浙 江 农 林 大 学 学 报, 2025, **42**(2): 410−421 https://zlxb.zafu.edu.cn
Journal of Zhejiang A&F University DOI: 10.11833/j.issn.2095-0756.20240375

引用格式: 杨胜秋, 王邵军, 夏佳慧, 等. 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 Shengqiu, WANG Shaojun, XIA Jiahui, *et al*. Biotic and abiotic mechanisms of the impact of forest restoration on soil N_2O emissions[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, **42**(2): 410−421.

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

杨胜秋[1]，王邵军[1]，夏佳慧[1]，李　瑞[1]，罗　双[1]，兰梦杰[1]，郭晓飞[2]，
解玲玲[1]，王郑钧[1]，肖　博[2]，郭志鹏[1]，张　烨[1]

（1. 西南林业大学 云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室/生态与环境学院，云南 昆明 650224；2. 西南林业大学 水土保持学院，云南 昆明 650224）

摘要： 氧化亚氮 (N_2O) 是仅次于二氧化碳 (CO_2) 和甲烷 (CH_4) 的第三大重要温室气体，森林恢复可能介导“植物-土壤生物-理化环境”的变化而显著影响土壤 N_2O 的排放动态，开展森林恢复对土壤 N_2O 排放过程影响的生物与非生物学机制研究，对于理解森林土壤氮循环过程具有十分重要的科学意义。综述了森林土壤 N_2O 产生的自养硝化、异养硝化、生物反硝化和硝化细菌反硝化 4 个微生物途径，探讨了森林恢复过程中生物因素 (凋落物、根系生物量、根系分泌物、土壤微生物和动物群落) 与非生物因素 (气候类型、温度、水分、pH、碳库、氮库和磷钾库) 变化对土壤 N_2O 排放过程的调控机制。目前，森林恢复对土壤 N_2O 排放的影响研究集中于单因素机制解析，而有关多因素耦合“如何调控森林土壤 N_2O 排放的方向、强度及动态”的机制研究相对缺乏。未来森林土壤温室气体排放过程的调控机制研究，应重点聚焦全球气候变化加剧背景下“植物-微生物-土壤动物-理化环境”多因子协同的直接或间接影响，以期为准确预测森林恢复对全球气候变化的影响提供关键理论支撑。参 91

关键词： 森林恢复；N_2O 排放；硝化作用；反硝化作用；生物调控；非生物调控；综述

中图分类号： S714　　**文献标志码：** A　　**文章编号：** 2095-0756(2025)02-0410-12

Biotic and abiotic mechanisms of the impact of forest restoration on soil N_2O emissions

YANG Shengqiu[1]，WANG Shaojun[1]，XIA Jiahui[1]，LI Rui[1]，LUO Shuang[1]，LAN Mengjie[1]，GUO Xiaofei[2]，
XIE Lingling[1]，WANG Zhengjun[1]，XIAO Bo[2]，GUO Zhipeng[1]，ZHANG Ye[1]

（1. Yunnan Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services/College of Ecology and Enviroment, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. College of Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China）

Abstract: Nitrous oxide (N_2O) is the third most important greenhouse gas next to carbon dioxide and methane. Forest restoration may mediate the changes in plant-soil biological-physicochemical environment, and thereby significantly affect the dynamics of soil N_2O emissions. It is of great scientific significance to explore the biotic and abiotic mechanisms of the impact of forest restoration on soil N_2O emissions. In this study, four microbial pathways (autotrophic nitrification, heterotrophic nitrification, biological denitrification and nitrifying bacterial denitrification) of N_2O produced from forest soil were reviewed. The regulation mechanisms of biotic factors (litter, root biomass, root exudates, soil microorganisms and animal communities) and abiotic factors (climate type, temperature, moisture, pH, carbon pool, as well as nitrogen, phosphorus and potassium pools) affecting

收稿日期：2024-05-29；修回日期：2024-12-02

基金项目：国家自然科学基金资助项目 (32271722, 32060281)

作者简介：杨胜秋 (ORCID: 0000-0001-9148-3252)，从事土壤生态学研究。E-mail: shengqiuyang2024@163.com。通信作者：王邵军 (ORCID: 0000-0001-5975-7938)，教授，博士，从事土壤动物和土壤生态学研究。E-mail: shaojunwang2009@163.com

soil N_2O emissions during forest restoration were discussed. At present, research about the effect of forest restoration on soil N_2O emissions mainly focuses on the analysis of single-factor mechanism, while there is a relative lack of research on the mechanism of multi-factor coupling in regulating the direction, intensity and dynamics of forest soil N_2O emissions. Future research on the regulatory mechanism of greenhouse gas emissions from forest soil should focus on the synergistic direct or indirect effects of multiple factors of "plant-microbial-soil fauna-physicochemical environment" under the background of global climate change intensification, so as to provide key theoretical support for accurately predicting the impact of forest restoration on global climate change. [Ch, 91 ref.]

Key words: forest restoration; N_2O emissions; nitrification; denitrification; biological regulation; abiotic regulation; review

大气温室气体排放剧增引起的全球气候变化，已成为国际社会和科学界广泛关注的热点前沿问题。氧化亚氮 (N_2O) 是仅次于二氧化碳 (CO_2) 和甲烷 (CH_4) 的全球第三大温室气体[1]。它在大气中的滞留时间长达百年，其增温潜势为 CO_2 的 300 倍、CH_4 的 25 倍，对全球变暖的贡献为 6%[2]。森林是 N_2O 排放的重要来源，全球有 33% 的 N_2O 来源于森林土壤[3]。因此，探明森林土壤 N_2O 排放过程及机制，已成为全球气候变化研究的关键生态学问题。

森林土壤 N_2O 主要是由微生物主导硝化和反硝化作用而产生，其关键途径包括自养硝化、异养硝化、生物反硝化和硝化细菌反硝化等微生物学过程[4]。森林土壤 N_2O 排放过程及其时空变化受一系列生物因素 (土壤动物、植物和微生物) 和非生物因素 (土壤温湿度、孔隙度、pH 及氮碳磷养分等) 共同调控[5]。特别是森林生态系统的恢复进程，能够导致微气候、植物多样性、地上与地下凋落物输入及土壤理化环境的改变，进而对土壤 N_2O 排放的微生物生态学过程发挥重要调控作用[6−7]。研究表明：森林恢复过程中土壤动物及微生物多样性的变化，能够通过介导凋落物分解、土壤氮矿化、硝化与反硝化过程，进而调控土壤 N_2O 产生过程及排放时空动态[6−8]。森林恢复过程中凋落物质量、分解速率及养分变化，能够通过碳氮循环的耦合作用，进而直接或间接影响土壤 N_2O 排放动态[9−10]。因此，阐明森林恢复如何介导“植物-土壤-微生物-动物”互作对土壤 N_2O 排放过程影响的生物生态学机制，对于理解森林生物化学循环及全球气候变化均具有十分重要的科学意义。

目前，全球森林恢复面积已达 3.0 亿hm^2，预计到 2030 年将恢复至 3.5 亿hm^2[3, 11]。不同气候带的生物与非生物环境存在极大的时空变异性。国内外研究者已对热带[12]、亚热带[13]以及温带森林[14]等森林气候类型的土壤 N_2O 通量变化及影响因素进行了研究。然而，有关森林恢复进程对土壤 N_2O 排放的生物学与非生物学机制研究仍然十分缺乏，严重制约了对森林恢复对土壤 N_2O 排放影响的性质、程度、过程及机制的科学认识。本研究综述了森林土壤 N_2O 排放时空格局及规律，阐明了森林土壤 N_2O 产生的微生物生态学过程以及森林恢复引起的生物和非生物因素变化对土壤 N_2O 排放过程的影响机制，有助于深化“植物-土壤环境-微生物-土壤动物-硝化/反硝化-N_2O 排放”之间交互作用对森林恢复响应机制的认识。

