



# 东海北部滨海湿地铁氧化细菌的分布及其对不同氧气穿透深度的响应

祁文龙, 宿蕾, 马忠霖, 王鹏, 李江涛\*

同济大学 海洋地质国家重点实验室, 上海 200092

祁文龙, 宿蕾, 马忠霖, 王鹏, 李江涛. 东海北部滨海湿地铁氧化细菌的分布及其对不同氧气穿透深度的响应[J]. 微生物学报, 2024, 64(6): 1704-1720.

QI Wenlong, SU Lei, MA Zhonglin, WANG Peng, LI Jiangtao. Distribution of Fe-oxidizing bacteria in the coastal wetland of the northern East China Sea and their responses to variations in oxygen penetration depth[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(6): 1704-1720.

**摘要:**【目的】滨海湿地生态系统位于淡水与海水交互地带, 含有高浓度  $Fe^{2+}$  的地下水渗透到沉积物表层形成的湿地径流和周期性潮汐淹水形成的含氧-缺氧界面有利于铁氧化细菌介导的  $Fe^{2+}$  的生物氧化过程发生。然而, 目前缺乏对滨海湿地生态系统中铁氧化细菌类群的全面评估。【方法】以上海崇明西沙湿地公园及浙江舟山市朱家尖岛东沙沙滩两地共 5 处滨海湿地沉积物为研究对象, 分析沉积物的氧气穿透深度等环境参数, 并基于 16S rRNA 基因扩增子测序技术, 全面解析不同滨海湿地生态系统中细菌与铁氧化细菌的群落组成与分布特征。【结果】与崇明西沙湿地相比, 朱家尖岛东沙沙滩有更深的氧气穿透深度, 达到 10 mm 以上。非度量多尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS)统计结果表明, 细菌群落结构主要受到区域位置不同导致的环境条件差异的影响, 而铁氧化细菌的群落结构则受到采样的区域位置和沉积物氧气穿透深度的共同影响。崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩的优势细菌为蓝细菌门(Cyanobacteria)、 $\gamma$ -变形菌纲(Gammaproteobacteria)、拟杆菌门(Bacteroidetes)、 $\alpha$ -变形菌纲(Alphaproteobacteria)和放线菌门(Actinobacteria); 优势铁氧化细菌为嘉利翁氏菌属(Gallionella)、红细菌属(Rhodobacter)、Lepthothrix 和 Sideroxydans。【结论】通过对崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩沉积物中栖息的铁氧化菌的调查发现, 铁氧化细菌的群落组成与湿地沉积物类型导致的氧气穿透深度差异具有密切联系。

**关键词:** 崇明西沙湿地; 朱家尖岛东沙沙滩; 滨海湿地; 氧气穿透深度; 铁氧化细菌

资助项目: 国家自然科学基金(42072333)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42072333).

\*Corresponding author. E-mail: jtli@tongji.edu.cn

Received: 2024-01-08; Accepted: 2024-03-08; Published online: 2024-03-12

# Distribution of Fe-oxidizing bacteria in the coastal wetland of the northern East China Sea and their responses to variations in oxygen penetration depth

QI Wenlong, SU Lei, MA Zhonglin, WANG Peng, LI Jiangtao\*

State Key Laboratory of Marine Geology, Tongji University, Shanghai 200092, China

**Abstract:** [Objective] Coastal wetland ecosystems, situated at the interface of freshwater and seawater, are characterized by the seepage of groundwater with high  $\text{Fe}^{2+}$  concentrations into the surface layers of sediments, which forms wetland runoff. This runoff, combined with periodic tidal flooding, creates an oxic-anoxic interface conducive to the bio-oxidation of  $\text{Fe}^{2+}$  by Fe-oxidizing bacteria. However, there is a lack of comprehensive assessment of Fe-oxidizing bacterial communities in coastal wetland ecosystems. [Methods] We measured the basic environmental parameters such as the oxygen penetration depth in the sediments of five coastal wetland sites in Xisha Wetland Park in Chongming, Shanghai and Dongsha Beach in Zhujiajian Island in Zhoushan, Zhejiang. The community composition and distribution of bacteria and Fe-oxidizing bacteria were comprehensively deciphered by 16S rRNA gene amplicon sequencing. [Results] Dongsha Beach in Zhujiajian Island exhibited deeper oxygen penetration (reaching more than 10 mm) than Xisha Wetland in Chongming. The non-metric multidimensional scaling (NMDS) results indicated that the bacterial community structure was primarily influenced by environmental conditions that varied with geographical location, while the community structure of Fe-oxidizing bacteria was influenced by both the geographical location of the sampling sites and the oxygen penetration depth of the sediments. The dominant bacteria in Xisha Wetland and Dongsha Beach were *Cyanobacteria*, *Gammaproteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Alphaproteobacteria*, and *Actinobacteria*. The dominant genera of Fe-oxidizing bacteria were *Gallionella*, *Rhodobacter*, *Leptothrix*, and *Sideroxydans*. [Conclusion] We studied the Fe-oxidizing bacteria in the sediments of Xisha Wetland in Chongming and Dongsha Beach in Zhujiajian Island and discovered that the composition of Fe-oxidizing bacterial communities was closely linked to the oxygen penetration depth variations caused by different types of wetland sediments.

**Keywords:** Xisha Wetland in Chongming; Dongsha Beach in Zhujiajian Island; coastal wetlands; oxygen penetration depth; Fe-oxidizing bacteria

铁(Fe)元素是地壳中最为丰富的金属元素之一, 广泛分布于全球不同的地质环境中<sup>[1]</sup>。同时也是所有已知生命形式的必需营养元素, 是微量元素地球化学循环的重要组成部分<sup>[2]</sup>。在环境中, Fe 主要以  $\text{Fe}^{2+}$  和  $\text{Fe}^{3+}$  的形式存在,

这两种价态在各种生物和非生物过程中易于相互转换。微生物的代谢活动, 特别是铁氧化细菌(Fe-oxidizing bacteria, FeOB)介导的  $\text{Fe}^{2+}$  生物氧化是富铁氧化物形成的最主要的驱动因素之一, 在这个过程中, FeOB 可以将  $\text{Fe}^{2+}$  氧化成

$\text{Fe}^{3+}$ 来获取能量<sup>[3]</sup>。不同环境中通常栖息着不同类型的 FeOB: 在酸性有氧条件下生存的 FeOB 为嗜酸性好氧(acidophilic aerobic) FeOB, 目前已有包括酸硫杆菌属(*Acidithiobacillus*)、钩端螺菌属(*Leptospirillum*)和硫杆菌属(*Thiobacillus*)在内的多种嗜酸性好氧 FeOB 被分离并得到进一步的研究<sup>[4]</sup>; 生活在中性微氧环境的 FeOB 为嗜中性微需氧(neutrophilic microaerobic) FeOB, 主要包括嘉利翁氏菌属(*Gallionella*)、*Leptothrix* 及  $\zeta$ -变形菌纲(*Zetaproteobacteria*)<sup>[5]</sup>; 当环境变为缺氧时, FeOB 会寻求其他产能更低的化合物作为终端电子受体, 以光为能量来源, 二氧化碳作为终端电子受体的 FeOB 被称为中性厌氧光合(phototrophic anaerobic) FeOB, 主要有红细菌属(*Rhodobacter*)<sup>[6]</sup>和红小卵菌(*Rhodovulum*)<sup>[7]</sup>, 而以硝酸盐为终端电子受体的 FeOB 则被称为中性厌氧硝酸盐还原(nitrate-reducing anaerobic) FeOB, 主要有脱氯单胞菌属(*Dechloromonas*)、类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)和食酸菌属(*Acidovorax*)等<sup>[5,8]</sup>。

