

刈草种林对滨海湿地土壤氨氧化微生物丰度的影响^①

叶瑞超^{1,2}, 叶桂萍^{3,4}, 杨平^{1,2}, 冯蒙蒙^{1,2}, 韩风毅^{1,2}, 成于恒^{1,2}, 贺纪正^{1,2}, 林永新^{1,2*}

(1 湿润亚热带山地生态国家重点实验室培育基地, 福州 350007; 2 福建师范大学地理科学学院, 福州 350007; 3 闽江学院地理与海洋学院, 福州 350108; 4 自然资源部东南生态脆弱区监测修复工程技术创新中心, 福州 350001)

摘要: 依托福建省闽江河口鱗鱼滩湿地建立的短叶茛苳本地植物、互花米草入侵和互花米草刈割种植红树林(刈草种林)样地, 利用实时定量 PCR 方法, 研究互花米草入侵和刈草种林对土壤氨氧化微生物丰度的影响。结果表明, 植被类型和季节变化均显著影响土壤理化性质, 互花米草入侵提高土壤硝态氮含量, 刈草种林则降低硝态氮含量。冬季土壤 pH、有机碳、全氮和铵态氮含量均显著高于夏季, 盐度则显著低于夏季。植被类型显著影响氨氧化古菌(AOA)和氨氧化细菌(AOB)丰度, 主要表现为刈草种林显著降低 AOA 丰度, 但显著增加冬季 AOB 丰度。虽然植被类型对完全氨氧化菌的影响相对较小, 但互花米草入侵显著降低冬季完全氨氧化菌 clade A 丰度。季节变化仅显著影响 AOB 丰度, 主要表现为 3 种植被类型冬季的 AOB 丰度均高于夏季。综上, 刈草种林生态恢复措施显著降低 AOA 丰度, 提高冬季 AOB 丰度, 且降低土壤硝态氮含量, 可能对土壤的硝化过程产生重要影响。

关键词: 河口湿地; 植被类型; 季节; 氨氧化微生物; 完全氨氧化菌

中图分类号: S154.36 文献标志码: A

Effects of Replacing *Spartina alterniflora* with *Kandelia obovata* on Abundance of Soil Ammonia-oxidizing Microorganism in Coastal Wetland

YE Ruichao^{1,2}, YE Guiping^{3,4}, YANG Ping^{1,2}, FENG Mengmeng^{1,2}, HAN Fengyi^{1,2}, CHENG Yuheng^{1,2}, HE Jizheng^{1,2}, LIN Yongxin^{1,2*}

(1 Cultivation Base of State Key Laboratory for Subtropical Mountain Ecology, Fuzhou 350007, China; 2 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China; 3 School of Geography and Oceanography, Minjiang University, Fuzhou 350108, China; 4 Southeast Ecological Fragile Area Monitoring and Restoration Engineering Innovation Center, Ministry of Natural Resources, Fuzhou 350001, China)

Abstract: This study aimed to examine the impact of *Spartina alterniflora* invasion and the replacement of *Spartina alterniflora* with *Kandelia obovata* (*K.obovata* restoration) on the abundance of soil ammonia-oxidizing microorganisms through real-time quantitative PCR analysis. Soil samples were collected from a native *Cyperus malaccensis* site, an area invaded by *S.alterniflora*, and a site undergoing *K.obovata* restoration in the Mingjiang River estuary, Fujian Province. The results revealed that significant impacts of both plant species and seasonal variations on soil physicochemical properties, wherein *S.alterniflora* invasion increased nitrate content, whereas *K.obovata* restoration decreased it. Soil pH, organic carbon, total nitrogen and ammonium nitrogen contents exhibited significant increases during winter compared to summer, while salinity demonstrated the opposite trend. Plant species had a significant impact on the abundance of ammonia-oxidizing archaea (AOA) and bacteria (AOB), with *K.obovata* restoration decreasing AOA abundance while increasing AOB abundance in winter. Although the influence of plant species on comammox *Nitrospira* was comparatively weaker, *S.alterniflora* invasion substantially reduced the abundance of comammox *Nitrospira* clade A. Seasonal variations significantly influenced the abundance of AOB, which exhibited higher levels during winter compared to summer across all three plant species. In conclusion, *K.obovata* restoration led to a significant reduction in AOA abundance and an increase in AOB abundance during winter, along with a decrease in soil nitrate content, potentially influencing soil nitrification process.

Key words: River estuary wetland; Plant species; Seasons; Ammonia-oxidizing microorganism; Comammox *Nitrospira*

①基金项目: 国家自然科学基金项目(41930756)、福建省自然资源科技创新项目(KY-090000-04-2022-012)和闽江学院引进人才预研项目(MJY20012)资助。

* 通讯作者(yxlin@finu.edu.cn)