1　森林土壤 N_2O 产生的微生物学过程

1.1　自养硝化

自养硝化作用是由氨氧化细菌 (AOB) 和氨氧化古菌 (AOA) 驱动完成的[2]。通常认为自养微生物氧化氨的代谢途径分为 2 个阶段：第 1 阶段，AOB 或 AOA 氧化氨气 (NH_3) 为 NO_2^-。第 1 步是 AOA 或 AOB 通过氨单加氧酶 (AMO) 催化氨氧化成羟胺 (NH_2OH)；第 2 步是 AOB 利用羟胺氧化还原酶 (HAO) 将 NH_2OH 氧化为 NO_2^-，而 AOA 用来氧化 NH_2OH 的多种酶尚不清楚。第 2 阶段是亚硝酸氧化菌 (NOB) 携带亚硝酸盐氧化还原酶 (NXR) 进一步催化 NO_2^-氧化生成 NO_3^-，该过程中 N_2O 作为副产物产生[4]；AOB 的细胞色素 P460 也可以直接催化 NH_2OH 和一氧化氮 (NO) 氧化产生 N_2O[15]。此外，完全氨氧化 (Comammox) 细菌是一种分布广泛的硝化微生物，且含有 AMO、HAO 和 NXR 以及 *amoA* 等多种

酶和功能基因，可直接将 NH_4^+完全氧化为 NO_3^-[16]。但由于缺乏 NO 还原酶 (NOR)，产生的 N_2O 来源于 NH_2OH 的非生物转化[4, 16]，表明 Comammox 细菌可能不是土壤 N_2O 的主要来源。众多研究表明：森林恢复显著改变了土壤氨氧化微生物的群落多样性和结构[6]。AOB 与 AOA 群落具有独特的生态位特征，其群落多样性主要取决于森林恢复过程中土壤 pH、NH_3 浓度和土壤碳氮养分变化[7]。因此，在森林恢复过程中，土壤养分及酸碱度变化会影响土壤氨氧化微生物群落结构组成和多样性，进而在不同氨氧化菌自养硝化过程中影响土壤 N_2O 排放通量。

1.2 异养硝化

异养硝化反应是由异养硝化细菌或真菌驱动将 NH_4^+或有机氮氧化为 NO_3^-的微生物过程[2]。与自养硝化微生物相似，异养硝化细菌含有 AMO 和 HAO，存在氨氧化反应过程[17]。土壤真菌作为重要的异养硝化菌，驱动异养硝化反应，是 N_2O 产生的主要原因[18]。真菌不仅能利用 AMO 进行异养硝化的 NH_4^+氧化过程，还具有反硝化的基因，因而可以通过硝化-反硝化过程产生 N_2O。然而，土壤中 NH_4^+异养氧化很少发生，有机氮的异养硝化在森林土壤中更为普遍[19]。ZHANG 等[20] 研究指出：有机氮的异养硝化作用在酸性森林土壤中对 NO_3^-产生发挥了重要作用，对土壤 N_2O 排放通量的贡献可能比自养硝化作用更为显著。但由于缺乏对有机硝化反应的生物化学特性的认知，异养细菌或真菌对有机氮异养硝化过程的底物、酶和氧化机制是推测性的[21]。研究表明：森林恢复导致土壤低 pH 和高碳氮比 (C/N) 显著促进了异养硝化作用下土壤 N_2O 的产生[22]，因此，土壤 pH 和碳、氮底物及其有效性是主导森林恢复过程中异养硝化产生 N_2O 的关键因素。

1.3 生物反硝化

生物反硝化是由微生物将 NO_2^-或 NO_3^-依次还原为 NO、N_2O 和氮气 (N_2) 的过程[2]。这一过程涉及多种关键还原酶，包括硝酸盐还原酶 (NAR)、亚硝酸盐还原酶 (NIR)、一氧化氮还原酶 (NOR) 以及一氧化二氮还原酶 (N_2OR)，从而将 NO 和 N_2O 还原为 N_2，N_2O 是该过程中必要的中间产物或最终产物[4]。参与反硝化的细菌可以同时在厌氧或需氧条件下进行反应。真菌与细菌具有相似的反硝化过程，真菌反硝化还原过程是通过含铜 NIR 和细胞色素 P450、NOR 进行[18]。但与反硝化细菌不同，在好氧或厌氧条件下，真菌驱动异养反硝化作用可以同时利用 NO_3^-和 NO_2^-作为受体，而且真菌缺乏 N_2OR 及 *nosZ* 基因而不能进行完全的反硝化过程，进一步减少 N_2O 还原为 N_2，可能使真菌反硝化作用对森林土壤 N_2O 排放通量的贡献率高于细菌[23]。在森林恢复过程中，植被的生长与凋落物的积累可能增加土壤有机碳、土壤有机氮、土壤水分及黏粒等，对反硝化菌 *nirK* 基因、*NIR* 基因和 *N_2OR* 基因等 N_2O 相关功能基因丰度产生调控作用[24]。这可能会使生物反硝化作用在森林恢复过程中有所增强，从而进一步增加土壤 N_2O 排放动态。

1.4 硝化细菌反硝化

硝化细菌反硝化作用是将 NO_2^-经 NO 进一步还原为 N_2O 的微生物过程[17]。AOB 和 AOA 均能编码并表达 *amoA* 基因以及通过 AMO 驱动氨氧化过程，除部分 AOB 菌株缺失 *nirK* 基因外，所有 AOB 菌株都包含 *NIR* 和 *NOR*，但 AOA 中缺乏编码 *NOR* 基因，因此通过硝化细菌反硝化过程产生 N_2O 是 AOB 的普遍特征[4]。此外，在 AOB 基因组中尚未发现编码 N_2OR 同系物的基因，因此具有 *nosZ* 基因的反硝化细菌 (含 N_2OR) 是目前唯一的 N_2O 汇[25]。众多研究表明：硝化细菌反硝化作用在低氧浓度下主导 N_2O 的产生，并受到土壤水分调节，当水分状况不利于异养反硝化作用时，硝化菌反硝化作用是产生 N_2O 排放通量的主要过程[26]。因此，森林恢复过程中土壤碳和氮底物可用性以及土壤环境因素 (氧气、pH 和湿度) 变化控制硝化细菌反硝化作用的活性以及 N_2O 排放通量。

2 森林恢复对土壤 N_2O 排放的生物学驱动机制

2.1 植物因素变化对土壤 N_2O 排放的影响

2.1.1 *地上凋落物质量* 凋落物作为森林生态系统地上部分-地下部分相互作用的重要纽带，能够通过影响土壤微生物活动而调控土壤 N_2O 排放动态[27]。森林恢复可改变群落物种组成、结构、多样性和生产力，并引起森林凋落物输入的质和量的改变，从而调控土壤硝化/反硝化功能微生物及 N_2O 产生过程[10]。对热带森林、亚热带森林和温带森林的研究均表明：地上凋落物数量通常随森林群落恢复而增加，从大

到小依次为天然林、次生林、人工林[28−35]。同时，森林恢复过程中凋落物输入变化显著影响土壤 N_2O 通量[28]。在热带森林、亚热带森林和温带森林恢复过程中，森林凋落物增加通常会促进土壤 N_2O 排放通量[36]。通过植树造林增加了森林凋落物输入，土壤 N_2O 通量随森林恢复而增加，常绿阔叶原始林土壤 N_2O 排放通量高于次生林，人工林低于针阔叶混交林或天然林[37−40]。主要原因可能包括：一是森林恢复过程中凋落物输入增多，增加了底物供应，加速了土壤氮素转化速率，进而促进土壤 N_2O 排放通量的增加；二是森林恢复过程中凋落物质量变化激发了微生物活动而影响土壤 N_2O 排放动态[41]。三是不同质量的凋落物输入可能改变土壤 pH 和无机氮状态，刺激土壤微生物对氮的利用[10, 42]，从而影响土壤 N_2O 排放过程。因此，森林恢复引起的群落类型转换及凋落物输入增加是调控土壤 N_2O 排放动态的重要原因之一。