滨海湿地位于淡水与海水交互地带, 经历周期性潮汐淹水和陆地淡水冲刷, 干湿交替的水文条件使得滨海湿地环境时空变化复杂<sup>[9]</sup>。湿地沉积物表层黄色的富铁氧化物是滨海湿地生态系统中重要的氧化还原物质<sup>[9]</sup>。铁的氧化还原循环是湿地生态系统最典型、普遍的现象之一, 在湿地土壤形成、物质循环及环境指示等方面具有重要意义<sup>[10]</sup>。尽管  $\text{Fe}^{2+}$  的快速无机化学氧化是湿地环境中  $\text{Fe}^{2+}$  氧化的主要过程, 但  $\text{Fe}^{2+}$  的生物氧化也是湿地铁氧化不可或缺的重要一环<sup>[11]</sup>。在滨海湿地环境中, 含有高浓度  $\text{Fe}^{2+}$  的地下水渗透到沉积物表层形成的湿地径流与周期性潮汐淹水形成的含氧-缺氧界面共同形成了具有丰富  $\text{Fe}^{2+}$  源和微氧的独特生态环境, 这为各种 FeOB 提供了良好的生存条件<sup>[12]</sup>。

目前已从多种湿地环境中发现了包括嘉利翁氏菌属(*Gallionella*)<sup>[13]</sup>、*Leptothrix*<sup>[14]</sup>、*Siderooxydans* 及硫杆菌属(*Thiobacillus*)<sup>[15]</sup>在内的多种 FeOB, 并对其代谢特征和生物氧化机制进行了研究<sup>[13-15]</sup>。然而, 目前对湿地生态系统 FeOB 的研究多聚焦于嗜中性微需氧 FeOB 的特定类群<sup>[5,12-16]</sup>, 缺乏对滨海湿地生态系统中 FeOB 类群的全面评估, 对 FeOB 的群落组成与分布及其影响要素的认识仍然不足。

本研究以上海市崇明西沙湿地公园及浙江省舟山市朱家尖岛东沙沙滩两地共 5 处滨海湿地沉积物为对象, 通过细菌 16S rRNA 基因扩增子测序技术, 全面解析上述不同滨海湿地生态系统中细菌与铁氧化细菌的群落组成和分布特征。本研究对于准确评估滨海生态系统中铁氧化和铁循环这一重要生物地球化学过程中微生物的贡献提供了重要参考价值。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区域概况及样品采集

上海市崇明岛位于长江入海口, 是世界上最大的河口冲积岛<sup>[17]</sup>, 长江带来的淡水与高盐海水交汇混合会产生盐水入侵现象<sup>[18]</sup>。崇明西沙湿地位于长江第一级分叉南支, 潮汐属非正规半日潮, 不仅受到沿南支下游河道而来的正面盐水入侵, 还存在着盐水侧向入侵—北支盐水倒灌<sup>[18]</sup>, 盐度在 0.0%–1.5% 之间, 是一个微咸水河口湿地<sup>[19]</sup>。朱家尖岛东沙沙滩位于浙江省舟山市朱家尖岛东部, 东临东海, 南邻后门山岛, 北接牛泥塘山, 潮汐为正规半日潮, 是一个砂砾混合质海滩<sup>[20]</sup>。

本研究以崇明西沙湿地公园(31°43'N, 121°14'E)湿地径流沉积物表层黄色氧化物(编号 1-XS-1 和 1-XS-2)、潮道沉积物柱状样(2-XS-C-0 cm、2-XS-C-3 cm、2-XS-C-6 cm 和

2-XS-C-9 cm, 编号最后的数字代表取样深度, 单位为厘米)和舟山市朱家尖岛东沙沙滩(29°52'N, 122°24'E)湿地径流沉积物表层黄色氧化物(3-DS-1、3-DS-2、4-DS-U、4-DS-M、4-DS-D1、

4-DS-D2、5-DS-1 和 5-DS-2)为研究对象(图 1)。取样过程中, 沉积物表层黄色氧化物均由一次性无菌勺刮取, 而潮道沉积物柱状样则利用 PVC 管取得。上述样品在野外采集后立即置于

