

金雪莲,姚槐应,樊昊心. 土壤硝化作用的温度响应综述[J]. 江苏农业科学,2020,48(20):8-16.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.20.002

土壤硝化作用的温度响应综述

金雪莲^{1,2,3}, 姚槐应^{1,2,4}, 樊昊心⁴

(1. 中国科学院城市环境与健康重点实验室/中国科学院城市环境研究所,福建厦门 361021; 2. 中国科学院宁波城市环境观测研究站,浙江宁波 315800; 3. 中国科学院大学,北京 100049; 4. 武汉工程大学环境生态与生物工程学院,湖北武汉 430205)

摘要:硝化作用是土壤氮循环的核心环节,在农业系统中直接影响肥料的使用效率。温度是影响硝化作用的主要因素。全球变暖造成的影响不断加深,清晰认识土壤硝化作用的温度变化响应特征对预测全球变暖背景下土壤生态系统营养元素循环具有重要的指导意义。从土壤硝化速率温度响应特征、硝化微生物活性、群落结构的温度响应、潜在机制、土壤硝化作用温度响应的不确定性等方面对土壤硝化作用的温度响应的研究现状进行分析和总结。后续研究可从以下几个方面进行:(1)探索硝化微生物和硝化作用的热适应性及其机制;(2)探索复杂环境因子气候变化因子对土壤硝化作用温度响应特征的影响;(3)在大尺度范围内建立土壤硝化作用的温度响应与硝化微生物的群落特征的联系,同时引入模型评估硝化微生物 N₂O 排放对全球变暖的反馈作用,进而预测气候变化趋势。

关键词:硝化作用;温度;氨氧化古菌;氨氧化细菌;N₂O;全球变暖

中图分类号:S154 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2020)20-0008-09

氮循环是生态系统生物化学循环的核心过程之一,而硝化作用是土壤氮循环的核心环节,在一

定程度上能够限制生态系统中其他氮循环过程的发生^[1]。硝化作用是微生物将氨氮氧化成亚硝态氮,再进一步氧化为硝态氮的过程。在农田生态系统中,硝化作用决定着土壤氮素的有效性和其损失。根据国家统计局公布的数据,2018年我国化肥使用量为5 675万t,大量的铵态氮经过硝化作用形成硝态氮,而带有负电荷的硝态氮不易被土壤吸附,且流动性较高,容易受淋溶和反硝化作用的影响从土壤中淋失,继而造成地表及地下水的污染^[2]。此外,硝化作用的副产物 N₂O 是造成全球变

收稿日期:2019-12-11

基金项目:国家自然科学基金杰出青年基金(编号:41525002);国家自然科学基金面上项目(编号:41877051)。

作者简介:金雪莲(1993—),女,吉林图们人,硕士研究生,主要从事土壤微生物学研究。E-mail:xljin@iue.ac.cn。

通信作者:姚槐应,博士,研究员,主要从事土壤微生物生态学研究, E-mail:hyao@iue.ac.cn;樊昊心,博士,讲师,主要从事环境微生物学研究, E-mail:haoxin.fan@wit.edu.cn。

[59] Virkutyte J, Jegatheesan V. Electro-Fenton, hydrogenotrophic and Fe²⁺ ions mediated TOC and nitrate removal from aquaculture system: different experimental strategies [J]. *Bioresour Technol*, 2009, 100(7): 2189-2197.

[60] 钱佳旭. 电解催化氧化有机污染物[D]. 上海:华东理工大学, 2019, 1-69.

[61] 田正顺,陈佰韬,朱洪,等. 掺硼金刚石膜电极电化学消毒中有机物与大肠杆菌的相互作用[J]. *北京农学院学报*, 2019, 35(1): 1-6.

[62] 杨宏亮,黄珂,田珩,等. 大黄抑制水产致病菌的研究进展[J]. *水产科学*, 2016, 35(4): 446-452.

[63] 杜明洋,叶仕根,刘娟,等. 水产动物病原拮抗微生物及其应用研究进展[J]. *大连海洋大学学报*, 2017, 32(6): 753-758.

[64] 王凤青,孙玉增,任利华,等. 海水养殖中水产动物主要致病细菌研究进展[J]. *中国渔业质量与标准*, 2018, 8(2): 49-56.

[65] 韩士群,周庆,姚东瑞,等. 水产养殖模式对池塘水环境和环

境负荷量的影响[J]. *江苏农业学报*, 2018, 34(3): 578-584.

[66] 张鹏,王朔,陈世波,等. 电流密度对电化学处理水产养殖废水效率的研究[J]. *渔业现代化*, 2018, 45(2): 13-20.

[67] 裴洛伟. 基于微电解和紫外协同的海水循环水养殖系统水处理效果研究[D]. 杭州:浙江大学, 2016, 1-82.

[68] 张东峰. 羟基自由基灭菌与降解有机环境污染物机理研究[D]. 秦皇岛:河北科技师范学院, 2013, 1-79.

[69] 孙亚全,宋子明,司徒菲. 次氯酸钠消毒在自来水厂中的应用[J]. *工业用水与废水*, 2019, 50(1): 5-7.

[70] 彭强辉,刘辉,施汉昌,等. 电化学消毒在水产养殖业中的应用[J]. *水产科技情报*, 2009, 36(1): 18-20.

[71] Zhang Y Q, Zuo S J, Zhang Y, et al. Disinfection of simulated ballast water by a flow-through electro-peroxone process [J]. *Chemical Engineering Journal*, 2018, 348: 485-493.

[72] 赵树理,庞宇辰,席劲瑛,等. 电化学消毒法对水中大肠杆菌的灭活特性[J]. *环境科学学报*, 2016, 36(2): 544-549.

