

# 湿地生态系统土壤微生物研究进展\*

刘银银<sup>1,2</sup> 李峰<sup>1</sup> 孙庆业<sup>2</sup> 谢永宏<sup>1\*\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 洞庭湖湿地生态观测研究站 长沙 410125)  
(<sup>2</sup>安徽大学资源与环境工程学院 合肥 230601)

**摘要** 土壤微生物是湿地生态系统的重要组成部分, 在物质循环、能量流动等生态过程中具有重要作用. 本文综述了湿地土壤微生物功能、微生物研究方法与环境因子对微生物的作用机制等的研究现状. 微生物的功能主要体现在元素循环、物质转化、能量流动及生态修复等多个方面; 研究方法主要包括传统的微生物计数法、微生物生理指标方法及分子技术3类; 此外, 从自然因子和人为因子两方面综述了各环境因子对土壤微生物的影响及作用机制. 在今后的研究中, 需加强湿地生态系统中微生物功能机理、环境因子与微生物间关联性的研究, 同时在研究方法上应注重传统方法和分子技术的结合. 参51

**关键词** 土壤微生物; 微生物功能; 湿地生态系统; 分子技术; 环境因子

CLC S154.36

## Review on the Study of Soil Microorganisms in Wetland Ecosystems\*

LIU Yinyin<sup>1,2</sup>, LI Feng<sup>1</sup>, SUN Qingye<sup>2</sup> & XIE Yonghong<sup>1\*\*</sup>

(<sup>1</sup>Institute of Subtropical Agriculture, Key Laboratory for Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Observation and Research, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China)  
(<sup>2</sup>School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University, Hefei 230601, China)

**Abstract** As one of the most important components of the wetland ecosystem, soil microorganisms play an important role in many ecological processes including material cycle and energy flow. In this paper, we reviewed the functions of wetland soil microorganisms, related research methods, and the influencing mechanisms of environmental factors on microorganisms. The functions of soil microorganisms are mainly represented by elements cycling, material transformation, energy flow and ecological restoration, etc. The research methods of soil microorganisms mainly include traditional microorganisms counting method, microorganisms physiological indexes method, and molecular technique. The influencing mechanisms of various environmental factors on microorganisms were mainly reviewed from two aspects: natural factors and anthropic factor. Finally, further studies should be focused on the mechanisms of microorganism functions, the correlation between environmental factors and microorganisms, as well as the combination of traditional methods with molecular techniques. Ref 51

**Keywords** soil microorganism; function of soil microorganism; wetland ecosystem; molecular technique; environmental factor

CLC S154.36

土壤微生物主要包括细菌、放线菌、真菌和藻类, 是土壤生态系统的重要组成部分, 也是诸多土壤生态过程的重要影响因素. 湿地生态系统中, 土壤微生物不仅在物质循环、能量流动和系统稳定性维持等方面具有重要作用, 此外还参与其他一些生态过程, 如废物处理、生态修复、气体调节和生物多样性保护等. 如在佛罗里达国家湿地公园, 产甲烷细菌利用环境内的H<sub>2</sub>和CO<sub>2</sub>为能源, 氧化有机碳化合物如丙酸

盐和丁酸盐生成CH<sub>4</sub>气体, 对该湿地系统的物质循环和气体调节发挥了重要作用<sup>[1]</sup>. 铁氧化细菌可以将二价铁化合物氧化成三价铁化合物, 从中摄取能量用来同化CO<sub>2</sub>合成自身生长需要的物质, 同时加强系统内的物质循环<sup>[2]</sup>. 国内学者还发现铁氧化细菌具有降低水稻砷污染的作用, 铁氧化菌群通过与砷相吸附或与之共沉淀, 来降低水稻对砷的吸收, 减少砷污染对人体健康的威胁<sup>[3]</sup>. 本文以国内外大量文献资料为基础, 从湿地土壤微生物功能、微生物研究方法与环境因子对微生物的作用机理等方面对当前湿地土壤微生物的研究现状进行了总结, 并指出当前研究中的一些不足, 以期为将来的相关研究提供指导.

### 1 微生物功能

首先, 土壤微生物在湿地生态系统元素循环和物质转化等方面发挥着重要作用. 微生物分泌物和微生物死亡后从体内释放的元素, 都能直接或间接地成为环境内其他生物生

收稿日期 Received: 2012-06-08 接受日期 Accepted: 2012-07-03

\*国家重点基础研究发展计划项目(2012CB417005)、中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KZCX2-YW-435)、国家自然科学基金面上项目(31070325)资助 Supported by the National Key Basic Research and Development Program of China (No. 2012CB417005), the Key Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-YW-435), and the National Natural Science Foundation of China (No. 31070325)

\*\*通讯作者 Corresponding author (E-mail: yonghongxie@163.com)

长繁殖的营养物质。此外,微生物在生态系统内还扮演着分解者的角色,经过土壤微生物的分解代谢得到小分子物质和土壤酶等。例如,微生物是氮磷等元素生物地球化学循环的重要驱动力,如氮循环除微生物固氮作用、硝化作用等常见驱动方式外,厌氧氨氧化等特殊的驱动方式也不断被学者发现与研究<sup>[4]</sup>。又如,在红树林和草原沼泽生态系统中,微生物能加快凋落物与枯立木等物质的分解,将其转化为小分子物质供系统内其他生物所用<sup>[5]</sup>。同时,土壤微生物不仅能将自然条件下各种生物的代谢物和死体分解为简单无机物,还可以降解人工合成的各种化合物,加快系统元素循环与物质转化。