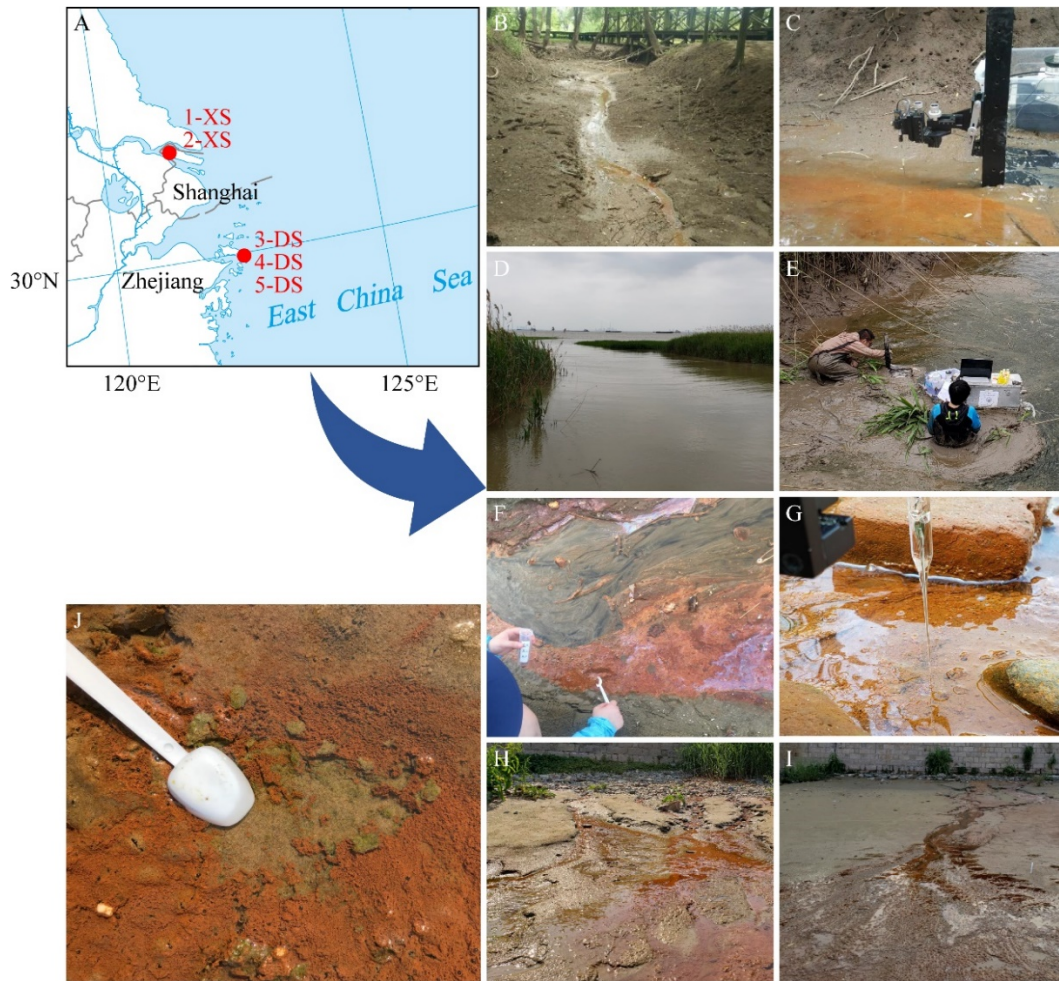


图 1 研究区域与采样位置示意图

Figure 1 Schematic diagram of the study area and sampling locations. A: Taken from the map of China, approval number GS(2022)4314. The red dots in the diagram indicate the locations of the two sampling areas, Xisha Wetland in Chongming and Dongsha Beach in Zhujiajian Island. B: 1-XS wetland runoff. C: 1-XS oxygen penetration depth measurement site. D: 2-XS tidal channel sampling station, field image during high tide. E: 2-XS tidal channel sampling and oxygen penetration depth measurement site and the formation of yellow oxides in the sediments is not distinct. F: 3-DS wetland runoff, characterized by strong yellow oxide features, with a relatively dry surface. G, H, J: 4-DS wetland runoff. G indicates the site of oxygen penetration depth measurement. At this location, flowing water passes over the surface sediment with yellow oxides. H indicates the panoramic view of the 4-DS sampling station. J is an enlarged image of the 4-DS sampling station, the bubbles formed by gas escape are visible on the surface of the yellow oxides. I: 5-DS wetland runoff, with characteristics similar to 4-DS.

保温箱中干冰保存，并随后转移至实验室存放于 $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱。

## 1.2 沉积物氧气穿透深度和环境参数测量

使用 X-5 UniAmp 氧气微电极系统 (Unisense 公司)对崇明西沙湿地 1-XS、2-XS 及朱家尖岛东沙沙滩 4-DS 沉积物的氧气穿透深度进行测量。架设好搭载氧气微电极的原位测定系统后，首先进行零点与饱和点的校正，随后手动旋转螺距将探头向沉积物中推进以测定氧气的垂直分布剖面。其中 1-XS 的前进步距为 1 mm，2-XS 的前进步距为 0.5 mm，4-DS 的前进步距为 0.25–1.00 mm。使用手持温度计 (CoolTrack 公司)和 Eutech pH 值测量仪 (Thermo Fisher Scientific 公司)测量温度和 pH 值。利用 50 mL 无菌离心管 (Corning 公司)收集沉积物表层上覆水样；使用 Rhizon (Rhizosphere 公司)抽取沉积物柱状样孔隙水，将水样酸化、超纯水稀释 50 倍后，用离子色谱仪 (DIONEX 公司)测量其  $\text{Cl}^-$  与  $\text{SO}_4^{2-}$  浓度。

## 1.3 DNA 提取、16S rRNA 基因扩增和高通量测序

使用 DNeasy PowerMax Soil Kit (QIAGEN 公司)进行样品 DNA 的提取。每个样品取约 0.5 g (干重)，具体操作步骤参照试剂盒说明书。上述提取得到的 DNA 溶液使用 Qubit 3.0 (Thermo Fisher Scientific 公司)荧光分光光度计检测双链 DNA 的浓度。使用细菌特异性引物 515F (5'-GTGCCAGCMGCCGCGGTAA-3')和 907R (5'-CCG TCAATTCMTTTRADTTT-3')进行 16S rRNA 基因的扩增与文库构建<sup>[21–22]</sup>。PCR 扩增体系：94  $^{\circ}\text{C}$  预变性 5 min；94  $^{\circ}\text{C}$  变性 30 s，52  $^{\circ}\text{C}$  退火 30 s，72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 30 s，共 30 个循环；最后再 72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 10 min。按照 NEBNext<sup>®</sup> Ultra<sup>™</sup> II DNA Library Prep Kit for Illumina<sup>®</sup> 的标准流程进行文库构建，随后由广东美格基因科技有限公司使用 Illumina HiSeq

2500 进行双端测序。

## 1.4 实时荧光定量 PCR

使用 PikoREAL qPCR System (Thermo Fisher Scientific 公司)通过实时荧光定量聚合酶链式反应 (real-time quantitative polymerase chain reaction, RT-qPCR)对沉积物中细菌的 16S rRNA 基因进行定量。前端和后端的引物分别为 341F (5'-CC TACGGGAGGCAGCAG-3')和 518R (5'-ATTAC CGCGGCTGCTGG-3')<sup>[23]</sup>。16S rRNA 基因的标准品采用克隆转化的方法获得，将 16S rRNA 基因的 PCR 产物克隆到 pUC18 质粒载体 (TaKaRa 公司)，然后转移至大肠杆菌 (*Escherichia coli*) DH5 $\alpha$  感受态细胞 (TaKaRa 公司)构建重组质粒。qPCR 反应体系 (10  $\mu\text{L}$ )：DNA 模板 1  $\mu\text{L}$ ，Rox Reference Dye (TaKaRa 公司) 0.2  $\mu\text{L}$ ，正、反向引物 (0.1  $\mu\text{mol/L}$ )各 0.2  $\mu\text{L}$ ，SYBR Green 荧光染料 (TaKaRa 公司) 5  $\mu\text{L}$ ，灭菌去离子水 3.4  $\mu\text{L}$ 。qPCR 反应程序：95  $^{\circ}\text{C}$  预变性 30 s；95  $^{\circ}\text{C}$  变性 5 s，55  $^{\circ}\text{C}$  退火 30 s，72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 60 s，循环 40 次；72  $^{\circ}\text{C}$  延伸 1 min。每个样品设置 3 个平行，扩增标准曲线  $R^2$  均高于 0.98，扩增效率在 90%–110% 之间。根据标准品的拷贝数计算样品中 16S rRNA 基因的平均拷贝数<sup>[24]</sup>，随后根据 rrNDB 数据库揭示的细菌的 16S rRNA 基因平均拷贝数 (5.2 copies/cell)来估算细菌的细胞丰度<sup>[25]</sup>。