作者简介: 叶瑞超(2000—), 女, 广东湛江人, 硕士研究生, 主要从事氮循环微生物研究。E-mail: 2967120460@qq.com

硝化作用是典型的由微生物主导的氮循环过程，是指氨在微生物的作用下被氧化为硝酸盐的过程。传统认为硝化作用由两步完成：先由氨氧化微生物，即氨氧化古菌(AOA)或氨氧化细菌(AOB)，将氨氧化成亚硝酸盐；然后由亚硝酸盐氧化菌(NO₂-OB)将亚硝酸盐氧化成硝酸盐^[1]。Costa 等^[2]提出了存在可以独立完成硝化过程的微生物。2015 年，两个研究团队发现了具备单独将氨氧化为硝酸盐能力的微生物，并将其定义为完全氨氧化菌(*comammox Nitrospira*)^[3-4]。完全氨氧化菌自发现以来，受到广泛关注。完全氨氧化菌在一系列陆地和水生生态系统中广泛存在，包括农业土壤、淡水栖息地和污水处理厂等^[3-6]。

河口湿地位于河流和海洋的交汇处，具有物质交换频繁、物理化学生物变化多样等特征，是研究氨氧化微生物，尤其是完全氨氧化菌的理想区域^[6]。闽江河口湿地是福建省面积最大、生态类型最齐全、冲淤演变最复杂的典型淤泥质滨海湿地。短叶茳芩是闽江河口鳊鱼滩湿地的典型植被，而互花米草入侵鳊鱼滩湿地已有十余年，在鳊鱼滩中西部形成一些大小不一的斑块。互花米草入侵带来一系列生态危害，例如取代本土植被、妨碍了潮沟和水道的畅通、降低生物多样性、妨碍鱼类对资源的利用等^[7-10]，以及降低土壤有效磷^[11]。关于互花米草入侵对闽江河口湿地土壤有机碳及养分^[12-13]、土壤孔隙水盐基离子浓度^[14]、植物残体分解^[15]等方面的影响研究已有很多，但对氨氧化微生物，尤其是新发现的完全氨氧化菌丰度影响的研究仍较为匮乏。

互花米草的治理方式中，将互花米草刈割后种植红树林是较为有效的方法。红树林是生长在热带亚热带海岸潮间带，以红树植物为主体的具有高生产力的木本植物群落^[16]。红树林湿地生态系统生境与功能独特，不仅在防浪护岸、环境净化及保护生物多样性等方面价值显著，其碳储量及碳汇能力在全球碳平衡中的地位也极为重要^[17]。有研究发现，刈草种林可恢复土壤碳含量^[18]，提高全氮与全磷的比值，降低有机碳与全氮比值。土壤含水率、全磷含量与刈草种林后红树林的生物量呈正相关^[19]。但刈草种林如何影响氨氧化微生物丰度仍不清楚，制约着该治理方案的整体评估。

鉴于此，本研究选择了短叶茳芩湿地、互花米草入侵湿地、刈草种林后湿地土壤为研究对象，利用实时荧光定量 PCR(聚合酶链式反应)技术，测定 AOA、AOB、完全氨氧化菌 clade A(COMXA)和 clade B(COMXB)的 *amoA* 基因丰度，旨在阐明互花米草入

侵及其刈草种林修复方式对闽江河口湿地土壤氨氧化微生物功能基因丰度，尤其是完全氨氧化菌功能基因丰度的影响，研究结果可为滨海湿地生态修复和可持续发展提供理论基础和科学依据。

1 材料与方 法

1.1 样地概况及样品采集

试验样地位于福建省闽江河口的鳊鱼滩湿地(25°50' N, 119°16' E)。该地区年均气温为 19.7 °C，年均降水量约为 1 346 mm，属于亚热带海洋性季风气候区。短叶茳芩是该区的典型土著植被，21 世纪初互花米草入侵该地区，为了治理互花米草的危害，2020 年夏季将互花米草刈割，然后种植红树林秋茄。分别于 2022 年 8 月和 2023 年 2 月采集短叶茳芩、互花米草和红树林湿地土壤。利用铁锹，按照五点采样法采集 5 个 0~20 cm 土柱，分别装入无菌塑料自封袋中，放置在装有冰袋的保温箱中立即送回实验室进行后续处理。用无菌镊子除去碎石和细根等杂物后，将每个土壤样品分为两份，一份放置于 -80 °C 冰箱，用于 DNA 提取，另一份用于测定土壤基本理化性质。

1.2 土壤理化性质分析

土壤基本理化性质的分析按照鲁如坤^[20]方法进行：取 10 g 新鲜土壤样品，置于烘箱中，105 °C 烘干至恒重，测定土壤含水量；取 5 g 冷冻干燥后的土壤样品，加入 25 mL 经高温除去 CO₂ 的去离子水，振荡 30 min，使用 pH 计(FE20-FiveEasyTMpH, MettlerToledo, 德国)测定土壤 pH。土壤全氮(TN)、有机碳(SOC)利用碳氮元素分析仪(VarioMAX, Elementar, 德国)测定。土壤硝态氮(NO₃-N)和铵态氮(NH₄⁺-N)含量用 2 mol/L KCl 溶液按照水土比 5 : 1(V : m)提取，利用流动分析仪测定。土壤有效磷(AP)用盐酸氟化铵试剂浸提，钼蓝比色法测定。取 10 g 鲜土，离心后，使用便携式水质分析仪(HQ40d, HACH, 美国)测定土壤盐度(Salinity)。此外，称取 10 g 新鲜土壤，加入 50 mL 去离子水，振荡离心后，利用 0.45 μm 滤膜过滤，用岛津碳氮分析仪(TOC VepH, Shimadzu, Kyoto, 日本)测定土壤可溶性有机碳(DOC)。

