土壤中无机氮的微生物同化和非生物固定作用研究进展*

程　谊[1]　张金波[2]　蔡祖聪[2†]

（1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室（中国科学院南京土壤研究所），南京　210008）
（2 南京师范大学地理科学学院，南京　210046）

摘　要　土壤中无机氮的迅速固持有利于土壤氮的持留，从而减少 NO_3^- 淋溶、NH_3 挥发以及 N_2O 和 NO 排放损失。本文综述了土壤中无机氮的微生物同化和非生物固定作用，指出了无机氮微生物同化和非生物固定在氮循环中的重要意义，初步讨论了生物过程和非生物过程固定无机氮的机制和影响因素。但是对于非生物固定 NO_3^--N，其机理目前还不清楚。从现有的文献报道来看，能够解释非生物固定 NO_3^--N 机制的仅有铁环假说。然而，铁环假说尚未得到完全证实，有待于深入的研究。

关键词　微生物同化；非生物固定；NH_4^+-^{15}N；NO_3^--^{15}N

中图分类号　S143.1　　**文献标识码**　A

近几十年来，由于人口增长、化石燃料消费的增加以及日益增加的对工业化肥的依赖，大气氮沉降迅速增加，已经对陆地生态系统生物地球化学循环产生了诸多负面影响[1-2]。大气沉降的氮一般是无机氮，由于无机氮移动性强、易损失（如 NO_3^- 淋溶和 NH_3 挥发等），因此，土壤中无机氮的迅速固持将有助于氮在土壤中的持留，减少其负面影响。目前已有的研究表明，土壤中无机氮的持留主要有两种过程：（1）微生物同化作用；（2）非生物固定作用。无机氮经过微生物同化作用转变为微生物生物量[3-5]，而微生物生物量可以短期储存，再矿化为无机氮[6-8]；非生物固定的无机氮存在于难分解的黏土矿物和腐殖质中[6, 9]，有的可以存在一百年之久[10]。土壤中无机氮的短期或长期储存有利于缓解潜在的 NO_3^- 淋溶和 NH_3 挥发等氮损失，提高土壤的保氮能力。因此，研究土壤中无机氮的微生物同化和非生物固定作用，阐明土壤中氮的储存和释放机理，对控制氮引起的环境问题有重要的意义。

1　无机氮的微生物同化作用

微生物生长需要从土壤中吸收无机氮，尤其是当土壤含氮量很低时这种作用则更为明显[11]。土壤中的 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 被微生物同化，成为生物体有机组成部分，称为无机氮的微生物固持（Microbial immobilization），又称微生物同化作用（Microbial assimilation）。无机氮的生物同化和有机氮的矿化是土壤中同时进行的两个方向相反的过程。它们的相对强弱受到许多因素的影响，特别是能源物质的种类和数量的影响。当易分解的能源物质大量存在时，无机氮的生物同化作用就大于有机氮的矿化作用，从而表现为无机氮的净生物同化作用，反之则为净矿化作用[12]。

1.1　微生物同化作用的研究方法

同位素稀释和富集法是测定土壤中营养元素初级转化速率的最重要的方法之一[13]。采用 $^{15}NH_4^+$-N和 $^{15}NO_3^-$-N 的成对标记方法，通过测定 NH_4^+-N、NO_3^--N 和有机氮浓度及其 ^{15}N 丰度随时间的变化，可以计算出氮的初级矿化速率、初级 NH_4^+-N消耗速率、初级硝化速率和初级 NO_3^--N 消耗速率等。在无植物生长的土壤培养条件下，假定反硝化和氨挥发忽略不计，初级 NO_3^--N 同化速率等同于初级 NO_3^--N 消耗速率，而初级 NH_4^+-N 同化速率为初级 NH_4^+-N 消耗速率与初级硝化速率两者之差[14]，该方法称为 ^{15}N 同位素稀释和富集法。^{15}N 同位素稀释和富集法测定初级同化速率的缺点在于，

* 国家自然科学基金项目（40830531，41101209）和江苏省自然科学基金项目（BK2010611）资助

† 通讯作者，E-mail：zccai@issas.ac.cn
作者简介：程　谊（1983—），男，博士研究生，主要研究方向为土壤氮循环及温室气体排放。E-mail：ycheng@issas.ac.cn