其次,土壤微生物是湿地生态系统能量流动的重要推动者。微生物通过分解动植物体碎屑或者利用一些无机化学物质如硫酸盐、磷酸盐、铁化合物等,促进能量在系统内的流动<sup>[6-7]</sup>。在某些情况下,微生物甚至具有很强的能量获取能力。研究发现在一个营养缺乏的湿地沉积物中,微生物采取氧化铁化合物的方式与其他电子终端受体竞争,来获得系统内有限能量,以维持其自身在极端环境下的生存发展<sup>[8]</sup>。

除参与系统内物质循环和能量流动外,微生物对湿地生态系统间物质和能量的交流及生物间的相互作用等过程都有影响。如依靠微生物连结植物作用所实现的污染环境的修复技术<sup>[9]</sup>、系统间的碳交换等<sup>[10]</sup>。尽管目前国内外对湿地土壤微生物功能定位的研究相对较多,但对这些功能机理的认识仍显不足。因此深入开展微生物功能机理的研究是今后湿地微生物生态学发展的一个重要方向。

## 2 湿地微生物研究方法

湿地土壤微生物的研究方法主要包括传统技术及分子技术等。传统的微生物研究方法主要包括显微镜技术、无菌操作技术和纯培养技术以及在传统方法基础上进行改良得到的方法。此外,近年来分子领域一些先进技术的引进使得当前微生物生态学研究上升到了分子水平。

### 2.1 传统微生物数量计数

传统的微生物研究方法包括显微镜技术、无菌操作技术和纯培养技术。显微镜技术使微生物群落及其个体的结构特征放大数倍,达到被肉眼直接观察的水平,显微镜技术的发明使人类打开了微观世界的大门。无菌操作技术为纯培养技术和分子技术等奠定了基础。纯培养技术则实现了微生物个体或者种群的室内培养与观察。虽然显微镜技术和纯培养技术都可用于微生物计数,但是两种方法得到的结果往往都会有出入,因为显微镜计数是直接对视野内的微生物个体进行计数,纯培养则是间接计数,通过培养基内微生物群落数来估计微生物数量情况。另外纯培养技术中人为限定培养条件,这样便会导致一些物种的富集生长,而另一些物种则无法生长<sup>[11]</sup>。同时,目前条件下不是所有的微生物都是可以培养的,因此造成二者结果上的出入。虽然纯培养技术有局限性,但是这不影响其在微生物研究中所占的地位。在显微镜与纯培养技术的基础上,相继改良出一些新的微生物计数方法,如显微镜直接染色计数、混菌法、最大可能数值法(MPN)等,都已被广泛应用于微生物数量研究。

### 2.2 微生物生理指标分析方法

目前国内外对微生物生物量、土壤酶及碳源底物代谢能力等表征土壤微生物的活性或者土壤健康状况的微生物指标关注较多。微生物生物量是系统内其他生物潜在的物质营养来源<sup>[12]</sup>,土壤呼吸可以在一定程度上表征土壤的活性,而土壤酶是土壤微生物和动植物活动的结果。微生物生物量野外测定主要是采用原位观测方法进行<sup>[13]</sup>,室内对土壤微生物生物量的检测方法相对而言比较多,如氯仿熏蒸-碳酸氢钠提取方法<sup>[14]</sup>、氯仿熏蒸-K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>浸提方法、碳同位素示踪法等<sup>[12]</sup>。对土壤呼吸作用的测定可以野外直接测定,也可以通过室内培养碱液吸收测定,目前国际上测定土壤呼吸作用使用最广泛的是静态室-气象色谱法、动态气室-CO<sub>2</sub>红外分析法等。微生物领域对土壤酶的研究主要集中于酶与微生物之间的关联性<sup>[15]</sup>。土壤酶的测定方法主要有滴定法、土壤酶活性测试盒、高效液相色谱等。如李倩茹和符夏梨采用滴定法和比色法测定过氧化氢酶、脲酶和多酚氧化酶,探索了红树林内不同微生物种类与不同土壤酶类之间的关系<sup>[16]</sup>。

近年来,一系列基于磷脂系生物细胞膜脂肪酸特性技术的引进,使微生物群落水平上的研究有所发展,磷脂脂肪酸(Phospholipid fatty acid, PLFA)技术与脂肪酸甲酯(Fatty acid methyl esters, FAMES)分析法的原理在于不同微生物生物膜中所含有的磷脂脂肪酸组成和含量不同,而这种不同具有种属特异性,因此可以作为不同种类微生物的生物标志物。如饱和脂肪酸16:0常被作为评价微生物种群总生物量的标志,对其分析便可以清晰地表征环境微生物群落结构<sup>[17]</sup>。但PLFA和FAMES的数据来源是基于纯培养所获得的个体信息组成的数据库,所以该技术方法只能针对于活细胞。Biolog系统是1991年Garland和Miss建立的一套用于研究土壤微生物群落结构和功能多样性的方法,该技术最先应用于对纯种微生物的鉴定,经过改良后被引入到土壤微生物群落代谢功能的研究。如钟继承等使用Biolog技术分析湖泊底泥疏浚前与疏浚后微生物群落功能变化,结果表明湖泊疏浚反而降低了试验区的微生物功能多样性<sup>[18]</sup>。MicroResp™是对Biolog技术的改进,结合了碳标记技术是一个独特的基于微孔板的呼吸系统。Rebekka等指出如果结合分子技术, MicroResp™分析将可以通过研究系统内被标记的碳原子的流动,解决微生物多样性与功能之间的关键性问题<sup>[19]</sup>。