1.3 土壤总 DNA 提取和实时荧光定量 PCR

采用 FastDNA SPIN Kit for Soil(MP Biomedicals, Santa Ana, CA, 美国)试剂盒，按照说明书操作步骤提取土壤总 DNA。氨氧化微生物的 *amoA* 基因丰度采用定量 PCR(qPCR)方法利用

CFX384 Optical Real-Time Detection System(Bio-Rad Laboratories Inc., Hercules, CA, 美国)进行测定。PCR 引物序列和反应条件见表 1。扩增体系为 10 μ L, 包含 5 μ L SYBR 预混液、前后引物各 0.1 μ L、1 μ L 10

倍稀释的 DNA 模板和 3.8 μ L 去离子水。每个样品重复 3 次, 并设置 3 个阴性对照。标准曲线制作方法参考 He 等^[24]进行。本试验中各反应的熔解曲线均为单峰, 扩增效率介于 87% ~ 105%, R^2 介于 0.992 ~ 0.999。

表 1 定量 PCR 引物和热循环条件
Table 1 PCR primers and thermal cycling conditions

微生物	引物序列	热循环条件	参考文献
AOA	Arch- <i>amoA</i> F: STAATGGTCTGGCTTAGACG Arch- <i>amoA</i> R: GCGGCCATCCATCTGTATGT	95 $^{\circ}$ C 预变性 5 min; 95 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1 min, 40 个循环; 熔解曲线: 温度从 65.0 $^{\circ}$ C 上升到 95.0 $^{\circ}$ C, 每 5 s 增加 0.5 $^{\circ}$ C	[21]
AOB	<i>amoA</i> -1F: GGGGTTTCTACTGGTGGT <i>amoA</i> -2R: CCCCTCKGSAAAGCCTTCTTC	95 $^{\circ}$ C 预变性 5 min; 95 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1 min, 40 个循环; 熔解曲线: 温度从 65.0 $^{\circ}$ C 上升到 95.0 $^{\circ}$ C, 每 5 s 增加 0.5 $^{\circ}$ C	[22]
Comammox <i>Nitrospira</i> clade A	CA377f: GTGGTGGTGGTCBAAAYTA C576r: GAAGCCCATRARTCNGCC	95 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 95 $^{\circ}$ C 变性 10 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 20 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 15 s, 39 个循环; 熔解曲线: 温度从 65.0 $^{\circ}$ C 上升到 95.0 $^{\circ}$ C, 每 5 s 增加 0.5 $^{\circ}$ C	[23]
Comammox <i>Nitrospira</i> clade B	CB377f: GTACTGGTGGGCBAAYTT C576r: GAAGCCCATRARTCNGCC	95 $^{\circ}$ C 预变性 3 min; 95 $^{\circ}$ C 变性 10 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 20 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 15 s, 39 个循环; 熔解曲线: 温度从 65.0 $^{\circ}$ C 上升到 95.0 $^{\circ}$ C, 每 5 s 增加 0.5 $^{\circ}$ C	[23]

1.4 数据处理

采用 SPSS19.0 软件进行统计分析, 所有数据在分析之前进行同质性和正态分布检验。采用双因素方差分析(Two-factor ANOVA)探讨植被类型和不同季节处理及其交互作用对土壤氨氧化基因丰度和土壤理化性质的影响。采用 OriginPro 2021 软件绘图。图表中数据为平均值 \pm 标准误。

2 结果与分析

2.1 土壤基本理化性质

由表 2 可知, 植被类型和季节变化都显著影响土壤理化性质。短叶茛苳湿地土壤的 pH 在夏季和冬季

分别为 6.65 和 7.18, 互花米草入侵对土壤 pH 无显著影响, 但和互花米草入侵湿地相比, 刈草种林湿地在夏季降低土壤 pH。短叶茛苳湿地土壤夏季和冬季 SOC 含量分别为 16.92 和 19.96 g/kg, DOC 含量分别为 102.68 和 111.04 mg/kg, 互花米草入侵对土壤 SOC 和 DOC 无显著影响, 但刈草种林显著降低 DOC 和冬季 SOC 含量。互花米草入侵对 NH_4^+ -N 和夏季 TN 无显著影响, 但显著提高 NO_3^- -N 含量。和互花米草入侵湿地相比, 刈草种林均显著降低 NO_3^- -N 和 TN 含量, 但对 NH_4^+ -N 含量无显著影响。植被类型对 AP 无显著影响, 对盐度影响规律不明显。季节变化对土壤理化性质的影响大致表现为和夏季相比, 冬季的

表 2 植被类型和季节变化对土壤基本理化性质的影响
Table 2 Effects of different plant species and seasons on soil properties