暖的三大温室气体之一,有证据表明由硝化作用产生的 N_2O 排放量占土壤 N_2O 总排放量的 80%^[3-7]。因此,硝化作用具有重要的农业和环境效应,一直是研究的热点。

硝化作用主要由微生物驱动,可分为异养硝化和自养硝化 2 种类型,其中自养硝化在众多生境中起主导作用^[3]。传统的自养硝化过程分为 2 步,第一步是由氨氧化微生物氨氧化古菌(AOA)、氨氧化细菌(AOB)完成的氨氧化作用,即将 NH_4^+ 氧化成 NO_2^- ;第二步是由亚硝酸盐氧化细菌(NO_B)完成的亚硝酸盐氧化,即将 NO_2^- 氧化成 NO_3^- ^[8]。此外,2015 年从深油井和水产养殖系统富集得到的完全氨氧化细菌(comammox),具有将氨氧化成亚硝酸最终形成硝酸盐所需的全部酶,可以单独将 NH_4^+ 氧化成 NO_3^- ,这一发现从根本上改变了学术界对硝化作用的认识^[9-11]。由于完全氨氧化细菌的研究尚处于起步阶段,其在硝化作用中的贡献和与传统硝化微生物生态位的分异还有待研究,本文对此不作重点讨论。氨氧化作用是传统硝化过程中的限速步骤,AOA 和 AOB 是氨氧化过程的关键驱动者^[12]。本文所述硝化微生物特指氨氧化微生物,讨论将主要围绕 AOA 和 AOB 展开。尽管 AOA 和 AOB 使用相同底物用于能量代谢,但它们的生理生化特性方面存在明显的差异,这些差异主要体现在温度的敏感性^[13]、底物的亲和性^[14-15]、生长 pH 值偏好^[2,3,12,16]等,这些差异直接决定了 AOA 和 AOB 在环境中生态位的分异及硝化作用的强度。

温度是影响微生物生长和功能活性的关键因子,可以直接影响硝化微生物相关酶活性,或间接影响环境中基质的可利用性和硝化生物的群落结构从而改变环境中的硝化速率^[13]。一些研究表明硝化速率随着温度的升高而提高^[17-18],另一些学者则发现温度和硝化速率之间没有明显的相关性^[19-21]。纯培养研究清楚地证实了 AOA 和 AOB 的最佳生长温度范围有显著的差异^[22-23]。有报道指出 AOA 和 AOB 全球分布模式与温度密切相关^[24]。然而,在局部范围内相关研究发现只有 AOA 群落结构对温度的升高有明显的响应,AOB 的群落结构则保持稳定^[25]。千差万别的结果制约着人们对土壤硝化作用的温度响应模式的认识。清晰认识土壤硝化作用的温度变化响应特征,对高度集约化农业管理条件下选择施肥时机、控制氮肥的损失、继发的环境效应,以及在全球变暖影响不断

加深背景下,认识土壤生态系统营养元素循环、环境变化及了解相互作用过程都具有重要的指导意义。

本文梳理了现有硝化作用对温度响应的主要研究进展,系统阐述了土壤硝化速率、硝化微生物、土壤硝化微生物群落结构对温度的响应特征,分析潜在的微生物生理生态学机制,并指出未来的重点研究方向,以期为预测气候变化条件下硝化作用、氮循环的响应趋势、制定可持续性的农业管理政策提供理论依据。

1 土壤硝化速率的温度响应

硝化作用实质上是由一系列酶促反应构成的,其速率会受到温度的制约。温度升高可以有效增加酶促反应的速度,直到反应速度达到最大值。另一方面,酶的化学本质是蛋白质,温度过高将引起蛋白质变性,导致酶失活。因此,当反应速度达到最大值后,温度的升高导致蛋白质变性,微生物因此开始死亡,生长及反应速率开始逐渐下降,直到完全停止。表征微生物生长或功能特性对温度响应的直接参数通常是 3 个基本温度:最低温度(T_{\min})、最适温度(T_{opt})、最高温(T_{\max})。通常,在一系列温度下测定微生物的生长或功能特性,然后利用 Ratkowsky 平方根模型(SQRT)^[13]、阿伦尼乌斯公式(Arrhenius)^[26]、大分子速率(MMRT)^[27]等模型可以获得这 3 个基本温度。此外,生物过程的温度敏感性(Q_{10}),即温度每增加 10 °C 时反应过程速率所增加的倍数,也普遍用来评估生物过程对温度变化的响应趋势。

据文献记载,1925 年就有研究者开始了对土壤硝化作用温度响应的研究,早期的工作主要围绕土壤硝化速率的最适温度展开。硝化作用的最适温度指硝化速率达到最大值时的环境温度。Mahendrappa 等比较了 20、25、35、40 °C 条件下不同土壤中的硝化速率,发现硝化速率的最适温度与所处气候区有关,如美国南部土壤的硝化速率在 35 °C 时最快,美国北部土壤的硝化速率则在 20、25 °C 时最快^[28];Mahli 等也发现了类似的现象,来自于热带、温带、北极圈内的土壤硝化作用的最适温度分别为 35、30、20 °C^[29];Stark 引入阿伦尼乌斯公式及泊松分布的概率密度函数等公式,更加精确地评估了土壤硝化作用的最适温度^[26]。在此基础上,Stark 等发现同一区域硝化作用最适温度与一年中某一

时期的温度有关,而与年均温度无关;例如,橡树下土壤硝化作用的最适温度为 $31.8\text{ }^{\circ}\text{C}$,而相邻的露天环境下土壤硝化作用最适温度则为 $35.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[30]。Ouyang等利用泊松分布的概率密度函数公式评估了不同处理的农业土壤中硝化潜势对应的最适温度,与对照($35\text{ }^{\circ}\text{C}$)相比化肥处理降低了土壤中硝化潜势对应的最适温度($32\text{ }^{\circ}\text{C}$),而有机肥处理土壤却没有变化^[31]。土壤硝化作用的最适温度和温度敏感性实质上是硝化微生物群落对环境温度的响应,有着深厚的微生物生理学和生态学的基础。随着硝化微生物生理学和分子生态学的发展,人们逐渐认识到AOA和AOB在生理生化、生态位及其对硝化作用贡献的差异^[2-3,12-13,32]。因此,土壤硝化作用的温度响应与硝化微生物的群落结构息息相关。

