

文章编号: 1674-5566(2023)04-0741-09

DOI:10.12024/jsou.20230204092

## 崇明东滩湿地植被分布对沉积物暗碳固定的影响

王世明, 陈家明, 杨荣荣, 陈子彦, 梁霞

(华东师范大学 河口海岸学国家重点实验室, 上海 200241)

**摘要:** 研究河口湿地暗碳固定对于全面认识和科学评估河口湿地碳汇潜力具有重要科学意义。以崇明东滩为典型研究区域, 利用<sup>14</sup>C 同位素标记法并结合分子生物学技术, 研究不同湿地植被分布对沉积物暗碳固定的影响及其关键环境控制因子。结果表明: 崇明东滩湿地光滩、芦苇、互花米草区域沉积物的年平均暗碳固定速率分别为(1.27±0.66)、(0.88±0.40)和(1.37±0.63) mmol/(m<sup>2</sup>·d); 河口湿地沉积物暗碳固定具有显著的季节差异, 其中夏季沉积物暗碳固定速率显著上升, 但极端高温对暗碳固定具有一定抑制作用; 互花米草植被促进了沉积物中的暗碳固定, 而芦苇区沉积物暗碳固定速率相对光滩则有所降低; 不同植被通过调节 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、Fe<sup>3+</sup>、S<sup>2-</sup> 以及关键功能基因(*cbbL*、*cbbM*) 丰度进而影响沉积物中的暗碳固定。研究结果为准确评估河口湿地碳汇潜力及影响机制提供理论借鉴与数据参考。

**关键词:** 崇明东滩; 湿地植被; 沉积物; 暗碳固定

**中图分类号:** X 142      **文献标志码:** A

河口湿地作为陆地与海洋的过渡带, 具备很强的碳汇能力<sup>[1-2]</sup>。目前, 大量研究<sup>[3-4]</sup> 已证实河口湿地具有较高的光合固碳能力。然而, 近期研究<sup>[5]</sup> 发现沉积物中的暗碳固定对湿地总固碳也具有重要的潜在贡献。在自然界, 化能自养微生物能够通过氧化还原性底物, 例如 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、S<sup>2-</sup> 和 Fe<sup>2+</sup> 等获得能量并实现无机碳的固定, 这一过程即为暗碳固定(Dark carbon fixation, DCF)<sup>[6]</sup>。由于暗碳固定不涉及光能利用, 因此该过程在陆地和海洋生态系统中普遍存在, 并已被证实是深海和极地等贫营养环境中重要的有机碳来源<sup>[6-8]</sup>。随着大量陆源物质输送进入河口, 河口区域富营养化趋势日益显著<sup>[9]</sup>。丰富的营养物质为河口湿地微生物群落提供了充足的底物支持, 从而在一定程度上调控了区域关键生源要素的生物地球化学循环过程, 包括暗碳固定<sup>[10]</sup>。因此, 研究河口湿地暗碳固定对于全面认识和科学评估人类活动干扰下的河口湿地碳汇潜力具有重要科学意义。

植被是河口湿地碳循环的重要组成部分, 同

时也是湿地蓝碳的重要驱动力。然而, 不同植物的生长也调节了湿地沉积物环境<sup>[11]</sup>, 例如, 对沉积物中氧化还原电位、还原性硫、有机质和盐度等产生影响<sup>[12-15]</sup>, 从而导致不同植被区的暗碳固定可能出现显著差异。此外, 由植物生长释放的根系分泌物也会改变根际微生物的群落组成与结构<sup>[16]</sup>, 进而调控暗碳固定关键途径, 例如卡尔文-本森(Calvin-Benson-Bassham, CBB) 循环对其关键生物酶 RuBisCO 和编码基因(*cbbL* 和 *cbbM*) 产生影响<sup>[17-20]</sup>。然而, 目前对于河口湿地不同植被影响下的沉积物暗碳固定仍缺乏足够的了解, 对河口湿地碳循环以及关键调控机制仍存在很多未知。

鉴于此, 本文选择崇明东滩作为典型研究区域, 采集光滩、芦苇和互花米草植被区域表层沉积物, 探索河口湿地植被分布对沉积物暗碳固定的影响, 研究成果有助于全面认识湿地植被影响下的河口暗碳固定变化规律, 能为准确评估河口湿地碳汇潜力及影响机制提供理论借鉴与数据参考。

收稿日期: 2023-02-19      修回日期: 2023-03-22

基金项目: 国家自然科学基金(42030411)

作者简介: 王世明(1996—), 男, 硕士研究生, 研究方向为河口环境化学。E-mail: smwangshou@163.com

通信作者: 梁霞, E-mail: xliang@sklec.ecnu.edu.cn

版权所有 ©《上海海洋大学学报》编辑部(CC BY-NC-ND 4.0)

Copyright © Editorial Office of Journal of Shanghai Ocean University (CC BY-NC-ND 4.0)

<http://www.shhydx.com>

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

崇明东滩湿地 (31° 25' N ~ 31° 38' N, 121° 50' E ~ 122° 05' E) 位于崇明岛最东端, 是长江口区域最大、地貌单元最为完善的河口型潮汐滩涂湿地。崇明东滩属亚热带季风湿润气候区, 年均气温为 15.5 °C, 四季分明, 年均降水量为 1 143.7 mm, 年际降水变化较大<sup>[21]</sup>。湿地内主要分布着芦苇 (*Phragmites australis*)、糙叶苔草 (*Carex scabrifolia*)、海三棱藨草 (*Scirpus mariqueter*) 和互花米草 (*Spartina alterniflora*) 等盐沼植物群落<sup>[22]</sup>。崇明东滩湿地植被地上生物量在生长季节内都表现出单峰变化, 一般夏季达到峰值随后在秋冬季减少。与之相对应, 湿地植被净初级生产力也在夏季达到最高<sup>[23]</sup>。