收稿日期：2011－12－16；收到修改稿日期：2012－02－20

加入的^{15}N标记的NH_4^+-N会刺激微生物对NH_4^+-N的利用[14-16]。此外,初级同化速率还可以通过测定土壤中有机氮或微生物生物量库中^{15}N数量的变化,同时结合数值模型(如FLUAZ模型)来得到[16-19],该方法称为数值模型法。已有的研究结果表明,这两种方法得到的初级NH_4^+-N同化速率非常接近[20-21]。

1.2　微生物同化NH_4^+-N和NO_3^--N的比较

大量的室内和野外原位实验研究表明,微生物会优先利用NH_4^+-N作为氮源[22-24],甚至当土壤中仅有少量NH_4^+-N存在时,NO_3^--N也不会被微生物利用[25]。纯化微生物培养研究发现,NH_4^+-N的存在会抑制NO_3^--N还原酶的合成[26-27]或者阻碍NO_3^--N进入细胞[28]或者抑制同化酶的活性及NO_3^--N同化酶的合成[29],致使微生物很少利用NO_3^--N。从能量角度而言,微生物同化NH_4^+-N所需能量小于NO_3^--N,即NH_4^+-N可利用性强[30];从微生物选择性来看,细菌优先利用NH_4^+-N作为氮源[31-32],而其他微生物如真菌可能更倾向于利用NO_3^--N[33]。近来对草地土壤[8]、松树种植园土壤[34]和酸性森林土壤[35-36]的研究发现,虽然微生物优先利用NH_4^+-N,但并未阻碍对NO_3^--N的利用。早期认为NO_3^--N的微生物同化不存在或者被抑制的可能原因主要有以下两个方面:(1)实验室培养使用的是过筛且混匀的土壤,这与原位土壤异质性相悖[8, 37]。在没有扰动的土壤中,底物分布不均匀,可能会存在一些NH_4^+-N浓度较低或者被利用完的微域,此时微生物就会利用NO_3^--N来满足自身生长需求[38]。过筛会破坏土壤中的微域结构,使得NH_4^+-N分布比较均匀,从而抑制微生物对NO_3^--N的利用[39-40]。(2)在氮是限制因子的土壤中得出的结果不一定适用于所有的土壤。此外,研究的土壤类型太单一,局限于耕作土壤[23-25]或牧场草地土壤[22],而对自然生态系统(如森林土)微生物同化作用研究很少。事实上,已有研究发现耕作土壤在培养1~4周[41]或者几个月[42]之后发生了显著的NO_3^--N同化。Mary等[43]用FLUAZ模型拟合结果也表明,耕作土壤中微生物同化NH_4^+-N占主导地位,但是同时发生了NO_3^--N的微生物同化。耕作土壤中NO_3^--N浓度常常高于NH_4^+-N,而土壤中又存在着硝化细菌和异养细菌对NH_4^+-N的强烈竞争作用,因而当NH_4^+-N不足以满足微生物需求时,NO_3^--N的微生物同化作用就有可能发生[44]。

1.3　影响微生物利用无机氮的因素

一般认为,在有机质含量高和C/N比大的土壤中微生物可能会同化更多的无机氮[45-47]。而当可利用碳源充足时,微生物才能显著地同化NO_3^--N[30, 44, 48-49]。总体而言,林地和草地土壤微生物同化NH_4^+-N和NO_3^--N的速率均显著高于农业利用土壤,其原因可能是农业土壤中的有机碳含量较低,无法满足微生物对碳源的需求[40]。因此,农业土壤中常常添加易分解的外源碳(如作物秸秆),来提高微生物对NH_4^+-N和NO_3^--N的同化[50]。此外,氮输入也能影响微生物对NO_3^--N的利用。在氮沉降量很低的森林土壤中发现NO_3^--N同化作用很高[20, 35, 49],而欧洲高氮沉降量的针叶林土壤中并未发现显著的NO_3^--N同化作用[51]。Booth等[40]在统计了大量关于森林、灌丛林地、草地和农业生态系统的文献基础上指出,微生物同化NO_3^--N的速率与土壤中NH_4^+-N浓度和氮初级矿化速率均呈正相关,但是对于单一的土壤类型这种关系可能并不存在。Rice和Tiedje[25]认为耕作土壤中微生物几乎不利用NO_3^--N,主要原因是土壤中NH_4^+-N的浓度大于N 0.1 mg kg^{-1}时会抑制微生物对NO_3^--N的利用,而耕作土壤中NH_4^+-N的浓度常常大于N 0.1 mg kg^{-1}。然而,有的学者认为,如果耕作土壤中NH_4^+-N浓度很低且存在着硝化细菌的强烈竞争时,微生物同化NO_3^--N的数量可能会超过NH_4^+-N[44]。此外,森林土壤微生物同化NH_4^+-N和NO_3^--N的速率均有显著的季节变异[36, 52]。Comptom和Boone[52]发现森林土壤微生物同化NH_4^+-N和NO_3^--N的速率与季节变化引起的土壤水分不同呈显著的正相关,这可能是湿度低减弱了底物的扩散,使得微生物脱水或者微生物群体由细菌转变为真菌[53-54]。总之,微生物对氮源的选择是同环境相适应的,不同生态系统微生物的群落结构不同,植物-微生物间的关系各不相同,且当生态系统有效N形态或数量发生变化时,微生物对氮源的选择也随着改变。