2 氨氧化微生物的温度适应性

研究者通过分离富集的途径分析了AOA和AOB的最适生长温度,发现AOB可能更适应中低温的环境,而AOA则主导了高温环境中的氨氧化作用。如表1所示,目前发现的AOB都属于中低温菌,生长温度普遍低于 $33\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[33-35];Jones等发现*Nitrosomonas cryotolerans*可以在 $4\sim 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的温度下生长^[36];在农业土壤中欧洲亚硝化毛杆菌(*Nitrosomonas europaea*)及亚硝化螺菌属(*Nitrospira*)甚至可以在 $0\sim 3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 生长^[37-38]。迄今为止还未发现可在温度高于 $40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的环境中存在的AOB^[22]。相比而言,AOA的生长温度跨度较大,在 $0.2\sim 97\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的生境中都可以检测到AOA的存在^[39-42]。例如,在农业土壤中富集得到的AOA *Candidatus Nitrososphaera* sp. JG1、*Nitrosotalea devanaterre*、*Nitrososphaera viennensis*的最适生长温度为 $35\sim 40\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[43-46]。此外,海洋环境中的常温AOA的特异性生物标记物完整极性膜脂也存在于高温泉中^[47-48],表明有些AOA可能对温度具有较强的耐受性。Taylor等在 $4\sim 42\text{ }^{\circ}\text{C}$ 温度范围内对美国俄勒冈州不同气候区土壤中AOA、AOB主导的硝化潜势的温度响应进行了评估,并利用SQRT和MMRT模型进行建模,同时量化了AOA和AOB的热力学响应;建模数据表明,AOA和AOB主导的硝化潜势的最佳温度存在显著差异,其中AOA主导的硝化势最适温度比AOB的高 $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[13]。Ouyang等在美国犹他州的农业土壤中则发现,AOA主导的硝化势最适温度比AOB主导的高 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[31]。AOA和AOB生

长/氨氧化的温度敏感性也有显著差异,AOB的 Q_{10} 为 $1.7\sim 2.7$ ^[30-31],而AOA的 Q_{10} 则大于 5.0 ,表明AOA对温度的响应比AOB敏感。然而,Duan等却发现在长期施肥的菜园土里,AOA的 Q_{10} 比AOB的低^[49]。

笔者分析AOA、AOB的生长、氨氧化活性的最适温度和温度敏感性可能由以下因素决定:(1)AOA、AOB所处生境的环境温度。从进化的角度来看,在长期的环境温度选择下,微生物能够改变自身生理和遗传特性,产生不同活性的同工酶,从而使生物酶的催化效率在环境温度下达到最优。Jiang等在研究4株亚硝化螺菌(*Nitrospira*)时发现,分离自挪威的菌株的最适生长温度为 $26\sim 29\text{ }^{\circ}\text{C}$,而分离自赞比亚的菌株的最适生长温度则为 $31\sim 33\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[38]。然而,Alves等以在北极土壤中富集到的1株新型AOA(*Candidatus Nitrosocosmicus arcticus* strain Kfb)为研究对象,发现其氨氧化的最佳温度为 $20\sim 28\text{ }^{\circ}\text{C}$,远高于其分离环境北极的平均温度($13\sim 14\text{ }^{\circ}\text{C}$);由此可见,环境温度并不是唯一的决定因素^[50-51]。(2)微生物特异性的细胞结构。AOA广泛的温度耐受范围与其细胞膜特殊的甘油醚脂结构有关,这种特殊的结构使得AOA在一些极端的温度环境中明显的竞争优势,从而可主导这些生境中的氨氧化反应^[52]。(3)AOA、AOB氨氧化过程代谢机制及酶的差异;尽管AOA、AOB都利用氨分子作为能量代谢的底物,它们的氨氧化机制却明显不同。在AOB氨氧化过程中,氨分子首先在氨单加氧酶(ammonia monooxygenase,简称AMO)的作用下氧化成羟胺,再由羟胺氧化还原酶(hydroxylamine oxidoreductase,简称HAO)氧化成亚硝酸。羟胺氧化释放的4个电子由细胞色素c554转运给辅酶Q,随后其中的2个电子再回传到氨单加氧酶,用于启动氨氧化反应,另外2个电子则沿着电子链继续移动^[53-54]。AOA氨氧化的具体机制还不明确,AOA、AOB的氨单加氧酶的氨基酸相似性仅40%,在AOA中没有找到HAO的编码基因,并且除羟胺外NO也是AOA氨氧化过程中重要的中间产物^[53-55]。一般来讲,酶促反应的步骤越多,所需要的活化能也越高,对温度的响应也越强烈。所以,不同的氨氧化机制可能也决定了AOA和AOB氨氧化过程的温度敏感性。在Taylor等的试验中,通过MMRT模型建模进一步发现,在AOA群落中存在2种活性不同的AOA的AMO,在不同的温度

表 1 AOA 和 AOB 纯培养及富集物温度参数

| 氨氧化微生物 | | 来源 | 富集温度 (°C) | 最适温度 (生长范围)(°C) | 参考文献 |
|---|--|------------|--------------|------------------------------|------------|
| 类别 | 名称 | | | | |
| 氨氧化古菌 | 亚硝化侏儒菌属(<i>Nitrosopumilus oxyclinae</i> HCE1 ^T) | 海洋 | — | 25(4~30) | [56~57] |
| | 亚硝化侏儒菌属(<i>Nitrosopumilus cobalaminigenes</i> HCA1 ^T) | 海洋 | — | 25(10~30) | [56~57] |
| | <i>Nitrosarchaeum koreensis</i> sp. nov. | 农田 | — | 25(15~30) | [41] |
| | <i>Nitrosarchaeum koreensis</i> MY1 | 农田 | 25 | 25(20~25) | [58] |
| | 阿伯丁土壤亚硝化细杆菌(<i>Nitrosotalea devanatertra</i> Nd1) | 农田 | 28 | 25(20~30) | [44] |
| | 亚硝化侏儒菌属(<i>Nitrosopumilus ureiphilus</i> PS0 ^T) | 海洋表层沉积物 | — | 26(10~30) | [56~57] |
| | <i>Nitrosocosmicus arcticus</i> strain Kfb | 极地土壤 | 20 | 28(20~28) | [50~51] |
| | <i>Nitrosoteuis chungbukensis</i> MY2 | 农田 | 25 | 30(25~40) | [42] |
| | <i>Nitrosocosmicus</i> sp. Strain MY3 | 被煤焦油污染的沉积物 | — | 30(—) | [59~60] |
| | 亚硝化侏儒菌属(<i>Nitrosopumilus maritimus</i> SCM1) | 海洋 | — | 32(15~35) | [56~57,61] |
| | <i>Nitrosocosmicus exaquare</i> G61 | 污水处理厂生物膜 | — | 33(21~40) | [62] |
| | <i>Nitrosotalea</i> sp. Nd2 | 农田 | 37 | 35(20~42) | [46] |
| | 亚硝化球菌属(<i>Nitrososphaera</i> sp. JG1) | 农田 | 37 | 35~40(25~40) | [40] |
| | <i>Nitrosocosmicus viennensis</i> EN76 | 草地 | 37 | 35,42(28~47) | [43,63] |
| | <i>Nitrosocosmicus viennensis</i> EN123 | 草地 | 37 | 37(32~37) | [58] |
| | <i>Nitrosocosmicus franklandus</i> C13 | 农田 | 37 | 40(30~45) | [45] |
| 亚硝化暖菌属(<i>Nitrosocaldus yellowstonii</i>) | 热泉沉积物 | 60~80 | — | [39,47~48] | |
| 氨氧化细菌 | 亚硝酸菌属(<i>Nitrosomonas europaea</i> Nm35) | 纯培养 | 20,30 | 20,30(0~40) | [37] |
| | 亚硝酸菌属(<i>Nitrosomonas europaea</i> ATCC 19178) | 农田 | 25 | 25(20~25) | [58] |
| | 亚硝酸菌属(<i>Nitrosomonas stercoris</i> KYUHI-S ^T) | 堆肥牛粪 | 30 | 25(20~37) | [35] |
| | 亚硝化螺菌属(<i>Nitrosospira briensis</i> C-128) | 农田 | 25~30 | 25~28(15~30) | [34] |
| | 亚硝化螺菌属(<i>Nitrosospira</i> 40K1) | 农田 | 22 | 26(3~36) | [38] |
| | 亚硝化螺菌属(<i>Nitrosospira multiformis</i> ATCC 25196) | 纯培养 | 25~30 | 28(15~30) | [33] |
| | 亚硝化螺菌属(<i>Nitrosospira</i> AF) | 农田 | 22 | 31(3~36) | [38] |
| | 亚硝酸菌属(<i>Nitrosomonas</i> sp. NW430) | 海洋 | 5,20 | 22~29(-5~30), 30~38(4~40) | [36,64] |

