

# 杉木人工林根际土壤氧化亚氮还原基因特征及其影响因素

李奎毅<sup>1,2</sup>, 郑勇<sup>1,2</sup>, 邓米林<sup>3</sup>, 叶桂萍<sup>4</sup>, 林永新<sup>1,2\*</sup>

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 中国科学院华南植物园, 广东 广州

4 闽江学院 地理与海洋学院, 福建 福州

李奎毅, 郑勇, 邓米林, 叶桂萍, 林永新. 杉木人工林根际土壤氧化亚氮还原基因特征及其影响因素[J]. 微生物学报, 2025, 65(12): 5469-5481.

LI Kuiyi, ZHENG Yong, DENG Milin, YE Guiping, LIN Yongxin. Characteristics and influencing factors of nitrous oxide-reducing genes in the rhizosphere soils of *Cunninghamia lanceolata* plantations[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(12): 5469-5481.

**摘要:** 【目的】氧化亚氮(nitrous oxide, N<sub>2</sub>O)还原菌是已知唯一能够消除 N<sub>2</sub>O 的微生物类群, 其功能基因(*nosZ*)的丰度、多样性和群落结构及其影响因素对 N<sub>2</sub>O 的去除具有重要意义。杉木是我国南方广泛种植的建材树种, 其根际是 N<sub>2</sub>O 产生和还原的热点区域。然而, 杉木人工林根际土壤 *nosZ* I 基因的空间分布模式及其驱动因子仍不清楚。【方法】选取福建省 5 个国有林场(邱家山、五一、官庄、峡阳、霞浦)的杉木人工林根际土壤, 利用荧光定量 PCR 和扩增子测序技术分析 *nosZ* I 基因的丰度、多样性及群落结构, 并探讨其主要环境驱动因子。【结果】各林场根际土壤可溶性有机碳含量为 6.91–23.52 mg/kg, 其中官庄和峡阳林场的可溶性有机碳含量显著低于五一、邱家山和霞浦; 各林场根际土壤 *nosZ* I 基因丰度为 4.76×10<sup>6</sup>–36.50×10<sup>6</sup> copies/g, 其中官庄和峡阳林场的 *nosZ* I 基因丰度分别为 36.50×10<sup>6</sup> copies/g 和 29.08×10<sup>6</sup> copies/g, 显著高于邱家山、五一及霞浦。可溶性有机碳是影响 *nosZ* I 基因丰度的关键因子, 低可溶性有机碳环境可能促进 N<sub>2</sub>O 还原菌的富集; 各林场根际土壤 *nosZ* I 基因 Shannon 指数为 4.41–5.67, 峡阳的 Shannon 指数显著高于五一和霞浦, 而霞浦的 Shannon 指数最低, 土壤总碳是影响 Shannon 指数的关键因子; 邱家山、官庄和霞浦的根际土壤 *nosZ* I 群落结构较为相似, 而峡阳的 *nosZ* I 群落结构显著不同于其他林场。土壤 pH 是其主要驱动因子, 且峡阳的土壤 pH 值显著高于其他林场; 5 个林场根际土壤优势菌纲均为  $\gamma$ -变形菌纲, 而峡阳林场的  $\gamma$ -变形菌纲相对丰度显著低于其余林场, 但  $\alpha$ -变形菌纲

资助项目: 国家自然科学基金(42377301); 福建省林业科技项目(2024FKJ33); 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), the Fujian Provincial Finance and Forestry Science and Technology Research Project (2024FKJ33), and the Talent Introduction Program of Minjiang University (MJY20012).

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

Received: 2025-05-24; Accepted: 2025-07-10; Published online: 2025-08-04

相对丰度显著高于其余林场。【结论】土壤碳含量和 pH 是调控杉木人工林根际土壤 N<sub>2</sub>O 还原菌丰度、多样性及群落结构的关键环境因子，可能影响 N<sub>2</sub>O 的生物去除过程及其减排潜力。因此，在杉木人工林管理中应关注土壤碳含量和 pH 调控以优化 N<sub>2</sub>O 的减排效应，缓解全球气候变化。

关键词：杉木人工林；*nosZ* I 基因；丰度；群落结构

## Characteristics and influencing factors of nitrous oxide-reducing genes in the rhizosphere soils of *Cunninghamia lanceolata* plantations

LI Kuiyi<sup>1,2</sup>, ZHENG Yong<sup>1,2</sup>, DENG Milin<sup>3</sup>, YE Guiping<sup>4</sup>, LIN Yongxin<sup>1,2\*</sup>

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 South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, Guangdong, China

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

**Abstract: [Objective]** Nitrous oxide (N<sub>2</sub>O)-reducing microbes are the only known microbial group capable of eliminating N<sub>2</sub>O. The abundance, diversity, community structure, and influencing factors of their functional gene (*nosZ*) are critical for N<sub>2</sub>O removal. *Cunninghamia lanceolata* is a widely planted timber species in southern China, and its rhizosphere represents a hotspot for both N<sub>2</sub>O production and reduction. However, the spatial distribution pattern of *nosZ* I genes and their driving factors in the rhizosphere soils of *C. lanceolata* plantations remain unclear. **[Methods]** We investigated the rhizosphere soils of *C. lanceolata* plantations from five state-owned forest farms—Qiujiashan, Wuyi, Guanzhuang, Xiayang, and Xiapu—in Fujian Province. Quantitative PCR and amplicon sequencing were employed to analyze the abundance, diversity, and community structure of *nosZ* I genes and to identify their key environmental drivers. **[Results]** Dissolved organic carbon concentrations in rhizosphere soils ranged from 6.91 mg/kg to 23.52 mg/kg, being significantly lower in Guanzhuang and Xiayang than in Wuyi, Qiujiashan, and Xiapu. The *nosZ* I gene abundance ranged from 4.76×10<sup>6</sup> copies/g to 36.50×10<sup>6</sup> copies/g, reaching 36.50×10<sup>6</sup> copies/g and 29.08×10<sup>6</sup> copies/g in Guanzhuang and Xiayang, respectively, which significantly exceeded those in Qiujiashan, Wuyi, and Xiapu. Dissolved organic carbon emerged as the primary driver of *nosZ* I gene abundance, which implied that low dissolved organic carbon may promote the proliferation of N<sub>2</sub>O-reducing bacteria. The Shannon index of *nosZ* I genes ranged from 4.41 to 5.67, being significantly higher in Xiayang than in Wuyi and Xiapu and the lowest in Xiapu. Total carbon was the key factor affecting the Shannon index. The *nosZ* I community structures in Qiujiashan, Guanzhuang, and Xiapu were similar, whereas that of Xiayang was significantly different from the others. Soil pH was identified as the main driver of community structure, and Xiayang had a significantly higher pH than the other sites. The dominant bacterial class in the rhizosphere soils of

all five forest farms was *Gammaproteobacteria*. Xiayang had significantly lower relative abundance of *Gammaproteobacteria* but significantly higher relative abundance of *Alphaproteobacteria* than other farms. **[Conclusion]** Soil carbon content and pH are key environmental factors regulating the abundance, diversity, and community structure of N<sub>2</sub>O-reducing bacteria in the rhizosphere soils of *C. lanceolata* plantations, potentially influencing N<sub>2</sub>O removal and mitigation potential. Therefore, the management strategies for *C. lanceolata* plantations should consider regulating soil carbon content and pH to optimize N<sub>2</sub>O mitigation effects and alleviate global climate change.