2　无机氮的非生物固定作用

无机氮的微生物同化作用一直都被认为是土壤无机氮持留的主要过程[3, 8, 25, 37-38]。但是,最近的研究发现,无机氮的非生物固定也可能在土壤无机氮持留中起重要作用[55-58]。

2.1　NH_4^+-N的非生物固定作用

土壤中存在NH_4^+-N的非生物固定作用已经被

人们广泛认同[59-60],其发生机制是 NH_4^+-N 与苯酚化合物发生聚合反应或者被 2∶1 型黏土矿物固定[56]。因此,土壤中黏土矿物的类型,黏粒含量以及高分子有机化合物的多少均会影响土壤非生物固定 NH_4^+-N 能力的强弱[61]。与耕作土壤相比,林地和草地土壤由于其所含的有机质丰富,且 2∶1 型黏土矿物较多,因而,其非生物固定 NH_4^+-N 的作用较强,有 10%~30% 的标记 NH_4^+-^{15}N 被非生物过程固定[14, 62-64]。NH_4^+-N 非生物固定非常迅速,一般在十几分钟内就可以完成[14]。

2.2 NO_3^--N 的非生物固定作用

越来越多的证据支持森林土壤能通过非生物过程迅速的固定 NO_3^--N[57-58, 65-66],但是其机制和控制因素目前还不清楚。

2.2.1 非生物固定 NO_3^--N 的数量范围　从文献报道来看,NO_3^--N 的非生物固定非常迅速,而且不同土壤中非生物固定 NO_3^--N 的数量范围变化很大。Dail 等[57]使用灭菌试验直接证明了存在 NO_3^- 非生物固定过程,他们发现灭菌森林土壤中 30%~60% 的标记 NO_3^- –^{15}N 在 15 min 内从无机氮库中消失,且消失的^{15}N 大多数进入了可溶性有机氮库($DO^{15}N$)中。Corre 等[63]发现热带森林土壤标记 NO_3^--^{15}N 15 min 后,NO_3^--N 库中^{15}N 的回收率小于 10%,并且 2 d 后 NO_3^--N 库中^{15}N 的回收率没有显著变化,这意味着高于 90% 的 NO_3^--^{15}N 发生了非生物过程固定,且被固定的 NO_3^--^{15}N 短期之内不能再释放至 NO_3^- 库中。相比而言,在西班牙南部的冷山林土壤中,仅有 15% 的 NO_3^--^{15}N 被非生物固定[67]。

2.2.2 NO_3^--N 非生物固定的机理　大量的研究已经证实土壤中确实存在 NO_3^--N 的非生物固定,而且固定的数量可能很大,但是现在还不清楚其机理。硝酸盐还原需要酶作为催化剂,因此,一般认为硝酸盐与土壤有机质的结合是生物过程,而亚硝酸盐却能迅速的与土壤有机质发生非生物反应[68-69]。可见,如果硝酸盐首先被还原为亚硝酸盐,亚硝酸盐就会与有机质发生非生物性结合。在此基础上,Davidson 等[66]提出了森林土壤中 NO_3^--N 的非生物固定机制——铁环假说,认为土壤中还原性有机物(SOM)将 Fe(Ⅲ)还原为 Fe(Ⅱ),然后在厌氧条件下 Fe(Ⅱ)将 NO_3^- 还原为 NO_2^- 的同时自身又被氧化成 Fe(Ⅲ),还原产生的 NO_2^- 立即与土壤溶解性有机质发生非生物结合(如 NO_2^- 与含有苯酚的化合物发生硝基置换反应生成硝基酚)生成 DON[68-70]。