### 2.3 分子技术

自然界中可培养微生物是有限的,基于显微镜技术、无菌操作技术和纯培养技术的传统微生物研究方法,只能达到一般性的描述微生物表型特征的水平,要想精细地了解微生物的群落、种群,甚至个体水平上的特征,创新和引进微生物研究方法已成为一种必然。聚合酶链式反应(Polymerase chain reaction, PCR)技术以及在此技术上发展起来的分子技术,实现了不依赖于纯培养,直接对土壤环境内微生物的研究分析,开创了土壤微生物研究的新局面<sup>[20]</sup>。这里将适用于湿地土壤微生物研究的分子技术分为两类,一类是基于分子杂交的DNA探针和基因芯片等技术, DNA探针与基因芯片是通过检测已知DNA序列的探针与目的片段的杂交信号,来获得目的片段的遗传信息。另一类是基于PCR技术的

方法,相对使用得较为广泛,通过PCR获得大量的纯的目的片段比如亚硝酸盐还原酶的基因片段nirK和nirS等,这有利于进一步对目的片段的分析测定.以PCR为基础的微生物研究方法多样,有变性梯度凝胶电泳(Denaturing gradient gel electrophoresis, DGGE)、温度梯度凝胶电泳(Temperature gradient gel electrophoresis, TGGE)、末端限制性片段长度多态性分析(Terminal restriction fragment length polymorphism, T-RFLP)、单链构象多态性分析(Single strand conformation polymorphism, SSCP)、随即扩增DNA多态性分析(Random amplified polymorphic DNA, RAPD)、长度多态PCR(Length heterogeneity PCR, LH-PCR)等.

任何一种微生物的研究方法都不是万能的,如传统微生物研究技术具有纯培养的局限性,基于微生物生物膜脂质的研究方法只能针对于活的微生物.此外,分子技术也存在其局限性.如PCR-DGGE虽然具有结果迅速、操作简便的优点<sup>[6]</sup>,但该技术研究结果的准确性受DNA提取、PCR扩增、电泳时间等多种因素的影响<sup>[21]</sup>.因此各种技术方法相互结合渗透将会是土壤微生物研究的趋势.如Furlong和Dagmara等人将分子技术和传统技术结合起来运用于土壤微生物群落研究<sup>[22-23]</sup>,发现蚯蚓、狸藻与土壤微生物群落结构和功能间存在影响,刘芳等将T-RFLP和16S rDNA 克隆文库方法结合起来,很好地诠释了黄河三角洲湿地不同土壤深度细菌和古菌群落结构的特征<sup>[24]</sup>,证明了多种技术方法结合使用的有效性.

### 3 环境因子对微生物特性的影响

影响土壤微生物群落结构、组成和多样性的环境因子有多种,可大致分为自然因子和人为因子两大类<sup>[25-26]</sup>.自然因子主要包括土壤水分、土壤营养、盐度和植被等;人为因子主要包括包括土地利用方式、施肥等.

#### 3.1 自然因子

**3.1.1 土壤水分** 水分条件是湿地生态系统中最关键的环境因子.研究表明微生物的群落结构和功能与土壤水分条件在一定范围内呈现一致的趋势,对鄱阳湖湿地土壤微生物特性的研究发现,微生物生物量和土壤呼吸作用强度,在一定范围内与土壤含水量呈显著正相关<sup>[27]</sup>.适宜的水分条件既满足了微生物生长的需求,也没有对土壤通气性造成阻碍,因此适合于微生物的生长繁殖.而在大量水分条件下如洪水、潮汐等,微生物群落特征对土壤水分的响应是复杂的,因为在湿地系统中水分条件的变异极易导致其他环境因子产生变化,诸如土壤通气性降低、pH升高、盐度变化等.对比比利时淡水沼泽和盘锦芦苇湿地的研究发现,微生物群落丰富度和微生物生物量等与水分条件呈显著负相关<sup>[28-29]</sup>,这是由于潮汐作用减少了土壤氧气含量,增加了土壤盐度,进而不利于微生物生存繁殖<sup>[30]</sup>,而完全水淹情况下土壤呼吸有可能被降低至零,也不利于微生物的生长和繁殖.