## 1.5 高通量测序数据处理

使用 QIIME2 (version 2022.11)处理 16S rRNA 测序原始数据<sup>[26]</sup>。首先使用 DADA2 插件对测序得到的原始序列进行过滤、降噪、合并和去除嵌合体，得到扩增子序列变异 (amplicon sequence variant, ASV)特征表格和代表性序列<sup>[27]</sup>。为避免样品由于测序深度不同造成的误差，使用 QIIME2 中的 qiime feature-table rarefy 命令对 ASV 特征表格中每个样品的序列数进行归一化处理，基于归一化后的 ASV 特征表格，使用

qiime diversity alpha 模块计算  $\alpha$  多样性指数。基于 qiime diversity core-metrics-phylogenetic 模块以及 Vegan (version 2.6-4)包对细菌微生物群落结构进行基于 Bray-Curtis 距离矩阵的非度量多尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS),并且使用 Originlab (version 10.0.5.157)对  $\alpha$  多样性及 NMDS 结果进行可视化。特征序列用 Silva 数据库(version 138)根据细菌扩增的引物片段(515F/907R)训练朴素贝叶斯分类器,然后使用 qiime feature-classifier 模块对 ASV 特征表格进行物种注释。选择门分类水平丰度前 20 以及属分类水平丰度大于 3%的细菌进行可视化作图。本研究所涉及 16S rRNA 基因扩增子测序结果均可以在 NCBI 数据库获得, BioProject ID 为 PRJNA1060983。

此外,为了分析湿地生态系统中的铁氧化细菌的组成与分布,依据 Kappler 等的综述,对上述微生物群落组成中 FeOB 类群进行归纳汇总<sup>[5]</sup>。此次研究共得到了 49 个基于种分类水平

的 FeOB,根据其栖息环境划分为嗜酸性好氧、嗜中性微需氧、中性厌氧硝酸盐还原和中性厌氧光合 FeOB 四种类型<sup>[5]</sup>。我们基于属分类水平挑选了崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩的典型 FeOB,对其群落结构进行了详细分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩的环境特征及氧气穿透深度

对崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩表层水及沉积柱孔隙水的多种环境参数测定结果表明,崇明西沙湿地表层水样品 pH 在 7.57–7.72 之间(表 1),呈弱碱性;而朱家尖岛东沙沙滩除 4-DS-D1 表层水样品 pH 为 7.35 外,其他样品在 6.62–6.90 之间,呈弱酸性,而且表现出从湿地径流上游到下游 pH 增大的趋势。不同采样点 Cl<sup>-</sup> 浓度相差较大,朱家尖岛东沙沙滩 5-DS 表层水样品的 Cl<sup>-</sup> 浓度(90.00 mg/L 和 107.00 mg/L)最高,崇明西沙湿地 2-XS 沉积物柱状样孔隙水的

表 1 取样地点、时间、样品编号、细菌细胞丰度及环境参数

Table 1 Sampling sites, time, sample IDs, bacterial abundance and environmental parameters

Site	Time	ID	Bacterial abundance ( $\times 10^8$ cells/g)	pH	T/°C	Cl <sup>-</sup> (mg/L)	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> (mg/L)
1-XS	2018-05	1-XS-1	6.98	7.57	25.70	61.92	0.47
		1-XS-2	25.35	7.72	22.50	88.96	1.64
2-XS	2019-05	2-XS-C-0 cm	47 205.94	7.57	26.20	–	–
		2-XS-C-3 cm	15.63	–	–	44.00	22.00
		2-XS-C-6 cm	28.44	–	–	25.00	1.00
		2-XS-C-9 cm	17.95	–	–	24.00	1.00
3-DS	2018-08	3-DS-1	2.54	–	–	–	–
		3-DS-2	10 092.45	–	–	–	–
4-DS	2019-05	4-DS-U	27 164.18	6.90	20.20	38.00	71.00
		4-DS-M	4 613.14	6.68	22.40	–	–
		4-DS-D1	3 419.77	7.35	26.60	43.00	90.00
		4-DS-D2	1 158.77	–	–	–	–
5-DS	2019-05	5-DS-1	2 060.61	6.62	21.70	107.00	75.00
		5-DS-2	1 636.80	6.85	23.20	90.00	87.00

–: Not detected.

Cl<sup>-</sup>浓度(24.00–44.00 mg/L)最低。朱家尖岛东沙沙滩的 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>浓度(71.00–90.00 mg/L)明显高于崇明西沙湿地(0.47–22.00 mg/L)。

朱家尖岛东沙沙滩氧气穿透深度远高于崇明西沙湿地：崇明西沙湿地的氧气浓度在 0–2 mm 段急剧下降,其中 2-XS 在 1–2 mm 处下降为 0, 1-XS 在 4 mm 也下降为 0 (图 2A); 相比之下,朱家尖岛东沙沙滩的氧气穿透深度相对较深, 4-DS 的测定结果显示,上游(4-DS-U)在 10.5 mm 的氧气浓度为 64 μmol/L,中游(4-DS-M)在 0–10 mm 整体氧气浓度变化趋势较小,直至 10.5 mm 仍有 172 μmol/L 的氧气,下游(4-DS-D)在 0–6 mm 氧气浓度变化不大,在 6–8 mm 骤降为 0 (图 2B)。

## 2.2 细菌群落的 α 与 β 多样性

本研究对崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙

滩 5 个采样站位共 14 个样品进行细菌 16S rRNA 基因扩增子测序。质检后获得 1 184 118 条序列,平均每个样品 84 580 条序列,共获得 13 560 个 ASVs,其中包含 144 个 FeOB 的 ASVs。如图 3 所示,崇明西沙湿地的 Shannon 指数高于朱家尖岛东沙沙滩(图 3A),特别是 2-XS 沉积物柱状样,其 Shannon 指数明显高于其他 4 个采样点,而且表现出从沉积物柱状样表层到深层 Shannon 指数逐渐增高的特征,表明该区域沉积物的细菌多样性明显高于表层黄色氧化物。

基于 ASVs 的 NMDS 统计分析结果显示,此次研究的样品主要依据其采样站位进行聚类(图 3B)。它们被划分为 4 个簇,其中采集自崇明西沙湿地的 1-XS、2-XS 和来自朱家尖岛东沙沙滩的 3-DS 各自聚集为独立的 3 个簇,而