季节	植被类型	pH	SOC (g/kg)	DOC (mg/kg)	TN (g/kg)	NH_4^+ -N (mg/kg)	NO_3^- -N (mg/kg)	AP (mg/kg)	Salinity (%)
夏季	CM	6.65 \pm 0.07 Bab	16.92 \pm 0.63 Ba	102.68 \pm 9.08 Aab	1.33 \pm 0.05 Bab	0.72 \pm 0.10 Ba	0.49 \pm 0.05 Ab	14.74 \pm 3.46 Aa	2.72 \pm 0.23 Aa
	SA	6.77 \pm 0.11 Ba	17.42 \pm 1.79 Aa	131.62 \pm 16.78 Aa	1.58 \pm 0.17 Ba	0.74 \pm 0.04 Ba	1.13 \pm 0.23 Aa	10.33 \pm 1.18 Aa	2.39 \pm 0.17 Aa
	MR	6.49 \pm 0.06 Bb	14.52 \pm 0.37 Aa	72.68 \pm 7.22 Ab	1.25 \pm 0.04 Bb	0.83 \pm 0.06 Ba	0.36 \pm 0.10 Ab	11.08 \pm 2.00 Aa	2.54 \pm 0.26 Aa
冬季	CM	7.18 \pm 0.03 Aa	19.96 \pm 0.50 Aa	111.04 \pm 4.68 Aa	2.31 \pm 0.05 Aa	1.68 \pm 0.09 Aa	0.33 \pm 0.06 Ab	12.58 \pm 1.88 Aa	1.58 \pm 0.05 Ba
	SA	7.07 \pm 0.04 Aa	19.71 \pm 1.42 Aa	102.49 \pm 3.85 Aa	1.98 \pm 0.07 Ab	1.53 \pm 0.07 Aa	0.61 \pm 0.09 Aa	8.70 \pm 2.17 Aa	1.14 \pm 0.02 Bb
	MR	7.07 \pm 0.06 Aa	16.28 \pm 0.68 Ab	79.10 \pm 5.20 Ab	1.78 \pm 0.02 AC	1.34 \pm 0.15 Aa	0.21 \pm 0.05 Ab	12.46 \pm 1.64 Aa	1.66 \pm 0.20 Ba

注: CM: 短叶茛苳 *Cyperus malaccensis*; SA: 互花米草 *Spartina alterniflora*; MR: 刈草种林 *Mangrove restoration*; 同列小写字母不同表示同一季节不同植被类型间差异显著($P < 0.05$), 同列大写字母不同表示同一植被类型不同季节差异显著($P < 0.05$)。下同。

pH、SOC、TN 和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量更高，盐度更低，而 DOC、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 AP 含量相近。

2.2 氨氧化功能基因丰度

由表 3 可知，植被类型显著影响 AOA 和 AOB

丰度，对 COMXA 和 COMXB 丰度无显著影响。季节变化仅显著影响 AOB 丰度，而植被类型和季节变化的交互作用对所有氨氧化微生物功能基因丰度均无显著影响。

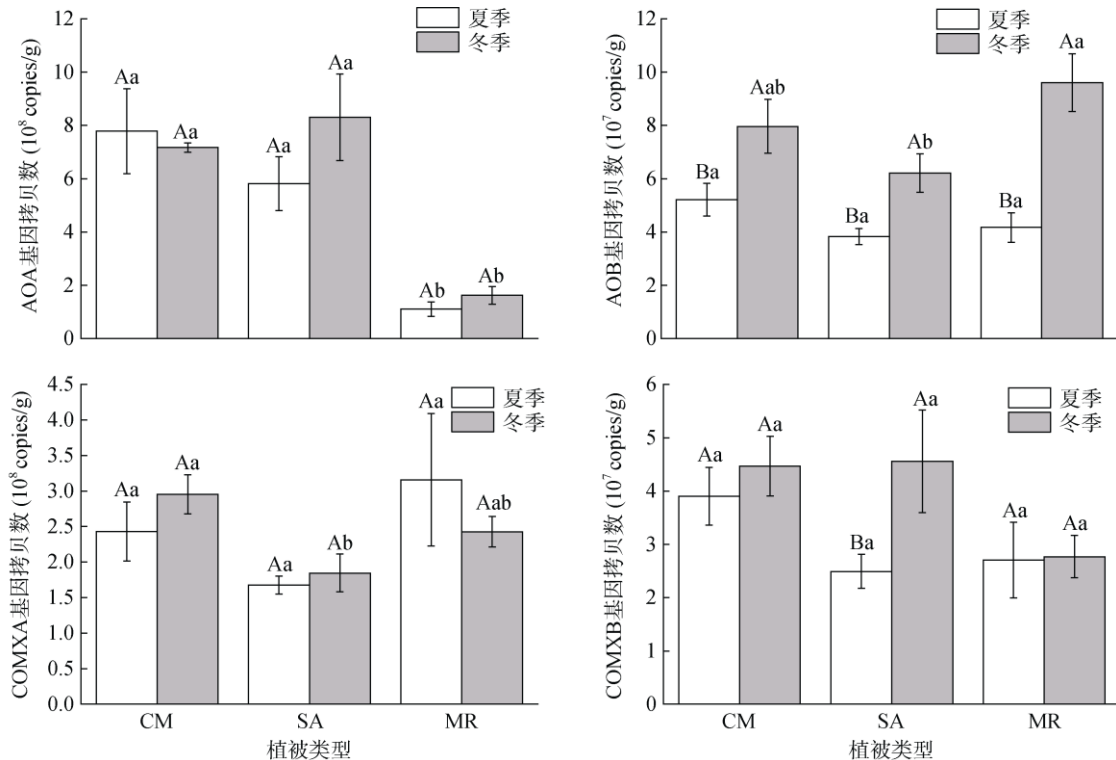
表 3 植被类型和季节变化对氨氧化微生物丰度影响的双因素方差分析
Table 3 Two-factor variance analysis of plant species and seasons on ammonia oxidizer abundance

