

河流潜流带控氮微生物特性及影响因素研究进展

周宇鹏¹, 蔡奕^{1,2*}, 周念清¹, 杜喜玲³, 李娜⁴, 邢婧文¹

¹同济大学土木工程学院, 上海

²同济大学长江水环境教育部重点实验室, 上海

³同济大学生命科学与技术学院, 上海

⁴湖南省水利水电科学研究院, 湖南 长沙

收稿日期: 2025年1月27日; 录用日期: 2025年3月4日; 发布日期: 2025年3月13日

摘要

作为河流生态系统的水陆过渡带, 河流潜流带水体交换极其频繁, 持续不断的溶质输移为其内部微生物群落提供了适宜的生存环境。数量庞大、种类繁多的微生物在此区域生存和繁衍, 其介导的氮、磷、碳等物质循环对河流生态健康具有重要调控作用。本文系统归纳和总结了潜流带控氮微生物的组成与功能、识别与表征的方法, 分析了潜流带控氮微生物时空差异, 探讨了影响潜流带控氮微生物生长和活性的主要因素。针对现有研究存在的不足, 今后需重点加强潜流带控氮微生物实时监测系统构建、微生物特性与潜流带土-水-环-生多因子的关系量化、潜流带微生物群落对介导氮素转化贡献定量评估等方面的研究。

关键词

潜流带, 微生物, 氮素, 时空差异, 影响因素

Progress in Characteristics and Influencing Factors of Microorganisms Controlling Nitrogen Cycle in the Hyporheic Zone of a River

Yupeng Zhou¹, Yi Cai^{1,2*}, Nianqing Zhou¹, Xiling Du³, Na Li⁴, Jingwen Xing¹

*通讯作者。

文章引用: 周宇鹏, 蔡奕, 周念清, 杜喜玲, 李娜, 邢婧文. 河流潜流带控氮微生物特性及影响因素研究进展[J]. 地球科学前沿, 2025, 15(3): 281-292. DOI: 10.12677/ag.2025.153029

¹College of Civil Engineering, Tongji University, Shanghai²Key Laboratory of Yangtze River Water Environment, Ministry of Education, Tongji University, Shanghai³School of Life Sciences and Technology, Tongji University, Shanghai⁴Hunan Institute of Water Resources and Hydropower Research, Changsha HunanReceived: Jan. 27th, 2025; accepted: Mar. 4th, 2025; published: Mar. 13th, 2025

Abstract

As a transitional zone between water and land in river ecosystems, the water exchange in the hyporheic zone of a river is extremely frequent, and the continuous solute transport provides a suitable living environment for its internal microbial community. The large number and diverse types of microorganisms survive and reproduce in the zone, and the nitrogen, phosphorus, carbon and other material cycles mediated by them play an important regulatory role in the ecological health of a river. This article systematically summarizes the composition and function, identification and characterization methods of microorganisms controlling nitrogen cycle in the hyporheic zone of a river, analyzes their spatiotemporal differences, and discusses the main factors affecting their growth and activity. In response to the shortcomings of existing research, it is necessary to focus on strengthening research concerning the construction of a real-time monitoring system for microorganisms controlling nitrogen cycle in the hyporheic zone, the quantitative analysis of relationship between microbial characteristics and multiple factors related to soil, water, environment and biology in the hyporheic zone, and the quantitative evaluation of the contribution of microbial communities in the hyporheic zone to mediating nitrogen transformation in the future.

Keywords

Hyporheic Zone, Microorganism, Nitrogen, Spatiotemporal Difference, Influencing Factors

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

Open Access

1. 引言

河流潜流带是河床以下并延伸至岸滩区水分饱和的沉积物含水层，其内部环境复杂多变，地表水和地下水在此区域发生转化，具有高度的动态性和随机性。潜流带发生水体交换、溶质运移和能量传递，为微生物群落提供生境[1]，并伴随着强烈的生物地球化学作用，调控 C、N、P 等生命元素的循环[2]-[4]。因此，研究潜流交换带微生物特性对维系河流生态系统健康具有重要意义[5]。

随着微生物生态学的发展和对氮循环认识的不断深入，针对潜流带控氮微生物的研究越来越受到关注，其中涉及到生物固氮、氨氧化、硝化、反硝化等多个生物化学反应[6]。不同种类的微生物对潜流带氮素转化模式存在较大的差异性，且受到环境因子的影响。不同价态的氮素在潜流带相互转化，驱动着氮素在沉积物地下水中赋存形态发生时空演变[7]。

本文系统总结了潜流带控氮微生物的组成与功能、表征指标和检测方法，分析了微生物特性的时空分布差异及其影响因子。针对现有研究存在的不足，提出了未来研究的发展方向，为河流生态系统保护提供参考。

2. 潜流带控氮微生物的组成与功能

2.1. 控氮微生物的组成

河流潜流带微生物种类繁多、数量众多，且代谢与遗传方式也存在差异[8]。参与潜流带氮素转化的微生物主要包括固氮、氨化、硝化、反硝化、厌氧氨氧化等菌种[9]。其中，固氮菌有根瘤菌、假单胞菌、双歧菌、蓝藻、梭菌等，且大多偏向于在微氧或厌氧环境下进行固氮。氨化菌包括厌氧条件下的腐败梭菌和酵母菌等以及好氧环境中的大肠杆菌和荧光假单胞菌等[10]。硝化菌包括氨氧化、亚硝酸盐氧化和完全硝化细菌，具体菌种有亚硝酸盐氧化菌、亚硝酸盐球菌、硝化球菌、硝化古菌等[11]。反硝化菌主要为异养兼厌氧性细菌，一般属于变形菌门、厚壁菌门、放线菌门、拟杆菌门等门类[12]，如假单胞菌、硫酸杆菌、赫利杆菌、硝酸还原菌、亚硝酸杆菌等[13]。厌氧氨氧化细菌为自养型微生物，一般不需要有机碳输入，属于浮霉菌目，厌氧氨氧化菌科，如布罗卡迪亚种、丙酸厌氧氨氧化球种、索罗金尼氏种等[14]。主要的控氮作用及典型菌种形态见图 1，不同的菌种在氮循环过程中具有不同的作用和功能。