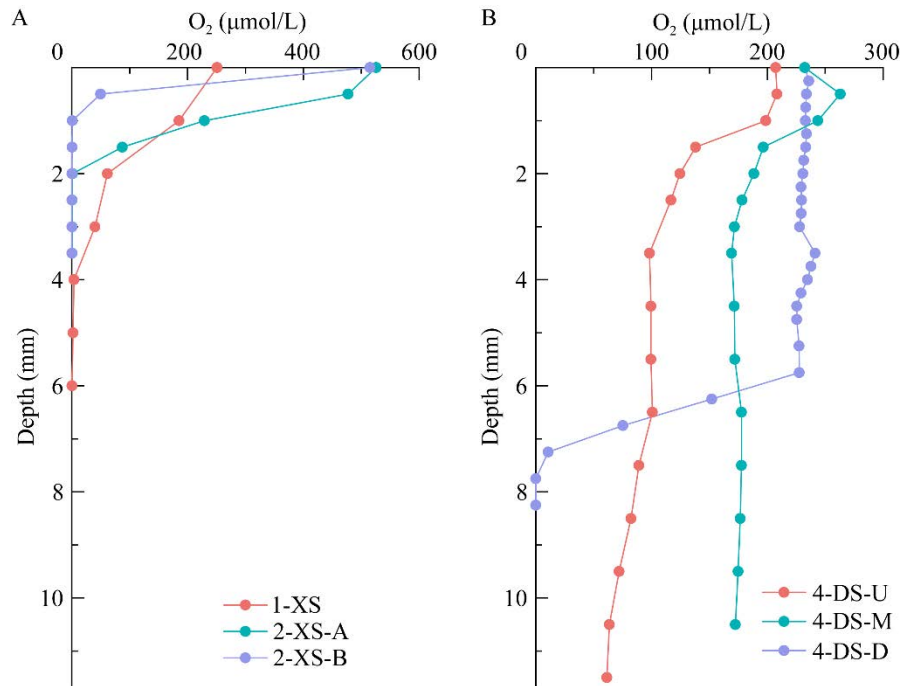


图 2 崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩不同采样点的氧气穿透深度垂向剖面变化图

Figure 2 Vertical profile variations of oxygen penetration depth at different sampling sites in Xisha Wetland in Chongming and Dongsha Beach in Zhujiajian Island. A: Oxygen penetration depth at 1-XS and 2-XS sampling sites. The 2-XS-A and 2-XS-B sampling points are located near the 2-XS tidal channel sampling site. B: Oxygen penetration depth at 4-DS sampling site.

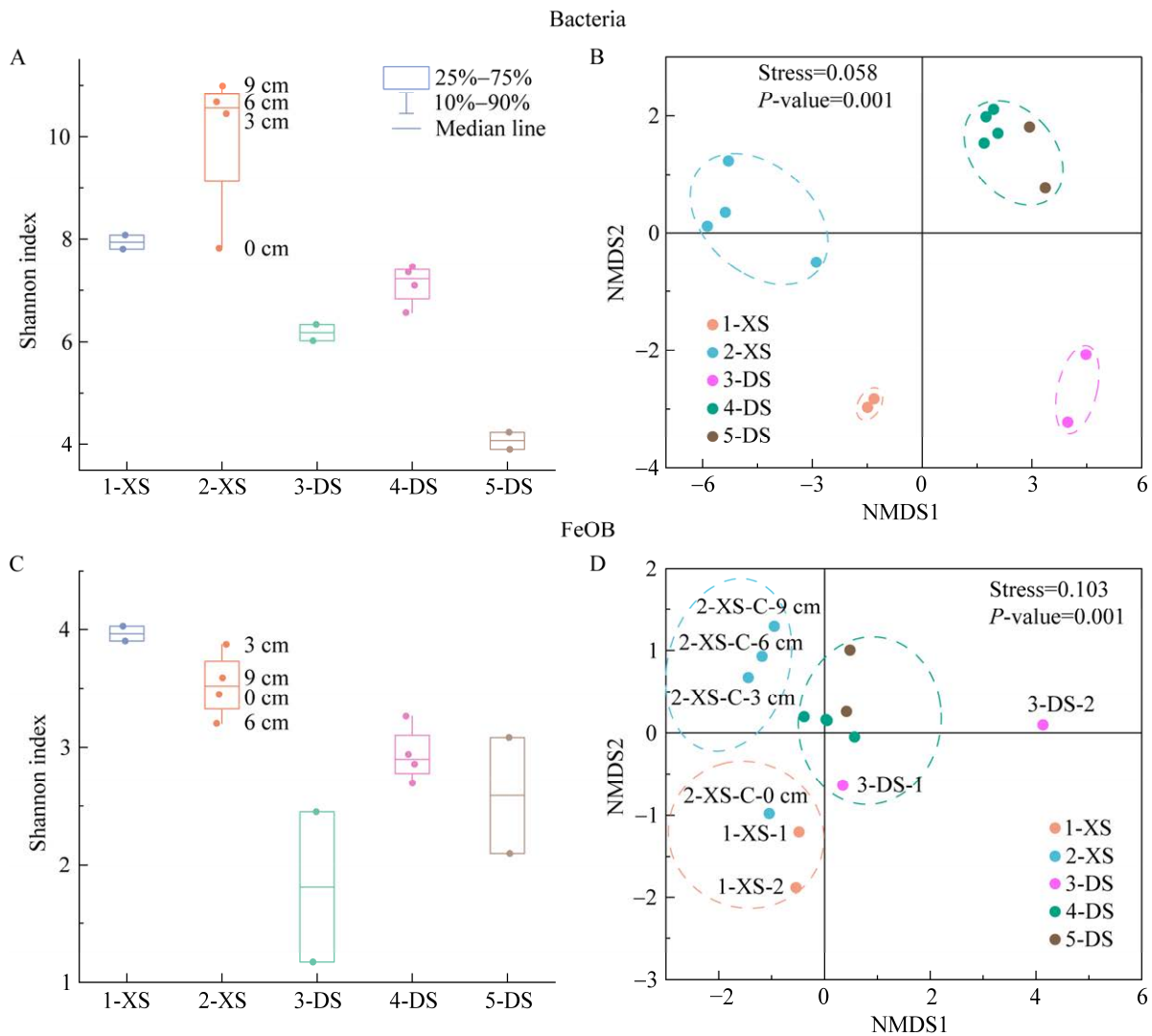


图 3 细菌与铁氧化细菌  $\alpha$  多样性和基于 Bray-Curtis 距离矩阵的 NMDS 分析

Figure 3 Alpha diversity and NMDS analysis based on Bray-Curtis distance matrix of bacteria and iron-oxidizing bacteria. A: Box-and-whisker plot of Shannon index of bacteria. B: NMDS analysis of bacterial communities, where the dashed lines in the diagram divide the five sampling points into four distinct groups. C: Box-and-whisker plot of Shannon index of FeOB. D: NMDS analysis of FeOB communities, where the dashed lines in the diagram divide the surface samples of 1-XS and 2-XS, the deep samples of 2-XS, and other Dongsha wetland samples excluding 3-DS-2 into three groups. PERMANOVA analyses supported the groups with statistical significance.

相距只有几十米的 4-DS 与 5-DS 两个采样站位的表层黄色沉积物(共 6 个样品)则聚集在一起形成单独的一簇。如图 3B 所示, 不同样品的细菌群落结构主要依据其采样的区域地理位置进行聚类(图 3B)。

总体上, 崇明西沙湿地 FeOB 的 Shannon 指数约为 3.67, 略高于朱家尖岛东沙沙滩(约 2.57)(图 3C)。此外, 我们还发现在朱家尖岛东沙沙滩 3-DS 和 5-DS 两个站位, 即便是同一站位的不同采样点(上、下游), 其 FeOB 的 Shannon