从现有的文献报道来看,能够解释非生物固定 NO_3^--N 机制的也仅有铁环假说。但是铁环假说目前尚未得到完全证实,它未必是解释灭菌和不灭菌土壤中 NO_3^--N 迅速消失的正确机制。有研究表明,在好氧条件下,从 6 种森林地表层提取的可溶性有机质与 NO_2^- 并未发生反应生成 DON,从而对铁环假说的第三个步骤:NO_2^- 与 DOC 发生迅速的非生物结合生成 DON 提出了质疑[71]。对土壤中的可溶性有机质单独进行研究,这是一种很好的思路,但是土壤是一个完整的体系,分开研究似乎是不合适的。或许存在着提取出来的可溶性有机质与 NO_2^- 不能发生反应,但是不排除该步骤在土壤中却能进行的可能性。最近,Zhang 等[72]研究了中国东部温带、亚热带和热带地区共 6 种森林土壤在完全厌氧条件下硝态氮的固定,结果显示加入 NO_3^- –^{15}N 培养 1.5 h 后,温带森林土壤的^{15}N 总回收率(铵态氮 + 硝态氮 + 有机氮 + 氧化亚氮 + 氮气)仅有 36%~56%,而在热带和亚热带森林土壤却高达 90%。这恰好与培养 1.5 h 后温带森林土壤 DON 含量急剧增加而在热带和亚热带森林土壤中仅轻微增加相吻合,进一步证实了温带森林土壤中发生了显著的 NO_3^--N 非生物固定以及铁环假说的第三个步骤,该过程与土壤的氧化还原电位密切相关[72]。

2.2.3 影响 NO_3^--N 非生物固定的因素　铁环假说中 NO_2^- 与碳化合物的结合可能是由活性碳的形式和数量决定的,活性碳影响着^{15}N 在可溶性和不溶性有机氮库中的分布。Dail 等[57]认为碳富集(有机碳含量为 25%)的酸性森林土,NO_3^--^{15}N 被非生物固定后,其主要去向是可溶性有机氮库,而不溶性有机氮库中只检测到少于 5% 的^{15}N。与其他温带和热带森林相比,西班牙冷杉林土壤的 NO_3^--N 非生物固定作用较弱,可能是土壤缺少 O 层或季节性缺水造成的[67]。此外,土壤氮库的饱和与否也影响着非生物持留 NO_3^--N 的去向和固定数量。氮饱和的云杉林土壤可提取有机态氮库仅检测到 1% 的 NO_3^--^{15}N,而高达 49%~79% 的 NO_3^--^{15}N 被固定到了不溶性有机氮中[73];与之相比,低氮输入的落叶林土壤 30% 的 NO_3^--^{15}N 转移到了可提取有机氮库,仅有 5%~10%[57, 65]以不溶态氮形式存在。Berntson 和 Aber[55]报道针叶林地经过 11 年的施高氮量后,非生物固定 NO_3^--N 的数量反而减少了。Corre 等[74]在对云杉林土壤的研究中也发现了相同的规

律。这意味氮饱和的温带地区森林土壤非生物固定 NO_3^--N 能力较弱,不利于土壤氮的持留。但是,Torres-Cañabate 等[67] 却发现氮饱和的森林土壤非生物固定 NO_3^--N 的能力仍然很强,推测可能的原因是该地区的氮沉降还不足以减弱土壤非生物固定 NO_3^--N 的能力。土壤质地也能影响非生物固定的 NO_3^--^{15}N 在土壤各个氮库中的分布。对于砂质土,分布到不溶性有机氮库中的 NO_3^--^{15}N 高于可提取有机氮库;而黏质土,两个有机氮库中检测到的 NO_3^--^{15}N 数量相等[64]。Zhang 等[72] 认为热带和亚热带森林土壤较高的氧化还原电位不利于还原物质的存在,因而阻碍了非生物固定 NO_3^--N。此外,对比中国南方低 pH 和北方高 pH 森林土壤非生物固定 NO_3^--N 的数量后[72],可以发现南方低 pH 森林土壤不利于非生物固定 NO_3^--N,其可能的原因是低 pH 不利于还原反应的进行。总体而言,当土壤中有足够的可利用碳源和 NO_3^--N,且在厌氧微域中存在还原性物质时,大量的 NO_3^--N 会被非生物过程固定[67]。