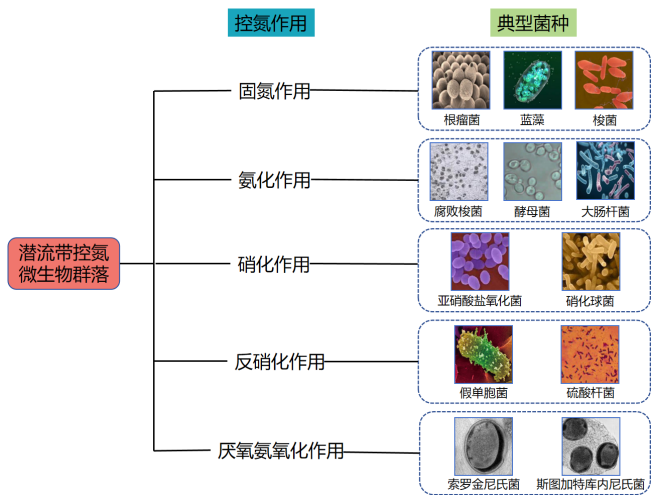


Figure 1. Morphology of typical microorganisms controlling nitrogen cycle
图 1. 典型控氮微生物菌种形态

2.2. 微生物介导下的氮循环

在河流潜流带中，微生物介导的氮循环包括固氮、氨化、氨同化、硝化、反硝化、厌氧氨氧化等生化过程[15]，对生态系统健康起到重要作用。

生物固氮是根瘤菌、蓝藻等菌类通过 *nif* 基因调控固氮酶合成，将大气中的 N_2 还原成氨氮(NH_3-N)或有机氮化合物的过程[16][17]，河流系统中生物固氮作用主要发生在潜流带植物根系周围的根际区域[18]。氨化作用是异养型微生物通过 *ure* 基因编码尿素酶，从而破坏蛋白质的肽键，将氨基酸脱氨基生成氨的过程[19][20]，一般发生在含氧量较高的浅层土壤和植物根系区域上端。氨同化是微生物或植物吸收 NH_3-N 并在 *gdhA* 等基因作用下将其转化为维持自身能量代谢的有机氮分子的过程[21][22]。该作用在河流潜流带中主要发生在好氧或微氧区，特别是植物根际区域及植被层下方潜水层。硝化作用通常可分为 *amo*、*hao* 基因主导的亚硝化作用和 *nxr* 基因主导的硝化作用 2 个阶段，将氨转化为 NO_2^- 、 NO_3^- 。在氨被氧化的同时， CO_2 作为碳源被合成有机物[23]。参与硝化作用的细菌大多为自养型，反应需要氧的参与，潜流带中通常发生在上部土壤层中及近岸溶解氧含量较高区域。反硝化作用在硝酸还原酶和亚硝酸还原酶催化下发生系列还原反应，受参与基因(*Nir*、*Nor*、*nosZ*)的影响，还原产物主要以 NO 、 N_2O 、 N_2 等形式存

在[24][25]。反硝化微生物在潜流带中主要发生于河床和岸滩潜流带底部。在厌氧环境下,氨氧化细菌通过亚硝酸盐还原酶、联氨合成酶和联氨氧化酶催化等反应将氨氧化释放出 N_2 , *hzs* 基因起到了关键的酶编码作用[26]。厌氧氨氧化作用在潜流带通常发生于缺氧的深层区域。微生物介导氮循环过程及其功能基因见图 2。可以看出,功能基因对氮素迁移转化过程及其产物具有重要影响,但它们如何调控潜流带氮循环过程仍不清楚。因此,需要结合功能基因组学探究微生物群落对潜流带氮素迁移转化的贡献。

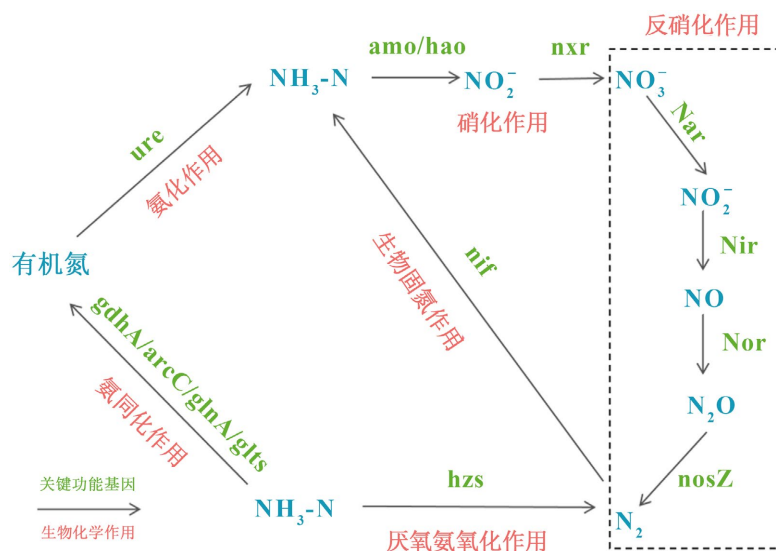


Figure 2. Microbial-mediated biochemical processes and functional genes for nitrogen cycle
图 2. 微生物介导氮循环的生化作用与功能基因

3. 潜流带控氮微生物识别与表征

为了研究微生物的功能,首先需要采用多种手段对微生物的类型和群落结构进行精准检测,并进行表征和量化,以便更好地开展潜流带氮循环过程及迁移转化机制的研究。

3.1. 微生物识别与表征指标

潜流带控氮微生物主要通过形态(细胞形态、菌落形态、细胞排列方式、染色体特征)、生理生化指标(代谢产物、生长条件、营养需求、发酵和呼吸特征)、分子生物学指标(核酸序列、基因组分析、多位点序列分型)来识别[27]。微生物丰度通常是指在一定环境样本中某一特定微生物的绝对数量或相对数量,可用于识别微生物群落中的优势菌种[28]。微生物多样性是衡量一个生态系统中微生物群落复杂性和健康状况的重要指标,可通过 α 多样性(Chao1 指数、Shannon 指数和 Simpson 指数)、 β 多样性(Bray-Curtis 指数)来表征[29]。其中, α 多样性是用于衡量单个样品中物种多样性指标, β 多样性是用于衡量不同样品之间物种组成差异指标。这些指标的检测不仅有利于认识和理解潜流带微生物群落的丰富度、复杂性及多样性等基本信息,也为不同微生物的识别和计量提供了重要的依据。