### 1.2 样品采集

基于崇明东滩不同季节植被生长变化情况, 于 2022 年 6—11 月期间开展每月 1 次的高频率现场样品采集。采样点位于崇明东滩自然保护区内 (图 1), 在光滩、芦苇和互花米草区选择 5 m × 5 m 的样方进行 5 点取样。其中, 在植被区收集距植物根际 1 cm 范围内且不超过地下 10 cm 的沉积物, 在光滩区域采集表层 10 cm 沉积物, 分别使用便携式水质分析仪 (Aqua TROLL

400, 美国) 测定原位上覆水体的温度和溶解氧 (DO) 质量浓度。现场采集的沉积物置于聚乙烯袋中低温密封储存, 上覆水置于聚乙烯样品瓶中, 于 4 °C 避光保存。在实验室条件下, 将上覆水通过 0.22 μm 滤膜, 随后收集过滤水样用于沉积物暗碳固定培养。同时, 将现场同一样方采集的沉积物样品在厌氧条件下充分混匀后分别于 4 °C 和 -80 °C 密闭保存。

### 1.3 沉积物理化参数分析

采用 YSI 30 型盐度计和 Mettler-Toledo pH 计分别测定沉积物盐度和 pH<sup>[24]</sup>。将自然风干的沉积物研磨过 100 目不锈钢网筛, 利用元素分析仪 (VarioEL III) 测量总氮 (TN) 和总碳 (TC) 含量, 并对 1 mol/L HCl 酸化处理后的沉积物进行有机碳 (TOC) 含量分析。沉积物通过 2 mol/L KCl 溶液浸提后, 利用连续流动分析仪 (SAN plus, Skalar Analytical B. V., 荷兰) 测定其 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 含量。将 1 mol/L HCl 浸提的沉积物提取液混合邻菲罗啉, 测定沉积物中的 Fe<sup>2+</sup> 含量, 同时将该提取液与邻菲罗啉和盐酸羟胺混合搅拌后, 测定其总铁含量。沉积物中的总铁含量与 Fe<sup>2+</sup> 含量的差值即为 Fe<sup>3+</sup> 含量<sup>[25]</sup>。采用硫化银电极 (Thermo scientific orion, USA) 测定沉积物硫化物<sup>[24]</sup>, 沉积物中的硫酸盐含量采用硫酸钡比浊法进行测定<sup>[26]</sup>。

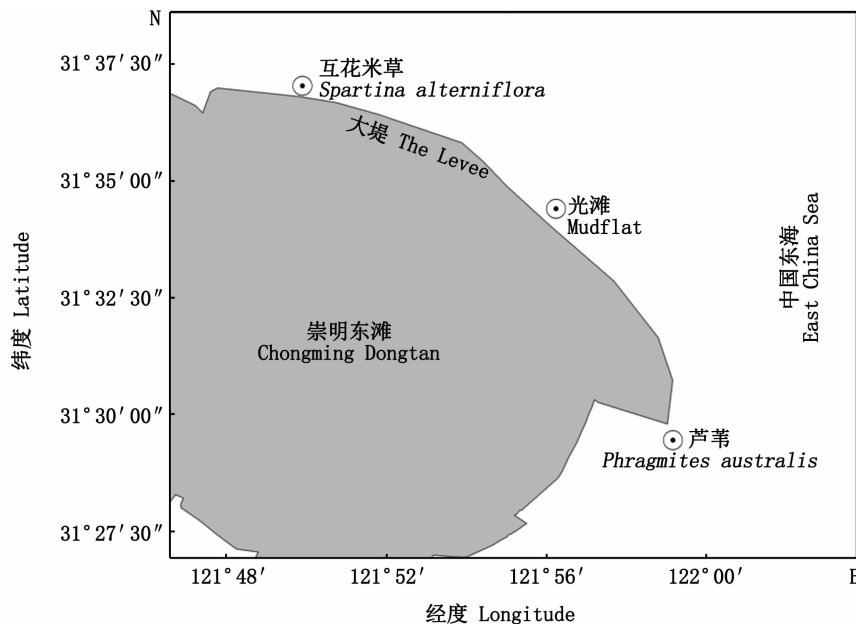


图 1 采样点位示意图

Fig. 1 Location of sampling stations around the Chongming Dongtan

#### 1.4 定量 PCR 分析

使用 Powersoil™ DNA Isolation Kits (MOBIO, USA) 试剂盒提取崇明东滩湿地沉积物样品 DNA, 每个样品称取 2.5 g 沉积物(湿质量), 所有操作均按照试剂盒使用说明书。利用引物 *cbbL\_K2f* (5'-ACCAAYCAAGCCSAAGCTSGG-3') 和 *cbbL\_V2r* (5'-GCCTTCSAGCTTGCCSACCRC-3') 来扩增 *cbbL* 基因, 反应条件: 95 °C 预热 3 min, 95 °C 变性 15 s, 63 °C 退火 1 min, 72 °C 延伸 1 min, 共 40 个循环。利用引物 *cbbM\_f* (5'-GGCACCATCATCAAGCCCAAG-3') 和 *cbbM\_r* (5'-TCTTGCCMTAGCCCATGMTGC-3') 来扩增 *cbbM* 基因, 反应程序: 95 °C 预热 3 min, 95 °C 变性 15 s, 57 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 1 min, 共 40 个循环。