3　无机氮微生物同化和非生物固定作用的比较

生物和非生物过程可能同等重要,也可能是其中的某一过程占据主导地位,这些均是由土壤条件决定的[66]。耕作土壤中氮的固定主要是微生物过程,非生物过程很微弱[75-77]。相反,在自然生态系统中(如森林和草地),NH_4^+-N 的非生物固定是一个很重要的过程[56]。灭菌试验表明,温带森林土壤中 NH_4^+-N、NO_3^--N 和 NO_2^--N 持留很大部分是通过非生物固定氮完成的[14, 56-57, 78]。在氮是限制因素的森林土壤中,生物同化占主导作用[56];而在氮饱和地区微生物和非生物对氮持留能力均减弱,NO_3^- 的淋溶损失风险增加[79]。

4　研究展望

土壤中无机氮的短期或长期储存有利于缓解潜在的 NO_3^- 淋溶、NH_3 挥发以及 N_2O 排放等氮损失,提高土壤的保氮能力。因此,研究土壤中无机氮的微生物同化和非生物固定作用,阐明土壤中氮的储存和释放机理,对控制氮引起的环境问题有重要的意义。目前有待深入开展的有以下几个方面的研究:

1) 研究 NO_3^--N 的微生物同化作用与土壤的硝化作用强度的关系,明确是不是硝化作用强的土壤 NO_3^--N 的微生物同化作用强?

2) 土壤中 NO_3^--N 非生物固定的研究将是一个新的研究领域,其影响因素和固定机制目前还不是很清楚,亟待深入的研究。

3) 现有的研究方法是加入 NO_3^--N 后观察到 NO_3^--N 的非生物固定,在自然状态下 NO_3^--N 的非生物固定能否发生也亟待明确。

参 考 文 献

[1] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, et al. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. Bioscience, 1989, 39: 378—386

[2] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, et al. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypothesis revisited. BioScience, 1998, 48: 921—934

[3] Vitousek P M, Matson P A. Mechanisms of nitrogen retention in forest ecosystems: A field experiment. Science, 1984, 255: 51—52

[4] Seely B, Lajtha K. Application of a^{15}N tracer to simulate and track the fate of atmospherically deposited N in the coastal forests of the Waquoit Bay watershed Cape Cod, Massachusetts. Oecologia, 1997, 112: 393—402

[5] Jaeger C H, Monson R K, Fisk M C, et al. Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. Ecology, 1999, 80: 1 883—1 891

[6] Clark F E. Internal cycling of^{15}N nitrogen in shortgrass prairie. Ecology, 1977, 58: 1 322—1 333

[7] Zak D R, Groffman P M, Pregitzer K S, et al. The Vernal Dam: Plant-microbe competition for nitrogen in northern hardwood forests. Ecology, 1990, 71: 651—656

[8] Davidson E A, Stark J M, Firestone M K. Microbial production and consumption of nitrate in an annual grassland. Ecology, 1990, 71: 1 968—1 975

[9] Delgado J A, Mosier A R, Valentine D W, et al. Long term ^{15}N studies in a catena of the shortgrass steppe. Biogeochemistry, 1996, 32: 41—52

[10] Johnson D W. Nitrogen retention in forest soils. Journal of Environmental Quality, 1992, 21: 1—12

[11] Ladd J N, Foster R C. Role of soil microflora in nitrogen turnover//Ladd J N, Foster R C. Advances in nitrogen cycling in agricultural ecosystems. Wallingford: CAB International, 1988: 113—133

[12] 朱兆良, 文启孝. 中国土壤氮素. 南京: 江苏科学技术出版社, 1992: 37—38. Zhu Z L, Wen Q X. Nitrogen in soil of China (In Chinese). Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1992: 37—38

[13] Di H J, Cameron K C, McLaren R G. Isotopic dilution methods to determine the gross transformation rates of nitrogen, phosphor-

us, and sulfur in soil: A review of the theory, methodologies, and limitations. Australian Journal of Soil Research, 2000, 38: 213—230

[14] Davidson E A, Hart S C, Shanks C A, et al. Measuring gross nitrogen mineralisation, immobilization and nitrification by ^{15}N isotopic pool dilution in intact soil cores. Journal of Soil Science, 1991, 42: 335—349