3.2. 微生物检测方法

目前,对微生物检测的方法与手段很多,如培养分离法、基于序列分析的分子生物学方法以及基于组学的高通量技术等,这些方法与手段在环境、医学、食品、生态等领域都得到了广泛应用[30]。

培养分离法通过将样品分离于特定培养基上,培养并计数形成的菌落,从而估算出微生物的数量。该方法只适用于已知培养条件下的微生物,而在获取大量未被认知的微生物多样性方面存在局限性[31]。

PCR 法是基于序列分析的分子生物学法, 利用实时定量 PCR (qPCR) 和定性 PCR 等技术扩增 DNA 片段 (如 16S rRNA 基因片段), 再通过检测 PCR 产物来定量获得微生物 DNA 数量, 在不需要培养的情况下可测定微生物丰度[32]。基于序列分析的荧光原位杂交法使用荧光标记的核酸探针与微生物 DNA 的特定序列杂交, 通过荧光显微镜观察和计数微生物[33], 只适用于特定微生物种群的检测和定量, 且灵敏度低, 难检测低丰度物种。基于序列分析与组学的高通量测序法(HTS)是通过高通量测序技术, 如 16S rRNA 基因测序、全基因组测序等, 对微生物群落中的 DNA 进行测序分析, 获取微生物的组成和丰度[34]。为了解决稀有分类群测序难的问题, Wills 等改进了对多样性微生物群落物种丰富度变化的检测方法, 提出了新的分层模型[35]。基于组学的流式细胞术是将样品中的微生物做荧光标记, 通过流式细胞仪测定荧光信号来定量微生物数量。该技术可高通量、快速地检测微生物丰度和细胞特性, 但对标记依赖性强, 前处理复杂, 费用高[36]。基于组学的磷脂脂肪酸谱图分析法(PLFA)常被用于研究复杂群落中微生物的多样性和结构, 但无法分辨物种, 易受环境干扰[37]。可见, 目前的检测方法在微生物识别与表征方面均存在一定的局限性, 且主要用于实验室检测。根据河流潜流带微生物群落的复杂性和结构特点, 需要采用更加先进的技术和手段开展控氮微生物野外长期监测研究。

4. 潜流带控氮微生物时空差异

4.1. 动态变化特性

潜流带中参与氮循环的微生物活性在时间尺度上存在显著的差异性[38], 具有短期波动、季节性变化以及长期演变的规律。

短期波动在沿海地区感潮河流表现比较突出, 微生物群落会对涨落潮做出快速响应和适应性调整[39]。在涨潮期间, 潜流带地下水位上升、水流加快, 水中溶解氧增加的同时还将输入外源微生物和营养盐, 促进了硝化细菌等好氧微生物的生长[40], 使硝化作用增强。落潮期间, 潜流带部分饱水区逐渐被疏干, 溶解氧含量降低, 反硝化细菌更加活跃[41][42]。伴随着营养盐的输入/输出, 控氮微生物生存环境也在发生改变, 微生物优势种群及其活性会随之发生变化[20][43], 进而影响氮的迁移转化效率。

季节性变化主要表现为旱季、雨季对潜流带微生物生长和代谢的影响[44], 微生物群落结构和优势菌种在旱季和雨季存在显著的差异性[45]。雨季降雨量增加有利于将更多氮磷碳等组分和溶解氧带入潜流带中, 促进硝化微生物的生长和繁殖[46]。旱季降水量减少, 地下水补给河水, 潜流带地下水位降低, 处于低溶解氧环境, 反硝化细菌和部分固氮微生物将占主导地位。

长期演变过程中通常涉及微生物种群演替、基因流动和生态位变迁[47]。研究表明, 全球气候变暖会导致潜流带控氮微生物的代谢率增加, 氮循环过程加速[48]; 干旱频率增加会导致潜流带水分减少, 反硝化细菌增多, 促进脱氮作用进行。

4.2. 空间异质性

潜流带控氮微生物的群落结构和功能往往受地质条件、水动力环境等影响, 在空间格局上呈现出显著的差异性[49][50]。含水层的渗透性会影响水流路径和渗流速度, 进而影响微生物的分布。地下水中溶解氧浓度、有机碳含量和无机氮赋存形态等存在空间差异[51][52], 也决定了潜流带控氮微生物的空间分布特征。

潜流带微生物群落结构在纵向、横向和垂向上均呈现出一定空间异质性。在纵向上, 上游区域地下水流速相对较快, 溶解氧含量较高, 无机氮浓度较低, 好氧微生物活性较强, 硝化作用占主导地位。而下游区域有利于厌氧微生物的繁衍[53], 反硝化作用和厌氧氨氧化作用占据主导。在横向维度上, 伴随潜流交换作用的进行, 近岸溶解氧和有机碳浓度相对较高[54], 有利于好氧微生物群落生长, 而在远岸区则

更有利于厌氧微生物群落繁衍。在垂向上,潜流带表层区域通常是好氧环境,硝化作用强烈;随着深度增加,逐渐转变为厌氧环境,反硝化作用、厌氧氨氧化作用增强[55],成为潜流带脱氮的关键区域。

从上述的研究可以看出,潜流带控氮微生物群落结构和生长活性等特性呈现出明显的时空差异性。然而,受采样技术和条件的限制,目前对潜流带微生物特性的动态过程和空间分布的研究和认识还很有限。因此,需要结合传感技术构建潜流带控氮微生物动态监测网络,开展高分辨率原位实时监测,以揭示潜流带微生物时空分布规律。