范围对温度的响应不同,这种现象却没有在 AOB 群落中发现。此外,还发现 AOB 的 AMO 比 AOA 的 AMO 表现出更大的负热容值(ΔC_p^\ddagger),暗示 AOB 的 AMO 的活性部位的柔性有所差异,具有与 AOA 的 AMO 不同的热力学特性^[13]。

3 氨氧化微生物丰度和群落对温度的响应

AOA 和 AOB 不同的热力学性质决定了它们受温度变化的影响不同,不同氨氧化微生物群落结构则会直接影响其对环境温度变化的适应性^[65~66]。例如,Osborne 等对科罗拉多河流域 3 个高海拔栖息地的土壤(冰川、岩屑、草甸)进行了调查,发现原位温度变化范围大的土壤有丰富的氨氧化微生物群落;在温度变化范围稳定的土壤中,存在较为单一的氨氧化微生物群落^[21]。总的来说,在全球变暖背景下,适应性低的氨氧化微生物的生态位将逐步被

竞争力更强的氨氧化微生物占领,从而使整个氨氧化微生物群落结构发生变化。同时,微生物群落也能通过积累和扩散(基因的水平转移)来适应高温环境的基因突变从而提高整个群落的适应性。因此,当环境温度升高后,土壤微生物群落很可能会向更适应高温环境的微生物群落转变。有研究表明,AOA 丰度和群落结构对温度较为敏感。Tourna 等发现,在不同温度(10~30 °C)培养条件下,AOA 的 16S rRNA 和 *amoA* 基因的变性梯度凝胶电泳(DGGE)获得的分子指纹图谱发生了明显的变化,而 AOB 的群落结构却保持不变^[65]。Taylor 等发现当夏末秋初环境温度达到 30~35 °C 时,AOA 的丰度和活性明显升高^[67]。Lu 等对来自不同土地利用方式和深度的土壤在不同温度(20、30、40 °C)下进行培养,表层土壤(0~15 cm)的氨氧化潜势明显高于亚表层土壤(30~45 cm),并且在夏季、秋季的高

温中土壤硝化势是由 AOA 主导的^[68]。Szukics 等则发现在土壤空隙含水量 (WFPS) 为 70% 时, AOB 的丰度随着温度的升高而升高, 而 AOA 的丰度则呈下降趋势; 但在群落结构方面, AOA 的群落结构随着温度的升高迅速做出响应, 而 AOB 的群落结构在 5 周后才体现出明显的变化^[66]。近年来, 研究者利用稳定性同位素技术分子生态学分析方法, 为氨氧化微生物群落结构对温度的响应提供了更为直接的证据。Zhang 等采用¹³CO₂ - DNA - 稳定同位素标记, 比较了 1 种酸性水稻土在 15、20 °C 等 2 种温度下的活性氨氧化微生物群落, 试验表明 AOA 和 AOB 均参与了硝化过程; 在 20 °C 时, AOA 群落有明显的变化, AOB 群落则保持稳定; 当温度为 15 ~ 20 °C 时, 活性氨氧化微生物由 AOA 向 AOB 转变^[25]。温度的升高改变了 AOA 和 AOB 的相对丰度, 以及 AOA 和 NOB 的群落组成从而提高了系统的硝化速率。由于土壤微生物群落极端复杂, 以往的文献并没有就温度对硝化微生物的影响机制达成一致结论。

土壤硝化微生物群落结构对温度的响应也将直接影响环境中 N₂O 的排放。土壤硝化作用可以通过直接和间接 2 种方式影响 N₂O 的排放^[16]。一方面, 硝化微生物为反硝化微生物提供底物 NO₂⁻ 和 NO₃⁻, 通过反硝化途径被还原为 N₂O 或 N₂; 另一方面, 氨氧化过程中可以直接产生 N₂O。尽管氨氧化过程中 N₂O 的产生机制还不明确, 但现有证据表明 AOA 和 AOB 的氨氧化过程中 N₂O 的产生机制有明显不同。AOB 可以通过不完全的羟胺氧化反应^[69-70] 和硝化反硝化过程产生 N₂O^[16,71]。相反, 目前没有 AOA 基因组中发现与 N₂O 生成相关的酶, 有研究者推测 AOA 氨氧化过程中 N₂O 的形成主要是通过非生物过程, 即羟胺和 NO₂⁻ 的化学降解生成^[53,63]。研究者通常利用 N₂O 和 NO_x⁻ 的比值来定量氨氧化过程中 N₂O 的产量。AOB 菌株的 N₂O 的产量为 0.1% ~ 8.0%, 受到氨氮和氧气浓度的影响^[38,72-74]。AOA 培养物的 N₂O 产量远低于 AOB, 仅为 0.04% ~ 0.30%, 受氨氮和氧气浓度的影响较小^[57-58,63,73,75-76]。研究者利用选择性的硝化抑制剂 [如辛炔和 2-苯基-4,4,5,5-四甲基咪唑啉-3-氧代-1-氧 (PTIO)] 区分了土壤氨氧化过程中 AOA 和 AOB 对 N₂O 产量的贡献, 得出了与纯培养、富集物中类似的结论^[16]; 当体系中 AOB 的生态位占据优势时, 直接导致了 N₂O 产量的增加, 反之亦