#### 1.5 暗碳固定速率测定

利用<sup>14</sup>C 同位素标记法测定沉积物的暗碳固定速率 (Dark carbon fixation rate, DCFrates) [19]。首先, 利用二氧化碳化萃取系统和 CM5015 库仑计测定原位上覆水的溶解无机碳 (Dissolved inorganic carbon, DIC) 含量。随后, 在厌氧环境下以质量体积比为 1:1 的比例混合新鲜沉积物和过滤后的上覆水 (0.22 μm) 制备泥浆。将泥浆随机分为两组, 其中: 一组作为培养组, 即取 1 mL 泥浆添加 1.11 × 10<sup>5</sup> Bq 的<sup>14</sup>C 标记的碳酸氢钠 (NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>, 比活性 2.12 × 10<sup>9</sup> Bq/mmol, Perkin-Elmer, USA), 在黑暗条件下以原位温度培养 24 h 后添加体积分数为 2% 的甲醛终止培养; 另一组作为空白对照组, 即同时添加<sup>14</sup>C 标记物和甲醛进行相同条件培养。培养结束后, 向样品中添加 1 mL 3 mol/L HCl 并将其转移到新的离心管中, 利用压缩空气吹扫以去除碳酸氢盐。通过闪烁液 (Perkin-elmer, USA) 提取<sup>14</sup>C 标记的有机物, 并使用液体闪烁计数器 (Packard tri-carb 300) 定量其放射性, 根据每分钟衰变数 (Disintegrations per minute, DPM) 值计算得到暗碳固定速率。暗碳固定速率  $R$  [mmol/(m<sup>2</sup> · d)] 计算公式:

$$R = \frac{d \times 1.05 \times C}{D \times V \times T} \quad (1)$$

式中:  $d$  为实验样与对照样 DPM 的差值; 1.05 是用于纠正同位素吸收的系数;  $C$  为培养实验中原位上覆水中溶解无机碳含量, μmol;  $D$  为培养物

底物 NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub> 的 DPM 值;  $V$  为根据平均容重换算后的表层沉积物面积, m<sup>2</sup>;  $T$  为培养时间, d。

#### 1.6 统计分析

利用 SPSS 23.0 做数据统计分析, Origin 2022、ArcMap 10.2 和 Canoco 5.0 制图。使用单因素方差 (One-way ANOVA) 分析变量差异性, 冗余分析 (Redundancy analysis, RDA) 揭示固碳基因丰度与环境因子的关系, Pearson 相关分析沉积物暗碳固定速率与理化性质、基因丰度之间的相关性。

## 2 结果与分析

### 2.1 沉积物理化性质

沉积物的理化性质如表 1 所示。研究期间, 崇明东滩不同植被区沉积物上覆水温度为 20.30~35.40 °C, 其中 8 月温度最高。上覆水 DO 质量浓度为 5.00~7.10 mg/L, 不同植被区之间无显著差异。沉积物盐度和 pH 分别为 0.17~2.92 和 7.62~7.96, 其中盐度随着滩涂高程增加而逐渐上升, 但总体各区域间未呈现显著差异。与之相比, 不同植被区表层沉积物中的 TC、TN、S<sup>2-</sup> 以及 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量表现出明显的不同。其中, TC 和 TN 含量为 11.29~16.17 mg/g 和 0.24~0.74 mg/g, 最高值均出现在芦苇植被区; 而 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 和硫化物 (S<sup>2-</sup>) 含量分别为 0.04~1.71 μg/g 和 0.01~15.27 μg/g, 其中 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量最高出现在光滩, 但其 S<sup>2-</sup> 含量却相对最低。

### 2.2 固碳基因丰度分布

沉积物中的 *cbbL* 和 *cbbM* 基因丰度变化情况如图 2 所示。研究期间, 不同植被区表层沉积物中的 *cbbL* 和 *cbbM* 基因丰度分别为 4.04 × 10<sup>5</sup> ~ 2.18 × 10<sup>6</sup> copies/g 和 1.17 × 10<sup>4</sup> ~ 2.06 × 10<sup>5</sup> copies/g, 并且 *cbbL* 基因丰度明显高于 *cbbM* 基因。在空间分布上, 夏、秋两季 (7 月和 10—11 月) 互花米草区域沉积物 *cbbL* 基因丰度均显著高于光滩, 而夏季芦苇区域沉积物中的 *cbbL* 基因丰度较之光滩则明显下降。但随着芦苇持续生长并枯萎, 8—11 月期间该区域的 *cbbL* 基因丰度逐渐增加。与之相比, 互花米草区域沉积物中的 *cbbM* 基因丰度在 7 月和 11 月均显著高于光滩区域。

