

文章编号:0559-9350(2020)02-0158-11

淡水湿地生态系统中微生物驱动氮转化过程研究进展

陈宏¹, 王泓¹, 吴敏², 余关龙¹, 陈婧¹, 刘达山¹

(1. 长沙理工大学 水利工程学院 洞庭湖水环境治理与水生态修复湖南省重点实验室, 湖南 长沙 410114;

2. 长江科学院 流域水环境研究所, 湖北 武汉 430010)

摘要: 淡水湿地在全球氮循环中发挥着重要作用, 微生物驱动氮转化过程对于淡水湿地的自然净化功能及水体富营养化控制具有重要意义。近年来, 随着分子生物学和生物信息学等技术的快速发展, 湿地系统的氮转化功能菌群和微生物多样性等方面的研究取得了突破性进展。与此同时, 受气候条件变化及人类活动影响, 淡水湿地系统生境因子出现了复杂变化, 进而影响了功能微生物及其氮转化途径。氮循环过程中产生的一氧化二氮(N_2O)是仅次于二氧化碳(CO_2)、甲烷(CH_4)的第三大温室气体, 与淡水湿地系统微生态及功能密切相关, 其产生机理和影响因素也受到广泛关注。由于参与氮循环的微生物复杂多样、功能菌群协同作用机制不明, 以及其受气候条件变化和人类活动影响显著, 仍有必要深入研究淡水湿地系统的微生物驱动氮转化过程及机制。

关键词: 淡水湿地; 氮转化; 氨氧化细菌; 厌氧氨氧化; 微生物; N_2O

中图分类号: X524

文献标识码: A

doi: 10.13243/j.cnki.slxb.20190592

1 研究背景

氮素不仅是地球生命组成的基本物质之一, 也是湖泊水体富营养化的主要诱因之一, 而且还是湿地土壤的主要限制性养分。氮循环及其环境效应是全球研究的热点, 且大部分研究集中于海洋及近海领域。湿地生态系统中微生物是驱动氮素转化及其循环过程的核心^[1-2]。传统研究微生物驱动氮转化及循环主要集中在海水淹没区、盐沼、潮汐盐湿地等滨海湿地生态系统^[3-4]。淡水湿地是陆地与淡水河湖相互作用形成的一类特殊的生态系统, 位于水陆交界, 包括河口、湖泊、稻田、消落带及洲滩淹露交替区等, 具有生物多样性丰富、初级生产力高和微生物驱动氮素循环活跃度高等特点, 其作为氮源、汇和转换器的功能在生态学领域逐渐受到重视。淡水湿地系统不同于滨海湿地的高含盐量、沼泽湿地的有机质含量高, 其具有盐度含量低、人为活动影响频繁和水陆关系复杂等特点。湿地岸边带能够有效拦截陆源污染和净化水体, 对于湖泊的氮素控制具有关键作用。由于湿地水位频繁变化受缺氧/好氧条件的波动影响, 提供了较强的氧化还原驱动力, 为微生物驱动氮转化提供了重要条件, 比如湿地土壤中的反硝化作用是 N_2O 产生的主要机制^[5-6]。

近年来, 淡水湿地系统中微生物驱动氮转化过程已经成为研究热点, 并且取得了重要进展。Shen等^[7]发现了钱塘江、下渚湖、径山水稻田、西湖湿地中均存在厌氧氨氧化菌(Anammox)和反硝化厌氧甲烷氧化菌(DAMO)。Wu等^[8]证实了太湖沉积物中存在多种执行硝化-反硝化功能的活性微生物。Wang等^[9]研究表明, 嘉兴石臼漾湿地的小沟岸边带系统存在Anammox等多个氮转化作用热区, 同时能够降低温室气体 N_2O 排放。武汉东湖沉积物中氨氧化古菌(AOA)丰度比氨氧化细菌(AOB)高, 分别对应*Nitrosopumilus*和*Nitrosomonas*优势种属, 其氨氧化反应可能由AOA驱动^[10]。因此, 淡

收稿日期: 2019-08-18; 网络首发时间: 2020-03-10

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1882.TV.20200309.1457.002.html>

基金项目: 湖南省重点研发计划项目(2017SK2361); 长沙理工大学研究生科研创新项目(CX2019SS14, SJCX201937)

作者简介: 陈宏(1983-), 副教授, 博士, 主要从事水环境水生态研究。E-mail: chen@hnu.edu.cn

通讯作者: 陈婧(1989-), 博士, 主要从事水环境水生态研究。E-mail: godlovej0915@163.com

水湿地系统中微生物驱动氮转化及其环境效应已受到国内外学者的高度关注。

本文总结了湿地系统中氮转化功能微生物及其作用过程，归纳了生境因子的变化对各过程速率的影响，概述了 N_2O 的产生机理和影响因素，并对淡水湿地生态系统微生物驱动氮转化相关研究进行了展望，为淡水湿地系统的氮循环机制和环境调控的研究提供依据。

2 淡水湿地系统中新型氮转化微生物及其作用过程

百余年来，微生物驱动氮循环过程研究颇多，并取得了丰硕的成果。自1990年Carl Woese正式命名三域理论以来，随着免培养的分子生态学技术的快速发展与分子标记等手段的扩大应用，氮转化微生物的分类地位、多样性和生态功能特征等研究均取得了突破性进展^[11]，新的氮转化微生物及氮转化途径不断得以发现(图1)。

2.1 氨氧化古菌 Venter等^[12]于2004年首次发现具有化能自养硝化功能的AOA，后来又发现其在海洋及其沉积物、海洋深层缺氧区以及江河出口中广泛存在，甚至证实了北大西洋海水中的氨氧化菌群中AOA的氨单氧化酶基因(*amoA*)基因拷贝数比AOB数量高1~3个数量级^[13]，并正式将其划分为奇古菌门(Thaumarchaeota)^[14]。奇古菌种类、形态和生态代谢特征具有多样性，例如在海口浅水区富含硫酸盐的环境中也发现了未检测到*amoA*基因的*Candidatus G. insulaporcus*与*Candidatus G. karukerense*^[15]；它能直接利用有机碳源进行混合营养型生长，且减少了氨氧化过程和碳固定过程的能量消耗，有助于克服不利环境的影响。周磊榴等^[16]在研究洞庭湖岸边带沉积物AOA的丰度、多样性及对氨氧化的贡献时发现在低氨氮条件下，AOA在氨氧化过程中起主导作用。环境温度、pH和湿度均会影响氨氧化功能菌及其胞外酶的数量、活性与分布，氮源种类和碳氮比等也是影响氨氧化作用的关键因子。