然^[49,77-79]。然而, 在全球变暖的背景下, 硝化作用产生的 N₂O 对气候的反馈作用目前还不明确。一方面, 温度的升高能显著增加酶促和化学反应速率, 增加 N₂O 的释放量; 另一方面, 温度引起的硝化微生物群落的变化也将影响 N₂O 的产量; 如果随着温度的升高, 氨氧化微生物群落中 AOB 的生态位逐渐被 AOA 取代, N₂O 产量将可能显著降低, 这有可能直接抵消升温引起的 N₂O 的增排。此外, 在微生物呼吸中, 研究者观察到了热适应性, 即在气候变暖后土壤微生物通过降低生理活性以提高在高温环境中的适应性, 从而减缓土壤呼吸量的升高^[80]。这种现象是否也在硝化微生物中存在还是未知。并且许多能够影响土壤硝化微生物群落结构的温度响应的环境因子较多。未来的研究还需要更深入更精确, 以期能够解答此类问题。

4 土壤硝化作用对温度响应的不确定性

土壤微生物硝化作用温度响应不仅与硝化微生物内在的活性有关, 还可能与温度变化引起的各类间接因素相关^[3,81]。温度的变化既可以对土壤硝化微生物群落产生直接效应, 还可以通过改变土壤性质、水分、底物的可利用性及其他生物过程等方式间接地影响土壤硝化微生物群落及其活性, 具体方式如下: (1) 温度与土壤 pH 值之间的互作。温度的升高会加快土壤硝化作用同时加速土壤酸化, pH 值是影响 AOA、AOB 生态位分异的重要因素, 同时 pH 值的降低会影响环境中的氨分子的可利用性^[15,82]。Gubry - Rangin 等发现 AOA 群落的温度响应依赖于土壤 pH 值, 酸性土壤中 AOA 的最适温度明显低于中性土壤中的 AOA^[23]。(2) 温度改变导致土壤中水分含量变化, 直接影响土壤的呼吸速率、氧气扩散及团聚体结构^[3]。Grundmann 等发现土壤硝化速率与含水量呈现负相关关系, 并且不同温度下硝化作用的最适含水率也具有显著差异^[18]。Avrahami 等发现加利福尼亚草地土壤硝化潜势和 AOB 群落结构受到温度、土壤含水率、肥料相互作用的影响。随着土壤含水量、温度的升高, 硝化活性升高, 亚硝化螺菌 (*Nitrosospira* sp. AF-like) 相对丰度降低^[83]。(3) 温度变化会影响氮转化过程的速率及各过程间的相互作用。温度升高导致土壤矿化作用的变化, 直接影响了土壤有机氮库向无机氮库的转化率, 从而间接影响到土壤中氨氧化微生物作用底物铵氮库的浓度。例如, 模拟增温显著

增加了土壤中有氮含量和氮素的矿化速率^[84]。Lan 等研究了 2 种水稻土,随着培养温度的升高,供试土壤的总氮转化速率和净氮转化速率均有所增加^[85]。然而,不同的氮转化过程的温度敏感性有所不同。在低温($<15\text{ }^{\circ}\text{C}$)下,与矿化作用相比,氮的固定作用和硝化作用对温度更敏感。但供试土壤的总氮转化速率的最适温度是 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。Wang 等发现在草地系统中, $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的升温通过刺激土壤有机氮的矿化作用刺激 AOB 的生长^[86]。还有研究表明矿化作用会刺激部分 AOA 的生长^[87-88]。

5 结论与展望

在全球变暖背景下,土壤硝化作用的温度响应作为评价陆地生态系统对全球变暖反馈作用的一个潜在指标应该受到生态学家们的广泛关注。本文从土壤硝化速率温度响应、硝化微生物群落结构及活性的温度响应、其潜在机制和土壤硝化作用不确定性等方面对土壤硝化作用的温度响应的研究现状进行了总结和分析。本文认为土壤硝化作用的温度响应是硝化微生物在群落尺度上适应性的体现,建立在微生物生理学和生态学的理论之上。针对土壤硝化微生物菌株和复杂的土壤硝化微生物群落,研究者在实验室培养或微宇宙培养等试验中评估了土壤硝化作用及硝化微生物的温度响应及其影响因素。今后的研究应该从硝化微生物及其群落生理和生态学调查转向更加深入的讨论,以下方面应成为今后的研究重点。

(1) 须要进一步加强对土壤硝化微生物氨氧化机制及硝化微生物间的互作研究。目前 AOA 及新发现的 comammox 的氨氧化机制和 N_2O 的产生机制尚不清晰;尽管氨氧化是传统硝化过程中的限速步骤,但氨氧化微生物、亚硝酸氧化微生物间的相互作用对硝化作用的影响也不容忽视。上述 2 个方面内容决定了硝化微生物的热力学特性及气候变暖条件下它们可适应的时间与环境中的硝化作用强度,这些对预测土壤硝化作用未来的变化趋势至关重要。

(2) 探究硝化微生物的热适应性及其机制。短期来看,全球变暖能显著增加土壤中的酶促反应速率,加快土壤微生物的硝化作用。不过,长期来看,土壤微生物群落会改变其生理特征或通过基因型的改变来适应温度的变化^[89]。目前,微生物热适应性的进化研究主要集中在微生物呼吸的热适应性

方面。硝化微生物的热适应性相关的研究很少,应从种群尺度到群落尺度对硝化微生物的热适应性进行系统研究,对硝化微生物能否适应高温和如何适应高温等问题进行探讨。

(3) 探索复杂环境因子、气候变化因子对土壤硝化作用温度响应特征的影响;在土壤群落水平上探究温度对生物过程的影响,及其对全球变暖的反馈作用就是一个生物和非生物因素相互影响的复杂过程,在硝化微生物的生理学和生态学的理论基础上,须要更加系统地研究环境、气候因子间的相互作用对硝化作用温度响应特征的影响。

