

崇明东滩不同演替阶段湿地土壤有机碳汇聚能力的差异性及其微生物机制

张艳楠, 李艳丽, 王磊*, 陈金海, 胡煜, 付小花, 乐毅全

(同济大学环境科学与工程学院 污染控制与资源化研究国家重点实验室, 上海 200092)

摘要:旨在阐明崇明东滩不同演替阶段湿地土壤有机碳汇聚能力的差异性及其机制, 以期优化湿地的管理与保育措施, 进而保持和提升湿地的碳汇功能提供理论指导和决策依据。研究结果表明, 4 个不同演替阶段湿地土壤有机碳含量和微生物呼吸强度有显著差异($P<0.05$), 中高潮滩处的土壤有机碳汇聚能力最高, 这是由于其具有较高的有机碳输入(植物枯落物)和相对较低的碳输出(土壤呼吸)。PCR-DGGE 分析和系统进化树结果表明, 4 个不同演替阶段土壤的微生物群落结构存在差异, 一些特异性优势菌的存在可能是影响土壤微生物呼吸强度, 并最终影响土壤有机碳汇聚能力的重要原因。出现在高潮滩的噬纤维菌和假单胞属菌具有较高降解纤维素等有机质的能力, 它们的存在可能强化了高潮滩的土壤呼吸作用, 从而降低了高潮滩土壤的有机碳汇聚能力。

关键词:优势菌; 微生物群落; 土壤微生物呼吸; 土壤有机碳; 滨海湿地

中图分类号:S153.6 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2012)03-0631-07

Variability in Organic Carbon Storage Capability of Soils at Different Successional Stages in Chongming Dongtan Wetland and Its Microbial Mechanism

ZHANG Yan-nan, LI Yan-li, WANG Lei*, CHEN Jin-hai, HU Yu, FU Xiao-hua, LE Yi-quan

(State Key Laboratory of Pollution Control and Resources Reuse, College of Environmental Science and Engineering, Tongji University, Shanghai 200092, China)

Abstract: Chongming Dongtan is a young tidal wetland at Yangtze Estuary, which has important ecological and environmental functions, such as sequestration of organic carbon and alleviation of CO₂ emission. Currently, the wetland is undergoing a rapidly successional process. The soil organic carbon storage capability may vary at different successional stages due to their different soil properties and vegetation type. The aim of this study was to clarify the variability in soil organic carbon storage capability in Chongming Dongtan tidal wetland at different successional stages and its mechanisms. The work will provide a theoretic guide for optimizing the pattern of the wetland to maintain and improve its organic carbon storage capability. The results showed that the soil organic carbon (SOC) and soil microbial respiration (SMR) varied significantly ($P<0.05$) among different successional stages. The middle/high tidal flat had the highest SOC due to its relatively high organic carbon input from plant litter and lower carbon output from SMR, indicating middle/high tidal flats have a relatively high organic carbon storage capability. PCR-DGGE and phylogenetic analysis revealed that the bacterial community structure along the successional stages varied due to their different soil phycochemical properties. Some dominant and unique bacteria inhabited in the tidal zone may influence the SMR. Uncultured *Cytophagales* bacterium and *Pseudomonas* sp., which were primarily found in higher tidal flat, were efficient in the degradation of complex organic molecules such as cellulose, thus strengthened the SMR and ultimately reduced the soil organic carbon storage capability there.

Keywords: dominant bacteria; microbial community; soil microbial respiration; soil organic carbon; tidal wetland

收稿日期: 2011-08-23

基金项目: 科技部科技支撑重大项目(2011BAK69B13); 上海市科委重大科技攻关项目(10dz1200903)

作者简介: 张艳楠(1988—), 女, 山东菏泽人, 在读硕士研究生, 主要从事环境污染防治与生物修复的研究工作。E-mail: muyingmu@126.com

* 通讯作者: 王磊 E-mail: celwang@yahoo.com

全球气候变化日渐成为人们关心的一个重大问题,大气中日益增加的 CO_2 可能会导致气候的变暖并且对陆地生态系统的平衡及其功能产生不利影响。土壤生态系统是重要的“碳库”,并且和大气中的碳存在一个动态平衡。每年土壤通过土壤呼吸输出的碳达 $77 \times 10^{15} \text{ g}^{[1]}$,所以土壤呼吸强度的微小变化都会影响到大气中 CO_2 的浓度和全球的碳循环过程^[2]。土壤呼吸和微生物活动密切相关,且微生物呼吸(SMR)与土壤呼吸成一定比例,是土壤呼吸的重要组成部分^[3]。