2.2 厌氧氨氧化菌 Anammox菌为自养细菌，能在厌氧条件下以 NO_2^- 为电子受体，以 NH_4^+ 为电子受体，将两种氮素直接转化为 N_2 ($1NH_4^+ + 1.146NO_2^- + 0.071HCO_3^- + 0.057H^+ \rightarrow 0.986N_2 + 0.161NO_3^- + 0.071CH_2O_{0.5}N_{0.15} + 2.002H_2O$)。Anammox菌广泛分布于海洋次氧层区域、海底沉积物、淡水湖泊及土壤生态系统中，甚至是污水处理厂也能发现其踪迹。Anammox菌嗜中性至碱性，最适pH值为6.7~8.3；对环境温度要求较为苛刻，最适温度为30~35℃^[17]；氧含量高于1μmol/L时易受抑制^[18]。目前，已知的6属27种Anammox菌均属于浮霉菌门(Planctomycetes)；而在湿地、淡水河口生态系统中能检测到*Brocadia*、*Kuenenia*和*Jettenia*等5属，优势类群分布存在较大差异^[19]。Anammox菌通常被视为氮去除能力仅次于反硝化细菌，部分区域氮去除比例贡献高达80%^[7,20]。通过蛋白序列研究酶蛋白之间的生物演化关系，发现Anammox菌的羟胺氧化还原酶(HAO)和联氨氧化还原酶(HZO)酶具有较近的遗传距离，可能均由反硝化菌的硝酸盐异化还原酶(NrfA)演化为而来，其功能与微生物体内对

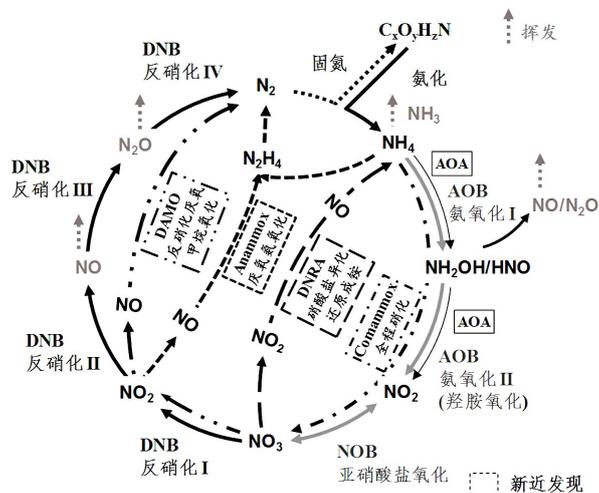


图1 微生物驱动氮转化过程

NH₂OH的解毒作用有关^[21]。有机质、溶解氧、氨氮浓度和温度等因子都会影响厌氧氨氧化反应。

2.3 反硝化厌氧甲烷氧化菌 2006年新发现的反硝化厌氧甲烷氧化(DAMO)菌,在厌氧条件下以CH₄为电子供体,分别将NO₃⁻或NO₂⁻还原为NO₂⁻和N₂的过程,对应DAMO-A(NO₃⁻ + CH₄ → NO₂⁻ + CO₂)和DAMO-B(NO₂⁻ + CH₄ → N₂ + CO₂)。该菌在厌氧条件下特有的代谢方式由其所含基因编码的甲烷单加氧酶催化完成。随着对甲烷氧化单加氧酶功能基因的特异性引物的开发,DAMO菌被发现广泛分布于海洋、湖泊、稻田和湿地等,其分布存在较强的空间异质性^[7]。由于人类活动的影响,大量硝态氮和有机质进入水体,为DAMO菌的生存提供了有利条件。

2.4 全程硝化菌 2015年,研究学者分别在油田地下水管道的^[22]和鱼塘水处理的Anammox反应器^[23]中发现了硝化螺菌属(*Nitrospira*)中的微生物,其可以独立完成氨氧化成硝酸盐的氮转化过程,并被定义为全程硝化(Comammox)菌。研究分离出的全程硝化菌属*Nitrospira inopinata*比AOB具有对氨的高亲和性以及高生长量^[24]。最近研究证实环境中存在少量的异养硝化作用,主要由真菌或异养细菌以有机物为碳源和能源转化NH₄⁺为NO₃⁻;该过程不易受到外部环境的影响,而是伴随N₂O的释放更为强烈^[25]。

2.5 好氧反硝化功能菌 在缺氧条件下,传统的反硝化细菌(DNB)能将NO₃⁻或NO₂⁻还原为N₂或N₂O、NO。目前,研究新发现了很多在好氧条件下具有反硝化功能的细菌种属,它们属于好氧或兼性好氧异养微生物,已经鉴定的自养反硝化细菌包括*Thiobacillus denitrificans*和*Thiomicrospira denitrificans*^[19,26]。早在1990年代,真菌的反硝化作用被发现,因其具有更为复杂的呼吸系统,菌丝体可以分泌大量的酶,具有更高的有机物分解能力,其反硝化作用途径也更加多样化^[27]。相比传统的反硝化作用,好氧反硝化菌能够在有氧条件下同时进行硝化和反硝化作用,进而完成氨氮向氮气的转化。

2.6 硝化菌反硝化作用 近来发现硝化菌可同时进行反硝化作用,即在某些氨氧化菌体内,首先发生氨氧化反应将NH₄⁺转化为NO₂⁻,随即被还原为NO、N₂O和N₂,该过程可能同时存在AMO、HAO、Nir、Nor、Nos酶的催化作用^[28]。硝化菌的反硝化作用被认为是其克服不良条件比如低氧气(O₂)的一种解毒过程。反硝化作用适宜在厌氧、好氧交替氛围中进行,易受到碳源、pH值、O₂、温度、NO₃⁻等因素的影响。

2.7 硝酸盐异化还原成铵 硝酸盐异化还原成铵(DNRA)反应是指细菌或真菌以NO₃⁻为电子受体,氧化NADH产生NH₄⁺的过程,DNRA过程的主要目的是产能或减少对细胞有毒害作用的NO₃⁻/NO₂⁻^[29]。DNRA作用将NO₃⁻还原为NH₄⁺所需要的自由能,比反硝化作用将NO₃⁻还原为N₂O和N₂的自由能高,所以多数情况下反硝化作用更容易发生。一般的DNRA过程可以分为两个阶段,厌氧DNRA细菌利用异化硝酸还原酶(Nar)先将NO₃⁻还原为NO₂⁻,而后亚硝酸盐还原酶(Nir)将NO₂⁻还原为NH₄⁺^[30]。除此之外,自养硫细菌也可以利用硝酸盐氧化硫化物或单质硫产生NH₄⁺,是一种特殊的自养DNRA方式^[31]。