2.1.2　*根系生物量*　森林恢复改变了根系生物量，从而调控土壤 N_2O 的排放通量[43]。在森林生态系统中，根系生物量通常随人工林、次生林至天然林的恢复序列表现为增加趋势[44−50]，并且森林根系生物量的变化可以通过改变硝化和反硝化微生物的可利用碳源和氮源来影响土壤 N_2O 排放过程[51]。研究发现：根系生物量增加有助于减少森林恢复过程中土壤 N_2O 排放通量，因此随着森林恢复过程中根系生物量的增加，土壤 N_2O 排放通量总体上呈现递减的变化趋势。BARNEZE 等[52] 研究指出：土壤 N_2O 排放通量主要与较高的根系生物量有关。SHEN 等[53] 通过 DIRT 实验发现：根系通过降低氨氧化细菌丰度、总氮以及硝态氮等土壤氮循环相关因子，从而减少土壤 N_2O 排放通量。这可能是由于森林恢复后根系生物量的增加使其对土壤氮吸收和固定程度增强，限制土壤微生物的硝化作用以及潜在的反硝化作用，导致土壤中有效氮和 N_2O 排放通量减少[51]。因此，土壤 N_2O 排放通量随森林恢复表现出的动态变化，可能取决于不同恢复阶段森林植物多样性、根系输入、土壤微生物以及环境的变化状况。

2.1.3　*根系分泌物*　森林恢复引起根系分泌物变化而对土壤 N_2O 排放动态产生重要的调控作用[51]。森林恢复通过增加根系分泌物输入提高地下碳积累。根系分泌物作为根系和土壤相互作用的重要媒介，影响土壤微生物氮转化过程及其相关酶活性，从而导致土壤 N_2O 排放[54]。然而，森林恢复过程中根系分泌物的成分、数量以及分泌速率等不同，导致根系分泌物对土壤 N_2O 排放通量的影响存在一定的不确定性[51]。研究表明：根系分泌的初级代谢物 (如糖和氨基酸) 刺激土壤 N_2O 排放。通过模拟根系分泌物输入的研究发现[54−55]：添加根系分泌物均通过影响微生物活动促进土壤 N_2O 排放，而且不同分泌物成分对土壤 N_2O 排放通量大小存在一定的差异。这可能是由于根系分泌物增加，刺激土壤有机质分解和养分释放，为土壤微生物提供了更多可用的碳源和能量，从而促进土壤硝化和反硝化过程中的 N_2O 排放[52]。也有研究发现：根系分泌物能够减少土壤 N_2O 排放通量。一些植物根系能产生和释放抑制生物硝化或反硝化的有机分泌物[56]，如酚类、萜类化合物和黄酮类化合物，通过抑制土壤功能微生物关键酶活性，直接或间接抑制 N_2O 产生[56]。因此，森林恢复过程中通过增加根系分泌物及其类型改变土壤微生物的代谢活动，从而调控根际土壤氮转化和 N_2O 排放过程。

2.2　土壤微生物变化对 N_2O 排放的影响

土壤微生物群落是陆地生态系统的重要组成部分，对土壤碳氮循环及气候变化发挥着关键的生态功能[2]。土壤 N_2O 的产生主要由微生物过程所驱动，森林恢复通过调节硝化、反硝化细菌和真菌等关键微生物功能类群而驱动土壤硝化和反硝化作用及 N_2O 的产生[57]。森林恢复能够显著增加或减少土壤微生物群落丰度、结构和多样性，进而显著影响土壤 N_2O 排放过程[6]。王明柳等[58] 对西双版纳 3 种恢复森林研究发现：土壤反硝化微生物和氨氧化细菌群落随热带森林恢复年限而增加，进一步增强了 N_2O 排放潜力。邓米林等[59] 对亚热带森林土壤真菌反硝化微生物的丰度研究表明：人工林土壤 *nirK* 基因拷贝数及反硝化潜势显著高于次生林，其反硝化作用产生更多的 N_2O。陈秀波等[60] 发现：温带不同恢复红松 *Pinus koraiensis* 林土壤 *nirK* 和 *nosZ* 型反硝化微生物群落组成有显著差异。这可能是土壤 pH、土壤养分、凋落物以及根系分泌物等因子在不同恢复森林中均存在较大差异，对土壤微生物具有选择性刺激作用所致。因此，森林生态系统恢复过程会引起土壤基质环境变化，直接或间接地改变土壤微生物特性、群落组成和分布，致使土壤微生物群落也表现出不同的恢复模式，从而影响土壤 N_2O 排放。

2.3　土壤动物群落变化对 N_2O 排放的影响

土壤动物群落是土壤生物多样性的重要组成部分，对陆地生态系统的结构和功能有着重要影响[8]。

森林恢复过程中植物多样性增加了土壤动物丰度和多样性[61]，而土壤动物群落的变化能对土壤 N_2O 排放过程产生显著影响。众多研究表明：森林恢复过程中蚯蚓、马陆和蚂蚁等土壤动物提高了土壤 N_2O 产生和排放通量。LUBBERS 等[62] 发现：森林土壤线虫和蚯蚓数量及多样性增加均增加了土壤 N_2O 排放通量。ŠUSTR 等[63] 发现：马陆在取食分解森林凋落物过程中获取氮，并通过自身生命活动直接生成 N_2O。此外，土壤动物能够影响土壤微生物群落结构和生物量以减少 N_2O 排放通量[8]。土壤螨虫等食真菌性动物可以通过捕食来减少土壤中产 N_2O 真菌的生物量，进而负向调控 N_2O 排放[64]。因此，森林恢复可能通过影响土壤动物群落的迁移、定居、群聚以及竞争等生命活动直接或间接改变土壤理化性质、基质可利用性和土壤微生物群落，从而调控土壤 N_2O 的产生过程。

3 森林恢复对土壤 N_2O 排放的非生物学驱动机制

3.1 森林气候类型对土壤 N_2O 排放的影响

森林恢复过程中土壤 N_2O 排放通量随气候类型的变化而显著不同。受气温、降雨量及氮素有效性的影响，不同气候类型下土壤 N_2O 排放通量随森林恢复进程显著增加、减少或无显著变化[20−21]。一般来说，温带地区的 N_2O 排放通量相对较低，热带地区的排放通量相对较高[24, 65]。与热带森林相比，温带森林土壤 N_2O 排放通量比例较小，热带和亚热带森林地区有更多的基质和有利的气候条件，有利于硝化和反硝化微生物生长，森林恢复对土壤 N_2O 排放通量的影响更显著[5]。研究发现：土壤 N_2O 排放通量的时空差异主要源于气候特征的空间分布差异，而气温和降水等气候因子是调节全球范围内森林土壤 N_2O 排放通量的主要因素[66]。降水量增多导致土壤湿度的增加，为土壤微生物提供了厌氧条件，并促进了残留有机物的分解，从而增加土壤反硝化过程中的氮和碳基质供应[66]。气温是土壤硝化和反硝化速率的主要驱动因素[24, 65−66]，升温及全球变暖可以刺激土壤微生物的活性，促进土壤氮矿化来增加土壤氮素底物和微生物生物量，直接或间接地增强硝化和反硝化作用，并增加土壤 N_2O 的排放通量[67]。