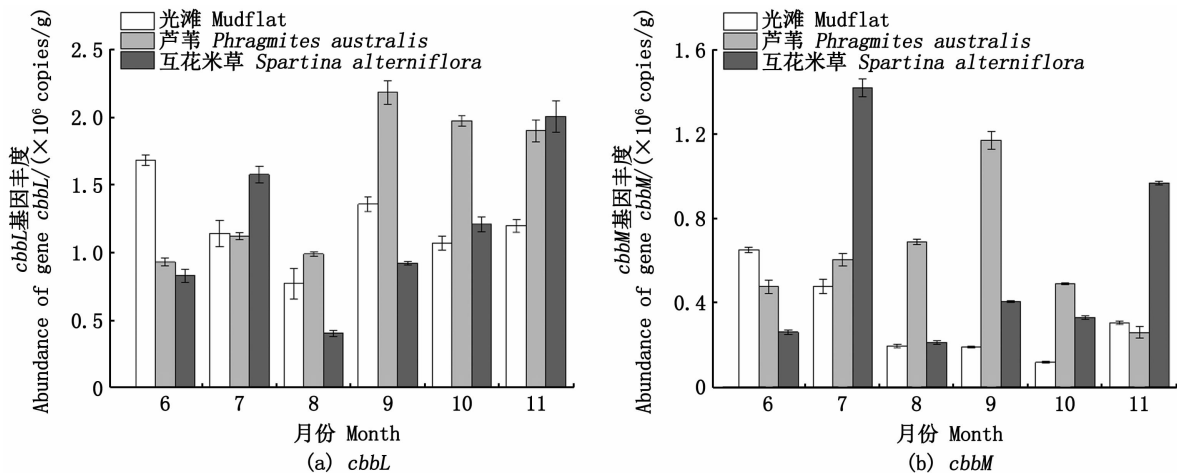
表 1 采样点理化性质分布

Tab. 1 Physicochemical properties of sampling sites

理化参数 Environmental parameters	光滩 Mudflat	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>	P
温度 Temp/°C	28.40±5.69(20.30~35.20)	28.60±5.66(20.50~35.40)	28.60±5.62(20.60~35.20)	0.990
溶解氧 DO/(mg/L)	6.30±0.90(5.00~7.10)	6.20±0.67(5.30~6.90)	6.10±0.58(5.40~7.10)	0.938
盐度 Salinity	0.87±0.72(0.17~1.85)	0.99±0.99(0.24~2.80)	1.13±1.09(0.24~2.92)	0.896
酸碱度 pH	7.90±0.04(7.85~7.96)	7.79±0.10(7.65~7.93)	7.70±0.09(7.62~7.86)	0.002*
总碳 TC/(mg/g)	12.55±1.17(11.29~13.21)	14.75±0.84(13.95~16.17)	13.40±1.36(11.96~15.08)	0.015*
总氮 TN/(mg/g)	0.43±0.15(0.24~0.69)	0.62±0.12(0.46~0.74)	0.47±0.10(0.39~0.60)	0.046*
总有机碳 TOC/(mg/g)	1.61±0.73(1.03~2.78)	3.22±1.17(2.17~5.43)	2.80±1.51(1.57~5.52)	0.080
亚铁 Fe <sup>2+</sup> /(mg/g)	0.84±0.12(0.72~1.03)	0.98±0.31(0.81~1.55)	1.07±1.21(0.85~1.47)	0.257
铁 Fe <sup>3+</sup> /(mg/g)	0.89±0.15(0.72~1.12)	1.06±0.33(0.75~1.69)	1.16±0.23(0.92~1.60)	0.213
硫酸盐 SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> /(mg/g)	0.31±0.14(0.10~0.50)	0.43±0.08(0.37~0.59)	0.45±0.14(0.34~0.71)	0.146
硫化物 S <sup>2-</sup> /(mg/g)	0.93±0.90(0.01~2.42)	6.33±5.13(1.17~15.27)	8.09±3.07(4.07~12.96)	0.008*
铵盐 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> /(μg/g)	1.35±0.79(0.16~2.17)	2.35±3.48(0.50~9.39)	1.37±0.79(0.39~2.50)	0.649
硝酸盐 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> /(μg/g)	0.84±0.85(0.04~1.71)	0.10±0.05(0.06~0.18)	0.20±0.18(0.03~0.53)	0.045*

注:表中数值为平均值±标准差(范围);\*表示具有显著相关性( $P<0.05$ )。

Notes: The values in the table represent Mean±SD (range); \* indicates a significant correlation ( $P<0.05$ ).

图 2 不同生境沉积物 *cbbL* (a) 和 *cbbM* (b) 基因丰度的时空分布Fig. 2 Temporal and spatial distribution of *cbbL* (a) and *cbbM* (b) gene abundance of the sediments in different habitats

### 2.3 暗碳固定速率

总体而言,研究期间沉积物 DCF 速率为 0.47~2.41 mmol/(m<sup>2</sup>·d), 年均 DCF 速率约为 1.17 mmol/(m<sup>2</sup>·d)。沉积物 DCF 速率呈现出显著的季节性波动 ( $P<0.05$ ), 其中夏、秋两季 DCF 速率总体保持在较高水平, 但在 8 月出现了较为异常的显著下降。从空间分布上来看, 不同植被区年均 DCF 速率表现为互花米草>光滩>芦苇区域的趋势, 其中互花米草区域 DCF 速率在 9 月出现了最大增幅, 而 6、7 月光滩区域 DCF 速率

均高于植被区域(图 3)。

### 2.4 植被对沉积物暗碳固定的影响

河口不同植被区沉积物中 DCF 速率与环境因子之间的相关性分析显示, 光滩沉积物中的 DCF 速率主要受到 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量和 *cbbL* 基因丰度的显著影响 ( $P<0.05$ )。与之相比, 芦苇植被分布区的 DCF 速率与 S<sup>2-</sup> 含量和 *cbbM* 基因丰度呈现显著正相关关系 ( $P<0.05$ ), 而互花米草区沉积物 DCF 速率与 Fe<sup>3+</sup> 和 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 含量都呈显著正相关 ( $P<0.05$ ), 见表 2。

表 2 不同生境沉积物暗碳固定速率与影响因子的相关性

Tab. 2 Pearson's correlations between DCF rates and influence factors of the sediments in different habitats

影响因子 Influence factor	光滩 Mudflat	芦苇 <i>Phragmites australis</i>	互花米草 <i>Spartina alterniflora</i>
盐度 Salinity	-0.117	-0.265	0.346
酸碱度 pH	0.417	-0.584	-0.550
总碳 TC/(mg/g)	-0.367	-0.342	-0.027
总氮 TN/(mg/g)	-0.391	-0.010	-0.296
总有机碳 TOC/(mg/g)	-0.097	-0.117	-0.016
亚铁 Fe <sup>2+</sup> /(mg/g)	-0.785	0.068	0.638
铁 Fe <sup>3+</sup> /(mg/g)	-0.875*	0.075	0.839*
硫酸盐 SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> /(mg/g)	-0.500	-0.205	0.198
硫化物 S <sup>2-</sup> /(mg/g)	-0.453	0.932*	0.129
铵盐 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> /(μg/g)	-0.472	-0.166	0.922*
硝酸盐 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> /(μg/g)	0.896*	-0.073	0.477
溶解氧 DO/(mg/L)	-0.011	0.289	0.491
<i>cbbL</i> 基因丰度 <i>cbbL</i> abundance/(copies/g)	0.846*	0.260	0.179
<i>cbbM</i> 基因丰度 <i>cbbM</i> abundance/(copies/g)	0.303	0.821*	0.153

注: \* 表示具有显著相关性( $P < 0.05$ ),相关性分析前经过假设检验。

Notes: \* indicates a significant correlation( $P < 0.05$ ), hypothesis testing was performed before correlation analysis.