新型氮转化微生物及氮转化途径的不断发现,突破了原有氮循环理论体系的认识,完善了氮生物地球化学循环,进一步补充和丰富环境微生物学内容,对研发新型生物脱氮工艺也有巨大推进作用。

3 淡水湿地系统影响微生物驱动氮转化过程的关键因子

近年来,气候条件变化和人类活动影响严重改变了湿地系统的生境条件。气候条件变化会导致湿地系统丰、枯水期时长等发生改变;氧气、含水率等生境因子也随干湿交替发生变化。同时,人类活动的加剧使得水体氮含量、有机物含量显著增加。比如,洞庭湖受三峡水利工程和人为活动的影响,洲滩湿地关键生境因子发生明显改变,导致湖区枯季提前、湿地出露时间延长且面积增加^[32-33],湿地沉积物及水体中的有机物、含氮量、含水率和氧气(O₂)等发生明显变化。由于入湖河流及湖滨地带的农田生产与畜牧养殖活动,太湖湿地系统关键生境因子得以显著改变^[34-35];而且内源氮素通过铵态氮的再生过程不断得到补给导致富营养化治理难度加大^[36]。多瑙河保加利亚段流域由于上游建坝,下游形成漫滩湿地,干湿交替的缺氧条件使得反硝化作用强烈^[37]。东非的马拉河流域,由于农业、采矿和放牧活动过度,其流域及流入的维多利亚湖水体氮污染严重、水土流失加剧^[38-39]。一旦湿地系统重要生境因子如氧气、土壤含水率、氨氮和可利用有机碳等发生改变,则会极大影响微生物

驱动氮转化的过程(表1)。

3.1 氧气 O₂是影响微生物生命活动的重要的环境因子,与淡水湿地系统氮循环的各个过程都密切相关。Yao等^[40]研究表明,影响长江中下游湖泊沉积物硝化和反硝化能力的主要因子包括沉积物理化性质、水质和水生植物等。大量研究表明,O₂对硝化过程具有激活作用,对固氮、反硝化、Anammox和DNRA过程则抑制明显^[3,25,41-42]。当水体中的溶解氧(DO)浓度小于2 mg/L时,硝化速率将会受阻^[43],而反硝化过程需要缺氧条件,溶解氧能抑制反硝化酶的合成,还会导致亚硝酸盐和N₂O的积累^[44]。较低的溶解氧浓度(DO < 0.5 mg/L),有利于AOB的生长而抑制NOB^[45]。研究还发现,北美的苏必利尔湖^[46-48]和东非的坦噶尼喀湖^[49]等淡水生态系统的低含氧区沉积物中,均能检测到厌氧氨氧化菌的广泛分布。而在日本的琵琶湖和博登湖等淡水湖泊,研究人员发现DAMO菌更喜欢生活在厌氧环境的深层沉积物中^[50-51]。

3.2 含水率 含水率对土壤中营养物质的扩散和补充至关重要,也与系统中溶氧浓度密切相关。较高的含水率可增加微生物对土壤中氮源的利用率,也是恢复干旱陆地生态系统中Anammox菌活性的关键因子,生态系统中主要通过反硝化和DNRA作用分别为Anammox菌提供亚硝酸盐和氨基质^[52]。Liu等^[53]研究发现,湿地或淡水湖泊沉积物中含水率高,可能会抑制氧气的传递从而产生有利于反硝化作用的厌氧条件。土壤含水率较高时,会增加有机质的利用,增强异养微生物的呼吸作用,降低土壤的氧化还原电位,使得硝酸盐的消耗从反硝化作用转移到DNRA作用^[54]。

3.3 有机质 可利用有机质能抑制硝化和Anammox反应,而对于异养固氮、反硝化和DNRA过程则具有激活作用^[25,41,55]。在有机质含量(碳氮比)较高时,约50%的硝酸盐还原由DNRA主导;而较低的有机质含量时,DNRA仅占约4%~35%^[30]。在季节性低氧河口沉积物中,通过短期暴露低氧和硫化物会改变其硝化、反硝化和DNRA的活性。Gyosheva等^[37]研究发现,保加利亚的多瑙河流域中,漫滩湿地可能作为营养素的汇在河水冲刷下释放有机物,在缺氧区发生强烈的反硝化作用。而淡水湖泊或沉积物中的有机质浓度则是影响和控制反硝化过程的重要生境因子。

3.4 氨氮 氨氮能加快硝化和Anammox反应,对反硝化和DNRA反应影响不明显^[3,25,41]。太湖不同富营养化水平对于硝化微生物群落结构影响较小,但可以显著改变水体和表层沉积物中AOA和AOB的丰度;沉积物初级硝化速率与反应潜势及硝态氮显著性相关^[56]。Lu等^[57]研究发现,氨氮浓度的不同导致池塘水体和其沉积物中AOA和AOB的丰度和分布存在明显差异。日本的北浦湖,由于湖区周边的农业生产和养殖活动,水体氨氮浓度大大增高,促进了淡水湖沉积物中厌氧氨氧化活性^[58-59]。在氨氮浓度较高的淡水湖泊中,AOA明显受到抑制,相反AOB更喜欢高氨氮浓度的环境^[60]。在富营养化水体中,AOB通常在氨氧化过程中发挥主导作用^[61]。

3.5 pH值 pH值是影响AOA和AOB组成和分布的主要驱动因子之一^[62]。在酸性环境中AOA对硝化过程中的氨氧化阶段起主导作用^[63];但最新研究发现,在酸性淹水稻田中,AOB起主要贡献^[64]。Le等模拟不同pH值下热带受污染河流中硝化作用的动力学结果发现,在pH值为5时,氨氧化作用完全受到抑制,而亚硝酸盐氧化作用在pH值为8.5时才受到强烈抑制;即与AOB相比,NOB在较低的pH值下活性也不会受到影响^[65]。硝化作用的最适pH值在7.5~8.5^[66],而反硝化作用最适pH值在6.5~7.5,低于6.5或高于8都会受到抑制^[67]。Anammox菌的生长pH值范围较广,在极端淡水环境中,pH值为3.88和8.91时也能检测到具有活性的Anammox菌^[68]。