3.2 土壤温湿度变化对 N_2O 排放的影响

土壤温度通过影响土壤微生物活性和相关的氮循环过程进而对 N_2O 产生有显著影响[5]。森林恢复能够通过调节气候、保持土壤水分、增加土壤有机质和改善土壤结构等方式，减少气温和土壤温度的波动，使土壤温度更加稳定[68]。绝大多数研究表明：土壤硝化和反硝化微生物活性因土壤温度不同而存在差异，而且土壤温度与 N_2O 排放通量显著正相关[36]。孙海龙等[69] 指出：次生林恢复过程中土壤 N_2O 排放通量在 10~20 ℃ 时随土壤温度升高而剧烈增加。张哲等[12]、DUAN 等[14] 研究发现：不同恢复阶段森林土壤 N_2O 排放通量随着土壤温度升高而增加。

土壤水分是影响土壤 N_2O 产生与排放的关键因素之一[5]。在森林恢复演替过程中，植被与环境逐渐趋于稳定与复杂，土壤含水量不断增多，同时土壤 N_2O 排放通量与土壤含水量有较强的相关性[70]。在土壤含水量低、通气良好的土壤中，硝化作用主导产生 N_2O，且随着土壤含水量增加而增加。较高的含水量导致土壤通气性变差、含氧量减少，形成有利于发生反硝化作用的厌氧环境，进而促进土壤 N_2O 产生[71]。高洁等[72] 发现：在高水分条件下，天然林和人工林土壤微生物对 N_2O 的产生有显著的促进作用。WANG 等[73] 研究指出：森林演替后期土壤含水量增加解释了 71%~90% 的 N_2O 排放通量。LIAO 等[74] 研究指出：土壤水分-温度通过控制硝化菌和反硝化菌之间的平衡进而调控 N_2O 排放通量。因此，森林恢复过程中土壤温湿度的变化会影响微生物组成及活性，进而调控土壤 N_2O 排放的硝化与反硝化过程。

3.3 土壤质地变化对 N_2O 排放的影响

土壤质地通过影响土壤容重，增加土壤孔隙度和通气透水性能，调节气体扩散系数，直接或间接影响土壤微生物的群落结构和功能，从而改变不同硝化菌或反硝化菌参与土壤 N_2O 产生途径[75]。森林恢复提高植被覆盖度和土壤孔隙度，增加了凋落物和根系生物量投入，从而改善土壤质地[76]。先前的研究发现：细质土壤比质地较粗的土壤产生更多的氮氧化物，砂质土壤排放的 N_2O 通常比质地较细土壤更少，一般表现为土壤 N_2O 通量随土壤黏粒增加而增加[77]。与粗质地土壤相比，质地较细的土壤含有更多的矿物质结合位点，有机化合物可以吸附到这些矿物质上，从而使土壤有机物富集而含有更多养分[76]；其次，细质土壤较粗质土壤含水量多，微小颗粒更有利于形成厌氧条件，促使土壤反硝化作用产生更多的 N_2O[77]。也有研究表明：粗质土壤中 N_2O 排放通量高于细质土壤[23]，这可能是因为增加土壤黏粒会降低

气体扩散系数，进而在细菌反硝化过程中促进土壤 N_2O 的还原。

3.4　土壤 pH 变化对 N_2O 排放的影响

土壤 pH 的变化可能会改变土壤生物地球化学过程，进而对土壤 N_2O 排放通量产生显著影响[7]。森林恢复过程中不同树种的凋落物输入，以及根系和土壤特性的差异，会改变土壤养分循环过程中氢离子交换量，从而导致土壤 pH 发生变化[78]。研究表明：土壤 pH 直接调控 N_2O 产生相关的微生物群落组成、丰度以及功能基因的表达，而且土壤 N_2O 排放通量通常与 pH 呈负相关[7, 79]。较低的 pH 使土壤微生物群落中 *nirK* 基因和产 N_2O 真菌的相对丰度增高，进而导致土壤 N_2O 排放通量增加[7]；土壤 pH 升高则促进 *nosZ* 基因转录，增强 N_2OR 的活性，降低土壤 N_2O 排放通量[80]。此外，土壤酸碱性变化导致 AOA 和 AOB 生态位分离，AOB 适应中性或碱性土壤环境，而在酸性土壤中 AOA 主导 N_2O 排放过程[7]。ZHU 等[19] 发现：N_2O 排放通量高的酸性森林土壤有显著的真菌优势。HE 等[81] 发现：森林恢复过程中，植物通过吸收碱性阳离子来降低土壤 pH，抑制 N_2OR 活性，进而增加反硝化过程中 N_2O 排放通量。因此，森林恢复引起土壤 pH 变化是调控土壤功能微生物多样性及 N_2O 产生途径的重要因子。

3.5　土壤碳库变化对 N_2O 排放的影响

土壤碳库变化对森林恢复过程中土壤 N_2O 排放有重要的影响[81]。森林恢复引起凋落物、根系和微生物碳输入显著促进土壤碳库组分积累与分配动态，同时通过改变硝化和反硝化微生物的可利用碳源间接影响 N_2O 的排放[72, 82]。土壤碳是微生物的主要能量来源，增加碳输入，提高土壤微生物活性和生长速度，激发土壤有机质的分解和转化，可提高土壤氮底物的有效性以及硝化作用等过程；同时，增加土壤反硝化菌的电子和能量供应，或间接通过增加土壤呼吸和促进反硝化的厌氧微位点的产生，进而刺激土壤反硝化作用以及 N_2O 排放[83]。众多研究表明：土壤 N_2O 排放速率受土壤不同碳源的调节，森林恢复引起土壤有机碳、微生物碳等土壤性质的变化是驱动土壤 N_2O 产生及排放通量的主要因素[81, 84]。此外，热带和亚热带森林恢复过程中水热条件变化使其含有更高的有机碳，成为土壤 N_2O 排放的主要来源[5]，而温带森林土壤 N_2O 产生与土壤总碳显著相关[3]。

3.6　土壤氮库变化对 N_2O 排放的影响

森林恢复引起土壤氮库变化对土壤 N_2O 排放发挥了重要的调控作用。在森林恢复过程中，植被的生长以及凋落物的输入会增加土壤中氮素积累，进而对土壤硝化与反硝化作用的基质质量产生影响，从而改变土壤 N_2O 排放的微生物过程[32, 85]。研究发现：土壤 N_2O 排放通量随森林恢复过程中土壤总氮和微生物氮的增加而增加[13]，当土壤含氮量较低时，土壤中产 N_2O 的相关功能微生物可能受到基质有效性的限制[3]。无机氮作为土壤微生物主导硝化和反硝化反应的底物，直接影响土壤 N_2O 产生。土壤 NH_4^+库在森林恢复过程中显著提高[61]，而且土壤 N_2O 排放通量与 NH_4^+浓度的变化趋势一致[86]。然而，土壤中 AOB 的 *amoA* 基因丰度和活性受土壤 NH_4^+浓度影响，当土壤 NH_4^+达到一定浓度后可能抑制硝化作用[6]。在厌氧条件下，NH_4^+因氧化不彻底引起 NO_2^-积累加速 N_2O 排放[87]。此外，土壤 N_2O 排放过程对森林恢复的响应主要与土壤 NO_3^-浓度的变化有关[5]。在一定的 NO_3^-浓度下，反硝化过程中 N_2O 排放通量随着 NO_3^-浓度的增加而升高。当 NO_3^-浓度较高时，延缓或抑制反硝化细菌将 N_2O 还原为 N_2 的过程，导致土壤 N_2O 排放通量增加。在非厌氧条件下，硝化产物 NO_3^-浓度的增加可能抑制硝化微生物活性，从而弱化硝化作用[58]。