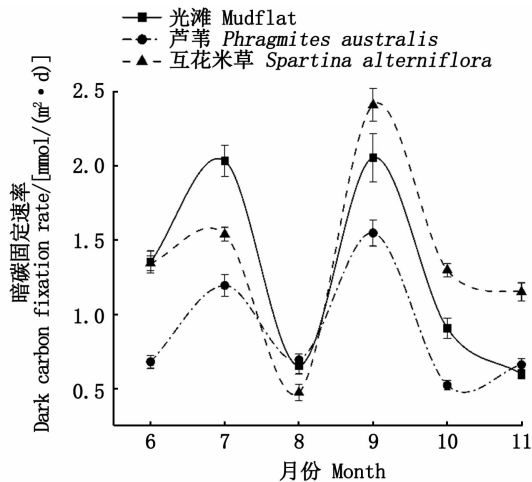


图 3 不同生境沉积物暗碳固定速率的时空分布

Fig. 3 Temporal and spatial distribution of DCF rates of sediments in different habitats

利用 RDA 分析进一步揭示上述暗碳固定关键基因丰度与环境因子之间的相关性(图 4)。结果表明,光滩沉积物中的 Fe<sup>3+</sup> 含量与 *cbbL* 基因丰度之间具有显著负相关关系( $P < 0.05$ ),决定了该区域 56.2% 的基因丰度分布情况。与之相比,芦苇区域的 *cbbL* 和 *cbbM* 基因丰度分别受到上覆水 DO 水平和沉积物 S<sup>2-</sup> 含量的显著影响( $P < 0.05$ ),分别解释了 50.2% 和 43.5% 的基因丰度分布情况,而互花米草区域沉积物中的 TOC 含量与 *cbbM* 基因丰度显著相关。

### 3 讨论

在本研究中,崇明东滩表层沉积物的年均 DCF 速率约为 1.17 mmol/(m<sup>2</sup>·d),与近期发现的海岸带沉积物暗碳固定速率相当<sup>[27-28]</sup>,表明长江河口具有很大的暗碳固定潜力,而这在以往研究中可能被忽略或低估了。一般来说,河口湿地生源要素生物地球化学循环主要受到潮汐和径流等动力作用影响<sup>[29]</sup>,而湿地植被则会改变沉积物环境条件并潜在影响沉积物中的物质循环过程<sup>[30-31]</sup>。例如,在本研究中,互花米草植被区域沉积物 DCF 速率显著高于光滩,并且不同植被区调控 DCF 速率的关键环境影响因子也存在显著差异。其中,温度、氮营养盐(NH<sub>4</sub><sup>+</sup>、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)、Fe<sup>3+</sup> 和 S<sup>2-</sup> 是影响崇明东滩湿地不同生境沉积物暗碳固定的主要环境因子。

通常而言,温度能够影响微生物代谢和酶的活性,进而调节化能自养微生物驱动的暗碳固定<sup>[15]</sup>。本研究中,全年不同季节各植被区域沉积物 DCF 速率变化趋势与光滩基本保持一致,即夏季显著增加而秋冬季逐步下降(图 3),这一规律与已有河口潮间带和水库沉积物中的研究<sup>[5,32]</sup> 发现相一致,表明季节温度变化是调控河口沉积物暗碳固定的关键环境因子。但是,在全年温度最高的时期(8月),河口湿地沉积物 DCF 速率出现异常下降(图 3),表明沉积物暗碳固定具有最

适环境温度范围,超过该温度则可能对微生物活性产生抑制作用,进而影响沉积物的暗碳固定。此外,本研究还发现,尽管各植被区沉积物 DCF 速率均在 9 月达到全年峰值,但互花米草区域沉积物的 DCF 速率显著高于光滩和芦苇,意味着温

度与环境因子的协同作用是调控不同植被区暗碳固定的关键。例如,已有研究<sup>[5, 33-34]</sup>证实沉积物中的氮、硫等生源要素循环效率随着温度升高而逐步增加,由此潜在地促进不同化能自养微生物驱动的暗碳固定过程。