**Keywords:** *Cunninghamia lanceolata*; *nosZ* I gene; abundance; community structure

全球森林面积约 42 亿 hm<sup>2</sup>, 占陆地总面积的 30% 左右<sup>[1]</sup>。在全球变暖、大气氧化亚氮 (nitrous oxide, N<sub>2</sub>O) 浓度持续升高的背景下, 森林土壤作为氮循环的重要环节, 既是 N<sub>2</sub>O 的重要排放源, 也是其关键汇, 在调节温室气体排放方面扮演着至关重要的角色<sup>[2]</sup>。其中, 人工林在我国南方地区广泛分布, 尤以杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 为代表, 其生态影响日益受到关注。杉木是典型的速生用材树种, 大规模栽培在促进木材生产的同时, 也深刻改变了土壤理化特性与微生物过程<sup>[3]</sup>, 进而可能影响 N<sub>2</sub>O 的产生与还原。因此, 研究杉木人工林土壤中 N<sub>2</sub>O 还原过程的微生物调控机制, 对于提升人工林的温室气体调控功能具有重要意义。

土壤中 N<sub>2</sub>O 的还原主要由氧化亚氮还原酶催化完成, 该酶由 *nosZ* I 和 *nosZ* II 两类功能基因编码<sup>[4]</sup>。前期研究表明, 天然林转变为杉木人工林后 *nosZ* I 基因丰度显著提高, 且 *nosZ* I 型微生物在 N<sub>2</sub>O 还原过程中可能发挥更加关键的作用, 提示其可能是调节人工林 N<sub>2</sub>O 还原能力的重要生物学基础<sup>[5]</sup>。然而, 当前关于杉木人工林中 N<sub>2</sub>O 还原微生物的研究多集中于非根际土壤, 对于根际这一植物-微生物相互作用最活跃的土壤空间, 其微生物群落结构和功能响应机制仍知之甚少。

根际是植物根系与微生物发生密切互作的重要界面, 植物通过根系分泌物为微生物提供碳源, 调节其群落组成和代谢活性<sup>[6]</sup>, 进而影响

包括反硝化在内的土壤氮循环过程<sup>[7]</sup>。根际土壤通常具有更高的可溶性有机碳和水分含量, 有利于反硝化过程的发生, 并可能增强 N<sub>2</sub>O 的还原潜力<sup>[8]</sup>。已有的研究多关注不同树种<sup>[9]</sup>或氮素添加<sup>[10]</sup>对土壤 *nosZ* 基因的影响, 而对根际土壤这一关键区域中 N<sub>2</sub>O 还原微生物的研究相对匮乏<sup>[11]</sup>。在杉木人工林根际土壤中 *nosZ* I 型微生物的丰度、多样性及群落结构如何分布, 其主要环境调控因子为何目前尚不清楚。

众多研究表明, 土壤环境因子会显著影响 *nosZ* 基因及其相关微生物群落的组成与活性。其中, 土壤 pH 值被认为是 *nosZ* 基因丰度和 N<sub>2</sub>O 还原潜力的重要影响因子之一, 通常表现为 pH 升高促进 *nosZ* 丰度上升, 从而降低 N<sub>2</sub>O 排放<sup>[12-14]</sup>; 土壤水分含量通过调节厌氧程度影响反硝化过程中 N<sub>2</sub>O 还原阶段的发生频率<sup>[15]</sup>; 而有机碳作为微生物代谢的主要能量来源, 其含量的变化也会影响 *nosZ* 微生物的生长与功能表达<sup>[16]</sup>。此外, 氮素输入等人为干扰也可能引发 *nosZ* 微生物群落的结构性改变, 进而影响 N<sub>2</sub>O 的还原效率<sup>[17-19]</sup>。因此, 识别关键环境因子并揭示其对杉木人工林根际 *nosZ* I 微生物群落的影响机制对于理解森林土壤 N<sub>2</sub>O 调控潜力具有重要意义。

本研究选取福建省 5 个典型杉木人工林林场的根际土壤为研究对象, 采用高通量测序和荧光定量 PCR 技术系统研究 *nosZ* I 基因微生物的丰度、多样性及群落结构, 并识别其主要环

境驱动因子，以期揭示根际环境中  $N_2O$  还原微生物的生态分布与调控机制，为人工林  $N_2O$  排放的减缓管理提供理论基础和数据支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究选取福建省 5 个典型林场进行采样，分别为龙岩市连城邱家山国有林场、龙岩市漳平五一国有林场、三明市沙县官庄国有林场、南平市延平峡阳国有林场、宁德市寿宁霞浦国有林场，这些林场的样地基本信息如表 1 所示。这些林场均位于亚热带季风气候区，其年平均温度(mean annual temperature, MAT)和年平均降水量(mean annual precipitation, MAP)的变化范围能较好地表征福建省的水热分布情况，土壤为典型的酸性红壤和黄红壤。

### 1.2 土壤样品采集

所有土壤样品采集于 2022 年夏季，在地势较为均一的地段分别选取 4 个 20 m×20 m 的采集样点。在每个采集样点中使用抖根法采集 0–20 cm 深度的根际土壤样品。每个采集点获取 3 份土壤样品，因此每个林场采集获得 12 份土壤样品，总计 60 份根际土壤样品。采集的土样立即存储于装有冰袋的保温箱中，并尽快运回实验室。将土壤样品中的可见杂质去除后过 2 mm 筛，随后分为 2 份，其中一份自然风干后用于测定土壤理化性质，另一份储存于−80 °C 的冰箱中，用

于后续开展分子生物学实验。

### 1.3 土壤基础性质测定

土壤基础理化性质的测定参照邓米林等<sup>[20]</sup>的方法。采用电位法测定土壤 pH；利用碳氮元素分析仪(Elementar 公司)测定土壤总碳(total carbon, TC)和全氮(total nitrogen, TN)含量；称取 10 g 鲜土，加入 50 mL 超纯水浸提，振荡后在 4 °C、4 000 r/min 离心 10 min，用 0.45 μm 滤膜过滤后得到的上清液用碳氮分析仪(Shimadzu 公司)测定土壤可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)；取 5 g 鲜土加入 25 mL 2 mol/L 的 KCl 浸提液，振荡过滤后用连续流动分析仪(Skalar 公司)测定土壤铵态氮(ammonium nitrogen,  $NH_4^+$ -N)、硝态氮(nitrate nitrogen,  $NO_3^-$ -N)含量；采用钼蓝比色法测定土壤有效磷(available phosphorus, AP)含量；通过称量在 105 °C 下烘干至恒定质量的土壤来计算土壤含水率(soil moisture content, MC)。

### 1.4 土壤 DNA 提取和实时荧光定量 PCR

称取 0.5 g 经冷冻干燥后的土壤，按照 FastDNA SPIN Kit for Soil 试剂盒(MP Biomedicals 公司)的操作说明提取土壤总 DNA。采用 384 孔板在实时荧光定量 PCR 仪(Bio-Rad 公司)上测定 *nosZ I* 基因的丰度。引物序列、反应体系、反应条件和标准曲线的制作参照 Deng 等<sup>[5]</sup>所述进行。扩增过程中溶解曲线始终呈单峰，扩增效率为 97%， $R^2$  为 0.999。

表1 不同林场的基本概况

Table 1 Basic information of different forest farms

林场 Forest farm	年平均温度 Mean annual temperature (°C)	年平均降水量 Mean annual precipitation (mm)	海拔 Altitude (m)	纬度 Latitude (N)	经度 Longitude (E)
五一 Wuyi	17.98	1 592.00	376.00	25°08'	117°27'
邱家山 Qiujiashan	19.25	1 565.00	202.50	25°43'	116°54'
官庄 Guanzhuang	19.75	1 597.00	228.50	26°30'	117°41'
峡阳 Xiayang	15.71	1 918.00	567.00	26°48'	117°59'
霞浦 Xiapu	20.08	1 266.00	405.19	26°50'	119°55'