3.7　土壤磷钾养分库变化对 N_2O 排放的影响

土壤磷钾和氮之间的相互作用在调节土壤 N_2O 排放中起到重要作用[88]。研究表明：土壤磷在森林恢复过程中呈下降趋势，其质量分数在恢复后期成为植物生长和微生物活性的限制因子[88]。磷可能通过影响土壤硝化和反硝化微生物活性来影响 N_2O 排放过程。通过磷添加的研究发现，施磷缓解了微生物的磷限制，刺激土壤养分周转和氮素循环，促使土壤硝化和反硝化细菌活性的增强，从而导致更高的 N_2O 排放通量[89]。还有研究表明：磷添加可能降低土壤 N_2O 的排放潜力。在土壤缺氮时，施磷能够缓解植物对磷的限制并增加土壤氮的固定，促进植物对 NH_4^+和 NO_3^-的吸收，进而显著降低土壤 N_2O 排放通量[42]。因此，森林恢复过程中随着磷被限制，土壤磷对土壤 N_2O 排放通量的影响并不明显。

随着植被恢复和土壤性质改善，土壤钾含量通常会逐渐增加[86]。众多研究表明：钾添加促进了土壤

N_2O 排放通量，但也受到土壤氮有效性及类型的影响。LI 等[90] 利用盆栽试验发现：钾肥增加了土壤硝化和反硝化作用产生的 N_2O 排放通量，但钾和硝态氮肥的联合施用显著降低了 N_2O 排放通量，而钾和氨态氮肥配施则进一步增加了 N_2O 排放通量。夏淑洁等[91] 的研究指出：与硝态氮肥相比，铵态氮肥更易于促进 N_2O 的排放。这可能是因为施钾刺激植物对硝酸盐吸收利用，导致反硝化细菌活性和丰度降低，进而减少了土壤中 N_2O 排放通量。因此，钾可能通过直接改变氮的有效性或植物对氮吸收利用影响根际相关微生物的代谢过程，从而间接影响 N_2O 排放。

4 结语

在全球变化背景下，森林恢复可能通过介导植被覆盖及土壤性质变化而影响土壤 N_2O 排放，因此深入研究森林恢复对土壤 N_2O 排放影响的生物与非生物学机制，具有十分重要的科学意义。目前，关于森林恢复对土壤氮循环及 N_2O 排放的影响研究，集中于土壤温度、水分和理化性质等非生物因素的影响，或集中于土壤动物、微生物对 N_2O 排放的单独贡献，往往缺乏土壤微生物-动物耦合对 N_2O 排放动态的作用机制研究，特别是缺乏不同恢复阶段森林生物和非生物因素综合作用对土壤 N_2O 排放通量及源汇过程的影响研究。

因此，未来有关森林恢复对土壤 N_2O 排放过程的影响研究，应该重点关注多生物因子、多非生物因子及生物-非生物之间的抵消作用、偶联作用及综合作用机制，探讨多因素对森林土壤 N_2O 排放动态影响的方向、强度、过程及调控机制，同时建立森林氮循环机制模型，准确揭示森林恢复驱动土壤 N_2O 排放的具体过程或机制。此外，应关注环境污染、大气氮沉降及全球气候变暖等生态问题对森林恢复过程中土壤 N_2O 排放动态的影响研究，重点阐明全球变化背景下森林微生物、土壤动物和理化环境因子的变化对 CO_2、N_2O、CH_4 排放方向、速率及过程的影响机制，以期阐明全球变化加剧背景下森林生态系统演变对土壤温室气体排放的动态、过程及其调控机制。

5 参考文献

[1] CHRISTENSEN S, ROUSK K. Global N_2O emissions from our planet: which fluxes are affected by man, and can we reduce these? [J/OL]. *iScience*, 2024, **27**(2): 109042[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j.isci.2024.109042.

[2] JONES C M, SPOR A, BRENNAN F P, *et al*. Recently identified microbial guild mediates soil N_2O sink capacity [J]. *Nature Climate Change*, 2014, **4**: 801−805.

[3] PAN Baobao, ZHANG Yushu, XIA Longlong, *et al*. Nitrous oxide production pathways in Australian forest soils [J/OL]. *Geoderma*, 2022, **420**: 115871[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j.geoderma.2022.115871.

[4] HU Hangwei, CHEN Deli, HE Jizheng. Microbial regulation of terrestrial nitrous oxide formation: understanding the biological pathways for prediction of emission rates [J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2015, **39**(5): 729−749.

[5] van LENT J, HERGOUALC'H K. VERCHOT L V. Reviews and syntheses: soil N_2O and NO emissions from land use and land-use change in the tropics and subtropics: a meta-analysis [J]. *Biogeosciences*, 2015, **12**(23): 7299−7313.

[6] 刘婷, 雷志刚, 陈述, 等. 亚热带森林转换对土壤氮转化关键功能微生物群落的影响[J]. 生态学报, 2024, **44**(9): 3636−3647.
LIU Ting, LEI Zhigang, CHEN Shu, *et al*. Effects of subtropical forest conversion on key functional microbial communities of soil nitrogen transformation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, **44**(9): 3636−3647.

[7] ZHONG Yangquanwei, YAN Weiming, CANISARES L P, *et al*. Alterations in soil pH emerge as a key driver of the impact of global change on soil microbial nitrogen cycling: evidence from a global meta-analysis [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2023, **32**(1): 145−165.

[8] KUIPER L, de DEYN G B, THAKUR M P, *et al*. Soil invertebrate fauna affect N_2O emissions from soil [J]. *Global Change Biology*, 2013, **19**(9): 2814−2825.

[9] 左倩倩, 王邵军. 生物与非生物因素对森林土壤氮矿化的调控机制[J]. 浙江农林大学学报, 2021, **38**(3): 613−623.
ZUO Qianqian, WANG Shaojun. Regulation mechanism of biotic and abiotic factors on the nitrogen mineralization of forest soil [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2021, **38**(3): 613−623.

[10] ZHOU Yuting, MENG Delong, OSBORNE B, *et al*. The impact of modifications in forest litter inputs on soil N_2O fluxes: a

meta-analysis［J/OL］. *Atmosphere*, 2022, **13**(5): 742［2024-04-29］. DOI: 10.3390/atmos13050742.

［11］de JONG W, LIU Jinlong, LONG Hexing. The forest restoration frontier［J］. *Ambio*, 2021, **50**(12): 2224−2237.

［12］张哲, 王邵军, 陈闽昆, 等. 西双版纳不同演替阶段热带森林土壤 N_2O 排放的时间特征［J］. 生态环境学报, 2019, **28**(4): 702−708.
ZHANG Zhe, WANG Shaojun, CHEN Minkun, *et al*. Temporal characteristics of soil N_2O emission of different succession stages in Xishuangbanna tropical forests［J］. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, **28**(4): 702−708.

［13］张庆晓, 陈珺, 朱向涛, 等. 杉木林土壤温室气体排放对毛竹入侵及采伐的短期响应［J］. 浙江农林大学学报, 2021, **38**(4): 703−711.
ZHANG Qingxiao, CHEN Jun, ZHU Xiangtao, *et al*. On the short-term response of soil greenhouse gas emissions in *Cunninghamia lanceolata* forest to the expansion and eradication of *Phyllostachys edulis*［J］. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2021, **38**(4): 703−711.

［14］DUAN Beixing, CAI Tijiu, MAN Xiuling, *et al*. Different variations in soil CO_2, CH_4, and N_2O fluxes and their responses to edaphic factors along a boreal secondary forest successional trajectory［J/OL］. *Science of the Total Environment*, 2022, **838**(1): 155983［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.155983.

［15］CARANTO J D, VILBERT A C, LANCASTER K M. Nitrosomonas europaea cytochrome P460 is a direct link between nitrification and nitrous oxide emission［J］. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, **113**(51): 14704−14709.