指数也具有较大的差异。与细菌群落组成的分组类似, NMDS 统计聚类的结果也显示崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩的 FeOB 群落组成聚集成为不同的簇。置换多元方差分析(permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)也进一步支持崇明西沙湿地与朱家尖岛东沙沙滩 FeOB 群落组成具有显著差异( $P$ -value=0.001)。值得注意的是, 崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩的不同站位之间出现了交叉聚集。例如, 2-XS-C-0 cm 与 1-XS 的沉积物表层黄色氧化物样品聚为一簇, 2-XS 沉积物柱状样深层(3、6、9 cm)样品聚为一簇(图 3D), 表明崇明西沙湿地表层样品之间的 FeOB 具有更高的相似性, 而表层与深层样品的 FeOB 具有较大差异。同样地, 朱家尖岛东沙沙滩 4-DS、5-DS 以及 3-DS-1 的沉积物表层黄色氧化物样品聚类在一起; 相比之下, 3-DS-2 却没有与来自同一采样站位的 3-DS-1 以及其他东沙沙滩的样品聚集在一起, 而是形成单独的一簇(图 3D)。我们推测除采样站位区域位置的差异外, 采样深度(意味着不同的氧气浓度)可能也是影响 FeOB 群落结构的重要因素。

### 2.3 沉积物中细菌的细胞丰度

细菌 16S rRNA 基因 qPCR 定量结果估算的细胞丰度显示, 不同样品之间细菌丰度具有较大的差异, 细胞丰度变化范围较大( $2.54 \times 10^8$ – $4.72 \times 10^{12}$  cells/g, 表 1)。其中, 崇明西沙湿地 2-XS-C-0 cm 样品细菌细胞丰度最高( $4.72 \times 10^{12}$  cells/g), 比崇明西沙湿地其他样品丰度(平均  $1.89 \times 10^9$  cells/g)高 3 个数量级, 表明该区域表层沉积物样品细菌细胞丰度明显高于其他样品; 朱家尖岛东沙沙滩 3-DS-1 样品细菌细胞丰度最低( $2.54 \times 10^8$  cells/g), 比朱家尖岛东沙沙滩其他样品丰度(平均  $7.16 \times 10^{11}$  cells/g)低 3 个数量级。整体上看, 朱家尖岛东沙沙滩细菌细

胞丰度高于崇明西沙湿地。

### 2.4 细菌群落组成与分布

崇明西沙湿地的主要优势类群为拟杆菌门(*Bacteroidota*)、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)和蓝细菌门(*Cyanobacteria*), 它们的总和可以占细菌群落组成的 50%–76% (图 4)。其中  $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)和拟杆菌门(*Bacteroidota*)为 1-XS 沉积物表层黄色氧化物的优势类群, 占细菌总数的 46%–60%。优势属为拟杆菌门(*Bacteroidota*)的黄杆菌属(*Flavobacterium*, 12%)和  $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)的食氢产水菌属(*Hydrogenophaga*, 6%)。2-XS 沉积物柱状样表层样品优势类群为蓝细菌门(*Cyanobacteria*), 占细菌总数的 43%。2-XS 沉积物柱状样深层(3、6、9 cm)样品的细菌群落组成同表层样品具有较大差异: 绿弯菌门(*Chloroflexi*)和放线菌门(*Actinobacteriota*)具有随深度增加丰度逐渐增大的趋势, 而  $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)具有随深度增加丰度逐渐减小的趋势。此外, 浮霉菌门(*Planctomycetota*)和 *Acidobacteriota* 细菌丰度明显也高于表层样品。

蓝细菌门(*Cyanobacteria*)、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidota*)和  $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)是朱家尖岛东沙沙滩样品主要的优势类群, 它们的总和占细菌群落的 75%–96%。其中蓝细菌门(*Cyanobacteria*)是绝对优势类群, 占总细菌群落的 29%–61%。在科/属分类水平上, *Chloroplast* 是蓝细菌门(*Cyanobacteria*)丰度最高的属, 特别是在 5-DS 沉积物表层黄色氧化物样品中, 其丰度可达 59.1%。此外, 3-DS 和 4-DS 沉积物表层黄色氧化物样品还有较高丰度的 *Nodosilinea\_PCC-7104* (图 5)。 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)的优势科/属为丛毛单胞菌科(*Comamonadaceae*)和嘉

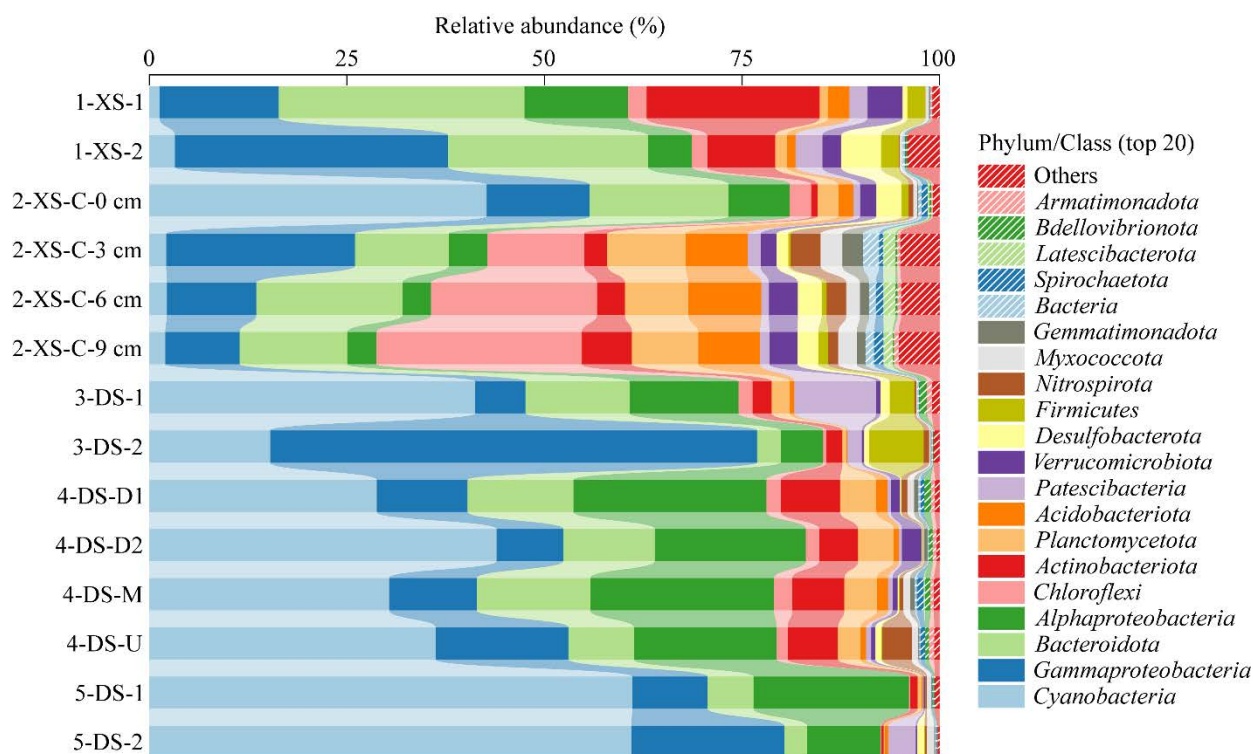


图 4 基于门/纲分类水平的细菌群落组成及其相对丰度

Figure 4 Bacterial community composition and relative abundance at phylum/class. The diagram displays the top 20 phyla/classes in terms of the sum of abundances across all samples (*Proteobacteria* is classified at the class level), with the remainder categorized as “others”.