## 1.5 扩增子测序和生物信息学分析

根据 Henry 等<sup>[21]</sup>所用的方法, 使用引物组 *nosZ* 1840F/*nosZ* 2090R 进行基因扩增。扩增后纯化 PCR 产物, 送至上海美吉生物医药科技有限公司, 使用 Illumina MiSeq 平台对 *nosZ* I 扩增子进行测序。测序完成后使用 FLASH (v1.2.7) 合并 *nosZ* I 扩增子的成对末端读数。使用 QIIME (v1.8.0) 对序列读取进行质量过滤, 并按照 Lin 等<sup>[22]</sup>所用的方法进行下一步分析。舍去质量值 < 10 的序列, 并去除嵌合体, 将筛选后的序列按 97% 相似度聚类成操作分类单元 (operational taxonomic unit, OTU)。系统发育树的构建参照韩风毅等<sup>[23]</sup>的方法, 依据相对丰度前 0.1% 的标准筛选代表性序列, 将其序列信息与 NCBI 数据库进行比对, 选用 MEGA 11 软件中的邻接法构建 *nosZ* I 基因的系统发育树, 将自展值设置为 1 000, 以进行代表性序列的分类。随后将分类文件导入 iTOL 网页以美化发育树, 在纲分类水平上比较不同区域杉木人工林根际土壤氧化亚氮还原菌群落组成差异。

## 1.6 数据处理

采用 SPSS 26.0、R (v4.4.1) 和 Origin 2022 软件进行数据的分析和可视化。采用 SPSS 26.0 软件进行数据统计分析, 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) LSD 法 ( $P < 0.05$ ) 比较不同林地

的土壤理化性质、*nosZ* I 基因丰度、*nosZ* I 基因纲水平上相对丰度的差异。利用 Spearman 相关性检验 *nosZ* I 基因丰度、Shannon 指数与土壤理化因子之间的相关性。使用 R (v4.4.1) 软件 “vegan” 包中的 alpha\_diversity 函数计算 Shannon 指数。利用 “RandomForest” 包 rfPermute 函数进行随机森林分析, 揭示不同环境因子对 *nosZ* I 基因丰度、Shannon 指数贡献的相对重要性。基于 Bray-Curtis 距离, 利用 “vegan” 包中的 metaMDS 函数进行非度量多维测度 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) 分析。利用 “vegan” 包中的 mantel 函数分析土壤环境因子对 *nosZ* I 基因型还原菌群落结构的影响。绘图在 Origin 2022 软件中完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤理化性质

不同林场之间的土壤理化性质存在显著差异 ( $P < 0.05$ ) (表 2)。峡阳土壤 pH 为 5.05, 显著高于邱家山、官庄、五一及霞浦。邱家山和霞浦的总碳含量分别为 37.93 g/kg 和 34.85 g/kg, 显著高于五一、官庄、峡阳。官庄和峡阳的可溶性有机碳含量分别为 6.91 mg/kg 和 10.62 mg/kg, 显著低于五一、邱家山、霞浦。霞浦的全氮含量最高, 为 3.21 g/kg, 而五一的全氮含量最低。

表2 土壤基本理化性质

Table 2 Soil physicochemical properties

林场 Forest farm	pH	总碳 Total carbon (g/kg)	可溶性有机碳 Dissolved organic carbon (mg/kg)	全氮 Total nitrogen (g/kg)	铵态氮 Ammonium nitrogen (mg/kg)	硝态氮 Nitrate nitrogen (mg/kg)	有效磷 Available phosphorus (mg/kg)	土壤含水率 Soil moisture content (%)
五一 Wuyi	4.53±0.38b	24.84±2.04b	21.43±5.17a	1.94±0.16c	7.13±3.76a	1.51±2.28c	0.56±0.43d	30.3±3.3b
邱家山 Qiujiashan	4.06±0.30c	37.93±10.18a	23.52±5.35a	2.51±0.66b	3.59±2.86b	6.82±4.54ab	3.41±2.61ab	40.6±4.4a
官庄 Guanzhuang	4.20±0.29c	22.60±3.64b	6.91±2.05b	2.05±0.27bc	3.44±3.69b	6.63±3.92b	4.04±3.50a	32.0±3.7b
峡阳 Xiayang	5.05±0.22a	20.20±3.21b	10.62±3.43b	2.10±0.36bc	3.69±2.16b	0.21±0.21c	0.94±0.14cd	24.6±1.1c
霞浦 Xiapu	4.06±0.16c	34.85±5.46a	21.54±7.31a	3.21±1.00a	2.00±1.29b	9.46±3.84a	2.38±1.06bc	31.0±5.3b

表中数据为平均值±标准差 ( $n=12$ ), 同列不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

Mean±SD ( $n=12$ ). Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

五一的铵态氮含量为 7.13 mg/kg, 显著高于其他林场。霞浦的硝态氮含量为 9.46 mg/kg, 显著高于五一、官庄、峡阳。官庄的有效磷含量为 4.04 mg/kg, 显著高于五一、峡阳、霞浦。邱家山的土壤含水率为 40.6%, 显著高于其他林场。

## 2.2 土壤 *nosZ I* 基因丰度和 $\alpha$ 多样性及其与环境因子的关系

由图 1A 可知, 官庄和峡阳根际土壤的 *nosZ I* 基因丰度分别为  $36.50 \times 10^6$  copies/g、 $29.08 \times 10^6$  copies/g, 显著高于邱家山、五一、霞浦 ( $P < 0.05$ )。随机森林分析结果表明, 可溶性有机碳、海拔、pH、年均降水量、总碳、年均温、土壤含水率显著影响根际土壤 *nosZ I* 基因丰度, 其中可溶性有机碳含量是最主要的影响因素(图 1B)。

由图 2A 可知, 峡阳根际土壤 *nosZ I* 基因的 Shannon 指数为 5.67, 显著高于五一、霞浦 ( $P < 0.05$ )。霞浦的 Shannon 指数为 4.41, 显著低于邱家山、官庄、峡阳。随机森林分析结果表明, 总碳、海拔、年均降水量、全氮、年均温显著影响 Shannon 指数, 其中总碳含量是最重要的影响因子(图 2B)。Spearman 相关性分析表明, *nosZ I* 基因丰度与 pH 呈显著正相关, 而与总碳、可溶性有机碳、全氮呈显著负相关(图 3A); Shannon 指数与 pH 呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ), 而与总碳、可溶性有机碳、全氮呈极显著负相关 ( $P < 0.001$ ) (图 3B)。