湿地生态系统初级生产力较高,且由于常年水淹、低温等导致土壤微生物活性较弱,土壤有机质分解速率较慢,因此湿地土壤能储存大量的有机碳^[2],被认为是一个“碳汇”。目前多数湿地碳汇的研究主要集中于内陆湿地生态系统如泥炭地和苔原地^[4-5],这是由于内陆湿地形成的时间较长,演替过程较慢,长时间的厌氧环境导致了有机物的大量积累。但对于滨海湿地的碳储存能力研究较少,这可能是由于滨海湿地较高的演替速率导致其历史较短,绝对碳储存量不高。然而,相较内陆湿地,滨海湿地具有更高的初级生产量,所以其积累有机物的速率也许会更高。随着大气中 CO_2 浓度的不断升高,人们对于滨海湿地作为“碳汇”功能的研究日益增多。Choi 等发现滨海湿地是一个很重要的“碳汇”,但有成陆趋势^[6];张士萍等研究了不同滨海湿地碳储存能力的差异^[7];李艳丽等研究了微生物活性对土壤碳储存能力的影响^[8]。滨海湿地处于一个不断演替的过程^[9],伴随着植被类型和土壤理化因素的变化,微生物的活性和土壤呼吸也会随

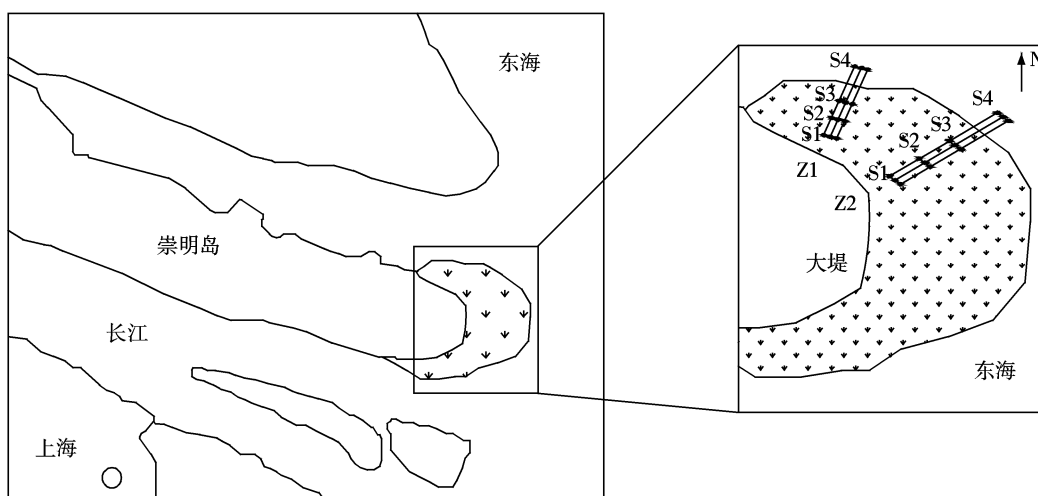
之变化,这都会导致不同演替阶段土壤碳储存能力的差异^[9],然而目前这方面的研究较少。

长江口崇明东滩是重要的国际湿地保护区,拥有独特的自然环境,具有重要的生态环境功能。很多学者已对其进行了大量研究,主要集中于崇明东滩生物多样性的保护^[10],互花米草入侵及其影响^[11],营养盐和重金属沉积分布^[12],也有部分涉及碳通量的监测和有机碳储存能力及相应机理探讨^[8,13]。目前崇明东滩仍然处于快速演替过程中,不同演替阶段的湿地植被类型和土壤性质都存在差异,这些差异可能会对土壤微生物活性和土壤呼吸产生影响,最终影响土壤的有机碳汇聚能力。阐明不同发育阶段崇明东滩湿地土壤有机碳汇聚能力的差异性及其微生物机制可以丰富滨海湿地碳循环的研究,同时将为东滩湿地的动态保护与合理利用提供理论指导和决策依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域与样点设置

崇明东滩(图1)位于长江入海口,崇明岛最东端,总面积达 718.97 km^2 ($31^\circ 25' \text{ N} \sim 31^\circ 38' \text{ N}$, $121^\circ 50' \text{ E} \sim 122^\circ 05' \text{ E}$),是长江口地区规模最大、发育最完善的河口型潮汐滩涂湿地。由于长江水携带的大量泥沙在此沉积,崇明岛还在以高淤涨速率向中国东海延伸,因此滩涂湿地处于快速演替过程中。崇明东滩是东亚最大的天然鸟类迁徙地之一,属亚热带大陆性季风气候,年降水量 1117.1 mm ,夏季降水量占全年的 60% 左右^[14],年均气温为 $15 \sim 16^\circ \text{ C}$ 。