**3.1.2 土壤营养** 土壤营养是微生物群落丰富度的主要影响因素.大量实验表明在土壤营养物质丰富时,微生物群落的数量、生物量等与土壤有机碳氮、土壤总氮等明显正相关<sup>[31-32]</sup>,说明丰富的营养物质大大促进了微生物的定居、生长和繁殖<sup>[33-34]</sup>,相反,寡营养条件不利于微生物群落结构的稳

定和功能发挥.如醋酸盐是佛罗里达湿地系统寡营养区域的营养物质之一,研究发现只有利用醋酸盐的微生物容易生存下来<sup>[35]</sup>,营养缺乏导致该区土壤微生物群落结构单一,不利于微生物群落的稳定发展.

微生物的群落结构和多样性也受到土壤营养组分的调控.不同微生物类群摄取环境中的营养物质不同,例如固氮细菌以土壤氮为主要营养,甲烷细菌可以利用甲烷气体产生自身所需要的能量和营养物质,铁氧化细菌将环境内铁化合物作为能量和营养等<sup>[36]</sup>.营养源决定了土壤微生物的活性、群落结构和功能运行,随着土壤营养组分的变化,土壤微生物的数量、生物量、群落结构和功能也发生相应变化.如Barraquío等研究发现为固氮细菌提供不同营养源时,固氮细菌的固氮活性显著差异<sup>[34]</sup>.而在硫酸盐含量较低的土壤环境中,微生物可通过改变群落结构进行响应,结果是含有特异硫酸盐还原酶基因的微生物种类被选择留下来<sup>[7]</sup>.此外,营养源的梯度分布也是微生物群落结构组成和多样性的重要影响因素.在佛罗里达国家湿地公园由于附近农田营养的流失呈现磷素的梯度分布,研究发现随着梯度的增加异养微生物活性上升,自养微生物则相反,可见磷素累积促进了异养微生物繁殖而抑制了自养微生物活动<sup>[37]</sup>.

**3.1.3 盐度** 在滩涂、海岸或者盐湖等湿地生态系统内盐度变化比较显著,盐度变化容易造成植被生长状况和土壤渗透压的改变,进一步导致微生物群落特征的变化.如在黄河三角洲湿地,盐度与土壤微生物数量、活性及多样性呈显著负相关,因为随着盐度和土壤渗透压的增加,某些微生物类群无法生存而消失,进而导致微生物群落多样性下降<sup>[38]</sup>.在海岸湿地生态系统,过高的盐浓度(大于2.45%时)则抑制微生物如硫酸还原菌的生长,只有当土壤中的盐浓度小于2.28%时,硫酸还原菌才可以正常生长<sup>[29]</sup>.又如盐湖湿地,艾比湖的土壤盐度显著影响微生物的群落结构多样性和三大类微生物分布情况<sup>[39]</sup>.因此,高盐环境可能对微生物具有选择作用,不适宜该盐度环境的微生物将会被抑制或者遭到淘汰.

**3.1.4 植被** 湿地生态系统中微生物与土壤、植被组成一个功能微系统,微生物群落特征明显受到植被的影响,这可能与植被通过提供氧气、凋落物和根系分泌物等方式营造出不同的土壤环境有关.如植被覆盖区微生物的数量、呼吸作用强度和氮素转化率显著高于裸地<sup>[40]</sup>.但也有研究表明植被的出现与否并没有影响到微生物群落特征,这表明植被对微生物的作用可能还与植被类型或植被演替阶段有关<sup>[41]</sup>.如洞庭湖区不同恢复模式下(自然水域、种植芦苇、种植杨树),土壤酶活性存在显著差异.这是因为不同恢复模式下植被群落的物种组成、年龄和发育阶段不同,其分泌物的种类、数量和性质也不同,从而影响到土壤微生物<sup>[15]</sup>.植被对微生物的影响可分为抑制作用和促进作用,抑制作用主要是由于植被与土壤微生物对环境资源的竞争,促进作用主要是二者之间相互提供有益物质,植物根际分泌有机物质增加微生物密度、多样性和活性即根际效应<sup>[42]</sup>.

**3.1.5 其他** 自然界中影响微生物的环境因子除上述因子外还有很多,如pH、温度和CO<sub>2</sub>浓度等.大多数微生物如产甲烷古菌等都有自己的最适生长范围<sup>[43]</sup>,但也有生存于极端环

境的微生物,如铁氧化细菌青睐于pH值较低的环境.除温度和pH外,不同季节下土壤微生物结构也存在明显变化,但季节对微生物的影响也主要是通过改变土壤温度、湿度等环境因子来实现的<sup>[5]</sup>.可见,微生物结构和功能是多环境因子共同作用的结果,多因子条件下微生物群落特征的研究对于揭示环境因子与微生物关联性可能更有意义.

### 3.2 人为因子

**3.2.1 土地利用方式** 土地利用方式通过改变土壤养分、植被、水分等自然因子影响微生物群落结构和功能.在不同土地利用方式下,比如耕作与不耕作、水田与旱田、退林还湿等,土壤通透性、质地以及土壤营养条件发生了变化,进而影响到土壤微生物群落的生存与发展.研究发现耕作与不耕作相比,微生物群落的表型多样性和遗传多样性明显减少<sup>[44]</sup>,这主要是由于耕作降低了土壤微生物生物量碳氮和可溶性有机碳氮含量所导致的.对洞庭湖区水田与旱田微生物特征研究发现,水田微生物量碳氮磷含量显著高于旱田,且双季稻模式的微生物量大于一季稻模式,表明不同土地利用方式和耕作模式显著影响到土壤微生物生物量<sup>[45]</sup>.此外,对自然湿地和湿地过渡区的微生物群落结构研究发现,两种土地利用模式下土壤微生物特征存在显著差异<sup>[42]</sup>,因为土壤作为微生物群落的最初驱动力,其水分和营养条件的不同将导致微生物群落结构的不同.