## 2.3 土壤 *nosZ I* 型反硝化微生物群落结构

基于 Bray-Curtis 距离算法开展 NMDS 分析, 发现邱家山、官庄和霞浦的 *nosZ I* 群落结

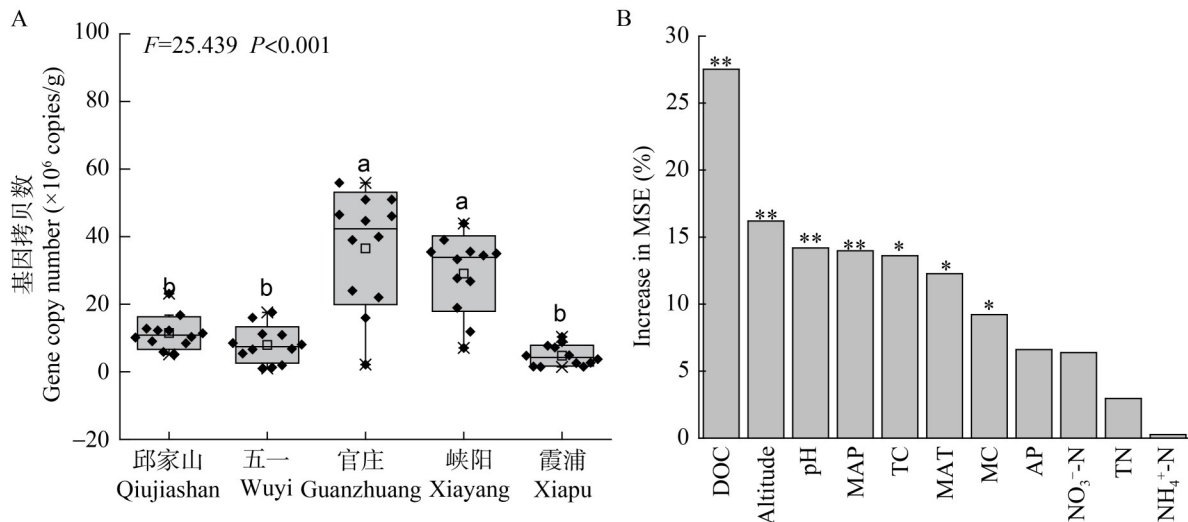


图1 不同林场 *nosZ I* 基因拷贝数及其与环境因子的随机森林分析。A: 不同林场 *nosZ I* 基因拷贝数; B: *nosZ I* 基因拷贝数与环境因子的随机森林分析。TC: 总碳; DOC: 可溶性有机碳; TN: 全氮; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N: 铵态氮; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N: 硝态氮; AP: 有效磷; MC: 土壤含水率; MAP: 年平均降水量; MAT: 年均温。不同小写字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Figure 1 Copy number of *nosZ I* gene and random forest analysis with environmental factors in different forest farms. A: *nosZ I* gene copy number in different forest farms; B: Random forest analysis of *nosZ I* gene copy number and environmental factors. TC: Total carbon; DOC: Dissolved organic carbon; TN: Total nitrogen; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N: Ammonium nitrogen; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N: Nitrate nitrogen; AP: Available phosphorus; MC: Soil moisture content; MAP: Mean annual precipitation; MAT: Mean annual temperature. Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ . The same below.

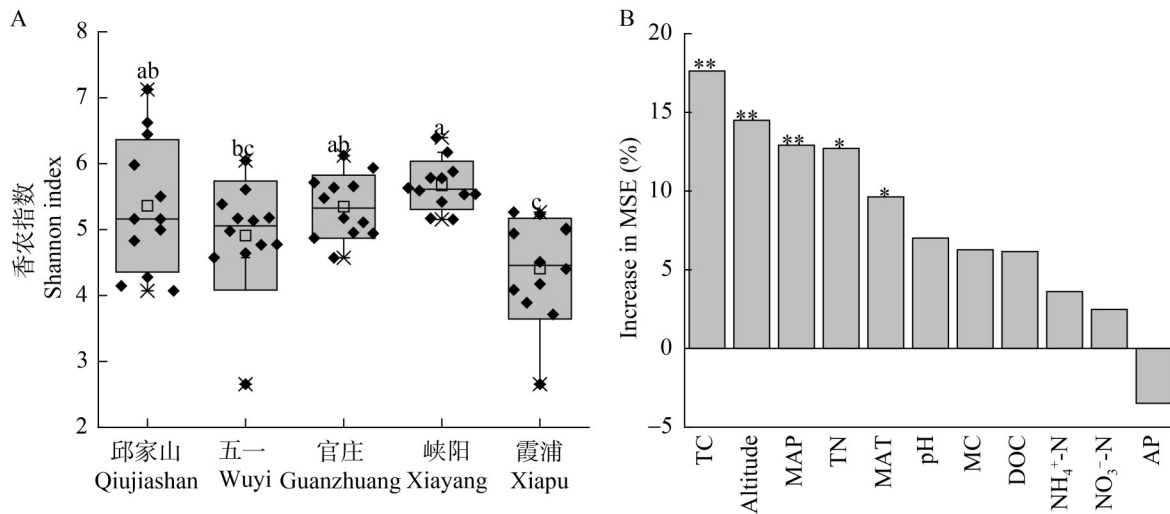


图2 不同林场Shannon指数及其与环境因子的随机森林分析。A: 不同林场Shannon指数; B: Shannon指数与环境因子的随机森林分析。

Figure 2 Shannon index and random forest analysis with environmental factors in different forest farms. A: Shannon index of different forest farms; B: Random forest analysis of Shannon index and environmental factors.

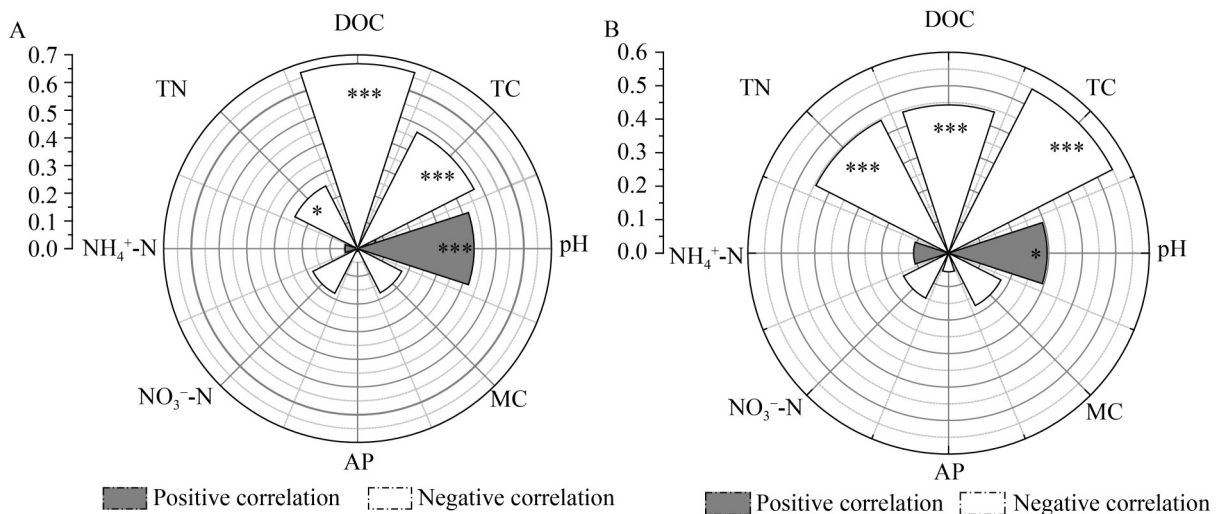


图3 土壤反硝化微生物*nosZ I*基因丰度(A)、Shannon指数(B)与土壤理化性质之间的斯皮尔曼相关系数  
Figure 3 Spearman correlation coefficients between *nosZ I* gene abundance (A), Shannon index (B), and soil physicochemical properties of denitrifying microorganisms in soil. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ .

构相似度较高, 而峡阳根际土壤 *nosZ I* 群落结构与其他 4 个林场均存在显著差异( $P < 0.001$ ) (图 4)。Mantel 分析结果显示, pH 是 *nosZ I* 型反硝化微生物群落结构的主要影响因子( $P < 0.001$ ), 硝态氮含量( $P < 0.01$ )及土壤含水率( $P < 0.05$ )也显著影响 *nosZ I* 群落结构(表 3)。

对筛选出的代表性序列进行物种注释,  $\alpha$ -变形菌纲 (*Alphaproteobacteria*) 和  $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*)是供试土壤中最主要的氧化亚氮还原菌(图 5)。由图 6 可知, 5 个林场均以  $\gamma$ -变形菌纲为主, 其相对丰度为 55.0%–78.7%, 其中邱家山的  $\gamma$ -变形菌纲相对丰度最高(78.7%),

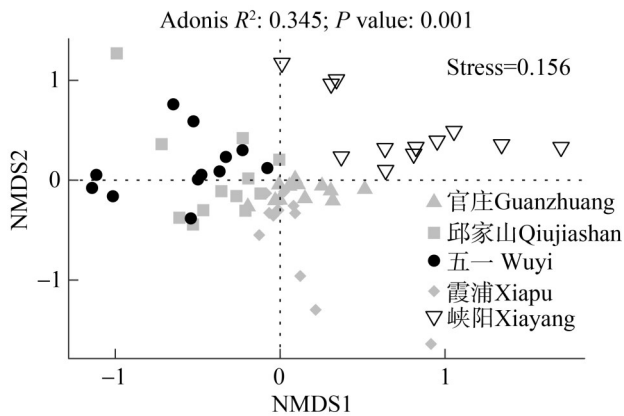


图4 不同杉木人工林根际土壤*nosZ I*基因群落结构的非度量多维测度(NMDS)分析

Figure 4 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis of *nosZ I* gene community structure in the rhizosphere soil of different *Cunninghamia lanceolata* plantations.

表3 土壤反硝化微生物*nosZ I*基因群落结构与土壤理化性质间的Mantel分析

Table 3 Mantel analysis of soil denitrifying microorganisms *nosZ I* gene community structure and soil physicochemical properties

土壤因子 Soil factors	皮尔森检验 Pearson test		斯皮尔曼检验 Spearman test	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
pH	0.390***	0.001	0.354***	0.001
总碳 Total carbon	0.019	0.367	-0.010	0.530
可溶性有机碳 Dissolved organic carbon	0.054	0.144	0.065	0.077
全氮 Total nitrogen	-0.095	0.834	-0.072	0.811
铵态氮 Ammonium nitrogen	-0.034	0.621	-0.053	0.769
硝态氮 Nitrate nitrogen	0.216**	0.002	0.180**	0.002
有效磷 Available phosphorus	-0.023	0.580	0.076	0.161
土壤含水率 Soil moisture content	0.140*	0.013	0.109*	0.034

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ .

显著高于官庄(67.4%)和峡阳(55.0%) ( $P < 0.05$ )。此外,  $\alpha$ -变形菌纲的相对丰度为 19.5%–44.6%, 其中峡阳的  $\alpha$ -变形菌纲相对丰度最高(44.6%), 显著高于其他 4 个林场。峡阳  $\gamma$ -变形菌纲和  $\alpha$ -变形菌纲的相对丰度均与其他 4 个林场存在显著差异( $P < 0.05$ )。

### 3 讨论

本研究发现, 不同区域的杉木人工林根际土中 *nosZ I* 型反硝化微生物的丰度和群落结构存在一定差异。其中, 官庄和峡阳的 *nosZ I* 基因丰度显著高于邱家山、五一和霞浦。这可能是不同区域的土壤养分条件差异所致。随机森林分析结果表明, 可溶性有机碳含量是影响 *nosZ I* 基因丰度的最关键环境因子, 且二者呈极显著负相关。官庄和峡阳的可溶性有机碳含量显著低于其余 3 个林场, 这可能是其 *nosZ I* 基因丰度较高的重要原因。研究表明在我国较为湿润的亚热带地区可溶性有机碳和可利用态氮是土壤反硝化的关键影响因素<sup>[24]</sup>。唐楚珺等<sup>[25]</sup>研究表明, 杉木人工林土壤 *nosZ I* 基因丰度与土壤可溶性有机碳含量存在显著负相关关系, 与本研究结果较为一致。这可能是因为森林土壤的有机碳含量通常较高, 氮是限制微生物活性更重要的因素, 而土壤可溶性有机碳含量增加可能会加剧土壤对氮素的竞争, 导致供氮不足, 从而降低土壤 *nosZ I* 基因丰度。然而, 雷芊芊等<sup>[26]</sup>研究发现, 可溶性有机碳对野芷湖湖岸带根际土 *nosZ I* 基因丰度具有重要的正面影响。造成这种差异的原因可能是土壤可溶性有机碳含量不同, 供试土壤的可溶性有机碳含量远高于野芷湖湖岸带土壤。当可溶性有机碳含量低时, *nosZ I* 型反硝化微生物对碳养分需求较大, 此时可溶性有机碳含量越高, 微生物所能获取的养分越多其丰度也会随之增加。然而, 当这一需求达到饱和时可溶性有机碳含量的升高反而会导致其他养分的相对短缺, 从而降低 *nosZ* 基因丰度, 这也是本研究可溶性有机