表1 关键因子对湿地系统微生物驱动氮转化过程速率的影响规律

	氧气	含水率	有机质	氨氮	pH值	温度
固氮	↘	↗	↗	↘	↗	↗
硝化	↗	↘	↘	↗	↗	↗
反硝化	↘	↗	↗	N	↗	↘
厌氧氨氧化	↘	↗	↘	↗	↗	↘
硝酸盐异化还原成铵	↘	↗	↗	N	↗	↗

注: ↗促进; ↘抑制; 温度: 15~25℃; pH: 6.5~8.0; N: 无明显影响

3.6 温度 温度对潮汐人工湿地中的 Anammox 和反硝化过程及其长期适应能力的影响不同；当从 4 °C 升高 12 °C 时，反硝化增强而 Anammox 持续降低^[35]。AOA 可广泛生存于不同的生境中，能够适应极端环境条件并保持活力。当温度大于 20 °C 时，AOB 的生长速率高于 NOB^[69]，而 Anammox 菌的最适生长温度为 30 °C ~ 35 °C^[17]，高于自然条件下的淡水湿地系统的水体温度。

4 淡水湿地系统温室气体 N₂O 排放问题

氮循环过程中产生的 N₂O，是仅次于 CO₂ 和 CH₄ 的第三大温室气体，其增温潜势大约为 CO₂ 的 298 倍、CH₄ 的 12 倍^[70]。N₂O 能与臭氧作用进行一系列光化学反应生成氮氧化物，从而不断消耗臭氧，破坏臭氧层。氮氧化物会继续与空气中的水和氧气反应形成酸雨。因此，N₂O 的产生和排放对全球气候变化产生较大的影响。此外，氮挥发的问题受到了稻田研究者的广泛关注，它会导致肥效损失，但是对全球温室气体排放的影响还不显著，仍不是湿地系统的研究重点和热点。由于淡水湿地是 N₂O 的重要来源^[71]，近年来，淡水湿地系统微生物驱动氮转化过程中 N₂O 的排放问题也得到了广泛研究。

4.1 排放特征 人类活动的影响使得大量外源氮素进入淡水湿地系统，导致水体和沉积物中氮含量增加，微生物硝化、反硝化活动活跃，从而影响 N₂O 的生成。淡水湿地系统中的 N₂O 产生途径主要包括反硝化过程、氨氧化过程及硝化-反硝化耦合过程^[28,72]；近来好氧反硝化、全程硝化和厌氧氨氧化过程中的 N₂O 排放也陆续被发现。AOB 在低 O₂ 条件下在生成 NO₂⁻ 的同时会产生 N₂O^[43]。一般认为碳源不足、低 pH 值和较高 DO 是导致反硝化过程中产生 N₂O 的主要诱因^[911]。好氧反硝化菌具有周质型硝酸盐还原酶(Nap)，可同时利用 NO₃⁻ 和 O₂ 作电子受体，有机物作为电子供体，发生较为缓慢的反硝化过程，主要产物为 N₂O^[2]，也有特殊菌种的产物为 N₂^[73]。

4.2 产生机理 氮循环中产生的 N₂O 是大气中 N₂O 的主要来源，主要由微生物驱动而生成(表 2)。在微生物的作用下，硝化和反硝化过程中直接生成或经中间产物一氧化氮(NO)进一步还原生成 N₂O。此外，在其它环境因子的驱动下发生非生物反应生成 N₂O。电子竞争理论认为，反硝化的四步酶催化

表 2 淡水湿地系统 N₂O 生成途径及驱动微生物

作用过程	驱动微生物	生成机理	参考文献
硝化过程的羟氨氧化	AOB	$\text{NH}_4^+ \xrightarrow{\text{AMO}} \text{NH}_2\text{OH} \xrightarrow{\text{HAO}} \text{NO} \xrightarrow{\text{细胞色素/Nor}} \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[75]
硝化菌的反硝化	AOB	$\text{NH}_4^+ \xrightarrow{\text{AMO+HAO}} \text{NO}_2^- \xrightarrow{\text{Nir}} \text{NO} \xrightarrow{\text{Nor}} \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[75]
反硝化菌的反硝化	反硝化细菌、真菌	$\text{NO}_3^- \xrightarrow{\text{Nar}} \text{NO}_2^- \xrightarrow{\text{Nir}} \text{NO} \xrightarrow{\text{Nor}} \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[74,83]
厌氧氨氧化	Anammox 菌	$\text{NO}_2^- \xrightarrow{\text{Nir}} \text{NO} \xrightarrow{\text{Nor}} \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[76]
硝酸盐异化还原成铵	DNRA 菌	$\text{NO}_3^- \xrightarrow{\text{Nar}} \text{NO}_2^- \xrightarrow{\text{Nir}} \text{NO} \xrightarrow{\text{Nor}} \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[11]
硝酸盐还原-铁氧化	铁氧化菌	$\text{Fe}^{2+} + \text{NO}_3^- \longrightarrow \text{Fe}^{3+} + \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[78]
反硝化厌氧甲烷氧化	DAMO-A	$\text{CH}_4 + \text{NO}_3^- \xrightarrow{\text{pMMO}} \text{NO}_2^- \xrightarrow{\text{Nir}} \text{NO} \xrightarrow{\text{Nor}} \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[77]
硝酸盐还原-硫酸化	硫酸化菌	$\text{H}_2\text{S} + \text{NO}_3^- \longrightarrow \text{SO}_4^{2-} + \text{N}_2\text{O} \uparrow$	[79]

注：AMO 为氨单加氧酶；HAO 为羟氨氧化还原酶；Nor 为一氧化氮还原酶；Nir 为亚硝酸盐还原酶；Nar 为硝酸盐还原酶；pM-MO 为甲烷单加氧酶。

还原过程, 也会存在彼此竞争电子情形, 导致氧化亚氮还原酶(Nos)处于竞争劣势而无法催化还原 N_2O 而出现累积, 但是该理论仍需要更多直接证据和实际应用证明^[74]。在氨氧化过程中, AOA能通过中间产物NO和羟胺(NH_2OH)的反应生成 N_2O , AOB在硝化过程中的中间产物 NH_2OH 在HAO氧化不完全的情况下可生成NO, 进而产生 N_2O ^[75]。厌氧氨氧化过程本身不会产生 N_2O , 但可为其他氮循环微生物提供生成 N_2O 的底物NO^[76]。全程硝化菌(Comammox)既增加了硝化过程中 N_2O 生成的复杂进程, 其输出产物硝态氮作为其它微生物反硝化作用的底物, 进而也会生成 N_2O ^[22]。除此之外, DNRA、反硝化厌氧甲烷氧化以及铁、硫驱动下的硝酸盐还原等过程, 可以直接生成 N_2O , 或者生成 NO_2^- 、NO, 与其它氮循环过程耦合, 进而生成 N_2O ^[11,77-79]。