**3.2.2 施肥** 施肥可以迅速改变土壤基底营养状况,继而对土壤微生物产生影响.研究表明使用化肥或有机肥均能改变微生物群落结构和功能多样性<sup>[46]</sup>.如施肥可显著改变淹水稻土中氨氧化细菌和古菌的群落组成.经过克隆和测序发现该水稻土中氨氧化细菌分为3个主要菌群,*Nitrosomonas communis*、*Nitrosospira 3a*和*Nitrosospira 3b*,随着施肥的增加,*Nitrosomonas communis*在表层土、根际土和非根际土的丰富度增加,但*Nitrosospira*的丰富度却是减少的,DGGE结果表明氨氧化古菌的群落组成并没有受到施肥的影响,即施肥很大程度上改变了土壤微生物的群落结构<sup>[47]</sup>.若有机肥与化肥配施效果要比单一施肥的效果显著,且中量高的有机肥处理可以显著提高微生物对碳源的利用率和微生物群落的功能多样性.适量的施肥能起到促进微生物发展的作用,但过度施肥往往会造成养分过量输入,抑制微生物的生长,不利于土壤肥力的保持和农业的可持续发展.

**3.2.3 其它** 除不同土地利用方式和施肥外,其他人类活动同样对土壤微生物的特征产生显著影响,如在三江源湿地,研究发现放牧活动中由于家畜对植被的啃食和践踏,导致微生物生物量减少<sup>[48]</sup>.此外,火烧、湿地恢复等人类活动也会影响微生物结构和功能多样性,如在洞庭湖湿地,恢复模式的不同导致土壤酶活性存在明显差异,进一步研究发现这主要是由土壤有机质含量的不同所导致的<sup>[15]</sup>.

## 4 展望

### 4.1 在微生物功能方面需加强微生物作用机理研究

湿地土壤微生物在元素循环,特别是N、C元素循环,以及系统结构稳定和功能运行中发挥了重要作用.一些微生物指标如生物量、土壤呼吸、硝化作用等被认为是评价土壤质

量的基准<sup>[49]</sup>.另外,湿地生态系统作为温室气体的源、汇与转换器,在全球变化背景下,碳循环、温室气体(CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub>、N<sub>2</sub>O)和全球变暖等问题都与土壤微生物的功能发挥密切联系<sup>[50]</sup>.尽管微生物是地球上出现最早生物,但是湿地土壤微生物的发展史还很短,深入发掘探讨微生物功能的作用机理,以及微生物对全球变化的响应,可为温室效应和碳循环等问题的解析另辟蹊径,同时还可以为湿地生态系统的保护与修复提供科学理论依据.

### 4.2 在研究技术上要注重传统方法和分子技术的结合

随着土壤微生物逐渐成为湿地系统研究的热点,除传统微生物研究方法的不断改进和创新外,其他领域特别是分子技术的应用,开创了微生物研究的新局面.但是,每种技术方法都有其优缺点和侧重点,传统的微生物研究方法只能对微生物的表型特征进行一般性描述,存在过低评估微生物群落多样性的可能性.相比传统技术方法的笼统性,分子技术则可以精细到某一类群微生物的特征,但该技术准确性仍受多种因素的影响.因此,对湿地微生物进行研究时需注重多种方法的结合使用,特别是传统方法和分子技术的结合,如显微镜技术、Boilog、宏基因组、碳原子示踪技术等相结合运用于土壤微生物群落研究,才能更好地阐释微生物群落特征和功能.

### 4.3 在微生物影响因子方面需进一步加强环境因子与湿地微生物间的关联性研究

微生物对环境因子变化比较敏感,具有很好的环境指示作用.当前湿地生态系统中,多数研究集中于水分、盐度等对微生物结构和功能多样性的影响.但除这些因子外,其他环境因子诸如泥沙淤积、氧化还原电位等对微生物特性的影响机理仍不清晰,需进一步加强.同时,湿地生态系统中,微生物、土壤及植被组成一个功能微系统,如湿地生态系统碳元素的去除率,无植被条件下显著高于有植被条件,即微生物与植被共存有助于系统内碳的保持<sup>[51]</sup>,因此只有将三者联系起来作为一个整体进行研究,才能更好地阐释微生物空间结构变化与功能发挥的内在机理.