5. 潜流带控氮微生物特性影响因素分析

潜流带控氮微生物的丰度、群落结构及其介导的氮循环过程受多种影响因子的调控,主要包括水文条件、沉积物理化性质、环境及生物影响因子等方面。

5.1. 水文条件

水文条件包括流速、流态、水体交换频次等。这些因素通过影响微生物生长环境、物质运移和能量交换,调控微生物的代谢活动和氮循环过程[56]。适宜的水流速度能促进溶解氧和营养物质供应,有利于微生物的生长与代谢;而流速偏大会导致微生物在基质上的附着能力下降[57],影响微生物繁衍。潜流带水流形态对营养物质的输送和微生物分布有着重要影响[58]。近岸区横向水体交换给潜流带输入了大量的生化反应底物,微生物丰度高,生物地球化学反应强烈。随着深度增加,反应速率呈指数级递减[59]。河床垂向潜流运动分为下行流和上行流。其中,下行流为潜流带中微生物提供了大量有机质与溶解氧[60],硝化作用相对强烈。相反,上行流将含有还原物质且溶解氧含量低的地下水带入潜流带,形成厌氧或低氧环境[61],利于反硝化作用的进行。然而,在有机碳、硝氮含量较为充足时,即使在好氧环境下反硝化作用仍然比较活跃[62]。此外,频繁的水体交换可以促进溶质输送,确保微生物氮源和其他养分供给,有助于将微生物产生的代谢产物带出其栖息环境,但水体交换过于频繁可能会造成冲淤[63],导致微生物生境的不稳定,从而影响其生长和代谢活动。

5.2. 沉积物理化性质

潜流带沉积的孔隙度、渗透性、有机质含量等理化性质会通过改变微生物生境空间和资源获取方式影响控氮微生物的丰度和群落结构以及氮循环过程[57]。控氮微生物生活空间与孔隙大小有关,影响其生长繁衍,潜流带沉积物孔隙度影响水流渗透性、溶质扩散速率及氧化还原条件,显著影响控氮微生物分布与代谢活动。大孔隙有助于溶解氧和营养物质的扩散,支持硝化和反硝化微生物共存,而微小孔隙则易形成缺氧环境,反硝化作用增强。孔隙度影响微生物生物膜的形成与稳定性[64],调节氮循环的效率与路径。渗透系数大能促进氧气和营养物质输送[51],有利于硝化反应,低渗透系数下更适合形成厌氧环境,增强反硝化过程。有机质是控氮微生物 N、P、C 等营养物质的重要来源[65],通过影响沉积物颗粒表面附着能力和氧化还原条件,进一步调控微生物的分布。

5.3. 环境影响因子

环境影响因子包括温度、pH、氧化还原电位(Eh)、溶解氧等[66],会改变生物地球化学反应条件和微生物的活性,进而影响氮循环的过程。

溶解氧和溶解有机碳是影响微生物介导氮素生化反应类型和进程的重要控制因素[67][68]。随着溶解氧的降低,以硝化作用为主的生化反应会转变为以反硝化作用为主,可通过建立溶解氧消耗量与河水滞留时间之间的量化关系对这两类反应进行动态识别[69]。地下水中氮的反硝化速率随着含氧量升高而下降[70],含氧量在控制反硝化速率方面起着重要作用。此外,反硝化细菌酶在 25℃~35℃ 范围内活性高

[71], 反硝化反应速率快, 氮去除效率也相对更高。当 Eh 在 100~350 mV 范围内, 反硝化速率随着 Eh 的增大而减小[72]。异养反硝化菌在 pH 值为 5.5~8.0 时, 反硝化速率相对较高, 而在小于 5.0 的弱酸性环境中则会抑制反硝化作用的进行[73]。

5.4. 生物因子

生物因子影响包括微生物之间互利共生、竞争、捕食等相互作用、动物活动以及植物生长, 通过直接或间接方式改变微生物种群结构和代谢功能[15], 影响氮循环过程。

不同微生物群落通过相互作用实现了氮的转化。Allison 等讨论了微生物群落的抗逆性、恢复力和冗余性[74], 解释了微生物多样性和相互作用对氮素循环的影响。硝化和反硝化微生物在氮和氧的资源上存在竞争, 影响氮的去除效率。在潜流带中, 异养细菌利用有机碳代谢, 导致反硝化微生物面临碳源竞争, 进而影响反硝化作用进程。此外, 某些捕食性细菌(如 *Bdellovibrio*、*Micavibrio* 等)通过直接摄取其他细菌来获取营养(见图 3), 影响目标微生物的群落结构和丰度[75], 进一步影响氮循环过程。

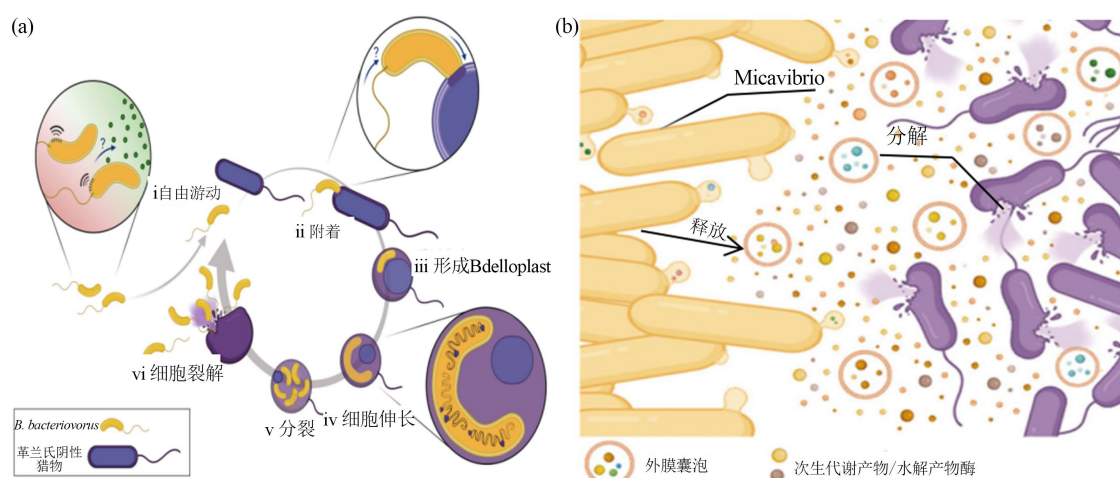


Figure 3. Predation patterns of bacteria: (a) *Bdellovibrio*, (b) *Micavibrio* [76] [77]

图 3. 细菌的捕食模式: (a) *Bdellovibrio* 细菌, (b) *Micavibrio* 细菌[76] [77]