4.3 影响因素 环境因子能够影响微生物的生命活动或各阶段酶的活性, DO、温度、硝酸盐和氨氮浓度等均是影响淡水湿地系统 N_2O 生成速率的环境因素^[80]。Zhu等^[81]研究表明, 不完全反硝化和不充足碳源是Anammox团聚体产生 N_2O 的重要原因。另外, 内陆水体发生规模性的Anammox作用并存在反应热区, 能够显著减少 N_2O 的释放, 且含水率是其决定性因子^[19,52], 能直接影响 N_2O 的排放^[80]。一般认为, 在硝化过程中DO较高, N_2O 主要由 NH_2OH 氧化的途径生成; 反之, 当溶解氧在较低水平($DO < 1.5 \text{ mg/L}$)会促进AOB反硝化途径而积累 N_2O ^[82]。淡水湿地系统温度的季节性变化, 会影响微生物的生命活动以及土壤中有机质的降解速率从而使 N_2O 的排放产生季节性变化。异养反硝化过程需要有机质, 所以有机碳源含量和种类的变化都会影响到淡水湿地微生物群落和结构的改变, 从而对反硝化速率和 N_2O 的产率造成影响。

5 展望

目前国内外关于氮素迁移转化过程及其功能微生物的研究主要集中在海洋、近海沉积物、陆地土壤微生物的驱动氮循环过程领域^[3-4], 且只是独立开展于某一个或少数几个氮转化过程, 只有少数研究关注太湖、滇池、钱塘江、水稻田湿地、三峡消落带和人工湿地等淡水湿地系统^[32-36], 能同时关注于淡水湿地系统的多个氮转化过程的研究则很少^[83-86]。而且, 现有微生物驱动氮转化的研究过度依赖于分子生物学手段, 对于功能菌群及其活性、生态功能及环境效应方面研究具有很大的局限性。今后仍需要在以下方面进行更深入的探究:

(1)新的氮转化微生物及其生态环境功能。微生物是淡水湿地系统氮循环的主要驱动因素, 需要进一步加强湿地系统中驱动氮转化微生物AOA、AOB、NOB、DNB、Anammox菌、DAMO菌及DNRA菌的系统研究; 明确各功能菌群的群落结构、多样性、丰度和活性, 及其与淡水湿地氮循环、生态功能和环境效应之间的内在规律。

(2)新型氮转化路径及其应对变化生境条件的响应。气候条件变化和人类活动影响会导致湿地系统水位变化和污染源输入等问题, 进而明显改变淡水湿地系统的生境因子, 影响淡水湿地微生物驱动氮转化途径、各反应速率及协同过程作用机制。虽然目前关于生境因子对单一氮转化过程速率及微生物的群落结构的研究较多, 但是更深层次的认识仍然不够。

(3) N_2O 的生成途径、影响因子及调控机制。利用分子生物技术深度分析挖掘淡水湿地系统 N_2O 产生的关键微生物、新的代谢过程和调控机制; 评估微生物驱动下的各 N_2O 产生过程对淡水湿地系统 N_2O 排放的贡献, 揭示 N_2O 产生的环境调控机制和环境驱动因子, 为减缓全球气候变化提供科学依据; 利用生境因子和微生物的数据分析, 建立 N_2O 排放的预测模型。

(4)多个生物脱氮过程的协同关系与耦合作用。淡水湿地氮转化或氮去除的很多作用过程可以在同一生境条件下发生, 将多个作用过程的协同或竞争关系整合及其相应的调控机制需要进一步深入探究。同时, 淡水湿地系统微生物驱动下的氮转化过程与碳、磷、硫等循环过程的偶联机制及生态学意义方面的研究仍然需要加强。

参 考 文 献:

- [1] WANG H L, DENG N, WU D Y, et al . Quantitative response relationships between net nitrogen transformation rates and nitrogen functional genes during artificial vegetation restoration following agricultural abandonment[J] . Scientific Reports, 2017, 7(1): 7752 .
- [2] ZHAO J Q, WU J N, LI X L, et al . The denitrification characteristics and microbial community in the cathode of an MFC with aerobic denitrification at high temperatures[J] . Frontiers in Microbiology, 2017, 8. doi: 10.3389/fmicb.2017.00009.
- [3] 龚骏, 张晓黎 . 微生物在近海氮循环过程的贡献与驱动机制[J] . 微生物学通报, 2013, 40(1): 44-58 .
- [4] 杨雪琴, 连英丽, 颜庆云, 等 . 滨海湿地生态系统微生物驱动的氮循环研究进展[J] . 微生物学报, 2018, 58(4): 633-648 .
- [5] PANG Y M, ZHANG Y, YAN X J, et al . Cold temperature effects on long-term nitrogen transformation pathway in a tidal flow constructed wetland[J] . Environmental Science & Technology, 2015, 49(22): 13550-13557 .
- [6] ZHANG Y, JI G D, WANG C, et al . Importance of denitrification driven by the relative abundances of microbial communities in coastal wetlands[J] . Environmental Pollution, 2019, 244: 47-54 .
- [7] SHEN L D, LIU X, WU H S . Importance of anaerobic ammonium oxidation as a nitrogen removal pathway in freshwater marsh sediments[J] . Journal of Applied Microbiology, 2018, 125(5): 1423-1434 .
- [8] WU Y C, KE X B, HERNÁNDEZ M, et al . Autotrophic growth of bacterial and archaeal ammonia oxidizers in freshwater sediment microcosms incubated at different temperatures[J] . Applied & Environmental Microbiology, 2013, 79(9): 3076-3084 .
- [9] WANG S Y, WANG W D, LIU L, et al . Microbial nitrogen cycle hotspots in the plant-bed/ditch system of a constructed wetland with N₂O mitigation[J] . Environmental Science & Technology, 2018, 52(11): 6226-6236 .
- [10] 潘彦羽, 代嫣然, 王飞华, 等 . 东湖表层沉积物中氨氧化古菌和氨氧化细菌丰度及多样性研究[J] . 水生生物学报, 2018, 42(2): 406-415 .
- [11] HU H W, CHEN D L, HE J Z . 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 .
- [12] VENTER J C, REMINGTON K, HEIDELBERG J F, et al . Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea[J] . Science, 2004, 304(5667): 66-74 .
- [13] DONG L, LI Z Y, JIA G D . Archaeal ammonia oxidation plays a part in late quaternary nitrogen cycling in the South China Sea[J] . Earth and Planetary Science Letters, 2019, 509(1): 38-46 .
- [14] CÉLINE B A, BASTIEN B, SIMONETTA G, et al . Mesophilic crenarchaeota: proposal for a third archaeal phylum, the Thaumarchaeota[J] . Nature Reviews Microbiology, 2008, 6(3): 245-252 .
- [15] MULLER F, BRISSAC T, LE B N, et al . First description of giant Archaea (Thaumarchaeota) associated with putative bacterial ectosymbionts in a sulfidic marine habitat[J] . Environmental Microbiology, 2010, 12(8): 2371-2383 .
- [16] 周磊榴, 祝贵兵, 王衫允, 等 . 洞庭湖岸边带沉积物氨氧化古菌的丰度、多样性及对氨氧化的贡献[J] . 环境科学学报, 2013, 33(6): 1741-1747 .
- [17] JETTEN M S M, WAGNER M, FUERST J, et al . Microbiology and application of the anaerobic ammonium oxidation ('anammox') process[J] . Current Opinion in Biotechnology, 2001, 12(3): 283-288 .
- [18] 胡倩怡, 郑平, 康达 . 厌氧氨氧化菌的种类、特性与检测[J] . 应用与环境生物学报, 2017, 23(2): 384-391 .
- [19] WANG S Y, ZHU G B, PENG Y Z, et al . Anammox bacterial abundance, activity, and contribution in riparian sediments of the Pearl River estuary[J] . Environmental Science & Technology, 2012, 46(16): 8834-8842 .
- [20] LONG A, HEITMAN J, TOBIAS C, et al . Co-occurring anammox, denitrification, and codenitrification in agricultural soils[J] . Applied & Environmental Microbiology, 2013, 79(1): 168-176 .
- [21] KHADKA R, CLOTHIER L, WANG L, et al . Evolutionary history of copper membrane monooxygenases[J] . Frontiers in Microbiology, 2018, 9: 2493 .