处理	AOA		AOB		COMXA		COMXB	
	F	P	F	P	F	P	F	P
植被类型	21.901	<0.001***	3.458	0.048*	3.120	0.062	2.746	0.084
季节变化	0.902	0.352	32.107	<0.001***	0.001	0.974	3.179	0.087
植被类型×季节变化	1.151	0.333	2.382	0.114	0.996	0.384	1.423	0.261

注：*、**和***分别表示 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 和 $P<0.001$ 显著水平。

从图 1 可以看出，短叶茳芩湿地土壤 AOA *amoA* 基因拷贝数在夏季和冬季分别为 7.80×10^8 copies/g 和 7.16×10^8 copies/g，互花米草入侵对 AOA *amoA* 基因丰度无显著影响，但刈草种林显著降低了 AOA *amoA* 基因丰度。季节变化对 AOA *amoA* 基因丰度无显著影响。短叶茳芩湿地土壤 AOB *amoA* 基因拷贝数在夏季和冬季分别为 5.21×10^7 copies/g 和 7.96×10^7 copies/g，互花米草入侵对 AOB *amoA* 基因拷贝数无显著影响，刈草种林仅在冬季显著增加 AOB *amoA*

基因拷贝数。此外，冬季 3 种植被类型湿地的 AOB 基因丰度均高于夏季。短叶茳芩湿地土壤 COMXA 基因拷贝数在夏季和冬季分别为 2.43×10^8 copies/g 和 2.95×10^8 copies/g，互花米草入侵显著降低了冬季 COMXA 基因丰度，刈草种林对 COMXA 丰度无显著影响。3 种植被湿地土壤 COMXB 基因拷贝数为 $2.49 \times 10^7 \sim 4.56 \times 10^7$ copies/g，除夏季的互花米草湿地外，植被类型和季节变化对 COMXB 基因拷贝数均无显著影响。



(图中大写字母不同表示同一植被类型不同季节间差异显著($P<0.05$), 小写字母不同表示同一季节不同植被类型间差异显著($P<0.05$))

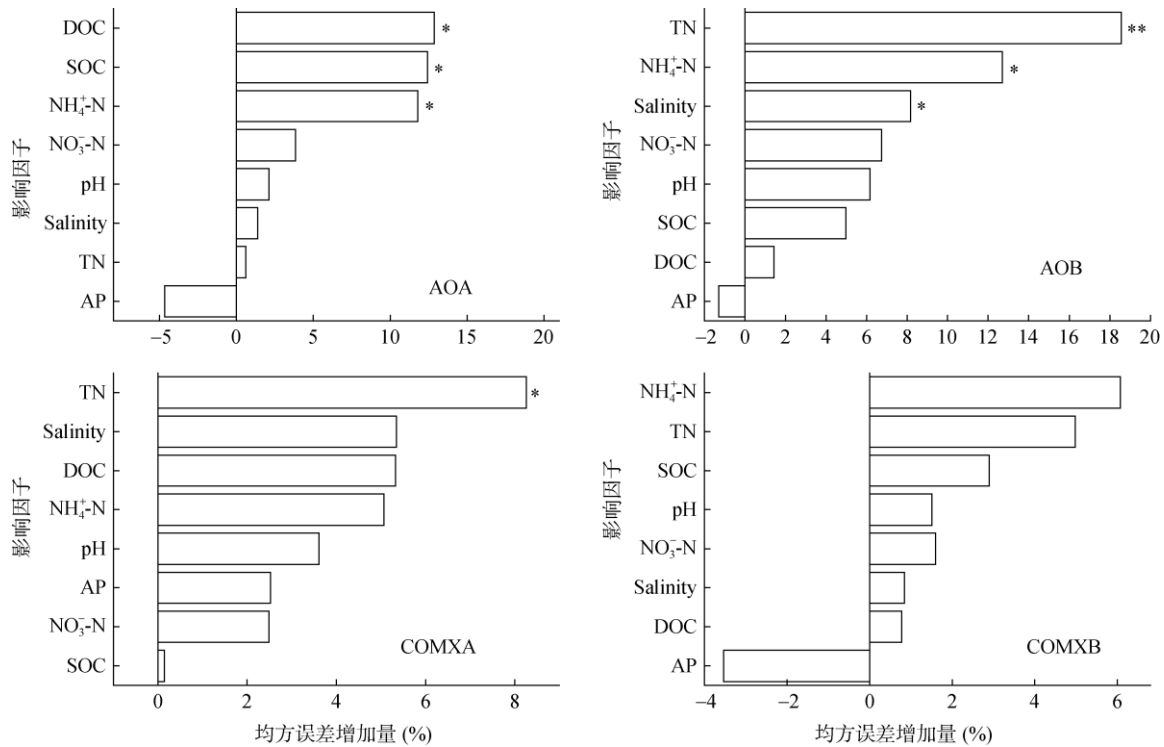
图 1 植被类型和季节变化对滨海湿地土壤氨氧化微生物丰度的影响

Fig. 1 Effects of different plant species and seasons on ammonia oxidizer abundance in coastal wetland soils

