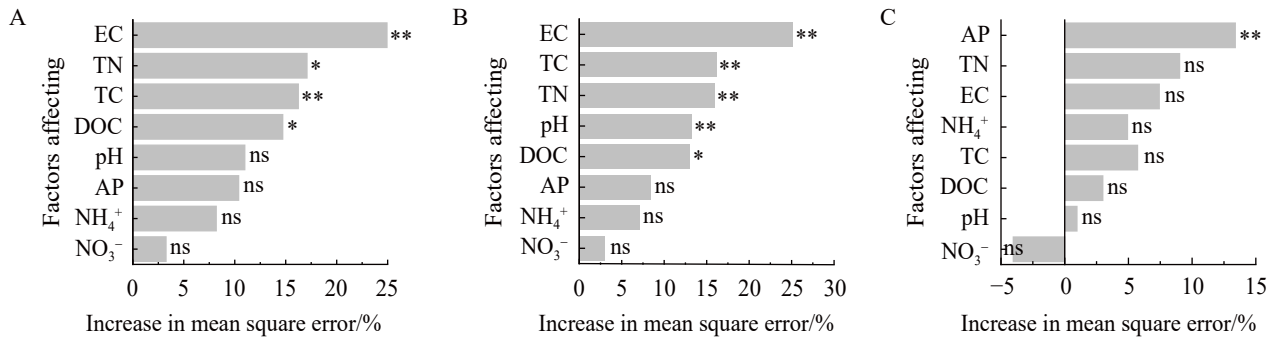


图5 随机森林模型预测土壤理化性质对*nirS* (A)、*nirK* (B)基因及*nirS/nirK* (C)的相对重要性

Figure 5 Relative importance of soil physicochemical properties in the prediction of the *nirS* (A), *nirK* (B) genes, and *nirS/nirK* ratio (C) by the random forest model. TC: Total carbon; TN: Total nitrogen; DOC: Dissolved organic carbon; NH₄⁺-N: Ammonium nitrogen; NO₃⁻-N: Nitrate nitrogen; AP: Available phosphorus; EC: Electrical conductivity. The same below.

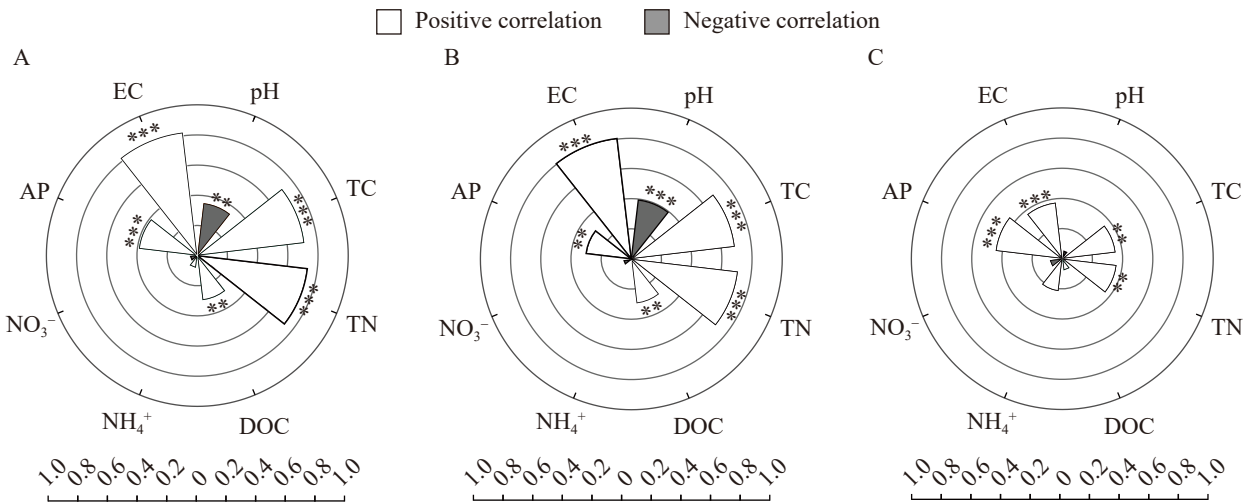


图6 *nirS* (A)、*nirK* (B)基因及*nirS/nirK* (C)与土壤理化性质的相关性

Figure 6 Correlation between *nirS* (A), *nirK* (B) genes and *nirS/nirK* (C) and soil physicochemical properties.