潜流带中动物, 尤其是土壤生物, 通过改变栖息环境和营养循环间接影响控氮微生物。土壤生物(如蚯蚓、线虫等底栖动物)可通过打洞、移动等活动增加土壤的孔隙率和通气性[78], 从而增强氧气在基质中的扩散。动物的扰动可将有机物质重新分布, 影响微生物的栖息环境。动物的排泄物富含氮、磷和碳等营养物质, 可为微生物提供额外的营养源[79], 促进微生物的代谢活动。一些微生物通过固氮作用为植物提供氮素, 而植物则通过根系分泌物为其生长提供有机碳源, 两者形成共生关系[80]。植物群落可以通过改变土壤理化性质来影响参与氮循环的微生物活性[81], 植物-微生物相互作用对氮循环过程具有重要的影响。

综上所述, 潜流带控氮微生物特性受水文条件、沉积物理化性质、环境因子、生物因子等共同影响。目前, 大多数相关研究仅针对微生物特性与单一因子关系进行探讨, 难以理解微生物群落演替驱动机制。需要开展潜流带水、土、环、生等多因子联合监测, 并在此基础上结合 AI 技术构建微生物特性与多因子的量化关系, 以揭示潜流带微生物群落对环境变化的适应策略。

6. 结论与展望

潜流带微生物种类繁多且群落结构复杂, 对潜流交换过程中氮循环及迁移转化具有重要作用。近年

来,高通量测序、荧光原位杂交分析等技术已被广泛应用于微生物特性参数的量化研究,在此基础上潜流带控氮微生物的分布规律和影响因子研究也取得了许多重要成果。然而,由于潜流带环境复杂多变,微生物群落对环境变化极为敏感,其介导的氮循环过程也会随之做出响应。为此,需要在现有基础上持续深化理论研究,拓展研究思路,提出更具可操作性的解决方案。未来可重点关注以下方向:

1) 潜流带控氮微生物实时监测系统构建。尽管目前很多检测技术可获取样品中微生物群落多样性和丰度等信息,但受取样频次和点位的影响,研究主要依赖间歇性取样,难以揭示微生物演替的动态过程。因此,未来可结合微流控、光学生物传感和单细胞测序等先进技术,构建原位、实时、高精度监测系统,并通过布设微生物群落特性动态监测网,以获取准确、连续的微生物特性时空数据。

2) 微生物特性与潜流带土-水-环-生多因子的关系量化。受沉积物性质、水文条件及环境因子等共同作用,潜流带控氮微生物具有显著的时空差异特征。目前,相关研究主要集中在微生物特性与单一因子之间的关系,难以探究微生物变化的驱动机制。今后可考虑借助机器学习、深度学习等人工智能技术建立微生物特性与潜流带土-水-环-生多因子的量化关系,从系统视角解析微生物群落对潜流带环境变化的适应策略,并进一步探讨其与各因子的耦合作用机制。

3) 潜流带微生物群落对介导氮素转化贡献的定量评估。结合微生物群落宏基因组、宏转录组数据,解析关键功能基因的表达模式,融合氮素流动模型,构建潜流带微生物介导氮素循环的动力学模型,探讨微生物群落组与三氮(氨氮、硝氮、亚硝氮)转化速率的作用关系,评估微生物群落在氮循环中的贡献,揭示变环境条件下微生物群落演替及其对潜流带氮源汇功能的影响。

基金项目

本研究受国家自然科学基金(42377062、42077176),上海市自然科学基金(20ZR1459700)以及湖南省水利科技项目(XSKJ2024064-26)资助。

参考文献

- [1] 杜尧, 马腾, 邓娅敏, 等. 潜流带水文-生物地球化学: 原理、方法及其生态意义[J]. 地球科学, 2017, 42(5): 661-673.
- [2] Sun, R., Dong, J., Li, Y., Li, P., Liu, Y., Liu, Y., *et al.* (2022) The Influence Research on Nitrogen Transport and Reaction in the Hyporheic Zone with an In-Stream Structure. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, **19**, Article 12695. <https://doi.org/10.3390/ijerph191912695>
- [3] Majeed, L.R., Majeed, L.F., Rashid, S., Bhat, S.A., Kumar, N. and Kumar, V. (2023) Intensification of Contaminants, Hydrology, and Pollution of Hyporheic Zone: The Liver of River Ecology—A Review. *Environmental Sustainability*, **7**, 121-133. <https://doi.org/10.1007/s42398-023-00290-9>
- [4] Li, Y., Wang, S., Zhang, W., Yuan, J. and Xu, C. (2017) Potential Drivers of the Level and Distribution of Nitrogen in the Hyporheic Zone of Lake Taihu, China. *Water*, **9**, Article 544. <https://doi.org/10.3390/w9070544>
- [5] Ward, A.S. (2015) The Evolution and State of Interdisciplinary Hyporheic Research. *WIREs Water*, **3**, 83-103. <https://doi.org/10.1002/wat2.1120>
- [6] 苏小四, 师亚坤, 董维红, 等. 潜流带生物地球化学特征研究进展[J]. 地球科学与环境学报, 2019, 41(3): 337-351.
- [7] Ranalli, A.J. and Macalady, D.L. (2010) The Importance of the Riparian Zone and In-Stream Processes in Nitrate Attenuation in Undisturbed and Agricultural Watersheds—A Review of the Scientific Literature. *Journal of Hydrology*, **389**, 406-415. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2010.05.045>
- [8] Falkowski, P.G., Fenchel, T. and DeLong, E.F. (2008) The Microbial Engines That Drive Earth's Biogeochemical Cycles. *Science*, **320**, 1034-1039. <https://doi.org/10.1126/science.1153213>
- [9] 蔡奕, 邢婧文, 阮西科, 等. 河流潜流带氮素迁移转化数值模拟研究进展[J]. 水资源保护, 2023, 39(1): 181-189.
- [10] 李辉, 徐新阳, 李培军, 等. 人工湿地中氨化细菌去除有机氮的效果[J]. 环境工程学报, 2008(8): 1044-1047.
- [11] Könnike, M., Bernhard, A.E., de la Torre, J.R., Walker, C.B., Waterbury, J.B. and Stahl, D.A. (2005) Isolation of an