S1 芦苇/米草带; S2 米草/芦苇带; S3 海三棱藨草带; S4 光滩带

图1 崇明岛东滩滨海湿地土壤采样点分布示意图

Figure 1 Map of study areas in Dongtan of Chongming Island

崇明东滩植被覆盖面积达 2 751.39 hm², 潮滩湿地地貌分带明显, 并伴有典型的自然生物群落演替系列, 沿高程降低方向, 植物群落依次是芦苇(*Phragmites australis*)、互花米草(*Spartina alterniflora*)混合带, 海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)带, 光滩无植物带^[14]。

本实验在崇明东滩自然演替带选取了两块平行研究区域 Z1 和 Z2, 在每个样区内垂直海岸线设置了 3 条平行线, 并在每条平行线上选取了 4 个间隔为 100 m 的采样区 S1、S2、S3、S4, 它们分别位于高潮滩、中潮滩、低潮滩和光滩(图 1)。各样区植物群落组成及土壤理化性质在前期研究中已有表述^[8,15], 具体情况见表 1。

1.2 样品采集与预处理

于不同季节(4、7、9、12 月)在各采样点梅花状采取 500 g 表层土壤样品(5~20 cm), 混合后采用四分法采取一个土样。此外, 现场在各植物为优势种的区域, 分别布置 3 个 1 m² 的样方, 测定样方内植物数量, 以备后续的植物量测定。一部分新鲜土样用于测定土壤微生物量(SMB)和土壤微生物呼吸(SMR), 一部分保存于-80 ℃冰箱内用于 DNA 提取和分子生物分析, 其余在室温下风干、粉碎、过筛, 保存于 4 ℃冰箱, 待测土壤有机碳等指标。

1.3 实验方法

土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)采用总有机碳分析仪(日本岛津 TOC-VCPN)进行测定, 平均绝对误差不超过 5%。

土壤微生物量(Soil microbial biomass, SMB)测定采用三磷酸腺苷法(ATP)^[16], 采用 Profile-1 生物发光仪快速测定土壤中的微生物量。

土壤微生物呼吸强度(Soil microbial respiration, SMR)的测定在原有室内培养法的基础上^[17], 采用气相色谱(GC214B, SHIMADZU)替代 NaOH 溶液检测 CO₂^[18]。

植被生物量通过单位面积植株数、株高、植被重量及植被盖度等求得。

土壤总 DNA 提取采用美国 OMIGA 公司的土壤样品总 DNA 小量提取试剂盒。

土壤原核微生物群落结构分析采用 PCR-DGGE 技术分析土壤原核微生物群落结构。提取物 16S rDNA 在 V3 区进行 PCR 扩增, 用 341f 和 534r 作为引物^[19]。扩增产物采用变性梯度凝胶电泳(DGGE)进行电泳, 电泳仪采用 Dcode™ Universal Mutation Detection System (Bio-Rad, 美国伯乐公司), 变性梯度为 35%~65%, 电泳结束后采用 SYB green I 染色。

DGGE 图谱中的主要条带进行割胶回收, 扩增割胶纯化(上海博大公司纯化试剂盒)后的 PCR 产物连接到载体 pMD18-T 系统 (Takara Biotechnology, 日本)、转化(top10 单菌株制备感受态)、克隆(克隆产物的 PCR 引物为该载体的通用引物, 进行鉴定), 克隆产物由英骏公司进行测序分析。

1.4 统计方法

采用 SPSS 13.0 统计软件对所测定的数据进行单因素方差分析(ANOVA), Duncan 多重比较($P=0.05$)。

微生物群落的多样性通过香浓指数 (Shannon-weiner index) 计算:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

式中: H 为香浓指数; S 为 DGGE 胶带上的条带数; P_i 由 $P_i = n_i / n'$ 得来, 其中 n_i 和 n' 分别是光密度曲线上对应的峰高和总高。

2 结果与讨论

2.1 不同演替阶段湿地土壤有机碳储量和微生物呼吸的差异性

土壤作为“有机碳库”, 其碳汇聚能力可以用土壤有机碳(SOC)来表征。从图 2 可见, 不同演替阶段土壤中 SOC 含量差异显著。总体来说, 土壤中的有机碳含量随高程的增加而增加, 高、中潮滩储存了较多的有机碳。其中, 中高潮滩 S2 样区的有机碳储量最高, 达到了 11.05 g·kg⁻¹。