较小，然而在 0–10 cm 土层中芦苇土壤的 *nirS* 和 *nirK* 丰度整体上最高。这一现象可由三方面

解释。(1) 植物特性：芦苇作为一种多年生挺水植物，其强大的环境适应能力不仅可能富集大

量携带氮转化功能基因的微生物, 还可通过根系分泌小分子酸等有机物, 为反硝化菌生命活动提供必需的碳源, 从而高效驱动氮循环过程^[21-22]。(2) 碳氮营养效应: 芦苇土壤总碳和总氮含量最高, 且二者与 *nirS*、*nirK* 丰度显著正相关($P < 0.001$), 为反硝化菌提供了更多可利用底物^[23-24]。(3) 酸碱度调控: 芦苇土壤 pH 最低, 而 pH 与两类基因丰度呈显著负相关。这可能由于本研究的土壤均是中性土壤, pH 值的适当降低并不会胁迫反硝化菌生长。此外, 相对较低的 pH 环境可通过改变微生物群落组成或酶活性, 促进反硝化菌生长和增殖^[25-26]。随机森林分析进一步指出, 土壤电导率是影响 *nirS* 与 *nirK* 丰度的关键因子。电导率反映可溶性盐分含量, 而盐度对反硝化菌群的作用在不同生态系统中存在明显差异: 部分研究表明盐度升高抑制 *nirS* 和 *nirK* 丰度^[27-29], 也有研究发现盐度对其影响不显著^[30]。与这些结论不同, 本研究中电导率与两类基因丰度呈显著正相关, 说明在闽江口湿地的高盐环境下 *nirS* 和 *nirK* 型菌具有生态适应性。这种差异可能由多重机制共同驱动。(1) 渗透压适应: 携带 *nirS* 的反硝化菌普遍耐盐性强, 可通过逐步调节胞内渗透压维持活性^[31-32]; 部分携带 *nirK* 的菌株也具备较高的渗透调节能力, 在高盐环境中仍能形成优势群落^[33-34]。(2) 有机质降解动力学: 高盐环境可减缓土壤有机质的分解速率, 延长可溶性有机碳 (DOC) 在土壤中的滞留时间, 从而在更长时间尺度上提供稳定的碳底物供给。增加的 DOC 与硝酸盐为反硝化过程提供充足能源与电子供体, 有利于 *nirS* 和 *nirK* 基因携带者的繁殖与代谢。(3) 生态位分化与营养耦合: 盐度、碳氮供应及微环境条件的交互作用进一步塑造了两类反硝化菌的生态位分化^[35], 使其能够在高盐、富碳的湿地环境中保持较高丰度。综合来看, 闽江口湿地较高的盐度不仅未抑制, 反而可能通过渗透压适应与有机质碳源积累的双重途径促进了 *nirS* 和 *nirK* 功能基因的富集。

在群落组成上, 本研究中 *nirS/nirK* 比值普遍大于 5, 表明 *nirS* 型反硝化微生物在闽江口湿地占据主导地位。*nirS* 和 *nirK* 基因编码的酶分别依赖于铁和铜离子^[36], 而闽江丰富的泥沙沉积携带大量氧化铁和氢氧化铁^[37], 为 *nirS* 型菌提供了更有利的铁资源环境, 可能进一步增强其竞争优势。值得注意的是, 在 0–10 cm 表层土壤中红树林的 *nirS/nirK* 比值显著高于短叶茳芩。两者均处于潮间带并长期经历淹水环境, 因此氧气可得性的差异不足以解释该结果。更合理的解释是碳源有效性的不同: 相关性分析表明 DOC 与 *nirS* 和 *nirK* 基因丰度均呈显著正相关($P < 0.05$), 但多项研究提示 *nirK* 型反硝化菌对可利用碳的变化更为敏感^[38]。本研究中红树林土壤的 DOC 含量明显低于短叶茳芩, 这一较低的碳供应可能限制了 *nirK* 型菌的生长和功能表达, 从而拉高了 *nirS/nirK* 比值。综合来看, 红树林环境相对较低的 DOC 水平通过限制 *nirK* 型菌对碳源的利用, 导致其在红树林表层土壤中呈现比短叶茳芩更高的 *nirS/nirK* 比值。在 10–20 cm 和 20–30 cm 土层中光滩的 *nirS/nirK* 比值低于其他 4 种植被类型。本研究中随机森林模型揭示速效磷是调控反硝化功能基因 *nirS/nirK* 比值的关键环境因子。速效磷 (AP) 作为微生物能量代谢 (ATP) 与遗传物质 (DNA/RNA) 合成的必需元素, 其充足供应是保障反硝化过程顺利进行的前提^[39-40], 这也与本研究中观察到的速效磷与 *nirS* 及 *nirK* 基因丰度之间的普遍正相关关系相契合。然而, *nirS* 与速效磷的相关性高于 *nirK*, 表明低磷环境可能对 *nirK* 型和 *nirS* 型反硝化菌产生了不对称的抑制作用。在这一磷限制生境中, *nirS* 型反硝化菌的生存竞争力下降更多, 进而导致 *nirS/nirK* 比值显著下降。