2.3 氨氧化微生物功能基因丰度的影响因素

随机森林模型分析表明,土壤 DOC 含量是影响 AOA 丰度最主要的环境因子,SOC 和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 对 AOA

基因丰度也有显著影响(图 2);相关性分析表明,AOA 丰度与 SOC 和 DOC 呈显著正相关(图 3)。TN 是影响 AOB 丰度最主要的环境因子, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 Salinity 也



(*和**分别表示达 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 显著水平, 下图同)

图 2 氨氧化微生物丰度与土壤理化性质的随机森林分析

Fig. 2 Random forest analysis of ammonia oxidizer abundance and soil physicochemical properties

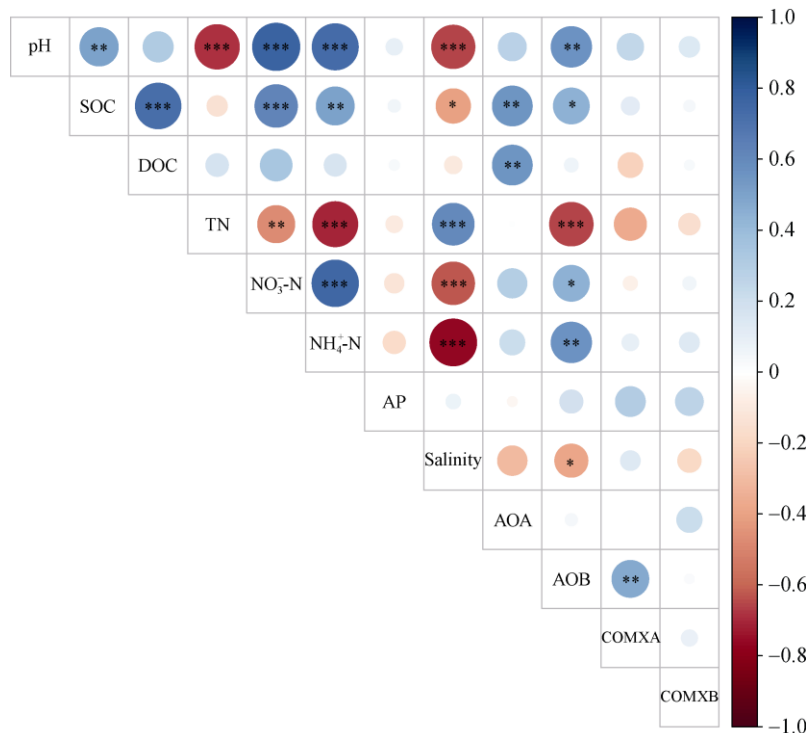


图 3 氨氧化微生物丰度与土壤理化性质的相关性

Fig. 3 Correlation between ammonia oxidizer abundance and soil physicochemical properties

显著影响 AOB 丰度(图 2); AOB 丰度与 TN 和 Salinity 呈显著负相关, 但与 pH、SOC、 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 呈显著正相关(图 3)。TN 是影响 COMXA 丰度最主要的环境因子, 而所测定土壤理化性质对 COMXB 丰度均无显著影响。

3 讨论

3.1 植被类型和季节变化对土壤理化性质的影响

鳊鱼滩湿地的土壤 pH 整体呈中性, 互花米草入侵对土壤 pH 影响较小, 但刈草种林后显著降低夏季土壤 pH。这可能是由于红树林含有较多酸性的有机物质, 在夏季快速发酵产生有机酸, 从而导致 pH 下降^[25]。此外, 红树林湿地的硫含量比互花米草高, 而土壤中硫化物会显著影响土壤 pH, 随着硫含量增加, 土壤 pH 呈对数下降^[26]。再者, 前人研究也表明, 土壤 pH 与全硫含量呈负相关关系^[27]。因此, 由于红树林湿地硫含量比互花米草高, 促进硫循环, 刈草种林后显著降低了夏季土壤 pH。本研究发现, 互花米草入侵显著增加 NO_3^- -N 含量, 而刈草种林则显著降低湿地土壤 NO_3^- -N 含量, 这可能是因为互花米草的生物量和根系分泌物均比土著植物高^[28], 根际微生物活性也高于土著群落, 从而促进土壤硝化作用, 使大量 NH_4^+ -N 转化为 NO_3^- -N。

季节变化同样显著影响滨海湿地土壤的理化性质, 冬季土壤 pH、SOC、TN 和 NH_4^+ -N 含量均显著高于夏季, 盐度则显著低于夏季。这可能是由于土壤温度可以通过影响有机质的分解、矿物质的风化、养分的转化等影响土壤养分有效性^[29]。前人研究同样表明, 凉爽季节向温暖季节转化会导致土壤 SOC 的损失^[30-31]。