表 1 不同演替阶段土壤样区植物群落与土壤性质差异^[8,15]

Table 1 Differences in vegetation type and soil characteristic of the four sites on different developing stage

采样区	植物类型	高程/m	含盐量/g·kg ⁻¹	含水率/%	TN/mg·kg ⁻¹	Av P/mg·kg ⁻¹
S1	芦苇/米草混合带	3.6	5.08±1.03	33.96±7.38	318.7±8.1	6.43±0.26
S2	米草/芦苇混合带	3.4	4.77±0.90	38.77±2.87	305.3±11.8	6.19±0.17
S3	海三棱藨草	3.3	5.34±0.53	42.68±2.36	258.7±7.2	6.91±0.54
S4	无植被	2.4	7.64±0.90	37.86±5.96	220.8±9.0	5.38±0.31

注: TN 为总氮, Av P 为速效磷。

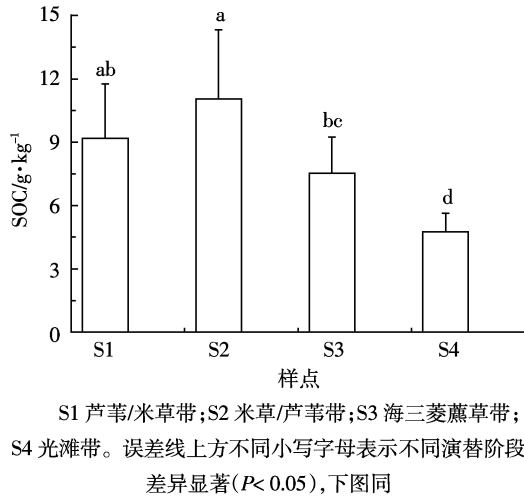


图2 不同演替阶段土壤 SOC 的变化(mean+SD)

Figure 2 Comparison of soil organic carbon of different successional stages

在湿地生态系统中,有机碳库的平衡由其输入和输出共同决定,其输入主要来自于植物枯落物中的有机质,湿地系统中的植被量决定了 SOC 的含量。研究区域中的植被都是一年生植物,所以其植被量可一定程度代表进入土壤系统的有机碳量。图 3 的结果显示,从 S1 到 S4,植被量是递减的,意味着有机碳输入量逐步递减。但是,样区 S1 处的土壤有机碳并不是最高的,而是 S2 处积累了最多的 SOC。

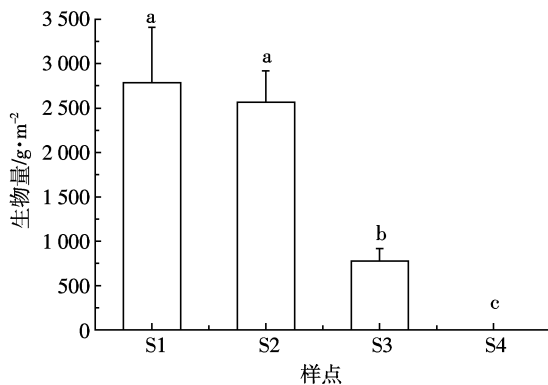


图3 不同演替阶段地上植被生物量的变化(mean+SD)

Figure 3 Comparison of phytomass of different successional stages

以上结果说明,湿地系统的最终碳储量可能和碳的输出有关。土壤中碳的输出被定义为土壤呼吸,它和微生物的活动密切相关^[3],所以本文测定了湿地土壤的微生物呼吸(SMR),以分析不同发育阶段土壤系统的碳输出差异性。图 4 的结果显示从 S1 区到 S4 区 SMR 呈明显下降趋势,且样区间的差异显著 ($P=0.006$

<0.05)。相对 S2 样区, S1 处有较高的植物量,这意味着较多的碳输入,但是其碳输出(SMR)同样也较高。且 S1 与 S2 间的 SMR 之比显著高于植物量之比(图 3 和图 4),从而导致 SOC 在 S2 处达到最大值。