- [22] DAIMS H, LEBEDEVA E V, PJEVAC P, et al . Complete nitrification by nitrospira bacteria[J] . Nature, 2015, 528(7583): 504–509 .
- [23] MAARTJE A H J K, DAAN R S, MADS A, et al . Complete nitrification by a single microorganism[J] . Nature, 2015, 528(7583): 555–559 .
- [24] KITS K D, SEDLACEK C J, LEBEDEVA E V, et al . Kinetic analysis of a complete nitrifier reveals an oligotrophic lifestyle[J] . Nature, 2017, 549(7671): 269–272 .
- [25] FAN C H, LI B, XIONG Z Q . Nitrification inhibitors mitigated reactive gaseous nitrogen intensity in intensive vegetable soils from China[J] . Science of the Total Environment, 2017, 612: 480–489 .
- [26] DAMASHEK J, FRANCIS C A . Microbial nitrogen cycling in estuaries: from genes to ecosystem processes[J] . Estuaries & Coasts, 2018, 41(3): 626–660 .
- [27] NAWAZ A, PURAHONG W, LEHMANN R, et al . First insights into the living groundwater mycobiome of the terrestrial biogeosphere[J] . Water Research, 2018, 145: 50–61 .
- [28] BARNES J, UPSTILL-GODDARD R C . The denitrification paradox: The role of O₂ in sediment N₂O production [J] . Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2018, 200: 270–276 .
- [29] 陶怡乐, 温东辉 . 细菌硝酸盐异化还原成铵过程及其在河口生态系统中的潜在地位与影响[J] . 微生物学通报, 2016, 43(1): 172–181 .
- [30] 李小平, 方涛, 敖鸿毅, 等 . 东湖沉积物中 dNaR 活性和硝酸盐还原菌的垂向分布[J] . 中国环境科学, 2010, 30(2): 228–232 .
- [31] SAYAMA M, RISGAARD-PETERSEN N, NIELSEN L P, et al . Impact of bacterial NO₃⁻ transport on sediment biogeochemistry[J] . Applied & Environmental Microbiology, 2005, 71(11): 7575–7577 .
- [32] 黄韬, 张俊宏, 邓志民, 等 . 三峡水库蓄水前后洞庭湖区水环境演化过程研究进展[J] . 水资源与水工程学报, 2018, 29(6): 61–67 .
- [33] 方春明, 胡春宏, 陈绪坚 . 三峡水库运用对荆江三口分流及洞庭湖的影响[J] . 水利学报, 2014, 45(1): 36–41 .
- [34] 王丹, 王延华, 杨浩, 等 . 太湖流域农田生产-畜禽养殖系统氮素流动特征[J] . 环境科学研究, 2016, 29(3): 457–464 .
- [35] 逢勇, 颜润润, 李一平, 等 . 内外源共同作用对太湖营养盐贡献量研究[J] . 水利学报, 2008, 39(9): 1051–1059 .
- [36] WU Y L, XU H, YANG G J, et al . Progress in nitrogen pollution research in Lake Taihu[J] . Journal of Lake Sciences, 2014, 26(1): 19–28 .
- [37] GYOSHEVA B, KALCHEV R, BESHKOVA M, et al . Relationships between macrophyte species, their life forms and environmental factors in floodplain water bodies from the Bulgarian Danube River Basin[J] . Ecohydrology & Hydrobiology, 2020, 20(1): 123–133 .
- [38] MAYO A W, MURAZA M, NORBERT J . Modelling nitrogen transformation and removal in mara river basin wetlands upstream of lake Victoria[J] . Physics and Chemistry of the Earth, 2018, 105: 136–146 .
- [39] ONGORE C O, OKUKU E O, MWANGI S N, et al . Characterization of nutrients enrichment in the estuaries and related systems in Kenya coast [J] . Journal of Environmental Science & Water Resources, 2013, 2(6): 181–190 .
- [40] YAO L, CHEN C R, LIU G H, et al . Environmental factors, but not abundance and diversity of nitrifying microorganisms, explain sediment nitrification rates in Yangtze lakes[J] . Rsc Advances, 2018, 8(4): 1875–1883 .
- [41] VAN TEESELING M C F, MESMAN R J, KURU E, et al . Anammox Planctomycetes have a peptidoglycan cell wall[J] . Nature Communications, 2015, 6: 6878 .
- [42] CAPONE D G, CARPENTER E J . Nitrogen fixation in the marine environment[J] . Science, 1982, 217(4565): 1140–1142 .
- [43] SEITZINGER S P . Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: Ecological and geochemical significance[J] . Limnology & Oceanography, 1988, 33(4): 702–724 .
- [44] SABBA F, PICIOREANU C, BOLTZ J P, et al . Predicting N₂O emissions from nitrifying and denitrifying biofilms: a modeling study[J] . Water Science & Technology, 2017, 75(3): 530 .