(4) 在大尺度范围内建立土壤硝化作用的温度响应与硝化微生物的群落特征的联系,同时引入模型评估硝化微生物 N_2O 排放对全球变暖的反馈作用,进而预测未来气候变化的趋势。

参考文献:

- [1] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions [J]. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [2] Li Y Y, Chapman S J, Nicol G W, et al. Nitrification and nitrifiers in acidic soils [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2018, 116: 290-301.
- [3] Prosser J I. Soil nitrifiers and nitrification [M]. Washington: Amer Soc Microbiology, 2011: 347-383.
- [4] Goedde M, Conrad R. Immediate and adaptational temperature effects on nitric oxide production and nitrous oxide release from nitrification and denitrification in two soils [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 30(1/2): 33-40.
- [5] Robertson G P, Tiedje J M. Nitrous-oxide sources in aerobic soils - nitrification, denitrification and other biological processes [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1987, 19(2): 187-193.
- [6] Webster E A, Hopkins D W. Contributions from different microbial processes to N_2O emission from soil under different moisture regimes [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, 22(4): 331-335.
- [7] Wrage N, Velthof G L, Laanbroek H J, et al. Nitrous oxide production in grassland soils: assessing the contribution of nitrifier denitrification [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(2): 229-236.
- [8] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, et al. Nitrogen cycles: past, present, and future [J]. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153-226.
- [9] Daims H, Lebedeva E V, Pjevac P, et al. Complete nitrification by nitrospira bacteria [J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 504-509.
- [10] Kuypers M M M. A division of labour combined [J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 487-488.
- [11] van Kessel M, Speth D R, Albertsen M, et al. Complete nitrification by a single microorganism [J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 555-559.
- [12] He J Z, Zhang L M. Advances in ammonia-oxidizing

- microorganisms and global nitrogen cycle [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1): 406–415.
- [13] Taylor A E, Giguere A T, Zoebelin C M, et al. Modeling of soil nitrification responses to temperature reveals thermodynamic differences between ammonia – oxidizing activity of archaea and bacteria [J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(4): 896–908.
- [14] Martens – Habbena W, Berube P M, Urakawa H, et al. Ammonia oxidation kinetics determine niche separation of nitrifying archaea and bacteria [J]. *Nature*, 2009, 461(7266): 976–979.
- [15] Kuypers M M M. Microbiology a fight for scraps of ammonia [J]. *Nature*, 2017, 549(7671): 162–163.
- [16] Prosser J I, Hink L, Gubry – Rangin C, et al. Nitrous oxide production by ammonia oxidizers: physiological diversity, niche differentiation and potential mitigation strategies [J]. *Global Change Biology*, 2019, 26(1): 103–118.
- [17] Larsen K S, Andresen L C, Beier C, et al. Reduced N cycling in response to elevated CO₂, warming, and drought in a danish heathland: synthesizing results of the climate project after two years of treatments [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(5): 1884–1899.
- [18] Grundmann G L, Renault P, Rosso L, et al. Differential – effects of soil – water content and temperature on nitrification and aeration [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, 59(5): 1342–1349.
- [19] Baer S E, Connelly T L, Sipler R E, et al. Effect of temperature on rates of ammonium uptake and nitrification in the western coastal arctic during winter, spring, and summer [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2014, 28(12): 1455–1466.
- [20] Niboyet A, Roux L X, Dijkstra P, et al. Testing interactive effects of global environmental changes on soil nitrogen cycling [J]. *Ecosphere*, 2011, 2(5): UNSP 56.
- [21] Osborne B B, Baron J S, Wallenstein M D. Moisture and temperature controls on nitrification differ among ammonia oxidizer communities from three alpine soil habitats [J]. *Frontiers of Earth Science*, 2016, 10(1): 1–12.
- [22] Hatzenpichler R. Diversity, physiology, and niche differentiation of ammonia – oxidizing archaea [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2012, 78(21): 7501–7510.
- [23] Gubry – Rangin C, Novotnik B, Mandic – Mulec I, et al. Temperature responses of soil ammonia – oxidizing archaea depend on pH [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 106: 61–68.
- [24] Cao H L, Jean – Christophe A, Gu J D. Global ecological pattern of ammonia – oxidizing archaea [J]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e52853.
- [25] Zhang Q, Li Y, He Y, et al. Elevated temperature increased nitrification activity by stimulating AOB growth and activity in an acidic paddy soil [J]. *Plant and Soil*, 2019, 445: 71–83.
- [26] Stark J M. Modeling the temperature response of nitrification [J]. *Biogeochemistry*, 1996, 35(3): 433–445.
- [27] Schipper L A, Hobbs J K, Rutledge S, et al. Thermodynamic theory explains the temperature optima of soil microbial processes and high Q_{10} values at low temperatures [J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(11): 3578–3586.
- [28] Mahendrapa M K, Smith R L, Christiansen A T. Nitrifying organisms affected by climatic region in western United States [J]. *Soil Science Society of America Proceedings*, 1966, 30(1): 60–62.
- [29] Malhi S S, McGill W B. Nitrification in 3 alberta soils – effect of temperature, moisture and substrate concentration [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1982, 14(4): 393–399.
- [30] Stark J M, Firestone M K. Kinetic characteristics of ammonium – oxidizer communities in a California oak woodland – annual grassland [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1996, 28(10/11): 1307–1317.
- [31] Ouyang Y, Norton J M, Stark J M. Ammonium availability and temperature control contributions of ammonia oxidizing bacteria and archaea to nitrification in an agricultural soil [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 113: 161–172.
- [32] Shen J P, Zhang L M, Di H J, et al. A review of ammonia – oxidizing bacteria and archaea in Chinese soils [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 1–7.
- [33] Norton J M, Klotz M G, Stein L Y, et al. Complete genome sequence of *Nitrosospora multiformis*, an ammonia – oxidizing bacterium from the soil environment [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(11): 3559–3572.
- [34] Rice M C, Norton J M, Valois F, et al. Complete genome of *Nitrosospora briensis* C – 128, an ammonia – oxidizing bacterium from agricultural soil [J]. *Standards in Genomic Sciences*, 2016, 11: 46.
- [35] Nakagawa T, Takahashi R. *Nitrosomonas stercoris* sp. nov., a chemoautotrophic ammonia – oxidizing bacterium tolerant of high ammonium isolated from composted cattle manure [J]. *Microbes and Environments*, 2015, 30(3): 221–227.
- [36] Jones R D, Morita R Y, Koops H P, et al. A new marine ammonium – oxidizing bacterium, *Nitrosomonas cryotolerans* sp. nov. [J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 1988, 34(10): 1122–1128.
- [37] Groeneweg J, Sellner B, Tappe W. Ammonia oxidation in nitrosomonas at NH₃ concentrations near k_m : effects of pH and temperature [J]. *Water Research*, 1994, 28(12): 2561–2566.
- [38] Jiang Q Q, Bakken L R. Comparison of nitrosospora strains isolated from terrestrial environments [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, 30(2): 171–186.
- [39] de la Torre J R, Walker C B, Ingalls A E, et al. Cultivation of a thermophilic ammonia oxidizing archaeon synthesizing crenarchaeol [J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(3): 810–818.
- [40] Kim J G, Jung M Y, Park S J, et al. Cultivation of a highly enriched ammonia – oxidizing archaeon of thaumarchaeotal group I. 1b from an agricultural soil [J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(6): 1528–1543.
- [41] Jung M Y, Islam M A, Gwak J H, et al. *Nitrosarchaeum koreense* gen. nov., sp. nov., an aerobic and mesophilic, ammonia – oxidizing archaeon member of the phylum Thaumarchaeota isolated from agricultural soil [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2018, 68(10): 3084–3095.