土层深度也显著影响反硝化基因丰度。0–10 cm 表层土壤中 *nirS* 和 *nirK* 拷贝数均显著高于深层。其原因包括: (1) 随深度增加, pH 升高而 TC、TN 和 EC 下降, 且这些理化因子与基因丰度呈显著相关; (2) 表层土壤具备更高的有

机质与养分, 通气性良好, 呈现明显的微生物“表聚效应”^[41-42]。植被凋落物及动植物残体主要累积于表层, 为反硝化菌群提供丰富营养, 从而导致基因丰度沿深度递减^[43]。

本研究基于单次采样结果, 揭示了植被类型与土层深度对反硝化基因空间分布的影响。由于采样设计集中于秋季, 未能反映环境因子的季节变异对基因丰度的潜在影响; 对高盐促进基因富集及植被调控途径的机制解释仍较初步。未来需结合季节动态监测与分子实验, 深入探究环境因子对反硝化微生物的调控机制。

4 结论

研究表明, 闽江口湿地不同植被类型显著影响土壤理化性质及反硝化功能基因丰度。总体上, 植被恢复显著提高了土壤 TC、TN、DOC 及养分含量, 相较之下, 光滩土壤贫瘠。*nirS* 和 *nirK* 基因丰度在各植被类型中均高于光滩, 且 *nirS/nirK* 比值普遍大于 5, 表明 *nirS* 型反硝化菌占主导。红树林表层土壤 *nirS/nirK* 比值最高, 可能与其较低的 DOC 水平对 *nirK* 的限制作用有关。随机森林和相关分析表明, 土壤电导率是影响 *nirS* 和 *nirK* 丰度的关键因子, 而速效磷含量主要驱动 *nirS/nirK* 比值变化。这些结果揭示了植被类型通过改变土壤理化环境调控反硝化微生物群落结构的机制。

作者贡献声明

何铁君: 数据分析、撰写文章; 叶桂萍: 样品采集、修改文章; 杨平: 样地布设、修改文章; 林永新: 提出概念、获取基金、修改文章。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

[1] NOAA. Global monitoring laboratory-carbon cycle greenhouse gases. 2022. <https://gml.noaa.gov/ccgg/trends/>.