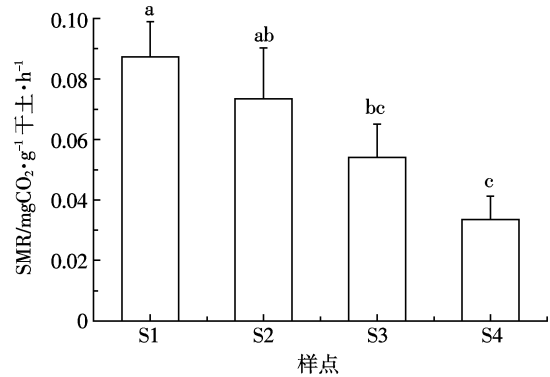


图4 不同演替阶段土壤 SMR 的变化(mean+SD)

Figure 4 Comparison of soil microbial respiration of different successional stages

土壤系统的有机碳汇聚能力由碳的输入和输出因素共同决定,崇明东滩不同演替阶段的土壤系统具有不同的植被量和 SMR, 这些差异最终决定了中/高潮滩具有较高的有机碳汇聚能力。

2.2 不同演替阶段湿地土壤微生物特性的差异性及其对 SMR 的影响

微生物是生态系统中物质循环和转化过程中重要的驱动力^[20-21]。微生物量(SMB)和微生物群落的组成可在一定程度上表征微生物的特征^[22],它们可能会对 SMR 产生影响。为阐明导致土壤微生物呼吸差异性的微生物机制,本文研究了这两个微生物因素。

图 5 结果显示,不同发育阶段土壤微生物量虽然不存在显著性的差异,但是呈现 S2>S3>S1>S4 的趋势,其与 SMR 的变化趋势并不一致。这说明 SMB 可

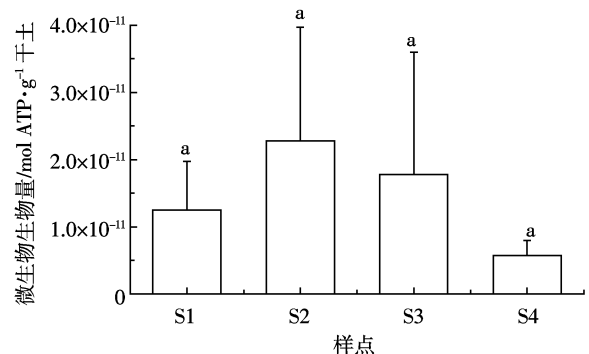


图5 不同演替阶段土壤 SMB 的变化(mean+SD)

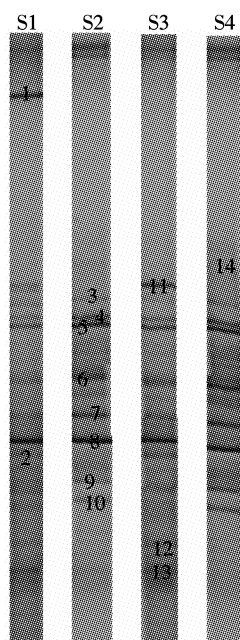
Figure 5 Comparison of soil microbial biomass of different successional stages

能并不是决定 4 个样区处 SMR 差异的主要微生物因素,微生物群落结构的差异可能起到了更为重要的作用。

采用 PCR-DGGE 技术分析了土壤中微生物群落的组成和差异。PCR 扩增总 DNA 的 16S rDNA,产物通过 DGGE 电泳后获得不同发育阶段 4 种土壤细菌 16S rDNA 的 DGGE 指纹图谱(图 6),不同土壤样品,其 DGGE 条带的数目以及各条带的信号强度和迁移率存在一定程度的差异,这说明不同样区内的微生物群落结构和多样性存在差异。

不同发育阶段土壤样品的微生物多样性采用香浓指数分析,结果如表 2 所示,S2 和 S4 处的微生物多样性低于其他样区。相对 S2 区,S3 区的土壤具有较高的微生物多样性,可是其对应的 SMR 却低于 S2,这说明土壤系统中微生物群落的结构组成以及一些特异性细菌的存在也许是与 SMR 更为相关的因素。

为了进一步揭示各土壤样品中原核微生物种群的差异,对 PCR-DGGE 图谱中各显著条带(1~14)割胶纯化、连接转换、克隆测序并将测序结果于 BLAST 基因库中进行比对分析,所有序列相似性均高于 98%。为了分析它们的关系,将全部序列比对后构建系统进化树(图 7),得到土壤样品的系统进化信息。



图谱上的数字代表割胶、回收及克隆的显著条带

图 6 不同演替阶段土壤样品的 DGGE 指纹图谱

Figure 6 DGGE band profiles of different soil samples at different successional stages