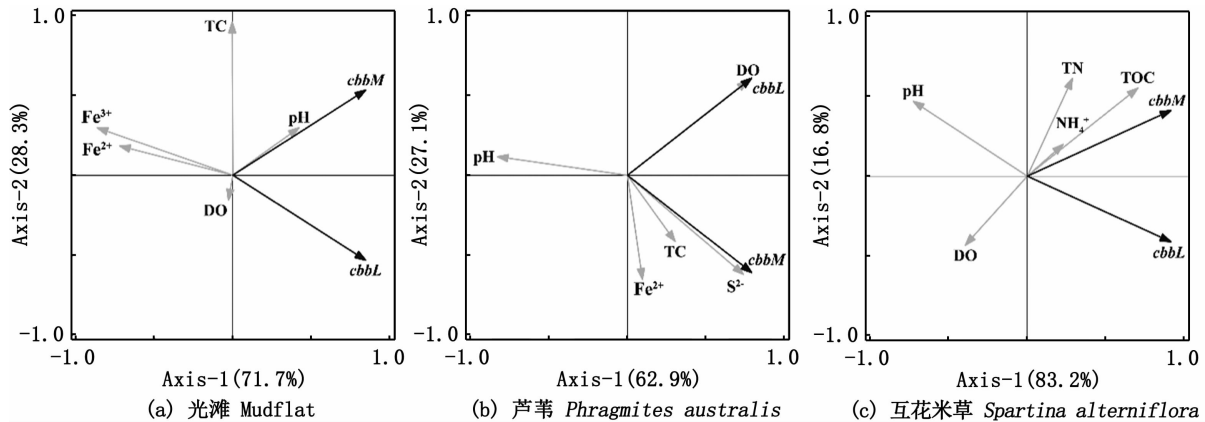


图 4 不同生境固碳基因丰度与环境因子的 RDA 分析

Fig. 4 RDA plots for the relationship between gene abundance and environmental factors in different habitats

目前已知的化能自养微生物,例如氨氧化细菌、硫化细菌和铁氧化细菌等一般都携带 *cbbL* 基因并多以兼养性方式生长<sup>[5]</sup>。本研究中 DCF 速率与 *cbbL* 基因丰度呈显著正相关,推测包括氨氧化微生物在内的多种化能自养微生物共同驱动了河口沉积物的暗碳固定。但是,湿地植被的存在塑造了不同生源要素环境,从而使得各区域沉积物中的暗碳固定途径有所不同。例如,相对于植被区,光滩沉积物中的  $\text{NO}_3^-$  含量最高并且 DCF 速率与  $\text{NO}_3^-$  呈显著正相关(表 1 和表 2),表明光滩沉积物中可能存在着  $\text{NO}_3^-$  的累积。硝化过程能够促使环境中的  $\text{NH}_4^+$  向  $\text{NO}_3^-$  的转化,因此推测光滩沉积物中可能存在较强的硝化或氨氧化,并且由氨氧化微生物驱动的暗碳固定在光滩沉积物中占据主导<sup>[35]</sup>。在互花米草区,同样可能存在氨氧化微生物驱动的暗碳固定,但同时该区域中 DCF 速率与  $\text{Fe}^{3+}$  含量呈显著相关,表明铁氧化在驱动互花米草暗碳固定中也发挥了重要作用<sup>[36]</sup>。相对而言,芦苇区沉积物  $\text{S}^{2-}$  含量要明显高于光滩,并且 DCF 速率与 *cbbM* 基因丰度和  $\text{S}^{2-}$  含量都呈显著正相关,表明芦苇沉积物中的硫化细菌可能在自养菌群中占比更大,暗碳固定更可能源于硫氧化的贡献。这个推断也与近期发现的长江河口沉积物中硫化细菌占优

势并且硫化是沿海沉积物暗碳固定的重要途径相一致<sup>[5, 37]</sup>。

## 4 结论

本研究利用<sup>14</sup>C 同位素标记法并结合分子生物学技术,对崇明东滩潮滩湿地不同植被区沉积物暗碳固定进行研究,得到以下结论:

(1) 沉积物 DCF 速率为 0.47~2.41 mmol/(m<sup>2</sup>·d),年均 DCF 速率为 1.17 mmol/(m<sup>2</sup>·d),长江河口潮滩湿地中具有很大的暗碳固定潜力。

(2) 沉积物暗碳固定具有显著的季节和空间差异性:随着夏季温度增加,沉积物 DCF 速率显著上升,但同时极端高温对 DCF 也具有抑制作用;互花米草促进了沉积物中的暗碳固定,而芦苇区域沉积物 DCF 速率则相对光滩有所降低。

(3) 沉积物暗碳固定速率受到  $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{Fe}^{3+}$ 、 $\text{S}^{2-}$  等含量以及关键功能基因(*cbbL*、*cbbM*)丰度的影响,不同植被通过调节关键环境因子进而间接影响沉积物中的暗碳固定。