## 参考文献 [References]

- 1 Chauhan A, Ogram A, Reddy KR. Syntrophic methanogenic associations along a nutrient gradient in Florida Everglades [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2004, **70** (6): 3475-3484
- 2 Neubauer SC, Toledo-Durán GE, Emerson D, Megonigal EJP. Returning to their roots: iron-oxidizing bacteria enhance short-term plaque formation in the wetland-plant rhizosphere [J]. *Geomicrobiol J*, 2007, **24** (1): 65-73
- 3 王兆苏, 王新军, 陈学萍, 朱永官. 微生物铁氧化作用对砷迁移转化的影响[J]. *环境科学学报*, 2011, **31** (2): 328-333 [Wang ZS, Wang XJ, Chen XP, Chen XP, Zhu YG. The effect of microbial iron oxidation on arsenic mobility and transformation [J]. *Acta Sci Circumst*, 2011, **31** (2): 328-333]
- 4 贺纪正, 张丽梅. 氨氧化微生物生态学与氮循环研究进展[J]. *生态学学报*, 2009, **29** (1): 0406-0415 [He JZ, Zhang LM. Advances in ammonia-oxidizing microorganisms and global nitrogen cycle [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, **29** (1): 0406-0415]

- 5 Benner R, Maccubbin AE, Hodson RE. Anaerobic biodegradation of the lignin and polysaccharide components of lignocelluloses and synthetic lignin by sediment micro flora [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1984, **47** (5): 998-1004
- 6 Schampelaire LD, Cabezas A, Marzorati M, Friedrich MW, Boon N, Verstraete W. Microbial community analysis of anodes from sediment microbial fuel cells powered by rhizodeposits of living rice plants [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2010, **76** (6): 2 002-2008
- 7 Steger D, Wenstrup C, Braunegger C, Deevong P, Hofer M, Richter A, Baranyi C, Pester M, Wagner M, Loy A. Microorganisms with novel dissimilatory (Bi) sulfite reductase genes are widespread and part of the core micro biota in low-sulfate peat lands [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2011, **77** (4): 1231-1242
- 8 Roden EE. Diversion of electron flow from methanogenesis to crystalline Fe (III) oxide reduction in carbon-limited cultures of wetland sediment microorganisms [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2003, **69** (9): 5702-5706
- 9 Stout LM, Nüsslein K. Shifts in rhizoplane communities of aquatic plants after cadmium exposure [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2005, **71** (5): 2484-2492
- 10 Buesing N, Gessner MO. Benthic bacterial and fungal productivity and carbon turnover in a freshwater marsh [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2006, **72** (1): 596-605
- 11 焦晓丹, 吴凤芝. 土壤微生物多样性研究方法的进展[J]. 土壤通报, 2004, **35** (6):789-792 [Jiao XD, Wu FZ. Progress of the methods for studying soil microbial diversity [J]. *Chin J Soil Sci*, 2004, **35** (6):789-792]
- 12 Kouno K, Wu J, Brookes PC. Turnover of biomass c and p in soil following incorporation of glucose or ryegrass [J]. *Soil Biol Biochem*, 2002, **34**: 617-622
- 13 Yang JS, Liu JS. Distrubution characteristics of microbial biomass carbon and dissolved organic carbon in *Deyeuxia angustifolia* marsh soils [J]. *Chin J Ecol*, 2009, **28** (8): 1544-1549
- 14 Brookes PC, Powelson DS, Jenkinson DS. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil [J]. *Soil Biol Biochem*, 1982, **14**: 319-329
- 15 杨刚, 谢永宏, 陈心胜, 侯志勇, 李峰. 洞庭湖区退田还湖后不同恢复模式下土壤酶活性的变化[J]. 应用生态学报, 2009, **20** (9): 2187-2192 [Yang G, Xie YH, Chen XS, Hou ZY, Li F. Soil enzyme activities under different restoration modes after returning farm land to lake in Dongting Lake area [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2009, **20** (9): 2187-2192]
- 16 李倩茹, 符夏梨. 红树林土壤微生物与土壤酶活性分析[J]. 广东农业科学, 2009, **7**: 93-96 [Li QR, Fu XL. Soil microorganisms and activity of soil enzymes in mangrove [J]. *Guangdong Agric Sci*, 2009, **7**: 93-96]