3.2 植被类型和季节变化对土壤氨氧化微生物功能基因丰度的影响

不同植被类型湿地土壤中, AOA 的 *amoA* 基因丰度最高, 表明 AOA 在闽江河口湿地土壤中是丰度最高的氨氧化微生物。互花米草入侵对 AOA 无显著影响, 但刈草种林显著降低 AOA 丰度。可能原因如下: ① AOA 偏好低 NH_3 浓度环境, 尤其是 NH_3 主要来源于有机氮矿化的环境^[32-33], 因此, SOC 含量可能是影响 AOA 丰度的重要因素。AOA 丰度与 SOC 和 DOC 呈显著正相关(图 2、图 3), 因此, 刈草种林导致的 SOC 和 DOC 含量下降可能是其 AOA 丰度下降的重要因素。互花米草入侵增加了土壤含水率, 创造了厌氧环境, 有利于碳的积累^[34]; 此外, 刈草种

林可能会移除互花米草生物量, 减少有机物质的输入, 同时将土壤有机质暴露在空气中, 加快土壤 SOC 和 DOC 的分解。②相较于草本植物短叶荳苳和互花米草, 木本植物红树林可能含有一些不利于 AOA 生长的物质, 例如, 红树林向土壤中释放的有机酸、氢硫酸等致酸物质相对较多^[35], 从而降低 AOA 丰度, 但其潜在机制仍有待进一步挖掘。与 AOA 相反, 刈草种林提高了冬季 AOB 丰度, 这可能说明 AOB 的生态位与 AOA 不一致, 不喜欢高有机氮的环境。AOB 丰度与 TN 呈显著负相关也佐证了这一观点, 然而 AOB 偏好红树林湿地土壤的机制仍有待进一步研究。此外, 双因素方差分析表明, 植被类型对完全氨氧化菌 clade A 和 clade B 均无显著影响(表 3), 这可能是由于完全氨氧化菌比 AOA 和 AOB 拥有更宽的生态位, 可以适应贫营养和富营养的环境, 对环境变化的响应效果对较弱。

本研究结果表明, 季节变化仅对 AOB 基因丰度有显著影响, AOB 丰度在冬季高于夏季。可能的原因: ①氨氧化微生物对温度的适应能力不同, AOB 可能更偏好中低温的环境^[36]。目前发现的 AOB 菌株均属于喜中低温菌, 且采样点处于亚热带地区, 冬季的日均温普遍高于 $10\text{ }^\circ\text{C}$, 因此, 冬季温度更加适合 AOB 的生长; ②相比于 AOA, AOB 对 NH_3 亲和力较低, 更喜欢在高 NH_3 的碱性环境生存^[37], 而本研究夏季土壤 pH 显著低于冬季, 限制 AOB 生长, 这可能是冬季 AOB 丰度高于夏季的重要原因。

4 结论

互花米草入侵和刈草种林修复措施均显著影响土壤理化性质, 其中, 互花米草入侵提高土壤 NO_3^- -N 含量, 而刈草种林则降低 NO_3^- -N 含量。冬季土壤 pH、SOC、TN 和 NH_4^+ -N 含量均显著高于夏季, 盐度则显著低于夏季。植被类型显著影响 AOA 和 AOB 丰度, 季节变化仅显著影响 AOB 丰度。互花米草入侵显著降低了冬季 COMXA 基因丰度, 刈草种林则显著降低 AOA *amoA* 基因丰度, 但增加冬季 AOB *amoA* 基因丰度。3 种植被类型湿地冬季的 AOB 基因丰度均高于夏季。

参考文献:

- [1] 贺纪正, 张丽梅. 土壤氮素转化的关键微生物过程及机制[J]. 微生物学通报, 2013, 40(1): 98-108.
- [2] Costa E, Pérez J, Kreft J U. Why is metabolic labour divided in nitrification?[J]. Trends in Microbiology, 2006,