感谢东滩湿地鸟类国家级自然保护区管理处对采样工作的支持和帮助。

## 参考文献:

- [1] 唐玉姝,王磊,席雪飞,等. 九段沙湿地潮间带水域有机碳与无机碳含量的空间分布特征[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(12): 2459-2465.  
TANG Y S, WANG L, XI X F, et al. The spatial distribution characteristics of organic and inorganic carbon content of intertidal water in Jiuduansha wetland [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2012, 31(12): 2459-2465.
- [2] 刘浩,许文珊. 长江口水域营养盐的限制性研究[J]. 上海海洋大学学报, 2013, 22(5): 720-725.  
LIU H, XU W S. Study on the nutrient limitations in the Yangtze River Estuary [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2013, 22(5): 720-725.
- [3] 陈吉龙,何蕾,温兆飞,等. 辽河三角洲河口芦苇沼泽湿地植被固碳潜力[J]. 生态学报, 2017, 37(16): 5402-5410.  
CHEN J L, HE L, WEN Z F, et al. Carbon sequestration potential of a *Phragmites* salt marsh in the Liaohe River estuarine wetland [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(16): 5402-5410.
- [4] 杨淑慧,祁秋艳,仲启铨,等. 崇明东滩围垦湿地芦苇光合作用对模拟升温的响应初探[J]. 长江流域资源与环境, 2012, 21(5): 604-610.  
YANG S H, QI Q Y, ZHONG Q C, et al. Responses of the photo-synthesis of reclamation *Phragmites australis* in eastern Chongming island on elevated temperature [J]. Resources and Environment in the Yangtze Basin, 2012, 21(5): 604-610.
- [5] LIU B L, HOU L J, ZHENG Y L, et al. Dark carbon fixation in intertidal sediments: controlling factors and driving microorganisms [J]. Water Research, 2022, 216: 118381.
- [6] MOLARI M, MANINI E, DELL'ANNO A. Dark inorganic carbon fixation sustains the functioning of benthic deep-sea ecosystems [J]. Global Biogeochemical Cycles, 2013, 27(1): 212-221.
- [7] BOSCHKER H T S, VASQUEZ-CARDENAS D, BOLHUIS H, et al. Chemoautotrophic carbon fixation rates and active bacterial communities in intertidal marine sediments [J]. PLoS One, 2014, 9(7): e101443.
- [8] SANTORO A L, BASTVIKEN D, TRANVIK L, et al. Simultaneous measurements of dark carbon fixation and bacterial production in lake sediment [J]. Limnology and Oceanography: Methods, 2013, 11(6): 298-303.
- [9] 姚东方,赵峰,高宇,等. 浮床植物芦苇在长江口水域的生长特性及对氮、磷的固定能力[J]. 上海海洋大学学报, 2014, 23(5): 753-757.  
YAO D F, ZHAO F, GAO Y, et al. Growth characteristics and nutrient uptake ability of common reed (*Phragmites australis*) on artificial floating beds in the Yangtze River Estuary [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2014, 23(5): 753-757.
- [10] ŠANTRŮČKOVÁ H, REJMÁNKOVÁ E, PIVNÍČKOVÁ B, et al. Nutrient enrichment in tropical wetlands: shifts from autotrophic to heterotrophic nitrogen fixation [J]. Biogeochemistry, 2010, 101(1/3): 295-310.
- [11] RICHARDSON A E, BAREA J M, MCNEILL A M, et al. Acquisition of phosphorus and nitrogen in the rhizosphere and plant growth promotion by microorganisms [J]. Plant and Soil, 2009, 321(1/2): 305-339.
- [12] MIDDELBURG J J. Chemoautotrophy in the ocean [J]. Geophysical Research Letters, 2011, 38(24): L24604.
- [13] 高春梅,庾暘,张艺玟,等. 杭州湾北部沉积物中磷形态及其空间分布特征[J]. 上海海洋大学学报, 2022, 31(2): 445-451.  
GAO C M, YU Y, ZHANG Y W, et al. Forms and spatial distribution of phosphorus in sediments of northern Hangzhou Bay [J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2022, 31(2): 445-451.
- [14] JØRGENSEN B B, FINDLAY A J, PELLERIN A. The biogeochemical sulfur cycle of marine sediments [J]. Frontiers in Microbiology, 2019, 10: 849.
- [15] ARNDT S, JØRGENSEN B B, LAROWE D E, et al. Quantifying the degradation of organic matter in marine sediments: a review and synthesis [J]. Earth Science Reviews, 2013, 123: 53-86.
- [16] 杨璐,朱再玲,卞翔,等. 崇明东滩植物根际生物活性及与理化因素的相关性研究[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2011, 40(4): 416-420.  
YANG L, ZHU Z L, BIAN X, et al. Rhizosphere soil bioactivity and correlations with physicochemical property in Dongtan Marsh of Chongming [J]. Journal of Shanghai Normal University (Natural Sciences), 2011, 40(4): 416-420.
- [17] BERG I A, KOCKELKORN D, RAMOS-VERA W H, et al. Autotrophic carbon fixation in Archaea [J]. Nature Reviews Microbiology, 2010, 8(6): 447-460.
- [18] FIGUEROA I A, BARNUM T P, SOMASEKHAR P Y, et al. Metagenomics-guided analysis of microbial chemolithoautotrophic phosphite oxidation yields evidence of a seventh natural CO<sub>2</sub> fixation pathway [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(1): E92-E101.
- [19] WRIGHTON K C, CASTELLE C J, VARALJAY V A, et al. RubisCO of a nucleoside pathway known from archaea is found in diverse uncultivated phyla in bacteria [J]. The ISME Journal, 2016, 10(11): 2702-2714.
- [20] 曹煦彬,林娣,蔡璐,等. 鄱阳湖南矶山湿地不同植被类型对土壤碳组分、羧化酶及 *cbbL* 基因的影响[J]. 土壤学报, 2017, 54(5): 1269-1279.  
CAO X B, LIN D, CAI L, et al. Effects of different vegetation communities on soil carbon fraction, RubisCO