［16］KITS K D, JUNG M Y, VIERHEILIG J L, *et al*. Low yield and abiotic origin of N_2O formed by the complete nitrifier *Nitrospira inopinata*［J/OL］. *Nature Communications*, 2019, **10**(1): 1836［2024-04-29］. DOI: 10.1038/s41467-019-09790-x.

［17］MARTIKAINEN P J. Heterotrophic nitrification: an eternal mystery in the nitrogen cycle［J/OL］. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, **168**: 108611［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.soilbio.2022.108611.

［18］MAEDA K, SPOR A, EDEL-HERMANN V, *et al*. N_2O production, a widespread trait in fungi［J/OL］. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 9697［2024-04-29］. DOI: 10.1038/srep09697.

［19］ZHU Tongbin, MENG Tianzhu, ZHANG Jinbo, *et al*. Fungi dominant heterotrophic nitrification in a subtropical forest soil of China［J］. *Journal of Soils and Sediments*, 2015, **15**(3): 705−709.

［20］ZHANG Yanchen, ZHANG Jinbo, MENG Tianzhu, *et al*. Heterotrophic nitrification is the predominant NO_3^- production pathway in acid coniferous forest soil in subtropical China［J］. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, **49**: 955−957.

［21］GAO Wenlong, FAN Changhua, ZHANG Wen, *et al*. Heterotrophic nitrification of organic nitrogen in soils: process, regulation, and ecological significance［J］. *Biology and Fertility of Soils*, 2023, **59**: 261−274.

［22］ZHANG Yi, WANG Jing, DAI Shenyan, *et al*. The effect of C∶N ratio on heterotrophic nitrification in acidic soils［J/OL］. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, **137**: 107562［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.107562.

［23］LOURENÇO K S, de ASSIS COSTA O Y, CANTARELLA H, *et al*. Ammonia-oxidizing bacteria and fungal denitrifier diversity are associated with N_2O production in tropical soils［J/OL］. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, **166**: 108563［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.soilbio.2022.108563.

［24］LI Zhaolei, TANG Ze, SONG Zhaopeng, *et al*. Variations and controlling factors of soil denitrification rate［J］. *Global Change Biology*, 2022, **28**(6): 2133−2145.

［25］WRAGE-MÖNNIG N, HORN M A, WELL R, *et al*. The role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide revisited［J/OL］. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **123**: A3−A16［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.soilbio.2018.03.020.

［26］ZHU-BARKER X, BURGER M, DOANE T A, *et al*. Ammonia oxidation pathways and nitrifier denitrification are significant sources of N_2O and NO under low oxygen availability［J］. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, **110**(16): 6328−6333.

［27］JIANG Jun, WANG Yingping, ZHANG Hao, *et al*. Contribution of litter layer to greenhouse gas fluxes between atmosphere and soil varies with forest succession［J/OL］. *Forests*, 2022, **13**(4): 544［2024-04-29］. DOI: 10.3390/f13040544.

［28］GAO Jinbo, ZHOU Wenjun, LIU Yuntong, *et al*. Effects of litter inputs on N_2O emissions from a tropical rainforest in southwest China［J］. *Ecosystems*, 2018, **21**(5): 1013−1026.

［29］石佳竹, 许涵, 林明献, 等. 海南尖峰岭热带山地雨林凋落物产量及其动态［J］. 植物科学学报, 2019, **37**(5): 593−601.
SHI Jiazhu, XU Han, LIN Mingxian, *et al*. Dynamics of litterfall production in the tropical mountain rainforest of

Jianfengling, Hainan Island, China [J]. *Plant Science Journal*, 2019, **37**(5): 593−601.

[30] 熊壮, 叶文, 张树斌, 等. 西双版纳热带季节雨林与橡胶林凋落物的持水特性[J]. 浙江农林大学学报, 2018, **35**(6): 1054−1061.
XIONG Zhuang, YE Wen, ZHANG Shubin, *et al*. Water-holding capacity in forest litter of a seasonal tropical rainforest and a rubber plantation of Xishuangbanna in Southwest China [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2018, **35**(6): 1054−1061.

[31] LIU Xiaodong, FENG Yingjie, ZHAO Xinyu, *et al*. Climatic drivers of litterfall production and its components in two subtropical forests in south China: a 14-year observation [J/OL]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2024, **344**: 109798[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j.agrformet.2023.109798.

[32] 冉松松, 许子君, 万晓华. 不同林龄的天然次生林和杉木人工林恢复过程中凋落物量变化[J]. 福建农业科技, 2022, **53**(1): 59−65.
RAN Songsong, XU Zijun, WAN Xiaohua. Changes of litterfall amount in natural secondary forests and Chinese fir plantations of different forest ages during the restoration process [J]. *Fujian Agricultural Science and Technology*, 2022, **53**(1): 59−65.

[33] 李非凡, 孙冰, 裴男才, 等. 粤北 3 种林分凋落叶-根系-土壤生态化学计量特征[J]. 浙江农林大学学报, 2020, **37**(1): 18−26.
LI Feifan, SUN Bing, PEI Nancai, *et al*. Characteristics of litter-root-soil ecological stoichiometry of three forest stands in northern Guangdong [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2020, **37**(1): 18−26.

[34] LEITNER S, SAE-TUN O, KRANZINGER L, *et al*. Contribution of litter layer to soil greenhouse gas emissions in a temperate beech forest [J]. *Plant and Soil*, 2016, **403**(1/2): 455−469.

[35] 武启骞, 王传宽, 张全智. 6 种温带森林凋落量年际及年内动态[J]. 生态学报, 2017, **37**(3): 760−769.
WU Qiqian, WANG Chuankuan, ZHANG Quanzhi. Inter-and intra-annual dynamics in litter production for six temperate forests [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(3): 760−769.

[36] BAI Zhenzhi, YANG Gang, CHEN Huai, *et al*. Nitrous oxide fluxes from three forest types of the tropical mountain rainforests on Hainan Island, China [J]. *Atmospheric Environment,* 2014, **92**: 469−477.

[37] ZHOU Wenjun, JI Hongli, ZHU Jing. *et al*. The effects of nitrogen fertilization on N_2O emissions from a rubber plantation [J/OL]. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 28230[2024-04-29]. DOI: 10.1038/srep28230.

[38] 徐睿, 姜春前, 白彦锋, 等. 杉木纯林和混交林土壤温室气体通量的差异[J]. 浙江农林大学学报, 2019, **36**(2): 307−317.
XU Rui, JIANG Chunqian, BAI Yanfeng, *et al*. Soil greenhouse gas fluxes in pure and mixed stands of Chinese fir [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2019, **36**(2): 307−317.

[39] 李海防, 段文军. 华南地区典型人工林土壤二氧化碳和氧化亚氮通量研究[J]. 浙江农林大学学报, 2011, **28**(1): 26−32.
LI Haifang, DUAN Wenjun. Soil CO_2 and N_2O fluxes from four typical plantations in southern China [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2011, **28**(1): 26−32.

[40] WU Bin, MU Changcheng. Effects on greenhouse gas (CH_4, CO_2, N_2O) emissions of conversion from over-mature forest to secondary forest and Korean pine plantation in northeast China [J/OL]. *Forests*, 2019, **10**(9): 788[2024-04-29]. DOI: 10.3390/f10090788.

[41] YANG Jing, WU Fuzhong, WEI Xinyu, *et al*. Global positive effects of litter inputs on soil nitrogen pools and fluxes [J]. *Ecosystems*, 2022, **26**(4): 860−872.

[42] ZHENG Xiang, WANG Shuli, XU Xingtong, *et al*. Soil N_2O emissions increased by litter removal but decreased by phosphorus additions [J]. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2022, **123**(1): 49−59.