- [45] GILBERT E M, AGRAWAL S, SCHWARTZ T, et al . Comparing different reactor configurations for Partial Nitrification/Anammox at low temperatures[J] . *Water Research*, 2015, 81: 92–100 .
- [46] CROWE S A, TREUSCH A H, FORTH M, et al . Novel anammox bacteria and nitrogen loss from Lake Superior [J] . *Scientific Reports*, 2017, 7: 13757 .
- [47] FOLEY T A, BETTERTON E A . Nitrogen dry deposition to Lake Superior and Lake Michigan[J] . *Journal of Great Lakes Research*, 2019, 45(2): 224–239 .
- [48] LI J, KATSEV S . Nitrogen cycling in deeply oxygenated sediments: Results in Lake Superior and implications for marine sediments[J] . *Limnology & Oceanography*, 2014, 59(2): 465–481 .
- [49] SCHUBERT C J, DURISCH-KAISER E, WEHRLI B, et al . Anaerobic ammonium oxidation in a tropical freshwater system (Lake Tanganyika)[J] . *Environmental Microbiology*, 2010, 8(10): 1857–1863 .
- [50] DEUTZMANN J, BERNHARD S . Anaerobic oxidation of methane in sediments of Lake Constance, an oligotrophic freshwater lake[J] . *Applied & Environmental Microbiology*, 2011, 77(13): 4429–4436 .
- [51] KOJIMA H, TSUTSUMI M, ISHIKAWA K, et al . Distribution of putative denitrifying methane oxidizing bacteria in sediment of a freshwater lake, Lake Biwa[J] . *Systematic & Applied Microbiology*, 2012, 35(4): 233–238 .
- [52] ZHU G B, WANG S Y, WANG C, et al . Resuscitation of anammox bacteria after >10, 000 years of dormancy [J] . *The ISME Journal*, 2019, 13(4): 1098–1109 .
- [53] LIU W Z, WANG Z X, ZHANG Q F, et al . Sediment denitrification and nitrous oxide production in Chinese plateau lakes with varying watershed land uses[J] . *Biogeochemistry*, 2015, 123(3): 379–390 .
- [54] FRIEDL J, DE ROSA D, ROWLINGS D W, et al . Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA), not denitrification dominates nitrate reduction in subtropical pasture soils upon rewetting[J] . *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 340–349 .
- [55] TIBBLES B J, LUCAS M I, COYNE V E, et al . Nitrogenase activity in marine sediments from a temperate salt-marsh lagoon: modulation by complex polysaccharides, ammonium and oxygen[J] . *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 1994, 184(1): 1–20 .
- [56] WU L, HAN C, QIN H Y, et al . Responses of Active Ammonia Oxidizers to Eutrophication and Oxygen Statuses in Taihu Freshwater Sediments[J] . *Geomicrobiology*, 2018, 35(10): 1–11 .
- [57] LU S M, LIU X G, LIU C, et al . Review of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in freshwater ponds[J] . *Reviews in Environmental Science and Bio-Technology*, 2018, 18(1): 1–10 .
- [58] HOMMA T, KOMATSU N, NEGISHI M, et al . Influence of dissolved inorganic nitrogen and phosphorus concentrations on the horizontal and temporal changes of microcystis population in Lake Kitaura[C]//In SENGUPTA M & DALWANI R (eds), *Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference*, 2008 .
- [59] IKUO Y, TERUKI A, TAKAO Y, et al . Distribution and diversity of anaerobic ammonium oxidation (anammox) bacteria in the sediment of a eutrophic freshwater lake, Lake Kitaura, Japan [J] . *Microbes & Environments*, 2011, 26(3): 189–197 .
- [60] MERBT S N, AUGUET J C, BLESA A, et al . Wastewater treatment plant effluents change abundance and composition of Ammonia-Oxidizing Microorganisms in Mediterranean urban stream biofilms[J] . *Microbial Ecology*, 2015, 69(1): 66–74 .
- [61] HOU J, SONG C L, CAO X Y, et al . Shifts between ammonia-oxidizing bacteria and archaea in relation to nitrification potential across trophic gradients in two large Chinese lakes (Lake Taihu and Lake Chaohu)[J] . *Water Research*, 2013, 47(7): 2285–2296 .
- [62] HATZENPICHLER R . Diversity, Physiology, and Niche Differentiation of Ammonia-Oxidizing Archaea[J] . *Applied & Environmental Microbiology*, 2012, 78(21): 7501–7510 .
- [63] ZHANG L M, HU H W, SHEN J P, et al . Ammonia-oxidizing archaea have more important role than ammonia-oxidizing bacteria in ammonia oxidation of strongly acidic soils[J] . *Isme Journal Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology*, 2012, 6(5): 1032–1045 .
- [64] ZHANG Q, LI Y, HE Y, et al . Nitrosospira cluster 3-like bacterial ammonia oxidizers and Nitrosospira-like nitrite oxidizers dominate nitrification activity in acidic terrace paddy soils[J] . *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 229–237 .