- activity and *cbbL* genes in Nanjishan wetland of Poyang Lake [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54(5): 1269-1279.
- [21] 葛振鸣, 周晓, 王开运, 等. 长江河口典型湿地碳库动态研究方法[J]. *生态学报*, 2010, 30(4): 1097-1108.  
GE Z M, ZHOU X, WANG K Y, et al. Research methodology on carbon pool dynamics in the typical wetland of Yangtze River Estuary[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(4): 1097-1108.
- [22] 曹浩冰, 葛振鸣, 祝振昌, 等. 崇明东滩盐沼植被扩散格局及其形成机制[J]. *生态学报*, 2014, 34(14): 3944-3952.  
CAO H B, GE Z M, ZHU Z C, et al. The expansion pattern of saltmarshes at Chongming Dongtan and its underlying mechanism[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(14): 3944-3952.
- [23] 原一荃, 薛力铭, 李秀珍. 基于CASA模型的长江口崇明东滩湿地植被净初级生产力与固碳潜力[J]. *生态学报*, 2022, 41(2): 334-342.  
YUAN Y Q, XUE L M, LI X Z. Net primary productivity and carbon sequestration potential of salt marsh vegetation in Chongming Dongtan of the Yangtze Estuary based on CASA model[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2022, 41(2): 334-342.
- [24] HOU L J, LIU M, CARINI S A, et al. Transformation and fate of nitrate near the sediment-water interface of Copano Bay [J]. *Continental Shelf Research*, 2012, 35: 86-94.
- [25] ZHENG Y L, HOU L J, CHEN F Y, et al. Denitrifying anaerobic methane oxidation in intertidal marsh soils: occurrence and environmental significance [J]. *Geoderma*, 2020, 357: 113943.
- [26] 国家环境保护总局. 水和废水监测分析方法[M]. 4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.  
State Environmental Protection Administration. Water and wastewater monitoring and analysis method [M]. 4th ed. Beijing: China Environmental Science Press, 2002.
- [27] DYKEMA S, BISCHOF K, FUCHS B M, et al. Ubiquitous Gammaproteobacteria dominate dark carbon fixation in coastal sediments [J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(8): 1939-1953.
- [28] VASQUEZ-CARDENAS D, MEYSMAN F J R, BOSCHKER H T S. Across - system comparison of dark carbon fixation in coastal sediments[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2020, 34(2): e2019GB006298.
- [29] 韩建刚, 曹雪. 典型滨海湿地干湿交替过程氮素动态的模拟研究[J]. *环境科学*, 2013, 34(6): 2383-2389.  
HAN J G, CAO X. Effects of drying-rewetting alternation on nitrogen dynamics in a typical coastal wetland: a simulation study [J]. *Environmental Science*, 2013, 34(6): 2383-2389.
- [30] 张天雨, 葛振鸣, 张利权, 等. 崇明东滩湿地植被类型和沉积特征对土壤碳、氮分布的影响[J]. *环境科学学报*, 2015, 35(3): 836-843.  
ZHANG T Y, GE Z M, ZHANG L Q, et al. Influence of saltmarsh vegetation and sedimentation on the distribution of soil carbon and nitrogen in the Chongming Dongtan wetlands [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2015, 35(3): 836-843.
- [31] 张莹鑫, 张文祥, 史本伟, 等. 淤泥质潮间带植被-光滩沉积物稳定性研究——以长江口崇明东滩为例[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2022(6): 169-177.  
ZHANG Y X, ZHANG W X, SHI B W, et al. Study on sediment stability between vegetation and bare flats in a muddy intertidal flat: a case study for Chongming Dongtan in the Yangtze River Estuary [J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2022(6): 169-177.
- [32] ZHAO Y, LIU P F, RUI J P, et al. Dark carbon fixation and chemolithotrophic microbial community in surface sediments of the cascade reservoirs, Southwest China [J]. *Science of the Total Environment*, 2020, 698: 134316.
- [33] 曹爱丽, 周桂平, 胡姝, 等. 崇明东滩湿地沉积物中还原无机硫的形态特征[J]. *复旦学报(自然科学版)*, 2010, 49(5): 612-617.  
CAO A L, ZHOU G P, HU S, et al. The chemical characteristic of reduced inorganic sulfur in the wetland sediments of Chongming Dongtan [J]. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 2010, 49(5): 612-617.
- [34] ZHOU H X, LIU J E, ZHOU J, et al. Effect of an Alien Species *Spartina alterniflora* Loisel on biogeochemical processes of intertidal ecosystem in the Jiangsu Coastal Region, China [J]. *Pedosphere*, 2008, 18(1): 77-85.
- [35] WANG Z, JIANG Y H, AWASTHI M K, et al. Nitrate removal by combined heterotrophic and autotrophic denitrification processes: impact of coexistent ions [J]. *Bioresource Technology*, 2018, 250: 838-845.
- [36] 游智湧, 刘博林, 刘程, 等. 长江口沉积物固氮过程的温度敏感性及其影响因素[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 2022(3): 101-108.  
YOU Z Y, LIU B L, LIU C, et al. Temperature sensitivity and controlling factors of nitrogen fixation processes in sediments of the Yangtze River Estuary [J]. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 2022(3): 101-108.
- [37] NEWELL S E, PRITCHARD K R, FOSTER S Q, et al. Molecular evidence for sediment nitrogen fixation in a temperate New England estuary [J]. *PeerJ*, 2016, 4: e1615.



## Effect of vegetation distribution on dark carbon fixation of sediments in Chongming Dongtan wetland

WANG Shiming, CHEN Jiaming, YANG Rongrong, CHEN Ziyang, LIANG Xia

(State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

**Abstract:** The study of dark carbon fixation in estuarine wetlands is of great scientific significance for the comprehensive understanding and scientific assessment of the carbon sink potential of estuarine wetlands. Taking Chongming Dongtan as a typical study area, the effects of different wetland vegetation distributions on sediment dark carbon fixation and its key environmental control factors were studied using  $^{14}\text{C}$  isotope labeling technology combined with molecular biology research methods. The results showed that: the annual mean values of sediment dark carbon fixation rates in mudflat, *Phragmites australis*, and *Spartina alterniflora* wetlands were  $(1.27 \pm 0.66)$ ,  $(0.88 \pm 0.40)$ ,  $(1.37 \pm 0.63)$   $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$  C, respectively; there were significant seasonal differences in sediment dark carbon fixation in estuarine wetlands, in which the dark carbon fixation rates increased significantly in summer, but were inhibited by extremely high temperatures; the dark carbon fixation in sediments was promoted by *Spartina alterniflora*, while that in the *Phragmites australis* area was reduced relative to the mudflat; different vegetation influenced the dark carbon fixation in the sediment by regulating the  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{S}^{2-}$  and the abundance of functional genes (*cbbL* and *cbbM*). The results provide a theoretical reference to accurately assess the carbon sink potential and the influence mechanisms of the estuarine wetlands.

**Key words:** Chongming Dongtan; wetland vegetation; sediment; dark carbon fixation