[43] 张玉铭, 邢力, 李晓欣, 等. 作物根系对根际土壤 N_2O 产生与排放的调控机制研究进展[J]. 中国生态农业学报, 2023, **31**(8): 1322−1329.
ZHANG Yuming, XING Li, LI Xiaoxin, *et al*. Research progress on the regulatory mechanisms of crop roots on N_2O production and emissions in rhizosphere soil [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2023, **31**(8): 1322−1329.

[44] LALNUNZIRA C, BREARLEY F Q, TRIPATHI S K. Root growth dynamics during recovery of tropical mountain forest in north-east India [J]. *Journal of Mountain Science*, 2019, **16**(10): 2335−2347.

[45] 宋尊荣, 秦佳双, 李明金, 等. 南亚热带马尾松人工林根系生物量分布格局[J]. 广西师范大学学报 (自然科学版), 2020,

38(1): 149−156.

SONG Zunrong, QIN Jiashuang, LI Mingjin, *et al*. Study on root biomass of *Pinus massoniana* plantations in subtropical China [J]. *Journal of Guangxi Normal University* (*Natural Science Edition*), 2020, **38**(1): 149−156.

[46] 曹丽荣, 陈蓉, 陈铭, 等. 中亚热带常绿阔叶林不同演替阶段细根生物量变化[J]. 亚热带资源与环境学报, 2023, **18**(1): 34−40.

CAO Lirong, CHEN Rong, CHEN Ming, *et al*. Root biomass of mid-subtropical evergreen broad-leaved forest during natural succession [J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2023, **18**(1): 34−40.

[47] 李非凡, 裴男才, 施招婉, 等. 次生林和人工林根系生物量、形态特征、养分及其与土壤养分关系[J]. 生态环境学报, 2019, **28**(12): 2349−2355.

LI Feifan, PEI Nancai, SHI Zhaowan, *et al*. Relationships between soil nutrients and root biomass, morphological traits and nutrients for secondary forests and plantations [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, **28**(12): 2349−2355.

[48] 赵金龙, 王泺鑫, 韩海荣, 等. 辽河源不同龄组油松天然次生林生物量及空间分配特征[J]. 生态学报, 2014, **34**(23) : 7026−7037.

ZHAO Jinlong, WANG Luoxin, HAN Hairong, *et al*. Biomass and spatial distribution characteristics of *Pinus tabulaeformis* natural secondary forest at different age groups in the Liaoheyuan Nature Reserve, Hebei Province [J] *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(23): 7026−7037.

[49] 张云宇, 孙晓凤, 张临峰, 等. 帽儿山温带落叶阔叶林细根生物量、生产力和周转率[J]. 应用生态学报, 2021, **32**(9): 3053−3060.

ZHANG Yunyu, SUN Xiaofeng, ZHANG Linfeng, *et al*. Fine root biomass, production, and turnover rate in a temperate deciduous broadleaved forest in the Maoer Mountain, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(9): 3053−3060.

[50] ZHANG Quanzhi, WANG Chuankuan, ZHOU Zhenghu. Does the net primary production converge across six temperate forest types under the same climate? [J]. *Forest Ecology and Management*, 2019, **448**: 535−542.

[51] COSKUN D, BRITTO D T, SHI Weiming, *et al*. How plant root exudates shape the nitrogen cycle [J]. *Trends in Plant Science*, 2017, **22**(8): 661−673.

[52] BARNEZE A S, PETERSEN S O, ERIKSEN J, *et al*. Belowground links between root properties of grassland species and N_2O concentration across the topsoil profile [J/OL]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, **196**: 109498[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2024.109498.

[53] SHEN Yawen, FENG Jiguang, ZHOU Daiyang, *et al*. Impacts of aboveground litter and belowground roots on soil greenhouse gas emissions: evidence from a DIRT experiment in a pine plantation [J/OL]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, **343**: 109792[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j.agrformet.2023.109792.

[54] 蔡银美, 张成富, 赵庆霞, 等. 模拟根系分泌物输入对森林土壤氮转化的影响研究综述[J]. 浙江农林大学学报, 2021, **38**(5): 916−925.

CAI Yinmei, ZHANG Chengfu, ZHAO Qingxia, *et al*. Effect of simulated root exudates input on soil nitrogen transformation: a review [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2021, **38**(5): 916−925.

[55] 庄姗, 林伟, 丁军军, 等. 不同根系分泌物对土壤 N_2O 排放及同位素特征值的影响[J]. 中国农业科学, 2020, **53**(9): 1860−1873.

ZHUANG Shan, LIN Wei, DING Junjun, *et al*. Effects of different root exudates on soil N_2O emissions and isotopic signature [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, **53**(9): 1860−1873.

[56] LU Yufang, WANG Fangjia, MIN Ju, *et al*. Biological mitigation of soil nitrous oxide emissions by plant metabolites [J/OL]. *Global Change Biology*, 2024, **30**(5): 17333[2024-04-29]. DOI: 10.1111/gcb.17333.

[57] LEVY-BOOTH D J, PRESCOTT C E, GRAYSTON S J. Microbial functional genes involved in nitrogen fixation, nitrification and denitrification in forest ecosystems [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, **75**: 11−25.

[58] 王明柳, 曹乾斌, 陆梅, 等. 热带森林恢复过程中氨氧化细菌群落的季节变化[J]. 应用生态学报, 2024, **35**(5): 1242−1250.

WANG Mingliu, CAO Qianbin, LU Mei, *et al*. Seasonal changes of ammonia-oxidizing bacterial communities during tropical forest restoration [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, **35**(5): 1242−1250.

[59] 邓米林, 林永新, 叶桂萍, 等. 林分类型对亚热带森林土壤团聚体中真菌反硝化微生物丰度的影响[J]. 福建师范大学学报 (自然科学版), 2024, **40**(1): 45−51, 68.
DENG Milin, LIN Yongxin, YE Guiping, *et al*. Effects of forest types on the abundance of fungal denitrifiers in soil aggregates from a subtropical forest [J]. *Journal of Fujian Normal University* (*Natural Science Edition*), 2024, **40**(1): 45−51, 68.

[60] 陈秀波, 段文标, 陈立新, 等. 小兴安岭 3 种原始红松混交林土壤 *nirK* 型反硝化微生物群落特征[J]. 南京林业大学学报 (自然科学版), 2021, **45**(2): 77−86.
CHEN Xiubo, DUAN Wenbiao, CHEN Lixin, *et al*. Community structure and diversity of soil *nirK*-type denitrifying microorganisms in three forest types of primitive *Pinus koraiensis* mixed forest in Liangshui National Nature Reserve, Lesser Khingan Mountains [J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (*Natural Sciences Edition*), 2021, **45**(2): 77−86.

[61] ZHANG Yakun, PENG Sai, CHEN Xinli, *et al*. Plant diversity increases the abundance and diversity of soil fauna: a meta-analysis [J/OL]. *Geoderma*, 2022, **411**: 115694[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j. geoderma. 2022.115694.

[62] LUBBERS I M, van GROENIGEN K J, FONTE S J, *et al*. Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms [J]. *Nature Climate Change*, 2013, **3**: 187−194.

[63] ŠUSTR V, ŠIMEK M, FAKTOROVÁ L, *et al*. Release of greenhouse gases from millipedes as related to food, body size, and other factors [J/OL]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, **144**: 107765[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107765.

[64] SHEN Haoyang, SHIRATORI Y, OHTA S, *et al*. Mitigating N_2O emissions from agricultural soils with fungivorous mites [J]. *The Isme Journal*, 2021, **15**(8): 2427−2439.

[65] LI Zhaolei , ZENG Zhaoqi, TIAN Dashuan, *et al*. Global patterns and controlling factors of soil nitrification rate [J]. *Global Change Biology*, 2020, **26**(7): 4147−4157.

[66] ZHANG Kerou, ZHU Qiuan, LIU Jinxun, *et al*. Spatial and temporal variations of N_2O emissions from global forest and grassland ecosystems [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, **266**: 129−139.