- [2] Tian HQ, Xu RT, Canadell JG, Thompson RL, Winiwarter W, Suntharalingam P, Davidson EA, Ciais P, Jackson RB, Janssens-Maenhout G, Prather MJ, Regnier P, Pan NQ, Pan SF, Peters GP, Shi H, Tubiello FN, Zaehle S, Zhou F, Arneeth A, et al. A comprehensive quantification of global nitrous oxide sources and sinks[J]. *Nature*, 2020, 586(7828): 248-256.
- [3] Bahram M, Espenberg M, Pärn J, Lehtovirta-Morley L, Anslan S, Kasak K, Kõljalg U, Liira J, Maddison M, Moora M, Niinemets Ü, Öpik M, Pärtel M, Soosaar K, Zobel M, Hildebrand F, Tedersoo L, Mander Ü. Structure and function of the soil microbiome underlying N₂O emissions from global wetlands[J]. *Nature Communications*, 2022, 13: 1430.
- [4] 叶瑞超, 叶桂萍, 高居娟, 韩毅毅, 成于恒, 冯蒙蒙, 杨平, 林永新. 刈草种林对闽江河口湿地土壤反硝化微生物丰度的影响[J]. *亚热带资源与环境学报*, 2025, 20(2): 31-37.
- Ye RC, Ye GP, Gao JJ, Han FY, Cheng YH, Feng MM, Yang P, Lin YX. Effects of replacing *Spartina alterniflora* with *Kandelia obovata* on the abundance of soil denitrifying microorganisms in the Min River Estuary wetland[J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2025, 20(2): 31-37 (in Chinese).
- [5] 成于恒, 冯蒙蒙, 宛颂, 邓米林, 贺纪正, 林永新. 江西省酸性农田土壤亚硝酸盐还原基因丰度及其环境驱动因子[J]. *生态学杂志*, 2025, 44(1): 107-112.
- Cheng YH, Feng MM, Wan S, Deng ML, He JZ, Lin YX. The abundance of nitrite reducing genes and the driving factors in acidic agricultural soils from Jiangxi Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2025, 44(1): 107-112 (in Chinese).
- [6] 叶桂萍, 蓝嘉惠, 成于恒, 樊剑波, 林永新. 长期施肥对旱地红壤反硝化潜势和反硝化菌的影响[J]. *亚热带资源与环境学报*, 2024, 19(4): 45-52.
- Ye GP, Lan JH, Cheng YH, Fan JB, Lin YX. Effects of long-term fertilization on denitrification potential and denitrifying microorganisms in upland red soils[J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2024, 19(4): 45-52 (in Chinese).
- [7] Chen CD, Meurk CD, Cheng H, Lv MQ, Chen RY, Wu SJ. Incorporating local ecological knowledge into urban riparian restoration in a mountainous region of Southwest China[J]. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2016, 20: 140-151.
- [8] He YQ, Lan YH, Zhang H, Ye SM. Research characteristics and hotspots of the relationship between soil microorganisms and vegetation: a bibliometric analysis[J]. *Ecological Indicators*, 2022, 141: 109145.
- [9] 韩晓阳, 黄春国, 张芸香, 郭晋平. 文峪河上游河岸带不同植被类型土壤 *nirS* 反硝化菌群结构及功能[J]. *生态学报*, 2020, 40(6): 1977-1989.
- Han XL, Huang CG, Zhang YX, Guo JP. *nirS*-type denitrifiers community composition and function in different riparian vegetation types in upper Wenyuhe watershed[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(6): 1977-1989 (in Chinese).
- [10] Kou YP, Liu YJ, Li JB, Li CN, Tu B, Yao MJ, Li XZ. Patterns and drivers of *nirK*-type and *nirS*-type denitrifier