利翁氏菌属(*Gallionella*), 其中丛毛单胞菌科(*Comamonadaceae*)在不同样品中的丰度分布较为平均, 但嘉利翁氏菌属(*Gallionella*)主要出现在 3-DS-2 样品中, 而且丰度(31%)远高于其他样品。3-DS-2 样品还特有水杆状菌属(*Aquabacterium*)、军团菌属(*Legionella*)、不动杆菌属(*Acinetobacter*)细菌, 与其他样品群落组成有着较大的差异。拟杆菌门(*Bacteroidota*)的优势科为噬几丁质菌科(*Chitinophagaceae*), 主要出现在 4-DS 采样站位。 $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)的优势科/属为红细菌科(*Rhodobacteraceae*)。

## 2.5 铁氧化细菌的类型与组成

从 5 个采样站位的 14 个样品中, 共获得了 144 个 FeOB 的 ASVs, 这些 ASV 分布在  $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、 $\zeta$ -变形菌纲

(*Zetaproteobacteria*)、蓝细菌纲(*Cyanobacteriia*)、 $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)、放线菌纲(*Actinobacteria*)、*Sulfobacillia* 和 *Leptospirillia* 共 7 个纲的 17 个属中(图 6A)。整体上看, 不同采样点 FeOB 相对丰度及种类均有较大差异(图 6B), 而且朱家尖岛东沙沙滩的 FeOB 相对丰度高于崇明西沙湿地。其中 3-DS 沉积物表层黄色氧化物样品的 FeOB 丰度最高, 平均约占总体细菌的 17.6%(图 6A); 1-XS 沉积物表层黄色氧化物、3-DS 沉积物表层黄色氧化物和 5-DS 沉积物表层黄色氧化物样品中 FeOB 丰度类似, 在 4.8%–7.5%之间; 由于 2-XS 是沉积物柱状样, FeOB 丰度最低仅占 0.58%。5 个采样站位均有较多的嗜中性微需氧 FeOB, 其中 3-DS 的嗜中性微需氧 FeOB 丰度最高, 可占总细菌的 16.0%。

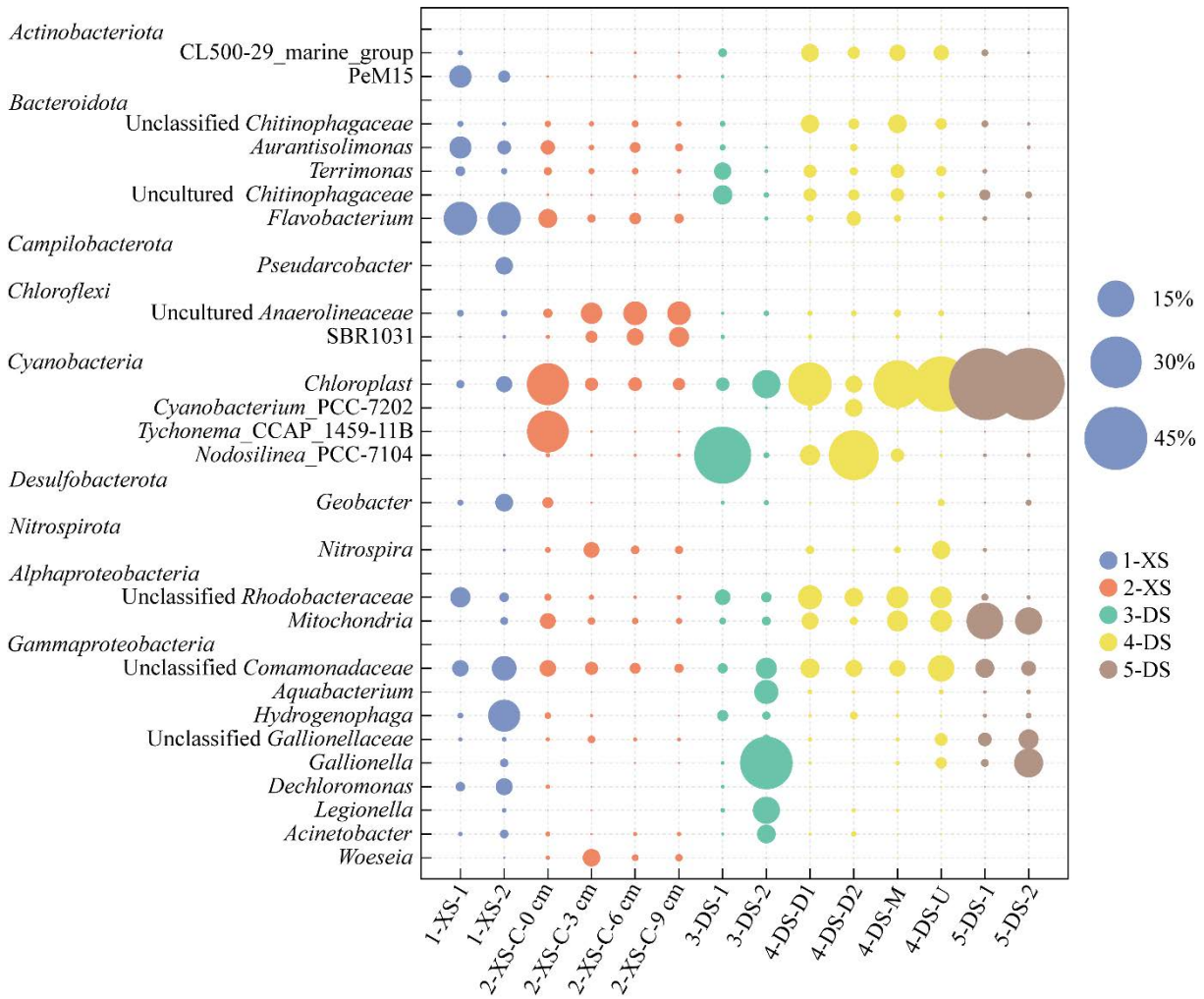


图 5 细菌在属分类水平的相对丰度气泡图

Figure 5 Bubble chart of the relative abundance of bacteria at the genus taxonomic level. The graph shows bacterial lineages with relative abundance greater than 3% in all of the samples, bubbles of different sizes represent the relative abundance of each group, and the relative abundance ratio represented by the bubble size is listed on the right side of the graph.