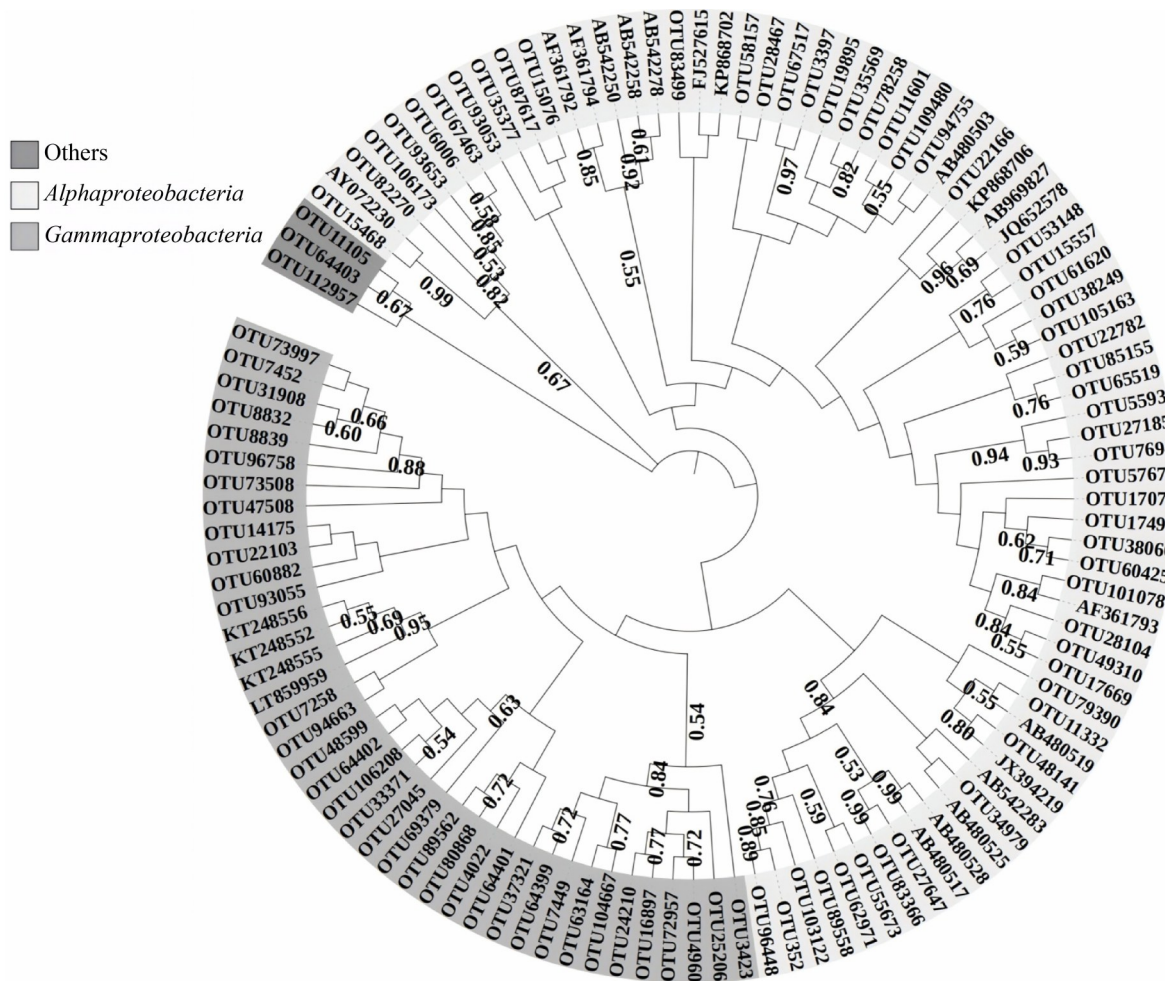


图5 氧化亚氮还原菌*nosZ I*基因的系统发育树。节点处的数值为bootstrap支持率，用以表示各分支的置信度。

Figure 5 Phylogenetic tree of nitrous oxide reducing bacteria *nosZ I* gene. Bootstrap support values are represented at the nodes, indicating the confidence of each clade.

碳含量与 *nosZ I* 基因丰度呈显著负相关的重要原因。总的来说，低可溶性有机碳环境可能更有利于杉木人工林根际土壤 *nosZ I* 基因的富集。

本研究表明，杉木人工林根际土 *nosZ I* 型反硝化微生物的 Shannon 指数与土壤 pH 呈显著正相关，而与总碳、可溶性有机碳、全氮呈极显著负相关。研究表明较低的土壤 pH 会在一定程度上抑制  $N_2O$  还原酶的活性<sup>[27]</sup>，这可能会导致一些耐酸能力较弱的 *nosZ I* 型反硝化微生物类群数量减少，从而降低其多样性。因此，土壤 pH 升高可为更多的 *nosZ I* 型反硝化微生物

提供所需的生态位，进而增加其多样性。随机森林模型分析进一步表明，总碳是影响 Shannon 指数最主要的影响因子。卿婷等<sup>[28]</sup>研究发现，在亚热带米楮次生林中土壤氮磷获取酶的活性均高于碳获取酶，这说明微生物对氮磷的需求更大，土壤总碳含量较高反而会加剧氮磷限制并可能降低 *nosZ I* 型反硝化微生物多样性。对亚热带 6 种人工林土壤进行的研究表明，土壤总碳是影响微生物群落组成的主要因子<sup>[29]</sup>，其含量变化可能导致特定土壤微生物在竞争养分时具有更大的优势，而对其余物种造成不利

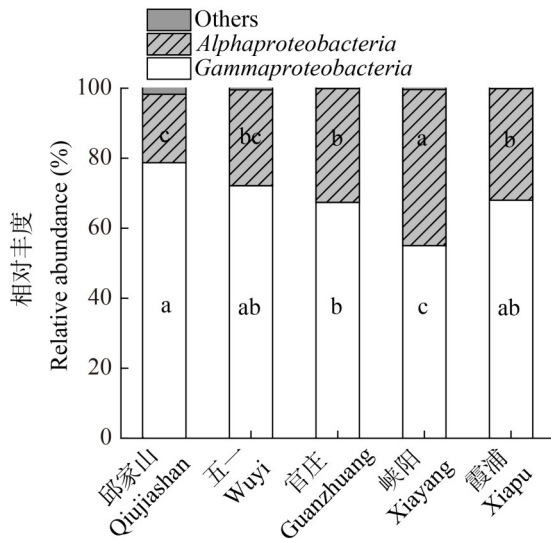


图6 杉木人工林根际土壤氧化亚氮还原菌群落纲水平上的相对丰度。不同小写字母表示同一纲水平上不同林场氧化亚氮还原菌相对丰度之间差异显著。

Figure 6 Relative abundance of *nosZ* phylotypes at the class levels in the rhizosphere soil of *Cunninghamia lanceolata* plantations. Different lowercase letters indicate significant differences between relative abundance of nitrous oxide-reducing bacterial communities in different forest farms at the same class level.

影响。此外，向土壤中施加作物秸秆和粪肥显著减少 *nosZ* 基因拷贝数并抑制其基因的表达比例<sup>[30]</sup>，这说明外来碳源输入提高了土壤碳含量并抑制 *nosZ* 基因表达，可能使其在养分竞争中处于劣势，进而导致多样性降低。研究表明向酸性土壤中添加纤维素降低了细菌和真菌的  $\alpha$  多样性，这是由于纤维素添加提高了富营养细菌的相对丰度而减少了贫营养细菌的数量<sup>[31]</sup>。总之，土壤总碳含量升高可能抑制 *nosZ* I 型反硝化微生物的生长，影响其在土壤微生物群落中的优势度，从而降低其多样性。

NMDS 分析结果表明，峡阳根际土 *nosZ* I 型反硝化微生物的群落结构显著不同于其他

4 个林场，表明其 *nosZ* I 型反硝化微生物具有独特的组成特征。进一步分析发现，土壤 pH 和硝态氮含量是影响 *nosZ* I 型反硝化微生物群落结构的 2 个最显著环境因子。峡阳林场土壤的 pH 显著高于其他林场，而硝态氮含量则显著偏低，这可能是其 *nosZ* I 群落结构发生明显分化的重要原因。菌群分类结果显示， $\gamma$ -变形菌纲和  $\alpha$ -变形菌纲是根际土壤中优势的  $N_2O$  还原微生物类群，其中峡阳林场的  $\gamma$ -变形菌纲相对丰度最低，而  $\alpha$ -变形菌纲相对丰度最高，两者均与其他林场存在显著差异。这一结果进一步表明了峡阳林场微生物群落结构的特殊性，也提示在 pH 升高、硝态氮含量降低的环境下，*nosZ* I 型反硝化微生物群落可能向更偏好中性或碱性环境的菌纲类群转变。例如，部分  $\alpha$ -变形菌纲类群对低 pH 更加敏感，因此在高 pH 的峡阳显著富集，而部分  $\gamma$ -变形菌纲则可能更偏好强酸性土壤<sup>[5,32]</sup>。Chen 等<sup>[33]</sup>研究发现，土壤 pH 是调控 *nosZ* 群落结构的关键环境因子，与本研究结果一致。此外，在森林恢复过程中土壤 pH 的变化也会对土壤反硝化微生物多样性产生重要影响<sup>[34]</sup>。由于不同的反硝化微生物对土壤 pH 值的偏好不同，土壤 pH 值的单向变化会导致相应的反硝化微生物类群增加或减少。硝态氮是土壤微生物进行反硝化作用的底物，其含量多少将决定反硝化微生物的利用程度。王喜英等<sup>[35]</sup>研究发现，土壤硝态氮含量对 *nosZ* 型反硝化微生物群落结构有显著影响，这是因为硝态氮为反硝化微生物代谢提供底物，并作为反硝化作用的电子受体。此外，Peng 等<sup>[36]</sup>研究发现，在森林演替过程中土壤硝态氮是影响细菌和真菌群落组装的最重要因子，这说明土壤微生物的群落组成将随着硝态氮的可利用性改变而变化。综上所述，峡阳林场根际土壤中 *nosZ* I 型反硝化微生物群落结构的特殊性很可能源于其较高的土壤 pH 和较低硝态氮水平对不同菌纲类群的选择作用。