- [42] Jung M Y, Park S J, Kim S J, et al. A mesophilic, autotrophic, ammonia – oxidizing archaeon of thaumarchaeal group I. 1a cultivated from a deep oligotrophic soil horizon [J]. Applied and environmental microbiology, 2014, 80(12): 3645 – 3655.
- [43] Tourna M, Stieglmeier M, Spang A, et al. *Nitrososphaera viennensis*, an ammonia oxidizing archaeon from soil [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(20): 8420 – 8425.
- [44] Lehtovirta – Morley L E, Stoecker K, Vilcinskis A, et al. Cultivation of an obligate acidophilic ammonia oxidizer from a nitrifying acid soil [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(38): 15892 – 15897.
- [45] Lehtovirta – Morley L E, Ross J, Hink L, et al. Isolation of ‘candidatus nitrosocosmicus franklandus’, a novel ureolytic soil archaeal ammonia oxidiser with tolerance to high ammonia concentration [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2016, 92(5): 1 – 10.
- [46] Lehtovirta – Morley L E, Ge C R, Ross J, et al. Characterisation of terrestrial acidophilic archaeal ammonia oxidisers and their inhibition and stimulation by organic compounds [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2014, 89(3): 542 – 552.
- [47] Pearson A, Huang Z, Ingalls A E, et al. Nonmarine crenarchaeol in Nevada hot springs [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70(9): 5229 – 5237.
- [48] Pearson A, Pi Y D, Zhao W D, et al. Factors controlling the distribution of archaeal tetraethers in terrestrial hot springs [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2008, 74(11): 3523 – 3532.
- [49] Duan P P, Wu Z, Zhang Q Q, et al. Thermodynamic responses of ammonia – oxidizing archaea and bacteria explain N₂O production from greenhouse vegetable soils [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2018, 120: 37 – 47.
- [50] Alves R J E, Kerou M, Zappe A, et al. Ammonia oxidation by the arctic terrestrial thaumarchaeote *Candidatus Nitrosocosmicus arcticus* is stimulated by increasing temperatures [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 16.
- [51] Alves R J E, Wanek W, Zappe A, et al. Nitrification rates in arctic soils are associated with functionally distinct populations of ammonia – oxidizing archaea [J]. ISME Journal, 2013, 7(8): 1620 – 1631.
- [52] Jacquemet A, Barbeau J, Lemiegre L, et al. Archaeal tetraether bipolar lipids: structures, functions and applications [J]. Biochimie, 2009, 91(6): 711 – 717.
- [53] Kozłowski J A, Stieglmeier M, Schleper C, et al. Pathways and key intermediates required for obligate aerobic ammonia – dependent chemolithotrophy in bacteria and Thaumarchaeota [J]. ISME Journal, 2016, 10(8): 1836 – 1845.
- [54] Stahl D A, de la Torre J R. Physiology and diversity of ammonia – oxidizing archaea [J]. Annual Reviews of Microbiology, 2012, 66: 83 – 101.
- [55] Martens – Habbena W, Qin W, Horak R E A, et al. The production of nitric oxide by marine ammonia – oxidizing archaea and inhibition of archaeal ammonia oxidation by a nitric oxide scavenger [J]. Environmental Microbiology, 2015, 17(7): 2261 – 2274.
- [56] Qin W, Amin S A, Martens – Habbena W, et al. Marine ammonia – oxidizing archaeal isolates display obligate mixotrophy and wide ecotypic variation [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(34): 12504 – 12509.
- [57] Qin W, Meinhardt K A, Moffett J W, et al. Influence of oxygen availability on the activities of ammonia – oxidizing archaea [J]. Environmental Microbiology Reports, 2017, 9(3): 250 – 256.
- [58] Jung M Y, Park S J, Min D, et al. Enrichment and characterization of an autotrophic ammonia – oxidizing archaeon of mesophilic crenarchaeal group I. 1a from an agricultural soil [J]. Applied and environmental microbiology, 2011, 77(24): 8635 – 8647.
- [59] Jung M Y, Well R, Min D, et al. Isotopic signatures of N₂O produced by ammonia – oxidizing archaea from soils [J]. ISME Journal, 2014, 8(5): 1115 – 1125.
- [60] Jung M Y, Kim J G, Damste J S S, et al. A hydrophobic ammonia – oxidizing archaeon of the *Nitrosocosmicus* clade isolated from coal tar – contaminated sediment [J]. Environmental Microbiology Reports, 2016, 8(6): 983 – 992.
- [61] Konneke M, Bernhard A E, de la Torre J R, et al. Isolation of an autotrophic ammonia – oxidizing marine archaeon [J]. Nature, 2005, 437(7058): 543 – 546.
- [62] Sauder L A, Albertsen M, Engel K, et al. Cultivation and characterization of *Candidatus Nitrosocosmicus exaquare*, an ammonia – oxidizing archaeon from a municipal wastewater treatment system [J]. ISME Journal, 2017, 11(5): 1142 – 1157.
- [63] Stieglmeier M, Mooshammer M, Kitzler B, et al. Aerobic nitrous oxide production through n – nitrosating hybrid formation in ammonia – oxidizing archaea [J]. ISME Journal, 2014, 8(5): 1135 – 1146.
- [64] Jones R D, Morita R Y. Low – temperature growth and whole – cell kinetics of a marine ammonium oxidizer [J]. Marine Ecology Progress Series, 1985, 21(3): 239 – 243.
- [65] Tourna M, Freitag T E, Nicol G W, et al. Growth, activity and temperature responses of ammonia – oxidizing archaea and bacteria in soil microcosms [J]. Environmental Microbiology, 2008, 10(5): 1357 – 1364.
- [66] Szukics U, Abell G C J, Hoedl V, et al. Nitrifiers and denitrifiers respond rapidly to changed moisture and increasing temperature in a pristine forest soil [J]. FEMS Microbiology Ecology, 2010, 72(3): 395 – 406.
- [67] Taylor A E, Zeglin L H, Wanzek T A, et al. Dynamics of ammonia – oxidizing archaea and bacteria populations and contributions to soil nitrification potentials [J]. ISME Journal, 2012, 6(11): 2024 – 2032.
- [68] Lu X, Nicol G W, Neufeld J D. Differential responses of soil ammonia – oxidizing archaea and bacteria to temperature and depth under two different land uses [J]. Soil Biology & Biochemistry,