- 17 吴振斌, 王亚芬, 周巧红, 梁威, 贺峰. 利用磷脂脂肪酸表征人工湿地微生物群落结构[J]. 中国环境科学, 2006, **26** (6): 737-741 [Wu ZB, Wang YF, Zhou QH, Liang W He F. Microbial community structure in the integrated vertical-flow constructed wetland utilizing phospholipid fatty acids analysis [J]. *China Environ Sci*, 2006, **26** (6): 737-741]
- 18 钟继承, 刘国峰, 范成新, 白秀玲, 李宝, 尹红斌. 湖泊底泥疏浚环境效应: 对沉积物微生物活性与群落功能多样性的影响及其意义[J]. 湖泊科学, 2010, **22** (1): 21-28 [Zhong JC, Liu GF, Fan CX, Bai XL, Li B, Yin HB. Environmental effect of sediment dredging in lake: IV. Influences of dredging on microbial activity and functional diversity of microbial community in sediments and tis significance [J]. *J Lake Sci*, 2010, **22** (1): 21-28]
- 19 Artz RRE, Chapman SJ, Campbell CD. Substrate utilization profiles of microbial communities in peat are depth dependent and correlate with whole soil FTIR profiles [J]. *Soil Biol Biochem*, 2006, **38**: 2958-2962
- 20 蔡燕飞, 廖宗文. 土壤微生物生态学研究方法进展[J]. 土壤与环境, 2002, **11** (2):167-171 [Cai YF, Liao ZW. Advancement of methods in soil microbial ecology [J]. *Soil Environ Sci*, 2002, **11** (2):167-171]
- 21 赵兴青, 杨柳燕, 陈灿, 肖琳, 蒋丽娟, 马哲, 朱昊巍, 于振洋, 尹大宝. PCR-DGGE技术用于湖泊沉积物中微生物群落结构多样性的研究[J]. 生态学报, 2006, **26** (11): 3610-3616 [Zhao XQ, Yang LY, Chen C, Xiao L, Jiang LJ, Ma Z, Zhu HW, Yu ZY, Yin DB. Study on the microbial diversity in lake sediments by the method of PCR- DGGE [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, **26** (11): 3610-3616]
- 22 Furlong MA, Singleton DR, Coleman DC, Whitman WB. Molecular and culture-based analyses of prokaryotic communities from an agricultural soil and the burrows and casts of the *Earthworm lumbricus rubellus* [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2002, **68** (3): 1265-1279
- 23 Sirová D, Borovec J, Černá B, Rejmánková E, Adamec L, Verba J. Microbial community development in the traps of aquatic utricularia species [J]. *Aquat Bot*, 2009, **90**: 129-136
- 24 刘芳, 叶思源, 汤岳琴, 木田建次, 吴晓磊. 黄河三角洲湿地土壤微生物群落结构分析[J]. 应用与环境生物学报, 2007, **13** (5): 691-696 [Liu F, Ye SY, Tang YQ, Mutian JC, Wu XL. Analysis of microbial community structure in coastal wetland soil of the Yellow River delta [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2007, **13** (5): 691-696]
- 25 Peralta AL, Matthews JW, Kent AD. Microbial community structure and denitrification in a wetland mitigation bank [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2010, **76** (13): 4207-4215
- 26 Hansel CM, Fendorf S, Jardine PM, Francis CA. Changes in bacteria and archaeal community structure and functional diversity along a geochemically variable soil profile [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2008, **74** (5): 1620-1633
- 27 王晓龙, 徐立刚, 姚鑫, 于丽, 张奇. 鄱阳湖典型湿地植物群落土壤微生物量特征[J]. 生态学报, 2010, **30** (18): 5033-5042 [Wang XL, Xu LG, Yao X, Yu L, Zhang Q. Analysis on the soil microbial biomass in typical hygrophilous vegetation of Poyang Lake [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (18): 5033-5042]
- 28 Wang J, Vollrath S, Behrends T, Bodelier PLE, Muyzer G, Meima-Franke M, Oudsten FD, Cappellen PV, Laanbroek HJ. Distribution and diversity of gallionella-like neutrophilic iron oxidizers in a tidal freshwater marsh [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2011, **77** (7): 2337-2344
- 29 赵先丽, 周广胜, 周莉, 吕国红, 贾庆宇, 谢艳兵. 盘锦芦苇湿地凋落物土壤微生物量碳研究[J]. 农业环境科学学报, 2007, **26**: 127-131 [Zhao XL, Zhou GS, Zhou L, Lv GH, Jia QY, Xie YB. Soil microbial biomass C in bulrush wetland of Panjin, northeast China [J]. *J Agro-Environ Sci*, 2007, **26**: 127-131]
- 30 幸颖, 刘常宏, 安树青. 海岸盐沼湿地土壤硫循环中的微生物及其作用[J]. 生态学杂志, 2007, **26** (4): 577-581 [Xing Y, Liu CH, An SQ. Microbes