[15] Norton J M, Firestone M K. N dynamics in the rhizosphere of *Pinus ponderosa* seedlings. Soil Biology and Biochemistry, 1996, 28: 351—362

[16] Andersen M K, Jensen L S. Low soil temperature effects on short-term gross N mineralisation-immobilisation turnover after incorporation of a green manure. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33: 511—521

[17] Ledgard S F, Jarvis S C, Hatch D J. Short-term nitrogen fluxes in grassland soils under different long-term nitrogen management regimes. Soil Biology and Biochemistry, 1998, 30: 1 233—1 241

[18] Hatch D J, Lovell R D, Antil R S, et al. Nitrogen mineralisation and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertiliser or dung. Biology and Fertility of Soils, 2000, 30: 288—293

[19] Murphy D V, Recous S, Stockdale E A, et al. Gross nitrogen fluxes in soil: Theory, measurement and application of ^{15}N pool dilution techniques. Advances in Agronomy, 2003, 79: 69—118

[20] Hart S C, Nason G E, Myrold D D, et al. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: The carbon connection. Ecology, 1994, 75: 880—891

[21] Hatch D J, Jarvis S C, Parkinson R J, et al. Combining field incubation with nitrogen-15 labeling to examine nitrogen transformations in low to high intensity grassland management systems. Biology and Fertility of Soils, 2000, 30: 492—499

[22] Jackson L E, Schimel J P, Firestone M K. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. Soil Biology and Biochemistry, 1989, 21: 409—415

[23] Recous S, Mary B. Microbial immobilization of ammonium and nitrate in cultivated soils. SoilBiology and Biochemistry, 1990, 22: 913—922

[24] Recous S, Machet J M, Mary B. The partitioning of fertiliser-N between soil and crop: Comparison of ammonium and nitrate applications. Plant and Soil, 1992, 144: 101—111

[25] Rice C W, Tiedje J M. Regulation of nitrate assimilation by ammonium in soils and in isolated soil microorganisms. Soil Biology and Biochemistry, 1989, 21: 597—602

[26] Van't Riet J, Stouthammer A H, Planta R J. Regulation of nitrate assimilation and nitrate respiration in Aerobacter aerogenes. Journal of Bacteriology, 1968, 96: 1 455—1 464

[27] Sias S R, Ingraham J L. Isolation and analysis of mutants of *Pseudomonas aeruginosa* unable to assimilate nitrate. Archives of Microbiology, 1979, 122: 263—270

[28] Cresswell R C, Syrett P J. Ammonium inhibition of nitrate uptake by the diatom, *Phaeodactylum tricornutum*. Plant Science Letters, 1979, 14: 321—325

[29] Betlach M R, Tiedje J M, Firestone R B. Assimilatory nitrate uptake in*Pseudomonas fluorescens* studied using nitrogen-13. Archives of Microbiology, 1981, 129: 135—140

[30] Recous S, Mary B, Faurie G. Microbial immobilization of ammonium and nitrate in cultivated soils. Soil Biology and Biochemistry, 1990, 22: 913—922

[31] Jansson S L, Hallam M J, Bartholomew W V. Preferential utilization of ammonium over nitrate by micro-organisms in the decomposition of oat straw. Plant and Soil, 1955, 6: 382—390

[32] Jansson S L. Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralisation-immobilization relationships. Kungliga Lantbrukshögskolans Annaler, 1958, 24: 101—361

[33] Marzluf G A. Genetic regulation of nitrogen metabolism in the fungi. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 1997, 61: 17—32

[34] Vitousek P M, Andariese S W. Microbial transformations oflabeled nitrogen in a clear-cut pine plantation. Oecologia, 1986, 68: 601—605

[35] Davidson E A, Hart S C, Firestone M K. Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. Ecology, 1992, 73(4): 1 148—1 156

[36] Puri G M, Ashman R. Microbial immobilization of^{15}N-labelled ammonium and nitrate in a temperate woodland soil. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31: 929—931

[37] Jones J M, Richards B N. Effect of reforestation on turnover of ^{15}N-labelled nitrate and ammonium in relation to changes in soil microflora. Soil Biology and Biochemistry, 1977, 9: 383—392