## 4 结论

福建省 5 个杉木人工林根际土壤 *nosZ* I 基因丰度和群落变异明显。其中, 官庄和峡阳的 *nosZ* I 基因丰度显著高于其余 3 个林场, 可溶性有机碳含量是最主要的影响因素, 官庄和峡阳的可溶性有机碳含量显著低于其余 3 个林场。总碳含量是影响 *nosZ* I 型氧化亚氮还原菌 Shannon 指数的关键环境因子, 且与 Shannon 指数呈显著负相关。峡阳的 *nosZ* I 型氧化亚氮还原菌群落结构与其余 4 个林场显著不同, 土壤 pH 值是最重要的影响因子。5 个林场根际土壤的优势菌纲均为  $\gamma$ -变形菌纲, 而峡阳显著提高了  $\alpha$ -变形菌纲的相对丰度。可见, 土壤碳含量和 pH 值在调控杉木人工林根际土壤 *nosZ* I 基因丰度和群落结构中起主要作用。本研究深化了对杉木人工林根际土壤 *nosZ* I 基因丰度和群落特征及其驱动因素的认识, 从而为促进该区域 N<sub>2</sub>O 减排提供理论支撑。

## 作者贡献声明

李奎毅: 数据分析、撰写文章; 郑勇: 提供资源和获取基金; 邓米林: 数据收集与监管; 叶桂萍: 方法论; 林永新: 提出概念、获取基金和审阅。

## 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] BONAN GB. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests[J]. *Science*, 2008, 320(5882): 1444-1449.
- [2] 郑翔, 刘琦, 曹敏敏, 纪小芳, 方万力, 姜姜. 森林土壤氧化亚氮排放对氮输入响应研究进展[J]. *土壤学报*, 2022, 59(5): 1190-1203.  
ZHENG X, LIU Q, CAO MM, JI XF, FANG WL, JIANG J. A review of responses of soil nitrous oxide emissions to nitrogen input in forest ecosystems[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2022, 59(5): 1190-1203 (in Chinese).
- [3] 崔海鸥, 刘珉. 我国第九次森林资源清查中的资源动态研究[J]. *西部林业科学*, 2020, 49(5): 90-95.  
CUI HO, LIU M. Analysis on the results of the 9th national forest inventory[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2020, 49(5): 90-95 (in Chinese).
- [4] SANFORD RA, WAGNER DD, WU QZ, CHEE-SANFORD JC, THOMAS SH, CRUZ-GARCÍA C, RODRÍGUEZ G, MASSOL-DEYÁ A, KRISHNANI KK, RITALAHTI KM, NISSEN S, KONSTANTINIDIS KT, LÖFFLER FE. Unexpected nondenitrifier nitrous oxide reductase gene diversity and abundance in soils[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(48): 19709-19714.
- [5] DENG ML, YE GP, HU HW, XU C, YANG P, ZHENG Y, SHEN JP, JIN SS, HE JZ, LIN YX. Role of *nosZ* I-carrying microorganisms in regulating nitrous oxide reduction during forest conversion: a comparison of plantations and a secondary forest in subtropical soils[J]. *Pedosphere*, 2024, 34(6): 1066-1075.
- [6] BAKER NR, ZHALNINA K, YUAN MT, HERMAN D, CEJA-NAVARRO JA, SASSE J, JORDAN JS, BOWEN BP, WU LY, FOSSUM C, CHEW A, FU Y, SAHA M, ZHOU JZ, PETT-RIDGE J, NORTHERN TR, FIRESTONE MK. Nutrient and moisture limitations reveal keystone metabolites linking rhizosphere metabolomes and microbiomes[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(32): e2303439121.
- [7] WU BH, LI X, LIN SK, JIAO RF, YANG X, SHI AA, NIE XX, LIN QQ, QIU RL. *Miscanthus* sp. root exudate alters rhizosphere microbial community to drive soil aggregation for heavy metal immobilization[J]. *Science of The Total Environment*, 2024, 949: 175009.
- [8] 邓米林, 郑勇, 张哈烁, 韩风毅, 杨浩, 贺纪正, 林永新. 福建省杉木人工林土壤亚硝酸盐还原基因丰度及其主要环境驱动因子[J]. *环境科学学报*, 2024, 44(2): 406-412.  
DENG ML, ZHENG Y, ZHANG HS, HAN FY, YANG H, HE JZ, LIN YX. Abundance of nitrite reducing genes and their primary driving factors in soils of Chinese fir plantation from Fujian Province[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2024, 44(2): 406-412 (in Chinese).
- [9] FLORIO A, MARECHAL M, LEGOUT A, CREUSE des CHATELLIERS C, GERVAIX J, DIDIER S, ZELLER B, Le ROUX X. Influence of biological nitrification inhibition by forest tree species on soil denitrifiers and nitrous oxide emissions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 155: 108164.
- [10] CHEN WB, SU FL, NIE YX, ZHONG BQ, ZHENG Y, MO JM, XIONG BH, LU XK. Divergent responses of soil microbial functional groups to long-term high nitrogen presence in the tropical forests[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 821: 153251.
- [11] 王旭, 张旭东, 姚增旺, 吴海龙, 舒琪, 李屹峰, 高升华. 采伐剩余物管理对杉木人工林土壤 *nosZ* 型反硝化细菌群落多样性的影响[J]. *生态学报*, 2023, 43(9): 3789-3797.  
WANG X, ZHANG XD, YAO ZW, WU HL, SHU Q, LI YF, GAO SH. Effects of logging residue management on soil *nosZ*-type denitrifying bacteria community diversity