- Autotrophic Ammonia-Oxidizing Marine Archaeon. *Nature*, **437**, 543-546. <https://doi.org/10.1038/nature03911>
- [12] 龚骏, 宋延静, 张晓黎. 海岸带沉积物中氮循环功能微生物多样性[J]. 生物多样性, 2013, 21(4): 434-445.
- [13] Ward, B.B., Devol, A.H., Rich, J.J., Chang, B.X., Bulow, S.E., Naik, H., *et al.* (2009) Denitrification as the Dominant Nitrogen Loss Process in the Arabian Sea. *Nature*, **461**, 78-81. <https://doi.org/10.1038/nature08276>
- [14] Rysgaard, S., Glud, R.N., Risgaard-Petersen, N. and Dalsgaard, T. (2004) Denitrification and Anammox Activity in Arctic Marine Sediments. *Limnology and Oceanography*, **49**, 1493-1502. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.5.1493>
- [15] Kuypers, M.M.M., Marchant, H.K. and Kartal, B. (2018) The Microbial Nitrogen-Cycling Network. *Nature Reviews Microbiology*, **16**, 263-276. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2018.9>
- [16] 沈仁芳, 赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用[J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6584-6591.
- [17] Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Bennis, I., Zeroual, Y., *et al.* (2021) Nitrogen Fixing Azotobacter Species as Potential Soil Biological Enhancers for Crop Nutrition and Yield Stability. *Frontiers in Microbiology*, **12**, Article 628379. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628379>
- [18] Vymazal, J. (2010) Constructed Wetlands for Wastewater Treatment. *Water*, **2**, 530-549. <https://doi.org/10.3390/w2030530>
- [19] 包涛涛, 李丝雨, 王一, 等. 根系-菌根-土壤微生物对毛竹林土壤氮矿化过程的贡献[J]. 生态学报, 2024, 43(5): 1234-1242.
- [20] Vymazal, J. (2007) Removal of Nutrients in Various Types of Constructed Wetlands. *Science of the Total Environment*, **380**, 48-65. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.09.014>
- [21] 王嘉文, 吴刚, 徐云敏. 谷氨酰胺合成酶在植物氮同化及再利用中的研究进展[J]. 分子植物育种, 2019, 17(4): 1373-1377.
- [22] Wongkiew, S., Hu, Z., Chandran, K., Lee, J.W. and Khanal, S.K. (2017) Nitrogen Transformations in Aquaponic Systems: A Review. *Aquacultural Engineering*, **76**, 9-19. <https://doi.org/10.1016/j.aquaeng.2017.01.004>
- [23] 潘红, 冯浩杰, 娄燕宏, 等. 农田土壤硝化微生物的生态学研究进展[J]. 土壤通报, 2023, 54(3): 750-756.
- [24] Verbaendert, I., De Vos, P., Boon, N. and Heylen, K. (2011) Denitrification in Gram-Positive Bacteria: An Underexplored Trait. *Biochemical Society Transactions*, **39**, 254-258. <https://doi.org/10.1042/bst0390254>
- [25] Zumft, W.G. (1997) Cell Biology and Molecular Basis of Denitrification. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, **61**, 533-616. <https://doi.org/10.1128/61.4.533-616.1997>
- [26] Li, G., Yu, Y., Li, X., Jia, H., Ma, X. and Opoku, P.A. (2024) Research Progress of Anaerobic Ammonium Oxidation (Anammox) Process Based on Integrated Fixed-Film Activated Sludge (IFAS). *Environmental Microbiology Reports*, **16**, e13235. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.13235>
- [27] Ludwig, W. (2007) Nucleic Acid Techniques in Bacterial Systematics and Identification. *International Journal of Food Microbiology*, **120**, 225-236. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2007.06.023>
- [28] Ren, W., Wang, P., Yan, J., Liu, G., Zeng, B., Hussain, T., *et al.* (2017) Melatonin Alleviates Weanling Stress in Mice: Involvement of Intestinal Microbiota. *Journal of Pineal Research*, **64**, e12448. <https://doi.org/10.1111/jpi.12448>
- [29] Chao, A. and Bunge, J. (2002) Estimating the Number of Species in a Stochastic Abundance Model. *Biometrics*, **58**, 531-539. <https://doi.org/10.1111/j.0006-341x.2002.00531.x>
- [30] Jo, J., Oh, J. and Park, C. (2020) Microbial Community Analysis Using High-Throughput Sequencing Technology: A Beginner's Guide for Microbiologists. *Journal of Microbiology*, **58**, 176-192. <https://doi.org/10.1007/s12275-020-9525-5>
- [31] Zengler, K., Toledo, G., Rappé, M., Elkins, J., Mathur, E.J., Short, J.M., *et al.* (2002) Cultivating the Uncultured. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 15681-15686. <https://doi.org/10.1073/pnas.252630999>
- [32] Wilson, K.H. and Blitchington, R.B. (1996) Human Colonic Biota Studied by Ribosomal DNA Sequence Analysis. *Applied and Environmental Microbiology*, **62**, 2273-2278. <https://doi.org/10.1128/aem.62.7.2273-2278.1996>
- [33] Pernthaler, A., Pernthaler, J. and Amann, R. (2002) Fluorescence in Situ Hybridization and Catalyzed Reporter Deposition for the Identification of Marine Bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, **68**, 3094-3101. <https://doi.org/10.1128/aem.68.6.3094-3101.2002>
- [34] Caporaso, J.G., Lauber, C.L., Walters, W.A., Berg-Lyons, D., Huntley, J., Fierer, N., *et al.* (2012) Ultra-High-Throughput Microbial Community Analysis on the Illumina HiSeq and MiSeq Platforms. *The ISME Journal*, **6**, 1621-1624. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.8>
- [35] Willis, A., Bunge, J. and Whitman, T. (2016) Improved Detection of Changes in Species Richness in High Diversity Microbial Communities. *Journal of the Royal Statistical Society Series C: Applied Statistics*, **66**, 963-977. <https://doi.org/10.1111/rssc.12206>