[38] Schimel J P, Jackson L E, Firestone M K. Spatial and temporal effects on plant-microbial competition for inorganic nitrogen in a California annual grassland. Soil Biology and Biochemistry, 1989, 21: 1 059—1 066

[39] Chen J, Stark J M. Plant species effects and carbon and nitrogen cycling in a sagebrush-crested wheatgrass soil. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32: 47—57

[40] Booth M S, Stark J M, Rastetter E. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: A synthetic analysis of literature data. Ecological Monographs, 2005, 75: 139—157

[41] Schimel D S. C and N turnover in adjacent grassland and cropland ecosystems. Biogeochemistry, 1986, 2: 345—357

[42] Kissel D E, Smith S J. Fate of fertilizer nitrate applied to coastal Bermudagrass on a swelling clay soil. Soil Science Society ofAmerica Journal, 1978, 42: 77—80

[43] Mary B, Recous S, Robin D. A model for calculating nitrogen fluxes in soil using^{15}N tracing. Soil Biology and Biochemistry, 1998, 30: 1 963—1 979

[44] Burger M, Jackson L E. Microbial immobilization of ammonium and nitrate in relation to ammonification and nitrification rates in organic and conventional cropping systems. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35: 29—36

[45] Sollins P, Spycher G, Glassman C A. Net nitrogen mineralisation from light and heavy-fraction forest soil organic matter. Soil Biol-

ogy and Biochemistry, 1984, 16: 31—37

[46] Zak D R, Tilman D, Parmenter R R, et al. Plant production and soil microorganisms in late-successional ecosystems: A continental-scale study. Ecology, 1994, 75: 2 333—2 347

[47] Janssen B H. Nitrogen mineralization in relation to C: N ratio and decomposability of organic materials. Plant and Soil, 1996, 181: 39—45

[48] Johnson D W. Nitrogen retention in forest soils. Journal of Environmental Quality, 1992, 21: 1—12

[49] Stark J M, Hart S C. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. Nature, 1997, 385: 61—64

[50] Nishio T, Komada M, Arao T, et al. Simultaneous determination of transformation rates of nitrate in soil. Japan Agricultural Research Quarterly, 2001, 35: 11—17

[51] Tietema A. Microbial carbon and nitrogen dynamics in coniferous forest floor material collected along a European nitrogen deposition gradient. Forest Ecology and Management, 1998, 101: 29—36

[52] Compton J E, Boone R D. Soil nitrogen transformations and the role of light fraction organic matter in forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34: 933—943

[53] Stark J M, Firestone M K. Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. Applied and Environmental Microbiology, 1995, 61: 218—221

[54] Schimel J P, Gulledge J M, Clein-Curley J S, et al. Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31: 831—838

[55] Berntson G M, Aber J D. Fast nitrate immobilization in N saturated temperate forest soils. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32: 151—156

[56] Johnson D W, Cheng W, Burke I C. Biotic and abiotic nitrogen retention in a variety of forest soils. Soil Science Society of America Journal, 2000, 64(4): 1 503—1 514

[57] Dail D B, Davidson E A, Chorover J. Rapid abiotic transformation of nitrate in an acid forest soil. Biogeochemistry, 2001, 54: 131—146

[58] Perakis S S, Hedin L O. Fluxes and fates of nitrogen in soil of an unpolluted old-growth temperate forest, Southern Chile. Ecology, 2001, 82: 2 245—2 260

[59] Nommik H, Vahtras K. Retention and fixation of ammonium and ammonia in soils//Stevenson F J. Nitrogen in agricultural soils. Madison, WI: American Society of Agronomy, 1982: 123—171

[60] Vitousek P M, Matson P A. Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed Loblolly Pine plantation. Ecology, 1985, 66: 1 360—1 376

[61] Murphy D V, Bhogal A, Shepherd M, et al. Comparison of ^{15}N labeling methods to measure gross nitrogen mineralisation. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31: 2 015—2 024

[62] Hall S J, Matson P A. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests. Nature, 1999, 400: 152—155

[63] Corre M D, Dechert G, Veldkamp E. Soil nitrogen cycling following Montane forest conversion in Central Sulawesi, Indonesia. Soil Science Society of America Journal, 2006, 70: 359—366

[64] Sotta E D, Corre M D, Veldkamp E. Differing N status and N retention processes of soils under old-growth lowland forest in Eastern Amazonia, Caxiuana, Brazil. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40: 740—750