- [65] THU H L T, JOACHIM F, GÜNTER M . Kinetics and simulation of nitrification at various pH values of a polluted river in the tropics[J] . *Ecohydrology & Hydrobiology*, 2019, 19(1): 54–65 .
- [66] JIANG Q Q, BAKKEN L R . Comparison of *Nitrosospira* strains isolated from terrestrial environments[J] . *Fems Microbiology Ecology*, 1999, 30(2): 171–186 .
- [67] 杜理智 . 水解反硝化工艺对低碳氮比和低温城市污水的脱氮性能研究[D] . 武汉: 华中科技大学, 2013 .
- [68] ZHU G B, XIA C, WANG S Y, et al . Occurrence, activity and contribution of anammox in some freshwater extreme environments[J] . *Environmental Microbiology Reports*, 2016, 7(6): 961–969 .
- [69] HUNIK J H . Engineering aspects of nitrification with immobilized cells[D] . The Netherlands, Wageningen Agricultural University, 1993 .
- [70] IPCC . Climate change 2013: The physical science basis . Working group I contribution to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change[R] . Cambridge: IPCC, 2013
- [71] SCHREIBER F, WUNDERLIN P, UDERT K M, et al . Nitric oxide and nitrous oxide turnover in natural and engineered microbial communities: biological pathways, chemical reactions, and novel technologies[J] . *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 372 .
- [72] KUYPERS M M M, MARCHANT H K, KARTAL B . The microbial nitrogen-cycling network[J] . *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263–276 .
- [73] JI G D, HE C G, TAN Y F . The spatial distribution of nitrogen removal functional genes in multimedia biofilters for sewage treatment[J] . *Ecological Engineering*, 2013, 55(3): 35–42 .
- [74] PAN Y T, NI B J, YUAN Z G . Modeling electron competition among nitrogen oxides reduction and N_2O accumulation in denitrification[J] . *Environmental Science & Technology*, 2013, 47(19): 11083–11091 .
- [75] CARANTO J D, LANCASTER K M . Nitric oxide is an obligate bacterial nitrification intermediate produced by hydroxylamine oxidoreductase[J] . *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(31): 8217–8222 .
- [76] CASTRO-BARROS C M, DAELMAN M R J, MAMPAEY K E, et al . Effect of aeration regime on N_2O emission from partial nitrification-anammox in a full-scale granular sludge reactor [J] . *Water Research*, 2015, 68: 793–803 .
- [77] ETTWIG K F, BUTLER M K, PASLIER D L, et al . Nitrite-driven anaerobic methane oxidation by oxygenic bacteria[J] . *Nature*, 2010, 464: 543–548 .
- [78] ZHOU G W, YANG X R, RONN R, et al . Metabolic Inactivity and Re-awakening of a Nitrate Reduction Dependent Iron (II)-Oxidizing Bacterium *Bacillus ferrooxidans*[J] . *Frontiers in Microbiology*, <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01494>
- [79] AZHAR M A, CANFUELD D E, FENNEL K, et al . A model-based insight into the coupling of nitrogen and sulfur cycles in a coastal upwelling system[J] . *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2014, 119(3): 264–285 .
- [80] LIU W Z, YAO L, JIANG X L, et al . Sediment denitrification in Yangtze lakes is mainly influenced by environmental conditions but not biological communities[J] . *Science of the Total Environment*, 2018 (616/617): 978–987 .
- [81] ZHU G B, WANG S Y, MA B, et al . Anammox granular sludge in low-ammonium sewage treatment: Not bigger size driving better performance[J] . *Water Research*, 2018, 142: 147–158 .
- [82] PENG L, NI B J, YE L, et al . The combined effect of dissolved oxygen and nitrite on N_2O production by ammonia oxidizing bacteria in an enriched nitrifying sludge[J] . *Water Research*, 2015, 73: 29–36 .
- [83] HUANG W, JIANG X . Profiling of Sediment Microbial Community in Dongting Lake before and after Impoundment of the Three Gorges Dam[J] . *International Journal of Environmental Research & Public Health*, 2016, 13(6): 617 .
- [84] 李亚平 . 入滇池河口沉积物中反硝化细菌的多样性及其脱氮性能的研究[D] . 昆明: 云南大学, 2015 .
- [85] ZHU G B, JETTEN M S M, KUSCHK P, et al . Potential roles of anaerobic ammonium and methane oxidation in the nitrogen cycle of wetland ecosystems[J] . *Applied Microbiology & Biotechnology*, 2010, 86(4): 1043–1055 .
- [86] NOGARO G, BURGİN A J . Influence of bioturbation on denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) in freshwater sediments[J] . *Biogeochemistry*, 2014, 120(1): 279–294 .

Recent advances in microbe-driven nitrogen transformation in freshwater wetland ecosystems

CHEN Hong¹, WANG Hong¹, WU Min², YU Guanlong¹, CHEN Jing¹, LIU Dashan¹

(1. Key Laboratory of Dongting Lake Aquatic Eco-Environmental Control and Restoration of Hunan Province,

School of Hydraulic Engineering, Changsha University of Science & Technology, Changsha 410114, China;

2. Basin Water Environmental Research Department, Changjiang River Scientific Research Institute, Wuhan 430010, China)

Abstract: Freshwater wetland plays an important role in the global nitrogen cycle. The microbe-driving nitrogen transformation is of great significance for fresh water self-purification and the control of eutrophication. In recent years, with rapid developments of molecular biology and bioinformatics technologies, functional microorganisms and microbial diversity researches in wetland ecosystems have made great achievements. Meanwhile, due to the changes of climate conditions and intensified human activities, the habitat factors of freshwater wetland system have undergone complex changes, which furtherly affect the functional microorganisms and nitrogen transformation pathways. During nitrogen cycle, nitrous oxide (N₂O) emitted is the third largest greenhouse gas following with carbon dioxide (CO₂) and methane (CH₄). Since it is closely related to the diversity and function of microorganisms, the formation mechanism and influence factors of N₂O are also widely concerned in the system. Because of the complexity of nitrogen biotransformation and unclear synergistic mechanisms of functional microorganisms, and the susceptibility to climate change and human activities, it is still necessary to study on the microbe-driven nitrogen transformation in freshwater wetland ecosystem.

Keywords: freshwater wetland; nitrogen transformation; AOB; ANAMMOX; microorganism; nitrous oxide (N₂O)

(责任编辑: 杨虹)

(上接第157页)

Study on damage and failure of gravity dam under main aftershock sequence based on NGA Model

ZHAI Yafei, BI Zhonghui, TANG Yujie, MA Tianxiao

(College of Water Conservancy and Hydropower Engineering, HoHai University, Nanjing 210098, China)

Abstract: The traditional linear elastic and elastic-plastic DP model are difficult to truly reflect the damage rule of concrete and rock when it encounters the strength beyond its tensile and compressive strength. In order to better evaluate the cumulative effect of aftershock on the damaged gravity dam structure, in this paper, the plastic damage mechanics model is used to simulate the dynamic damage of dam body, and the non-linear property of rock material is considered. The method of plastic damage mechanics is extended to rock material, the whole damage mechanics model of dam body and dam foundation is established, and the whole process of dynamic damage evolution of gravity dam is simulated. Combined with the statistical relationship between main earthquake and strong aftershock and NGA ground motion, the main aftershock sequence is constructed. The effects of single main shock, single aftershock and aftershock on the damage evolution of concrete dam foundation in strong earthquake area are studied. The results show that the effect of aftershock on plastic strain accumulation of dam foundation is significant. For the concrete gravity dam structure damaged by the main earthquake, the aftershock can cause large secondary residual deformation.

Keywords: main aftershock; concrete gravity dam; plastic damage model; NGA attenuation relationship; damage evolution

(责任编辑: 王冰伟)