表 2 不同演替阶段土壤样品的香浓指数

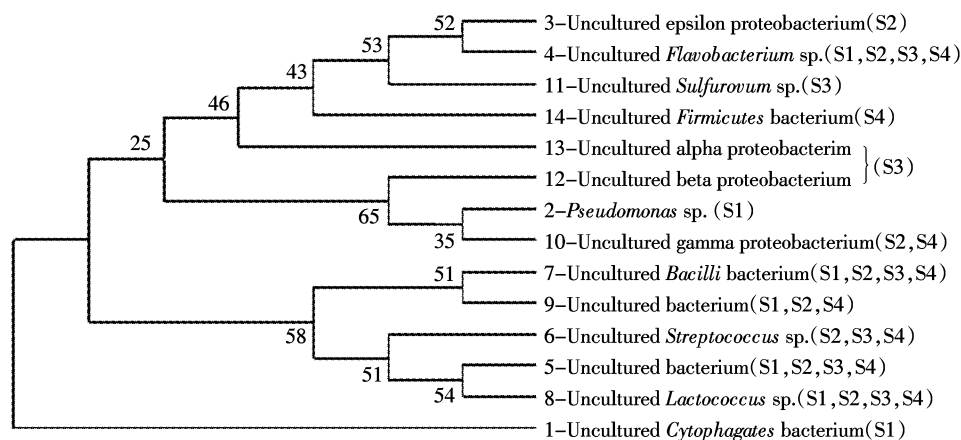
Table 2 Shannon-Weiner diversity index of soil samples at different successional stages

样区编号	DGGE 条带数	香浓指数 H'
S1	41	3.176
S2	21	1.439
S3	32	2.072
S4	17	1.416

4 个样区间,共有的微生物种群有产黄菌(*uncultured Flavobacterium* sp.)(band4),不可培养菌(*uncultured bacterium*)(band5),链球菌(*uncultured Lactococcus* sp.)(band8)。此外,S1 处的特异性菌为噬纤维菌(*Cytophagales bacterium*)(band 1)和假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)(band 2)。S2 处的特异菌为不可培养 ϵ -变形菌类群(*uncultured ϵ -Proteobacterium*)(band 3)。S3 区的特异菌为 *uncultured Sulfurovum* sp.(band 11),*uncultured α,β -Proteobacterium* (band 13、band 12),其中优势菌为 *Sulfurovum* sp.(其条带最亮)。S4 区的特异菌 *uncultured Firmicutes* 菌类(band 14)。以上测序结果进一步表明,不同发育阶段的土壤系统中微生物群落的组成存在差异,并且一些优势种群的存在会对 SMR 产生重要的影响。

噬纤维菌(*Cytophagales bacterium*)和假单胞菌(*Pseudomonas* sp.)是 S1 处的特异性菌,且均为优势菌(条带光亮),它们都是好氧的、有机化能营养型细菌,易于利用有机质作为营养基质^[23]。一些噬纤维菌类的细菌是典型的陆生和水生细菌^[24],并且有很强的降解复杂有机物如纤维素的能力,所以可能会对植物枯落物的分解有重要作用^[25-26]。此外,一种从假单胞菌株种提取的乙酸脱氢酶可以降解多类复杂有机物例如芳香剂、含苯环和脂肪类的化学物^[27],这说明假单胞菌可能会是一种有效降解复杂有机物例如木质素的细菌类群。这些高效异养代谢菌的出现可能是 S1 处土壤微生物呼吸最强的重要原因。

文献报道一些隶属于 ϵ -变形菌属的细菌由于可以分泌特异性的酶,具有一定的固定 CO_2 的能力^[28]。S2 处存在特异性的 ϵ -变形菌属的细菌而没有噬纤维菌和假单胞菌属细菌,这说明特异性菌的差异可能是 S2 处的 SMR 低于 S1 样区的重要原因。样区 S3 处虽然存在特异性 α,β -变形菌属细菌,它们也是一类有效降解有机物的种群,但在此处并不是优势菌(条带颜色暗淡,不明显)相反,隶属于 ϵ -变形菌属的 *Sulfurovum* 菌是优势菌,而如前所述,一些 ϵ -变形菌属的细菌具



该聚类树采用 MEGA 4 软件建立

图 7 不同演替阶段土壤样品 DGGE 图谱中测序条带的聚类树分析

Figure 7 Phylogenetic tree based on sequences derived from DGGE bands of soils at different succession stages

有固定 CO_2 的能力,因此 S3 处的呼吸较弱。

这些结果表明,不同发育阶段的湿地土壤系统中的微生物种群组成存在差异,一些优势菌的存在可能会影响系统的 SMR。S1 处因为具有特异性的有效降解有机物的好氧型、有机化能营养型细菌,SMR 达到了最高值。