- [36] Davey, H.M. and Kell, D.B. (1996) Flow Cytometry and Cell Sorting of Heterogeneous Microbial Populations: The Importance of Single-Cell Analyses. *Microbiological Reviews*, **60**, 641-696. <https://doi.org/10.1128/mr.60.4.641-696.1996>
- [37] Nkongolo, K.K. and Narendrula-Kotha, R. (2020) Advances in Monitoring Soil Microbial Community Dynamic and Function. *Journal of Applied Genetics*, **61**, 249-263. <https://doi.org/10.1007/s13353-020-00549-5>
- [38] Nelson, W.C., Graham, E.B., Crump, A.R., Fansler, S.J., Arntzen, E.V., Kennedy, D.W., *et al.* (2020) Distinct Temporal Diversity Profiles for Nitrogen Cycling Genes in a Hyporheic Microbiome. *PLOS ONE*, **15**, e0228165. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228165>
- [39] Ren, J., Hu, H., Lu, X. and Yu, R. (2023) Water and Heat Exchange Responses to Flooding and Local Storm Events in the Hyporheic Zone Driven by a Meandering Bend. *Science of the Total Environment*, **883**, Article 163732. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163732>
- [40] Song, K., Lee, S., Mitsch, W.J. and Kang, H. (2010) Different Responses of Denitrification Rates and Denitrifying Bacterial Communities to Hydrologic Pulsing in Created Wetlands. *Soil Biology and Biochemistry*, **42**, 1721-1727. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.06.007>
- [41] 周念清, 乙东泽, 蔡奕, 等. 感潮河岸潜流带非饱和土水分运移实验模拟研究[J]. 勘察科学技术, 2024(3): 8-13.
- [42] Austin, B.J. and Strauss, E.A. (2010) Nitrification and Denitrification Response to Varying Periods of Desiccation and Inundation in a Western Kansas Stream. *Hydrobiologia*, **658**, 183-195. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0462-x>
- [43] Martínez-Espinosa, C., Sauvage, S., Al Bitar, A., Green, P.A., Vörösmarty, C.J. and Sánchez-Pérez, J.M. (2021) Denitrification in Wetlands: A Review towards a Quantification at Global Scale. *Science of the Total Environment*, **754**, Article 142398. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142398>
- [44] Chen, J., Luo, M., Ma, R., Zhou, H., Zou, S. and Gan, Y. (2020) Nitrate Distribution under the Influence of Seasonal Hydrodynamic Changes and Human Activities in Huixian Karst Wetland, South China. *Journal of Contaminant Hydrology*, **234**, Article 103700. <https://doi.org/10.1016/j.jconhyd.2020.103700>
- [45] Haque, M.A., Jewel, M.A.S., Atique, U., Paul, A.K., Naher, N. and Iqbal, S. (2020) Seasonal and Spatial Variation of Flagellate Communities in a Tropical River. *Limnologia*, **85**, Article 125824. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125824>
- [46] Xu, T., Shen, Y., Ding, Z. and Zhu, B. (2023) Seasonal Dynamics of Microbial Communities in Rhizosphere and Bulk Soils of Two Temperate Forests. *Rhizosphere*, **25**, Article 100673. <https://doi.org/10.1016/j.rhisph.2023.100673>
- [47] Green, C.T., Puckett, L.J., Böhlke, J.K., Bekins, B.A., Phillips, S.P., Kauffman, L.J., *et al.* (2008) Limited Occurrence of Denitrification in Four Shallow Aquifers in Agricultural Areas of the United States. *Journal of Environmental Quality*, **37**, 994-1009. <https://doi.org/10.2134/jeq2006.0419>
- [48] Reddy, K.R. and D'Angelo, E.M. (1997) Biogeochemical Indicators to Evaluate Pollutant Removal Efficiency in Constructed Wetlands. *Water Science and Technology*, **35**, 1-10. <https://doi.org/10.2166/wst.1997.0152>
- [49] Wang, H., Chen, F., Zhang, C., Wang, M. and Kan, J. (2021) Estuarine Gradients Dictate Spatiotemporal Variations of Microbiome Networks in the Chesapeake Bay. *Environmental Microbiome*, **16**, Article No. 22. <https://doi.org/10.1186/s40793-021-00392-z>
- [50] Colby, G.A., Ruuskanen, M.O., St.Pierre, K.A., St.Louis, V.L., Poulain, A.J. and Aris-Brosou, S. (2020) Warming Climate Is Reducing the Diversity of Dominant Microbes in the Largest High Arctic Lake. *Frontiers in Microbiology*, **11**, Article 561194. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.561194>
- [51] Rivett, M.O., Buss, S.R., Morgan, P., Smith, J.W.N. and Bemment, C.D. (2008) Nitrate Attenuation in Groundwater: A Review of Biogeochemical Controlling Processes. *Water Research*, **42**, 4215-4232. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2008.07.020>
- [52] Fierer, N., Morse, J.L., Berthrong, S.T., Bernhardt, E.S. and Jackson, R.B. (2007) Environmental Controls on the Landscape-Scale Biogeography of Stream Bacterial Communities. *Ecology*, **88**, 2162-2173. <https://doi.org/10.1890/06-1746.1>
- [53] Tietz, A., Kirschner, A., Langergraber, G., Sleytr, K. and Haberl, R. (2007) Characterisation of Microbial Biocoenosis in Vertical Subsurface Flow Constructed Wetlands. *Science of the Total Environment*, **380**, 163-172. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.11.034>
- [54] Cai, Y., Xing, J., Huang, R., Ruan, X., Zhou, N. and Yi, D. (2022) Occurrence Characteristics of Inorganic Nitrogen in Groundwater in Silty-Clay Riparian Hyporheic Zones under Tidal Action: A Case Study of the Jingzi River in Shanghai, China. *Applied Sciences*, **12**, Article 7704. <https://doi.org/10.3390/app12157704>
- [55] Lin, Y., Jing, S., Lee, D. and Wang, T. (2002) Nutrient Removal from Aquaculture Wastewater Using a Constructed Wetlands System. *Aquaculture*, **209**, 169-184. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(01\)00801-8](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(01)00801-8)
- [56] 李勇, 张维维, 袁佳慧, 等. 潜流带水流特性及氮素运移转化研究进展[J]. 河海大学学报(自然科学版), 2016, 44(1): 1-7.