[67] DAI Zhongmin, YU Mengjie, CHEN Huaihai, *et al*. Elevated temperature shifts soil N cycling from microbial immobilization to enhanced mineralization, nitrification and denitrification across global terrestrial ecosystems [J]. *Global Change Biology*, 2020, **26**(9): 5267−5276.

[68] DYMOV A A, STARTSEV V V. Changes in the temperature regime of podzolic soils in the course of natural forest restoration after clearcutting [J]. *Eurasian Soil Science*, 2016, **49**(5): 551−559.

[69] 孙海龙, 张彦东, 吴世义. 东北温带次生林和落叶松人工林土壤 CH_4 吸收和 N_2O 排放通量[J]. 生态学报, 2013, **33**(17): 5320−5328.
SUN Hailong, ZHANG Yandong, WU Shiyi. Methane and nitrous oxide fluxes in temperate secondary forest and larch plantation in Northeastern China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(17): 5320−5328.

[70] ZHAO Xinyu, ZHANG Weiqiang, FENG Yingjie, *et al*. Soil organic carbon primarily control the soil moisture characteristic during forest restoration in subtropical China [J/OL]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2022, **10**: 1003532[2024-04-29]. DOI: 10.3389/fevo.2022.1003532.

[71] SCHAUFLER G, KITZLER B, SCHINDLBACHER A, *et al*. Greenhouse gas emissions from European soils under different land use: effects of soil moisture and temperature [J]. *European Journal of Soil Science*, 2010, **61**: 683−696.

[72] 高洁, 朱思佳, 高人, 等. 有机碳源对森林土壤真菌/细菌活性产生的 N_2O 通量的影响[J]. 亚热带资源与环境学报, 2016, **11**(4): 29−36.
GAO Jie, ZHU Sijia, GAO Ren, *et al*. Effects of exogenous organic carbons on N_2O emissions attributable to forest soil fungal/bacterial activities [J]. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 2016, **11**(4): 29−36.

[73] WANG Shaojun, ZUO Qianqian, CAO Qianbin, *et al*. Acceleration of soil N_2O flux and nitrogen transformation during tropical secondary forest succession after slash-and-burn agriculture [J/OL]. *Soil & Tillage Research*, 2021, **208**: 104868[2024-04-29]. DOI: 10.1016/j.still.2020.104868.

[74] LIAO Jiayuan, LUO Qiqi, HU Ang, *et al*. Soil moisture-atmosphere feedback dominates land N_2O nitrification emissions and denitrification reduction [J]. *Global Change Biology*, 2022, **28**(21): 6404−6418.

[75] BALAINE N, CLOUGH T J, BEARE M B, *et al*. Changes in relative gas diffusivity explain soil nitrous oxide flux dynamics

［J］. *Soil Science Society of America Journal*, 2013, **77**(5): 1496−1505.

［76］SPOHN M, STENDAHL J. Soil carbon and nitrogen contents in forest soils are related to soil texture in interaction with pH and metal cations［J/OL］. *Geoderma*, 2024, **441**: 116746［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.geoderma.2023.116746.

［77］MANGALASSERY S, SJÖGERSTEN S, SPARKES D L, *et al*. The effect of soil aggregate size on pore structure and its consequence on emission of greenhouse gases［J］. *Soil and Tillage Research*, 2013, **132**: 39−46.

［78］LIE Zhiyang, HUANG Wenjuan, ZHOU Guoyi, *et al*. Acidity of soil and water decreases in acid-sensitive forests of tropical China［J］. *Environmental Science & Technology*, 2023, **57**(30): 11075−11083.

［79］余雅迪, 张茜, 王皓, 等. 土壤二氧化碳及氧化亚氮排放对毛竹扩张的响应及机制［J］. 浙江农林大学学报, 2024, **41**(3): 659−668.
YU Yadi, ZHANG Xi, WANG Hao, *et al*. Response of soil CO_2 and N_2O emissions to *Phyllostachys edulis* expansion and its mechanism［J］. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2024, **41**(3): 659−668.

［80］SHAABAN M, WU Yupeng, KHALID M S, *et al*. Reduction in soil N_2O emissions by pH manipulation and enhanced nosZ gene transcription under different water regimes［J］. *Environmental Pollution*, 2018, **235**: 625−631.

［81］HE Tiehu, DING Weixin, CHENG Xiaoli, *et al*. Meta-analysis shows the impacts of ecological restoration on greenhouse gas emissions［J/OL］. *Nature Communications*, 2024, **15**(1): 2668［2024-04-29］. DOI: 10.1038/s41467-024-46991-5.

［82］解玲玲, 王邵军, 肖博, 等. 土壤碳库积累与分配对热带森林恢复的响应［J］. 生态学报, 2023, **43**(23): 9877−9890.
XIE Lingling, WANG Shaojun, XIAO Bo, *et al*. Responses of soil carbon component accumulation and allocation to tropical forest restoration［J］. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, **43**(23): 9877−9890.

［83］GUENET B, GABRIELLE B, CHENU C, *et al*. Can N_2O emissions offset the benefits from soil organic carbon storage?［J］. *Global Change Biology*, 2021, **27**(2): 237−256.

［84］STUCHINER E R, von FISCHER J C. Using isotope pool dilution to understand how organic carbon additions affect N_2O consumption in diverse soils［J］. *Global Change Biology*, 2022, **28**(13): 4163−4179.

［85］CAI Xiaoqing, LIN Ziwen, PENTTINEN P, *et al*. Effects of conversion from a natural evergreen broadleaf forest to a moso bamboo plantation on the soil nutrient pools, microbial biomass and enzyme activities in a subtropical area［J］. *Forest Ecology and Management*, 2018, **422**: 161−171.

［86］曹善郅, 周家树, 张少博, 等. 生物质炭基尿素和普通尿素对毛竹林土壤氧化亚氮通量的影响［J］. 浙江农林大学学报, 2023, **40**(1): 135−144.
CAO Shanzhi, ZHOU Jiashu, ZHANG Shaobo, *et al*. Effects of biochar-based urea and common urea on soil N_2O flux in *Phyllostachys edulis* forest soil［J］. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2023, **40**(1): 135−144.

［87］ZHANG Huiling, DENG Qi, SCHADT C W, *et al*. Precipitation and nitrogen application stimulate soil nitrous oxide emission［J］. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2021, **120**(13): 363−378.

［88］ZHU Xiaoye, FANG Xi, WANG Liufang, *et al*. Regulation of soil phosphorus availability and composition during forest succession in subtropics［J/OL］. *Forest Ecology and Management*, 2021, **502**: 119706［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119706.

［89］SHEN Yawen, ZHU Biao. Effects of nitrogen and phosphorus enrichment on soil N_2O emission from natural ecosystems: a global meta-analysis［J/OL］. *Environmental Pollution*, 2022, **301**: 118993［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.envpol.2022.118993.

［90］LI Zhiguo, LI Linyang, XIA Shujie, *et al*. K fertilizer alleviates N_2O emissions by regulating the abundance of nitrifying and denitrifying microbial communities in the soil-plant system［J/OL］. *Journal of Environmental Management*, 2021, **291**: 112579［2024-04-29］. DOI: 10.1016/j.jenvman.2021.112579.

［91］夏淑洁, 刘闯, 袁晓良, 等. 不同氮钾水平及氮形态差异对土壤氨挥发和氧化亚氮排放的影响［J］. 农业环境科学学报, 2020, **39**(5): 1122−1129.
XIA Shujie, LIU Chuang, YUAN Xiaoliang, *et al*. Effects of different nitrogen and potassium levels and nitrogen forms on soil ammonia volatilization and nitrous oxide emissions［J］. *Journal of Agro-Environment Science*, 2020, **39**(5): 1122−1129.