- and their functions in sulfur cycle of coastal saltmarsh sediments [J]. *Chin J Ecol*, 2007, **26** (4): 577-581]
- 31 Ma X, Chen T, Zhang G, Wang R. Microbial community structure along an altitude gradient in three different localities [J]. *Folia Microbiol*, 2004, **49** (2): 105-111
- 32 Córdova-Kreylos AL, Cao Y, Green PG, Hwang HM, Kuivila KM, Lamontagne MG, Van De Werfhorst LC, Holden PA, Scow KM. Diversity, composition, and geographical distribution of microbial communities in California salt marsh sediments [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2006, **72** (5): 2257-3366
- 33 Grossart HP, Kiørboe T, Tang K, Ploug H. Bacterial colonization of particles: growth and interactions [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2003, **69** (6): 3500-3509
- 34 Barraquio WL, Guzman MRD, Barrion M, Watanabe I. Population of aerobic heterotrophic nitrogen-fixing bacteria associated with wetland and dryland Rice [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1982, **43** (1): 124-128
- 35 Bodelier PLE, Frenzel P. Contribution of methanotrophic and nitrifying bacteria to  $\text{CH}_4$  and  $\text{NH}_4^+$  oxidation in the rhizosphere of rice plants as determined by new methods of discrimination [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65** (5): 1826-1833
- 36 Emerson D, Weiss JV, Megonigal JP. Iron-oxidizing bacteria are associated with ferric hydroxide precipitates (Fe-plaque) on the roots of wetland plants [J]. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65** (6): 2758-2761
- 37 Wright AL, Reddy KR. Heterotrophic microbial activity in northern Everglades wetland soils [J]. *Soil Sci Soc Am J*, 2001, **65**: 1856-1864
- 38 王震宇, 辛远征, 李锋民, 高冬梅. 黄河三角洲退化湿地微生物特性的研究[J]. 中国海洋大学学报, 2009, **39** (5): 1005-1012 [Wang ZY, Xin YZ, Li FM, Gao DM. Microbial community characteristics in a degraded wetland of Yellow River delta [J]. *Periodical Ocean Univ China*, 2009, **39** (5): 1005-1012]
- 39 王银山, 张燕, 谢辉, 傅德平, 高翔, 吕光辉. 艾比湖湿地不同盐碱环境土壤微生物群落特征分析[J]. 干旱区资源与环境, 2009, **23** (5): 33-137 [Wang YS, Zhang Y, Xie H, Fu DP, Gao X, Lv GH. The analysis of characteristics of the soil microorganisms in different saline and alkali environment in Aibil Lake wetland [J]. *J Arid Land Resour Environ*, 2009, **23** (5): 33-137]
- 40 Kominková D, Kuehn KA, Büsing N, Steiner D, Gessner MO. Microbial biomass, growth, and respiration associated with submerged litter of *Phragmites australis* decomposing in a littoral reed stand of a large lake [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2000, **22**: 271-282
- 41 Ahn C, Gillevet PM, Sikaroodi M. Molecular characterization of microbial communities in treatment microcosm wetlands as influenced by macrophytes and phosphorus loading [J]. *Ecol Indicators*, 2007, **7** (4): 852-863
- 42 Neubauer CS, Emerson D, Megonigal JP. Life at the energetic edge: kinetics of circumneutral iron oxidation by lithotrophic iron-oxidizing bacteria isolated from the wetland-plant rhizosphere [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2002, **68** (8): 3988-3995
- 43 项学敏, 宋春霞, 李彦生, 孙祥宇. 湿地植物芦苇和香蒲根际微生物特性研究[J]. 环境保护科学, 2004, **30** (124): 35-37 [Xiang XM, Song CX, Li YS, Sun XY. Microorganism features of *Typha latifolia* and *Phragmites australis* at rhizosphere [J]. *Environ Prot Sci*, 2004, **30** (124): 35-37]
- 44 Latour X, Corberand T, Laguerre G, Allard F, Lemanceau P. The composition of fluorescent pseudomonad populations associated with roots is influenced by plant and soil type[J]. *Appl Environ Microbiol*, 1996, **62** (7): 2449-2456
- 45 彭佩钦, 吴金水, 黄道友, 汪汉林, 唐国勇, 黄伟生, 朱奇宏. 洞庭湖区不同利用方式对土壤微生物生物量碳氮磷的影响[J]. 生态学报, 2006, **26** (7): 2261-2267 [Peng PQ, Wu JS, Huang DY, Wang HL, Tang GY, Huang WS, Zhu QH. Microbial biomass C, N, P of farmland soils in different land uses and croppingsystems in Dongting Lake region [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006, **26** (7): 2261-2267]
- 46 陈谦, 张新雄, 赵海, 官家发. 生物有机肥中几种功能微生物的研究及应用概况[J]. 应用与环境生物学报, 2010, **16** (2): 294-300 [Chen Q, Zhang XX, Zhao H, Guan JF. Advance in research and application of some functional microbes in bio-organic fertilizer [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2010, **16** (2): 294-300]
- 47 Yanan W, Xiubin K, Liqin W, Yahai L. Community composition of ammonia-oxidizing bacteria and archaea in rice field soil as affected by nitrogen fertilization[J]. *Syst Appl Microbiol*, 2009, **32**: 27-36
- 48 王长庭, 龙瑞军, 王启兰, 景增春, 施建军, 杜岩功, 曹广民. 三江源区高寒草甸不同退化演替阶段土壤有机碳和微生物量碳的变化[J]. 应用与环境生物学报, 2008, **14** (2): 225-230 [Wang CT, Long RJ, Wang QL, Jing ZC, Shi JG, Du YG, Cao GM. Changes in soil organica carbon and microbial biomass carbon at different degradation successional stages of alpine meadows in the headwater region of Three Rivers in China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2008, **14** (2): 225-230]
- 49 夏月, 朱永官. 硝化作用作为生态毒性指标评价土壤重金属污染生态风险[J]. 生态毒理学报, 2007, **2** (3): 273-279 [[Xia Y, Zhu YG. Nitrification as ecotoxicological endpoint in risk assessment of soil heavy metal pollution [J]. *Asian J Ecotoxicol*, 2007, **2** (3): 273-279]
- 50 沈菊培, 贺纪正. 微生物介导的碳氮循环过程对全球气候变化的响应[J]. 生态学报, 2011, **31** (11): 2957-2967 [Shen JP, He JZ. Responses of microbes-mediated carbon and nitrogen cycles to global climate change [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (11): 2957-2967]
- 51 Baptista JDC, Donnelly T, Rayne D, Davanport RJ. Microbial mechanisms of carbon removal in subsurface flow wetlands [J]. *Water Sci Technol*, 2003, **48** (5): 127-134