- [57] Findlay, S. (1995) Importance of Surface-Subsurface Exchange in Stream Ecosystems: The Hyporheic Zone. *Limnology and Oceanography*, **40**, 159-164. <https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.1.0159>
- [58] Bourke, S.A., Cook, P.G., Shanafield, M., Dogramaci, S. and Clark, J.F. (2014) Characterisation of Hyporheic Exchange in a Losing Stream Using Radon-222. *Journal of Hydrology*, **519**, 94-105. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.06.057>
- [59] Stuyfzand, P.J. (2010) Hydrogeochemical Processes during Riverbank Filtration and Artificial Recharge of Polluted Surface Waters: Zonation, Identification, and Quantification. In: *NATO Science for Peace and Security Series C: Environmental Security*, Springer, 97-128. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0026-0_7
- [60] Boulton, A.J., Datry, T., Kasahara, T., Mutz, M. and Stanford, J.A. (2010) Ecology and Management of the Hyporheic Zone: Stream-Groundwater Interactions of Running Waters and Their Floodplains. *Journal of the North American Benthological Society*, **29**, 26-40. <https://doi.org/10.1899/08-017.1>
- [61] Storey, R.G., Williams, D.D. and Fulthorpe, R.R. (2004) Nitrogen Processing in the Hyporheic Zone of a Pastoral Stream. *Biogeochemistry*, **69**, 285-313. <https://doi.org/10.1023/b:biog.0000031049.95805.ec>
- [62] Ward, A.S., Fitzgerald, M., Gooseff, M.N., Voltz, T.J., Binley, A.M. and Singha, K. (2012) Hydrologic and Geomorphic Controls on Hyporheic Exchange during Base Flow Recession in a Headwater Mountain Stream. *Water Resources Research*, **48**, Article W04513. <https://doi.org/10.1029/2011wr011461>
- [63] Riley, A.J. and Dodds, W.K. (2013) Whole-Stream Metabolism: Strategies for Measuring and Modeling Diel Trends of Dissolved Oxygen. *Freshwater Science*, **32**, 56-69. <https://doi.org/10.1899/12-058.1>
- [64] Flemming, H. and Wingender, J. (2010) The Biofilm Matrix. *Nature Reviews Microbiology*, **8**, 623-633. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2415>
- [65] Schilling, K. and Zhang, Y. (2004) Baseflow Contribution to Nitrate-Nitrogen Export from a Large, Agricultural Watershed, USA. *Journal of Hydrology*, **295**, 305-316. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2004.03.010>
- [66] Shan, J., Yang, P., Shang, X., Rahman, M.M. and Yan, X. (2018) Anaerobic Ammonium Oxidation and Denitrification in a Paddy Soil as Affected by Temperature, pH, Organic Carbon, and Substrates. *Biology and Fertility of Soils*, **54**, 341-348. <https://doi.org/10.1007/s00374-018-1263-z>
- [67] 李勇, 单雅洁, 李娜, 等. 太湖潜流带有机质含量对硝酸盐还原途径的影响[J]. 河海大学学报(自然科学版), 2022, 50(1): 44-51.
- [68] Pescimoro, E., Boano, F., Sawyer, A.H. and Soltanian, M.R. (2019) Modeling Influence of Sediment Heterogeneity on Nutrient Cycling in Streambeds. *Water Resources Research*, **55**, 4082-4095. <https://doi.org/10.1029/2018wr024221>
- [69] Liu, S. and Chui, T.F.M. (2019) Numerical Modelling to Evaluate the Nitrogen Removal Rate in Hyporheic Zone and Its Implications for Stream Management. *Hydrological Processes*, **33**, 3084-3097. <https://doi.org/10.1002/hyp.13548>
- [70] Andersen, T.K., Jensen, M.H. and Sørensen, J. (1984) Diurnal Variation of Nitrogen Cycling in Coastal, Marine Sediments. *Marine Biology*, **83**, 171-176. <https://doi.org/10.1007/bf00394725>
- [71] Herrman, K.S., Bouchard, V. and Moore, R.H. (2007) Factors Affecting Denitrification in Agricultural Headwater Streams in Northeast Ohio, USA. *Hydrobiologia*, **598**, 305-314. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9164-4>
- [72] 周念清, 李章平, 李丹, 等. 西洞庭湖湿地 Eh 与 pH 空间变异特征及影响因子分析[J]. 地球科学与环境学报, 2016, 38(1): 126-133.
- [73] 周念清, 赵珊, 沈新平. 天然湿地演替带氮循环研究进展[J]. 科学通报, 2014, 59(18): 1688-1699.
- [74] Allison, S.D. and Martiny, J.B.H. (2008) Resistance, Resilience, and Redundancy in Microbial Communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11512-11519. <https://doi.org/10.1073/pnas.0801925105>
- [75] Zhang, L., Guo, L., Cui, Z. and Ju, F. (2024) Exploiting Predatory Bacteria as Biocontrol Agents across Ecosystems. *Trends in Microbiology*, **32**, 398-409. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2023.10.005>
- [76] Lai, T.F., Ford, R.M. and Huwiler, S.G. (2023) Advances in Cellular and Molecular Predatory Biology of Bdellovibrio Bacteriovorus Six Decades after Discovery. *Frontiers in Microbiology*, **14**, Article 1168709. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1168709>
- [77] Contreras-Moreno, F.J., Pérez, J., Muñoz-Dorado, J., Moraleda-Muñoz, A. and Marcos-Torres, F.J. (2024) Myxococcus Xanthus Predation: An Updated Overview. *Frontiers in Microbiology*, **15**, Article 1339696. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1339696>
- [78] Stief, P. (2013) Stimulation of Microbial Nitrogen Cycling in Aquatic Ecosystems by Benthic Macrofauna: Mechanisms and Environmental Implications. *Biogeosciences*, **10**, 7829-7846. <https://doi.org/10.5194/bg-10-7829-2013>
- [79] Gribsholt, B., Kostka, J. and Kristensen, E. (2003) Impact of Fiddler Crabs and Plant Roots on Sediment Biogeochemistry in a Georgia Saltmarsh. *Marine Ecology Progress Series*, **259**, 237-251. <https://doi.org/10.3354/meps259237>
- [80] Cao, D., Shi, F., Koike, T., Lu, Z. and Sun, J. (2014) Halophyte Plant Communities Affecting Enzyme Activity and

Microbes in Saline Soils of the Yellow River Delta in China. *Clean—Soil, Air, Water*, **42**, 1433-1440.
<https://doi.org/10.1002/clen.201300007>

- [81] Karlowsky, S., Augusti, A., Ingrisch, J., Akanda, M.K.U., Bahn, M. and Gleixner, G. (2018) Drought-Induced Accumulation of Root Exudates Supports Post-Drought Recovery of Microbes in Mountain Grassland. *Frontiers in Plant Science*, **9**, Article 1593. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01593>