- in a Chinese fir plantation[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(9): 3789-3797 (in Chinese).
- [12] SHAABAN M, HU RG, WU YP, SONG L, XU P. Soil pH management for mitigating nitrous oxide emissions through *nosZ* (clade I and II) gene abundance in rice paddy system[J]. *Environmental Research*, 2023, 225: 115542.
- [13] XU WY, ZHAO DF, MA Y, YANG GT, AMBUS PL, LIU XH, LUO J. Effects of long-term organic fertilizer substitutions on soil nitrous oxide emissions and nitrogen cycling gene abundance in a greenhouse vegetable field[J]. *Applied Soil Ecology*, 2023, 188: 104877.
- [14] AAMER M, BILAL CHATTHA M, MAHMOOD A, NAQVE M, HASSAN MU, SHAABAN M, RASUL F, BATOOL M, RASHEED A, TANG HY, CHUAN Z, SHAO JH, HUANG GQ. Rice residue-based biochar mitigates nitrous oxide emission from acid red soil[J]. *Agronomy*, 2021, 11(12): 2462.
- [15] LIU HS, ZHENG XZ, LI YF, YU JH, DING H, SVEEN TR, ZHANG YS. Soil moisture determines nitrous oxide emission and uptake[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 822: 153566.
- [16] 李健, 曲植, 张立鑫, 李铭江, 陆江岳. 添加碳源对不同pH水稻土中反硝化关键功能基因的影响[J]. *南京信息工程大学学报(自然科学版)*, 2022, 14(4): 473-483.
- LI J, QU Z, ZHANG LX, LI MJ, LU JY. Effects of carbon source addition on the key functional genes of denitrification in paddy soils with different pH[J]. *Journal of Nanjing University of Information Science & Technology (Natural Science Edition)*, 2022, 14(4): 473-483 (in Chinese).
- [17] 周慧, 史海滨, 张文聪, 王维刚, 苏永德, 闫妍. 有机无机氮配施对不同程度盐渍土硝化和反硝化作用的影响[J]. *环境科学*, 2021, 42(10): 5010-5020.
- ZHOU H, SHI HB, ZHANG WC, WANG WG, SU YD, YAN Y. Effects of combination of organic and inorganic nitrogen on nitrification and denitrification in two salinized soils[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(10): 5010-5020 (in Chinese).
- [18] 蒋文婷, 田立斌, 朱高荻, 唐荣贵, 林永新, 潘灵强, 蔡延江. 不同形态氮添加对毛竹林土壤氧化亚氮排放的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2022, 28(5): 857-868.
- JIANG WT, TIAN LB, ZHU GD, TANG RG, LIN YX, PAN LQ, CAI YJ. Effects of different forms of nitrogen addition on nitrous oxide emissions from the soil of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) forest[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2022, 28(5): 857-868 (in Chinese).
- [19] SHANG SS, SONG MH, WANG CM, DOU XM, WANG JX, LIU FF, ZHU CY, WANG SQ. Decrease of nitrogen cycle gene abundance and promotion of soil microbial-N saturation restrain increases in nitrous oxide emissions in a temperate forest with long-term nitrogen addition[J]. *Chemosphere*, 2023, 338: 139378.
- [20] 邓米林, 叶桂萍, 胥超, 宛颂, 贺纪正, 林永新. 天然林转人工林对亚热带森林土壤团聚体中亚硝酸盐还原基因丰度的影响[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(1): 25-30.
- DENG ML, YE GP, XU C, WAN S, HE JZ, LIN YX. Effects of conversion of natural forest to plantations on the abundance of nitrite reducing genes in soil aggregates in subtropical forest region[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(1): 25-30 (in Chinese).
- [21] HENRY S, BRU D, STRES B, HALLET S, PHILIPPOT L. Quantitative detection of the *nosZ* gene, encoding nitrous oxide reductase, and comparison of the abundances of 16S rRNA, *narG*, *nirK*, and *nosZ* genes in soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(8): 5181-5189.
- [22] LIN YX, HU HW, DENG ML, YANG P, YE GP. Microorganisms carrying *nosZ* I and *nosZ* II share similar ecological niches in a subtropical coastal wetland[J]. *Science of The Total Environment*, 2023, 870: 162008.
- [23] 韩风毅, 张贻荣, 王思荣, 杨智杰, 郑勇, 邓米林, 贺纪正, 林永新. 亚热带典型杉木人工林根际土壤固氮菌丰度和群落结构[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(6): 1681-1688.
- HAN FY, ZHANG YR, WANG SR, YANG ZJ, ZHENG Y, DENG ML, HE JZ, LIN YX. Diazotrophic abundance and community structure in rhizosphere soils of typical subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantations[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(6): 1681-1688 (in Chinese).
- [24] XU YB, CAI ZC. Denitrification characteristics of subtropical soils in China affected by soil parent material and land use[J]. *European Journal of Soil Science*, 2007, 58(6): 1293-1303.
- [25] 唐楚珺, 高李文, 彭紫薇, 刘雨晖, 陈辉, 王玉哲, 胡亚林, 刘先. 连栽杉木人工林土壤氮循环功能基因丰度变化[J]. *应用与环境生物学报*, 2023, 29(1): 154-162.
- TANG CJ, GAO LW, PENG ZW, LIU YH, CHEN H, WANG YZ, HU YL, LIU X. Changes in the relative abundance of functional genes related to nitrogen cycling in continuously cultivated Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2023, 29(1): 154-162 (in Chinese).
- [26] 雷芊芊, 张翎, 胡荣桂, 王砚, 赵劲松, 林杉, 姜炎彬. 植物种类对野芷湖湖岸带土壤反硝化作用的影响[J]. *生态学报*, 2024, 44(3): 1116-1129.
- LEI QQ, ZHANG L, HU RG, WANG Y, ZHAO JS, LIN S, JIANG YB. Effects of plant species on soil denitrification in the lakeshore zone of Yezhi Lake[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(3): 1116-1129 (in Chinese).
- [27] BERGAUST L, MAO YJ, BAKKEN LR, FROSTEGÅRD A. Denitrification response patterns during the transition to anoxic respiration and posttranscriptional effects of suboptimal pH on nitrogen oxide reductase in *Paracoccus denitrificans*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(19): 6387-6396.
- [28] 卿婷, 艾灵, 吴福忠, 朱晶晶, 倪祥银. 凋落物输入下土壤酶活性及其化学计量的季节性变化[J]. *亚热带资源与环境学报*, 2025, 20(1): 126-135.
- QING T, AI L, WU FZ, ZHU JJ, NI XY. Seasonal changes of soil enzymatic activities and stoichiometry under litter input[J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2025, 20(1): 126-135 (in Chinese).
- [29] 李雪, 万晓华, 周富伟, 邹秉章, 王思荣. 南亚热带6种人

- 工林土壤微生物生物量和群落结构特征[J]. 亚热带资源与环境学报, 2020, 15(1): 33-40.
- LI X, WAN XH, ZHOU FW, ZOU BZ, WANG SR. Characteristics of soil microbial biomass and community structure under six different tree species plantations in southern subtropical of China[J]. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2020, 15(1): 33-40 (in Chinese).
- [30] HERNÁNDEZ MAQUEDA R, BALLESTEROS I, MECA D, LINACERO R, del MORAL F. Insights into the abundance, expression and diversity of key denitrification genes in an ecologically managed greenhouse agricultural soil[J]. Applied Biological Chemistry, 2024, 67(1): 43.
- [31] YE GP, FAN JB, HU HW, CHEN JM, ZHONG XJ, CHEN JJ, WANG D, WEI XY, LIN YX. Short-term cellulose addition decreases microbial diversity and network complexity in an Ultisol following 32-year fertilization[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2022, 325: 107744.
- [32] DAVINIC M, FULTZ LM, ACOSTA-MARTINEZ V, CALDERÓN FJ, COX SB, DOWD SE, ALLEN VG, ZAK JC, MOORE-KUCERA J. Pyrosequencing and mid-infrared spectroscopy reveal distinct aggregate stratification of soil bacterial communities and organic matter composition[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 46: 63-72.
- [33] CHEN L, LIU Q, DU HL, CUI JX, CHEN YQ. Organic materials return suppressed soil nitrous oxide emissions by changing the composition instead of abundance of denitrifying microbial community[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 204: 105759.
- [34] 杨胜秋, 王邵军, 夏佳慧, 李瑞, 罗双, 兰梦杰, 郭晓飞, 解玲玲, 王郑钧, 肖博, 郭志鹏, 张烨. 森林恢复对土壤氧化亚氮排放影响的生物与非生物学机制[J]. 浙江农林大学学报, 2025, 42(2): 410-421.
- YANG SQ, WANG SJ, XIA JH, LI R, LUO S, LAN MJ, GUO XF, XIE LL, WANG ZJ, XIAO B, GUO ZP, ZHANG Y. Biotic and abiotic mechanisms of the impact of forest restoration on soil nitrous oxide emissions[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2025, 42(2): 410-421 (in Chinese).
- [35] 王喜英, 赵辉, 谭智勇, 余高. 设施菜地种植年限对土壤 *nosZ* 型反硝化微生物群落结构和丰度的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(9): 240-247.
- WANG XY, ZHAO H, TAN ZY, YU G. Effects of cultivation years in protected vegetable crop fields on structure and abundance of soil *nosZ* denitrifying microbial community[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2022, 50(9): 240-247 (in Chinese).
- [36] PENG WX, SONG M, DU H, JIANG SH, ZENG FP, CHEN HJ, SONG TQ. Assembly processes and networks of soil microbial communities along karst forest succession[J]. Catena, 2025, 248: 108574.