[65] Fitzhugh R, Lovett G, Venterea R. Biotic and abiotic immobilization of nitrogen in soils under different tree species of the Catskill Mountains, New York. Global Change Biology, 2003, 9: 1 591—1 601

[66] Davidson E A, Chorover J, Dail D B. A mechanism of abiotic immobilization of nitrate in forest ecosystems: The ferrous wheel hypothesis. Global Change Biology, 2003, 9: 228—236

[67] Torres-Cañabate P, Davidson E A, Bulygina E, et al. Abiotic immobilization of nitrate in two soils of relic Abies pinsapo-fir forests under Mediterranean climate. Biogeochemistry, 2008, 91: 1—11

[68] Smith C J, Chalk F E. Gaseous nitrogen evolution during nitrification of ammonia fertilizer and nitrite transformations in soil. Soil Science Society of America Journal, 1980, 44: 277—282

[69] Thorn K A, Mikita M A. Nitrite fixation by humic substances: Nitrogen-15 nuclear magnetic resonance evidence for potential intermediates in chemodenitrification. Soil Science Society of America Journal, 2000, 64: 568—582

[70] Azhar E S, Verhie M, Proot M, et al. Binding of nitrite-N on polyphenols during nitrification. Plant and Soil, 1986, 94: 369—382

[71] Schmidt B H M, Matzner E. Abiotic reaction of nitrite with dissolved organic carbon? Testing the ferrous wheel hypothesis. Biogeochemistry, 2009, 93: 291—296

[72] Zhang J B, Cai Z C, Cheng Y, et al. Nitrate immobilization in anaerobic forest soils along a North-South Transect in East China. Soil Science Society of America Journal, 2010, 74: 1 193—1 200

[73] Corre M D, Lamersdorf N P. Reversal of nitrogen saturation after long-term deposition reduction: impact on soil nitrogen cycling. Ecology, 2004, 85: 3 090—3 104

[74] Corre M D, Brumme R, Veldkamp E, et al. Changes in nitrogen cycling and retention processes in soils under spruce forests along a nitrogen enrichment gradient in Germany. Global Change Biology, 2007, 13: 1 509—1 527

[75] Mary B, Recous S, Darwis D, et al. Interactions between decomposition of plant residues and nitrogen cycling in soil. Plant and Soil, 1996, 181: 71—82

[76] Frey S D, Elliott E T, Paustian K, et al. Fungal translocation as a mechanism of soil nitrogen inputs to surface residue decomposition in a no-tillage agroecosystem. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32: 689—698

[77] Kelley K R, Stevenson F J. Effects of carbon source on immobilization and chemical distribution of fertilizer nitrogen in soil. Soil Science Society of America Journal, 1987, 51: 946—951

[78] Barrett J E, Johnson D W, Burke I C. Abiotic nitrogen uptake in semiarid grassland soils of the US Great Plains. Soil Science So-

ciety of America Journal, 2002, 66: 979—987

[79] Westbrook C J, Devito K J. Gross nitrogen transformations in soils from uncut and cut boreal upland and peatland coniferous forest stands. Biogeochemistry, 2004, 68: 33—50

A RESEARCH PROGRESS ON BIOTIC AND ABIOTIC INORGANIC N IMMOBILIZATION IN SOILS

Cheng Yi[1] Zhang Jinbo[2] Cai Zucong[2†]

(1 *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing* 210008, *China*)

(2 *School of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing* 210046, *China*)

Abstract Inorganic nitrogen (N) immobilization in soils could enhance the capacity of soil N retention and thus reduce the potential risk of NO_3^- leaching, NH_3 volatilization as well as N_2O and NO emissions losses. Biotic and abiotic inorganic N immobilization as well as their significance in soil N cycling is introduced in this paper. The paper discusses preliminarily the mechanisms and influence factors of both biotic and abiotic inorganic N immobilization and puts forward orientation of the future research. In particular, neither the mechanism nor the kinetics of abiotic immobilization of NO_3^--N are known. So far, only the ferrous wheel hypothesis could explain abiotic immobilization of NO_3^--N in forest soils. However, the ferrous wheel hypothesis has not been fully demonstrated and therefore further studies about abiotic immobilization of NO_3^--N are extremely needed.

Key words Microbial (biotic) assimilation; Abiotic immobilization; NH_4^+-^{15}N; NO_3^--^{15}N