在湿地生态系统中,随着湿地的发育,微生物和其周围的环境组成了一个有机整体,它们相互影响并存在密切的联系。不同演替阶段的湿地土壤由于存在植被差异,以及高程差异导致的滞水时间差异,其土壤理化性质可能有较显著差异,这些可能是导致土壤微生物结构差异的重要原因。从表 1 的结果可知,S1 样区处的土壤含水率最低,而含 N 量最高。这可能是由于 S1 处高程较高,有退化成陆的趋势,滞水时间相对较短,导致土壤含水率最低。同时由于其最靠近 98 大堤,堤内农田的施肥活动等会增加 S1 处土壤中 N、P 等营养元素的含量。较低的含水率和较高的含 N 量将为一些特异性的高异养好氧微生物的存在和繁殖提供适合的环境条件^[8,29],而这可能促进了该区域的土壤微生物呼吸强度。

3 结论

(1)崇明东滩不同发育阶段湿地土壤有机碳汇聚能力存在显著差异,中高潮滩(S2)土壤具有最高的有机碳汇聚能力,这与其相对较高的碳输入(植物枯落物)和相对较低的碳输出(SMR)有关。

(2)不同发育阶段湿地土壤中优势微生物组成存在差异,可能是导致不同演替阶段湿地土壤 SMR 差异的重要因素。高潮滩(S1)处存在的特异性优势菌噬

纤维菌和假单胞菌,均属于典型的好氧有机化能营养型细菌,具有较强的降解纤维素等有机质的能力,可能是高潮滩土壤微生物呼吸强度最高的重要原因。

(3)高潮滩土壤中高效好氧异养代谢菌的出现可能和高潮滩有退化成陆趋势(滞水时间减少),以及内陆农业污染扩散有关。其具体原因正在验证。

参考文献:

- [1] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, 9:23-36.
- [2] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48:7-20.
- [3] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A review of methods and observations[J]. *Biogeochemistry*, 2000, 48:115-146.
- [4] Kraigher B, Stres B, Hacin J, et al. Microbial activity and community structure in two drained fen soils in the Ljubljana Marsh[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38:2762-2771.
- [5] Strom L, Ekberg A, Mastepanov M, et al. The effect of vascular plants on carbon turnover and methane emissions from a tundra wetland[J]. *Global Change Biology*, 2003, 9:1185-1192.
- [6] Choi Y, Wang Y, Hsieh Y P, et al. Vegetation succession and carbon sequestration in a coastal wetland in northwest Florida: Evidence from carbon isotopes[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, 15:311-319.
- [7] Zhang S P, Wang L, Hu J J, et al. Organic carbon accumulation capability of two typical tidal wetland soils in Chongming Dongtan, China[J]. *Journal of Environmental Sciences-China*, 2011, 23:87-94.
- [8] Li Y L, Wang L, Zhang W Q, et al. Variability of soil carbon sequestration capability and microbial activity of different types of salt marsh soils at Chongming Dongtan[J]. *Ecological Engineering*, 2010, 36:1754-1760.
- [9] Brevik D C, Hobbie J A. A 5000 year record of carbon sequestration from a coastal lagoon and wetland complex, Southern California, USA[J].

Catena, 2004, 57: 221–232.