- community assembly along an elevation gradient[J]. *mSystems*, 2021, 6(6): e0066721.
- [11] Ligi T, Truu M, Truu J, Nõlvak H, Kaasik A, Mitsch WJ, Mander Ü. Effects of soil chemical characteristics and water regime on denitrification genes (*nirS*, *nirK*, and *nosZ*) abundances in a created riverine wetland complex[J]. *Ecological Engineering*, 2014, 72: 47-55.
- [12] 刘志君, 崔丽娟, 李伟, 李晶, 雷茵茹, 朱怡诺, 王汝苗, 窦志国. 互花米草入侵对盐城滨海湿地 *nirS* 型反硝化细菌多样性及群落结构的影响[J]. *生态环境学报*, 2022, 31(4): 704-714.
Liu ZJ, Cui LJ, Li W, Li J, Lei YR, Zhu YN, Wang RM, Dou ZG. Effects of *Spartina alterniflora* invasion on the diversity and community structure of *nirS*-type denitrifying bacteria in Yancheng coastal wetlands[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2022, 31(4): 704-714 (in Chinese).
- [13] Zou L, Bai YP, Huang J, Xiao DR, Yang G. Soil pH and dissolved organic carbon shape microbial communities in wetlands with two different vegetation types in Changdu area, Xizang[J]. *Journal of Mountain Science*, 2023, 20(3): 750-764.
- [14] 宋延静, 马兰, 李俊林, 单燕, 王洁, 赵玲玲, 王向誉. 山东省盐渍化地区芦苇根际反硝化细菌群落结构研究[J]. *山东农业科学*, 2021, 53(12): 137-142.
Song YJ, Ma L, Li JL, Shan Y, Wang J, Zhao LL, Wang XY. Community structure of denitrification bacteria in rhizosphere soil of *Phragmites australis* from different salinized areas of Shandong Province[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2021, 53(12): 137-142 (in Chinese).
- [15] Hao JQ, Feng YZ, Wang X, Yu Q, Zhang F, Yang GH, Ren GX, Han XH, Wang XJ, Ren CJ. Soil microbial nitrogen-cycling gene abundances in response to crop diversification: a meta-analysis[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 838: 156621.
- [16] Zhu MY, Song YY, Li MT, Gong C, Liu ZD, Yuan JB, Li XY, Song CC. Ammonia nitrogen and dissolved organic carbon regulate soil microbial gene abundances and enzyme activities in wetlands under different vegetation types[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 196: 105310.
- [17] Lin YX, Ye GP, Luo JF, Di HJ, Liu DY, Fan JB, Ding WX. *Nitrosospora* cluster 8a plays a predominant role in the nitrification process of a subtropical Ultisol under long-term inorganic and organic fertilization[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, 84(18): e01031-18.
- [18] 宛颂, 段春健, 樊剑波, 叶桂萍, 王全成, 贺纪正, 林永新. 旱地红壤反硝化功能基因丰度对长期施肥的响应[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(11): 3729-3736.
Wan S, Duan CJ, Fan JB, Ye GP, Wang QC, He JZ, Lin YX. Responses of denitrifying functional gene abundance to long-term fertilization regimes in an upland Ultisol[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(11): 3729-3736 (in Chinese).
- [19] Zhang MY, O'Connor PJ, Zhang JY, Ye XX. Linking soil nutrient cycling and microbial community with vegetation cover in riparian zone[J]. *Geoderma*, 2021, 384: 114801.
- [20] 孔维波, 余思, 封欣宜, 焦金涛, 邵明安, 韦革宏, 刘宝元, 邱莉萍, 张千, Satoshi Ishii, Hao Wang, 魏孝荣. 水蚀风蚀交错区植被恢复对土壤生态功能的影响[J]. *科学通报*, 2025, 70(S2): 4843-4856.
Kong WB, Yu S, Feng XY, Jiao JT, Shao MA, Wei GH, Liu BY, Qiu LP, Zhang Q, Ishii S, Wang H, Wei XR. Effects of vegetation restoration on soil ecological functions in water-wind erosion crisscross region[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2025, 70(S2): 4843-4856 (in Chinese).
- [21] Kowalski KP, Bacon C, Bickford W, Braun H, Clay K, Leduc-Lapierre M, Lillard E, McCormick MK, Nelson E, Torres M, White J, Wilcox DA. Advancing the science of microbial symbiosis to support invasive species management: a case study on *Phragmites* in the Great Lakes[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 95.
- [22] Wang DL, Bai YH, Qu JH. The *Phragmites* root-inhabiting microbiome: a critical review on its composition and environmental application[J]. *Engineering*, 2022, 9: 42-50.
- [23] 王宝茹. 土壤中 *nirK* 型和 *nirS* 型反硝化细菌的分布特征及驱动机制的研究: 以沙洲土壤为例[D]. 衡阳: 南华大学, 2022.
Wang BR. Distribution characteristics and driving mechanism of *nirK* and *nirS* denitrifiers in soils[D]. Hengyang: University of South China, 2022 (in Chinese).
- [24] 刘爽, 姚佳妮, 张钧杰, 代金霞. 荒漠豆科灌丛根际土壤氨氧化和反硝化微生物功能基因丰度及群落多样性特征[J]. *草业学报*, 2024, 33(5): 115-127.
Liu S, Yao JN, Zhang JJ, Dai JX. Functional gene abundance and community diversity of ammonia-oxidizing and denitrifying microorganisms in the rhizosphere soil of desert leguminous shrubs[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(5): 115-127 (in Chinese).
- [25] Bowen H, Maul JE, Cavigelli MA, Yarwood S. Denitrifier abundance and community composition linked to denitrification activity in an agricultural and wetland soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 151: 103521.
- [26] Hernández Maqueda R, Ballesteros I, Meca D, Linacero R, del Moral F. Ecological intensification strategies increase abundance of denitrifying functional genes in a greenhouse agricultural soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 199: 105415.
- [27] Luo SY, Yuan JB, Song YY, Ren JS, Qi J, Zhu MY, Feng YS, Li MT, Wang BW, Li XY, Song CC. Elevated salinity decreases microbial communities complexity and carbon, nitrogen and phosphorus metabolism in the Songnen Plain wetlands of China[J]. *Water Research*, 2025, 276: 123285.
- [28] Wang HT, Gilbert JA, Zhu YG, Yang XR. Salinity is a key factor driving the nitrogen cycling in the mangrove sediment[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 631: 1342-1349.
- [29] Gong JC, Li BH, Liu CY, Li PF, Hu JW, Yang GP. Impact of salinity gradients on nitric oxide emissions and functional microbes in estuarine wetland sediments[J]. *Water Research*, 2025, 273: 123046.
- [30] Jiang XL, Liu WZ, Yao LG, Liu GH, Yang YY. The roles of environmental variation and spatial distance in explaining diversity and biogeography of soil denitrifying