- 14(5): 213–219.
- [3] Daims H, Lebedeva E V, Pjevac P, et al. Complete nitrification by *Nitrospira* bacteria[J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 504–509.
- [4] van Kessel M A H J, Speth D R, Albertsen M, et al. Complete nitrification by a single microorganism[J]. *Nature*, 2015, 528(7583): 555–559.
- [5] Pinto A J, Marcus D N, Ijaz U Z, et al. Metagenomic evidence for the presence of comammox *Nitrospira*-like bacteria in a drinking water system[J]. *mSphere*, 2015, 1(1): e00054–15.
- [6] Sun Z G, Sun W G, Tong C, et al. China's coastal wetlands: Conservation history, implementation efforts, existing issues and strategies for future improvement[J]. *Environment International*, 2015, 79: 25–41.
- [7] Chen Z Y, Li B, Zhong Y, et al. Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Dongtan of Chongming Island, the Yangtze River estuary and their potential ecological consequences[J]. *Hydrobiologia*, 2004, 528(1): 99–106.
- [8] Liu C Y, Jiang H X, Zhang S Q, et al. Expansion and management implications of invasive alien *Spartina alterniflora* in Yancheng salt marshes, China[J]. *Open Journal of Ecology*, 2016, 6(3): 113–128.
- [9] Daehler C C, Strong D R. Status, prediction and prevention of introduced cordgrass *Spartina* spp. invasions in Pacific estuaries, USA[J]. *Biological Conservation*, 1996, 78(1/2): 51–58.
- [10] 陈潘, 张燕, 朱晓静, 等. 互花米草入侵对鸟类的生态影响[J]. *生态学报*, 2019, 39(7): 2282–2290.
- [11] 黄庄, 黑杰, 刘旭阳, 等. 互花米草入侵对滨海湿地不同质地土壤碳氮磷及其生态化学计量比的影响[J]. *土壤*, 2023, 55(2): 340–347.
- [12] 李丽纯, 林瑞坤, 吴振海, 等. 闽江口湿地互花米草地上生物量的月动态特征[J]. *资源科学*, 2009, 31(11): 1967–1972.
- [13] 仝川, 李旭伟, 雍石泉, 等. 闽江口互花米草不同治理方式对土壤有机碳及养分含量的影响[J]. *水土保持学报*, 2012, 26(4): 138–142.
- [14] 翟水晶, 田琳琳, 仝川. 闽江河口短叶茳芩和互花米草沼泽土壤剖面间隙水营养盐含量比较[J]. *湿地科学*, 2013, 11(1): 68–74.
- [15] 曾从盛, 张林海, 王天鹅, 等. 闽江河口湿地植物枯落物立枯和倒伏分解主要元素动态[J]. *生态学报*, 2012, 32(20): 6289–6299.
- [16] Lee S Y, Primavera J H, Dahdouh-Guebas F, et al. Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems: A reassessment[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(7): 726–743.
- [17] Brander L M, Wagtendonk A J, Hussain S S, et al. Ecosystem service values for mangroves in Southeast Asia: A meta-analysis and value transfer application[J]. *Ecosystem Services*, 2012, 1(1): 62–69.
- [18] Lunstrum A, Chen L Z. Soil carbon stocks and accumulation in young mangrove forests[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 75: 223–232.
- [19] Feng J X, Zhou J, Wang L M, et al. Effects of short-term invasion of *Spartina alterniflora* and the subsequent restoration of native mangroves on the soil organic carbon, nitrogen and phosphorus stock[J]. *Chemosphere*, 2017, 184: 774–783.
- [20] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [21] Francis C A, Roberts K J, Beman J M, et al. Ubiquity and diversity of ammonia-oxidizing Archaea in water columns and sediments of the ocean[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(41): 14683–14688.
- [22] Rotthauwe J H, Witzel K P, Liesack W. The ammonia monooxygenase structural gene *AmoA* as a functional marker: Molecular fine-scale analysis of natural ammonia-oxidizing populations[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(12): 4704–4712.
- [23] Jiang R, Wang J G, Zhu T, et al. Use of newly designed primers for quantification of complete ammonia-oxidizing (comammox) bacterial clades and strict nitrite oxidizers in the genus *Nitrospira*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2020, 86(20): e01775–20.
- [24] He J Z, Shen J P, Zhang L M, et al. Quantitative analyses of the abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing Archaea of a Chinese upland red soil under long-term fertilization practices[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(9): 2364–2374.
- [25] Jayalath N, Fitzpatrick R W, Mosley L, et al. Type of organic carbon amendment influences pH changes in acid sulfate soils in flooded and dry conditions[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2016, 16(2): 518–526.
- [26] 何琴飞, 蒋焱, 刘秀, 等. 钦州湾不同类型红树林土壤因子调查与分析[J]. *湿地科学与管理*, 2011, 7(3): 45–48.
- [27] 龚子同, 张效朴. 中国的红树林与酸性硫酸盐土[J]. *土壤学报*, 1994, 31(1): 86–94.
- [28] 陈秋宇, 杨仁敏, 朱长明. 基于 VIS-NIR 光谱的互花米草入侵湿地土壤有机碳预测研究[J]. *土壤学报*, 2021, 58(3): 694–703.
- [29] 傅国海, 刘文科. 日光温室甜椒起垄内嵌式基质栽培根区温度日变化特征[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(1): 47–55.
- [30] Lipson D A, Schmidt S K, Monson R K. Carbon availability and temperature control the post-snowmelt

- decline in alpine soil microbial biomass[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(4): 441–448.
- [31] Corre M D, Schnabel R R, Shaffer J A. Evaluation of soil organic carbon under forests, cool-season and warm-season grasses in the northeastern US[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1999, 31(11): 1531–1539.
- [32] Di H J, Cameron K C, Shen J P, et al. Nitrification driven by bacteria and not Archaea in nitrogen-rich grassland soils[J]. *Nature Geoscience*, 2009, 2: 621–624.
- [33] Shen J P, Zhang L M, Di H J, et al. A review of ammonia-oxidizing bacteria and Archaea in Chinese soils[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2012, 3: 296.
- [34] Yang W, An S Q, Zhao H, et al. Impacts of *Spartina alterniflora* invasion on soil organic carbon and nitrogen pools sizes, stability, and turnover in a coastal salt marsh of Eastern China[J]. *Ecological Engineering*, 2016, 86: 174–182.
- [35] 廖金凤. 雷州半岛红树林盐土的某些理化性质[J]. *土壤*, 2004, 36(5): 561–564.
- [36] Jiang Q Q, Bakken L R. Comparison of *Nitrosospira* strains isolated from terrestrial environments[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 1999, 30(2): 171–186.
- [37] Martens-Habbena W, Berube P M, Urakawa H, et al. Ammonia oxidation kinetics determine niche separation of nitrifying Archaea and Bacteria[J]. *Nature*, 2009, 461(7266): 976–979.