- [10] 蔡音婷, 干晓静, 马志军. 鸟类调查的样线法和样点法比较: 以崇明东滩春季盐沼鸟类调查为例[J]. 生物多样性, 2010, 18(1): 44–49.
CAI Yin-ting, GAN Xiao-jing, MA Zhi-jun. A comparison of line transect and point count surveys: A case study of spring salt marsh birds at Chongming Dongtan[J]. *Biodiversity Science*, 2010, 18(1): 44–49.
- [11] 王 卿. 互花米草在上海崇明东滩的入侵历史、分布现状和扩张趋势的预测[J]. 长江流域资源与环境, 2011, 20(6): 690–696.
WANG Qing. *Spartina alterniflora* invasion in Chongming Dongtan, Shanghai: History, status and prediction[J]. *Resource and Environment in the Yangtze Basin*, 2011, 20(6): 690–696.
- [12] 全为民, 李春鞠, 沈鑫绿, 等. 崇明东滩湿地营养盐与重金属的分布与累积[J]. 生态学报, 2006, 26(10): 3324–3331.
QUAN Wei-min, LI Chun-ju, SHEN Ang-lü, et al. Distribution and accumulation of nutrients and heavy metals in Dongtan wetlands on Chongming Island, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(10): 3324–3331.
- [13] 郭海强. 长江河口湿地碳通量的地面监测及遥感模拟研究 [D]. 上海: 复旦大学, 2010.
GUO Hai-qiang. Carbon fluxes over an estuarine wetland: In situ measurement and modeling[D]. Shanghai: Fudan University, 2010.
- [14] 王红丽, 肖春玲, 李朝君, 等. 崇明东滩湿地土壤有机碳的空间分异特征及影响因素[J]. 农业环境科学学报, 2009, 28(7): 1522–1528.
WANG Hong-li, XIAO Chun-ling, LI Chao-jun, et al. Spatial variability of organic carbon in the soil of wetlands in Chongming Dongtan and its influential factors[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2009, 28(7): 1522–1528.
- [15] Li Y L, Wang L, Zhang W Q. et al. The variability of soil microbial community composition of different types of tidal wetland in Chongming Dongtan and its effect on soil microbial respiration[J]. *Ecological Engineering*, 2011, 37(9): 1276–1282.
- [16] 姚槐应, 黄昌勇, 等. 土壤微生物生态学及其实验技术[M]. 北京: 科学出版社, 2006: 143–144.
YAO Huai-ying, HUANG Chang-yong, et al. Soil microbial ecology and experiment technology[M]. Beijing: Science Press, 2006: 143–144.
- [17] 范志平, 王 红, 邓东周, 等. 土壤异养呼吸的测定及其温度敏感性影响因子[J]. 生态学杂志, 2008, 27(7): 1221–1227.
FAN Zhi-ping, WANG Hong, DENG Dong-zhou, et al. Measurement methods of soil heterotrophic respiration and key factors affecting the temperature sensitivity of the soil heterotrophic respiration [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(7): 1221–1227.
- [18] 陈金海, 李艳丽, 王 磊, 等. 两种基于芦苇秸秆还田的改良措施对崇明东滩围垦土壤理化性质和微生物呼吸的影响[J]. 农业环境科学学报, 2011, 30(2): 307–315.
CHEN Jin-hai, LI Yan-li, WANG Lei, et al. Effect of two improving measures based on returning phragmites communis straw on soil physicochemical properties and microbial respiration of the reclaimed lands in Chongming Dongtan, China[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2011, 30(2): 307–315.
- [19] Muyzer G, De Waal E C, Uitterlinden A G. Profiling of complex microbial populations by denaturing gradient gel electrophoresis analysis of polymerase chain reaction–amplified genes coding for 16S rRNA[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 59: 695–700.
- [20] Smith J L, Paul E A. The significance of soil microbial biomass estimations[J]. *Soil Biochemistry*, 1990, 6: 357–396.
- [21] Kennedy A C, Papendick R I. Microbial characteristics of soil quality [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 1995, 50: 243–248.
- [22] Lovell R D, Jarvis S C, Bardgett R D. Soil microbial biomass and activity in long-term grassland: Effects of management changes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27: 969–975.
- [23] Eiler A, Langenheder S, Bertilsson S, et al. Heterotrophic bacterial growth efficiency and community structure at different natural organic carbon concentrations[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69: 3701–3709.
- [24] Christensen P J. The history, biology and taxonomy of the cytophaga group[J]. *Canadian Journal of Microbiology*, 1977, 23: 1599–1653.
- [25] Kirchman D L. The ecology of cytophaga–flavobacteria in aquatic environments[J]. *Fems Microbiology Ecology*, 2002, 39: 91–100.
- [26] Reichenbach H, Dworkin M. The order cytophagales[M]//Balows A, Truper, H G, Dworkin M, et al. The Prokaryotes. New York: Springer-Verlag, 1991: 356–379.
- [27] Bradshaw C W, Fu H, Shen G J, et al. A *Pseudomonas* sp. alcohol dehydrogenase with broad substrate specificity and unusual stereo specificity for organic synthesis[J]. *Journal of Organic Chemistry*, 1992, 57: 1526–1532.
- [28] Hügler M, Wirsén C O, Fuchs G, et al. Evidence for autotrophic CO₂ fixation via the reductive tricarboxylic acid cycle by members of the epsilon subdivision of proteobacteria[J]. *Journal of Bacteriology*, 2005, 187(9): 3020–3027.
- [29] Henriksen T M, Breland T A. Nitrogen availability effects on carbon mineralization, fungal and bacterial growth, and enzyme activities during decomposition of wheat straw in soil[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, 31: 1121–1134.