- communities in remote Xizang wetlands[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, 96(5): f1aa063.
- [31] Sanders T, Laanbroek HJ. The distribution of sediment and water column nitrification potential in the hyper-turbid Ems estuary[J]. *Aquatic Sciences*, 2018, 80(4): 33.
- [32] Sun Y, Sheng SY, Jiang X, Bello A, Wu XT, Meng QX, Deng LT, Xu XH, Li HT. Genetic associations as indices for assessing nitrogen transformation processes in co-composting of cattle manure and rice straw[J]. *Bioresource Technology*, 2019, 291: 121815.
- [33] Dini-Andreote F, Brossi MJ, van Elsas JD, Salles JF. Reconstructing the genetic potential of the microbially-mediated nitrogen cycle in a salt marsh ecosystem[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 902.
- [34] Zhai SY, Ji M, Zhao YX, Su X. Shift of bacterial community and denitrification functional genes in biofilm electrode reactor in response to high salinity[J]. *Environmental Research*, 2020, 184: 109007.
- [35] Enwall K, Throbäck IN, Stenberg M, Söderström M, Hallin S. Soil resources influence spatial patterns of denitrifying communities at scales compatible with land management[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(7): 2243-2250.
- [36] Srikanthasamy T, Leloup J, N' Dri AB, Barot S, Gervaix J, Koné AW, Koffi KF, Le Roux X, Raynaud X, Lata JC. Contrasting effects of grasses and trees on microbial N-cycling in an African humid savanna[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 117: 153-163.
- [37] Luo M, Zeng CS, Tong C, Huang JF, Yu Q, Guo YB, Wang SH. Abundance and speciation of iron across a subtropical tidal marsh of the Min River Estuary in the East China Sea[J]. *Applied Geochemistry*, 2014, 45: 1-13.
- [38] Chen ZM, Zhang N, Li Y, Xu SQ, Liu YL, Miao SJ, Ding WX. Extreme rainfall amplified the stimulatory effects of soil carbon availability on N₂O emissions[J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(4): e70164.
- [39] Duhamel S. The microbial phosphorus cycle in aquatic ecosystems[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2024, 23(4): 239-255.
- [40] Feng ZW, Gao H, Ding L, Qin YQ, Zhou Y, Feng GD, Yao Q, Zhu HH. Temporal shifts in the phosphate mobilising bacterial community reveal contrasting succession patterns in response to different phosphorus sources[J]. *Environmental Research*, 2025, 266: 120599.
- [41] 廖李容, 王杰, 张超, 刘国彬, 宋籽霖. 禁牧对半干旱草地土壤氮循环功能基因丰度和氮储量的影响[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(10): 3473-3481.
- Liao LR, Wang J, Zhang C, Liu GB, Song ZL. Effects of grazing exclusion on the abundance of functional genes involved in soil nitrogen cycling and nitrogen storage in semiarid grassland[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(10): 3473-3481 (in Chinese).
- [42] 刘株秀, 刘俊杰, 胡晓婧, 金剑, 王光华. 土壤剖面微生物群落分布规律研究进展[J]. *土壤与作物*, 2022, 11(2): 129-138.
- Liu ZX, Liu JJ, Hu XJ, Jin J, Wang GH. Research progress on the distribution of microbial community in soil profile[J]. *Soils and Crops*, 2022, 11(2): 129-138 (in Chinese).
- [43] Fischer D, Uksa M, Tischler W, Kautz T, Köpke U, Schlöter M. Abundance of ammonia oxidizing microbes and denitrifiers in different soil horizons of an agricultural soil in relation to the cultivated crops[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(8): 1243-1246.