- 2018,120;272–282.
- [69] Hooper A B, Terry K R. Hydroxylamine oxidoreductase of *Nitrosomonas* production of nitric – oxide from hydroxylamine [J]. *Biochimica Et Biophysica Acta*,1979,571(1):12–20.
- [70] Kozłowski J A, Price J, Stein L Y. Revision of N_2O – producing pathways in the ammonia – oxidizing bacterium *Nitrosomonas europaea* ATCC 19718 [J]. *Applied and Environmental Microbiology*,2014,80(16):4930–4935.
- [71] Arp D J, Stein L Y. Metabolism of inorganic n compounds by ammonia – oxidizing bacteria [J]. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*,2003,38(6):471–495.
- [72] Anderson I C, Poth M, Homstead J, et al. A comparison of NO and N_2O production by the autotrophic nitrifier *Nitrosomonas europaea* and the heterotrophic nitrifier *Alcaligenes faecalis* [J]. *Applied and Environmental Microbiology*,1993,59(11):3525–3533.
- [73] Hink L, Lycus P, Gubry – Rangin C, et al. Kinetics of NH_3 – oxidation, NO – turnover, N_2O – production and electron flow during oxygen depletion in model bacterial and archaeal ammonia oxidisers [J]. *Environmental Microbiology*,2017,19(12):4882–4896.
- [74] Shaw L J, Nicol G W, Smith Z, et al. *Nitrosospira* spp. can produce nitrous oxide via a nitrifier denitrification pathway [J]. *Environmental Microbiology*,2006,8(2):214–222.
- [75] Santoro A E, Buchwald C, McIlvin M R, et al. Isotopic signature of N_2O produced by marine ammonia – oxidizing archaea [J]. *Science*,2011,333(6047):1282–1285.
- [76] Loescher C R, Kock A, Koenneke M, et al. Production of oceanic nitrous oxide by ammonia – oxidizing archaea [J]. *Biogeosciences*,2012,9(7):2419–2429.
- [77] Hink L, Gubry – Rangin C, Nicol G W, et al. The consequences of niche and physiological differentiation of archaeal and bacterial ammonia oxidisers for nitrous oxide emissions [J]. *ISME Journal*,2018,12(4):1084–1093.
- [78] Tzanakakis V A, Taylor A E, Bakken L R, et al. Relative activity of ammonia oxidizing archaea and bacteria determine nitrification – dependent N_2O emissions in oregon forest soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*,2019,139:107612.
- [79] Meinhardt K A, Stopnisek N, Pannu M W, et al. Ammonia – oxidizing bacteria are the primary N_2O producers in an ammonia – oxidizing archaea dominated alkaline agricultural soil [J]. *Environmental Microbiology*,2018,20(6):2195–2206.
- [80] Oechel W C, Vourlitis G L, Hastings S J, et al. Acclimation of ecosystem CO_2 exchange in the Alaskan arctic in response to decadal climate warming [J]. *Nature*,2000,406(6799):978–981.
- [81] Liu Y, Zhou H M, Wang J Q, et al. Short – term response of nitrifier communities and potential nitrification activity to elevated CO_2 and temperature interaction in a Chinese paddy field [J]. *Applied Soil Ecology*,2015,96:88–98.
- [82] Lu L, Han W Y, Zhang J B, et al. Nitrification of archaeal ammonia oxidizers in acid soils is supported by hydrolysis of urea [J]. *ISME Journal*,2012,6(10):1978–1984.
- [83] Avrahami S, Bohannan B J A. Response of *Nitrosospira* sp. strain af – like ammonia oxidizers to changes in temperature, soil moisture content, and fertilizer concentration [J]. *Applied and environmental microbiology*,2007,73(4):1166–1173.
- [84] Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, et al. A meta – analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming [J]. *Oecologia*,2001,126(4):543–562.
- [85] Lan T, Han Y, Roelcke M, et al. Temperature dependence of gross N transformation rates in two Chinese paddy soils under aerobic condition [J]. *Biology and Fertility of Soils*,2014,50(6):949–959.
- [86] Wang C H, Chen Z, Unteregelsbacher S, et al. Climate change amplifies gross nitrogen turnover in montane grasslands of central europe in both summer and winter seasons [J]. *Global Change Biology*,2016,22(9):2963–2978.
- [87] Stopnisek N, Gubry – Rangin C, Hoefflerle S, et al. Thaumarchaeal ammonia oxidation in an acidic forest peat soil is not influenced by ammonium amendment [J]. *Applied and Environmental Microbiology*,2010,76(22):7626–7634.
- [88] Levicnik – Hoefflerle S, Nicol G W, Ausec L, et al. Stimulation of thaumarchaeal ammonia oxidation by ammonia derived from organic nitrogen but not added inorganic nitrogen [J]. *FEMS Microbiology Ecology*,2012,80(1):114–123.
- [89] Karhu K, Auffret M D, Dungait J A J, et al. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response [J]. *Nature*,2014,513(7516):81–84.