值得注意的是，相对于其他采样站位，4-DS 的中性厌氧光合 FeOB 丰度较高，约占总细菌的 4.0%；1-XS 的中性厌氧硝酸盐还原 FeOB 丰度较高，约占总细菌的 3.4%。

在纲分类水平，FeOB 主要优势类群为  $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 和  $\alpha$ -变形菌纲 (*Alphaproteobacteria*) (图 6A)， $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 可占全部 FeOB 的 71.49%，其中含量最高的属为嘉利翁氏菌属

(*Gallionella*)，占全部 FeOB 的 48.16%，其他含量较高的属有 *Leptothrix*、*Sideroxydans*、泉发菌属 (*Crenothrix*) 和脱氯单胞菌属 (*Dechloromonas*)； $\alpha$ -变形菌纲 (*Alphaproteobacteria*) 可占全部 FeOB 的 25.61%，其中含量最高的类群为红细菌属 (*Rhodobacter*)，可占全部 FeOB 的 22.99%。

崇明西沙湿地特有的 FeOB 为  $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 的泉发菌属 (*Crenothrix*)。此外，1-XS 具有明显高于其他采样点的  $\gamma$ -变形

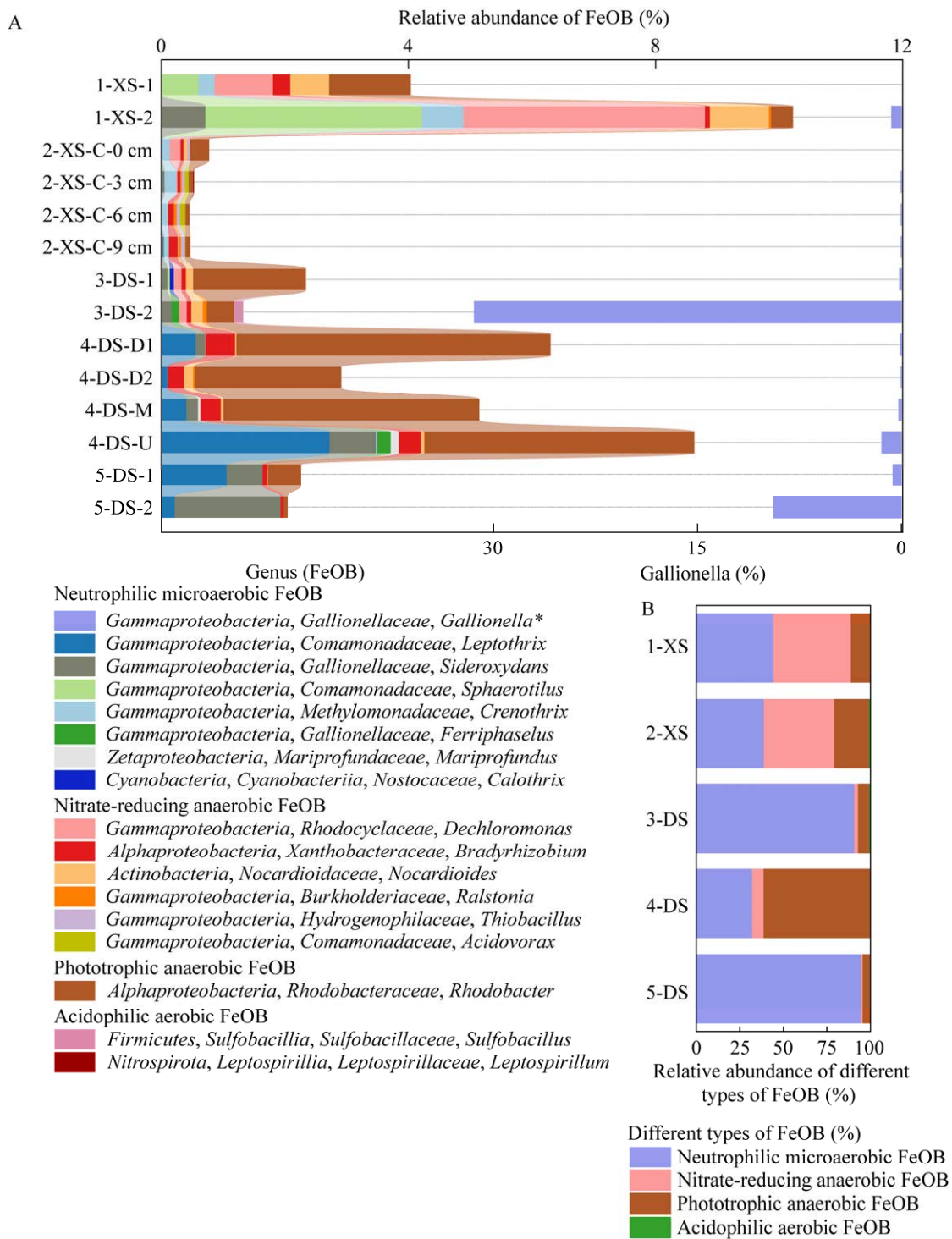


图 6 FeOB 在所有细菌中的相对丰度堆积柱状图及不同类型 FeOB 在各采样站点的分布图

Figure 6 Alluvial bar plot of FeOB composition and their relative abundance and distribution map of different types of FeOB at each sampling area. A: Alluvial bar plot of FeOB composition in all bacteria at the genus taxonomic level, with *Gallionella* being so abundant that it is represented in a separate axis. B: Distribution plot of different types of FeOB at each sampling area.

菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 的球衣菌属 (*Sphaerotilus*)、脱氯单胞菌属 (*Dechloromonas*) 及放线菌门 (*Actinobacteria*) 的类诺卡氏菌属 (*Nocardioides*); 虽然 2-XS 沉积物柱状样的 FeOB 丰度很低, 但也特有  $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 的硫杆菌属 (*Thiobacillus*)、食酸菌属 (*Acidovorax*) 以及罗尔斯通氏菌属 (*Ralstonia*)。朱家尖岛东沙沙滩特有  $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 的 *Lepthothrix*。3-DS 和 4-DS 具有明显高于其他采样点的  $\alpha$ -变形菌纲 (*Alphaproteobacteria*) 的红细菌属 (*Rhodobacter*)。值得注意的是, 3-DS-2 样品中嘉利翁氏菌属 (*Gallionella*) 丰度极高, 在该样品细菌中占比 31.4%。

### 3 讨论

#### 3.1 不同采样区域湿地沉积物中细菌群落结构特征

崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩栖息的细菌群落组成具有显著差异。湿地径流表层的黄色氧化物会时常受到随机的水动力作用 (潮水和地表水等) 的冲刷, 冲刷过程会伴随微生物附着在沉积物表面或迁移, 进而导致微生物群落的形成和消失<sup>[28]</sup>。冲刷程度这一环境条件差异可能是造成崇明西沙湿地与朱家尖岛东沙沙滩两者栖息细菌组成差异的重要潜在因素之一。例如朱家尖岛东沙沙滩地理位置紧邻海水 (距最低潮位海水仅几十米的距离), 受到的海水冲刷程度更为严重, 湿地径流表层黄色氧化物形成时间相对较短, 导致细菌群落结构相对更为单一, 细菌多样性远低于崇明西沙湿地。朱家尖岛东沙沙滩栖息着较多与有机污染物降解相关的细菌。如  $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 的丛毛单胞菌科 (*Comamonadaceae*)、 $\alpha$ -变形菌纲 (*Alphaproteobacteria*) 的红细菌科 (*Rhodobacteraceae*) 和拟杆菌门

(*Bacteroidota*) 的噬几丁质菌科 (*Chitinophagaceae*)。它们在朱家尖岛东沙沙滩不同采样站位中普遍丰度较高, 前人研究认为, 它们具有分解多种复杂化合物和有机污染物的潜力, 包括纤维素、芳香族化合物、长链烷烃和石油碳氢化合物等难以降解的有机物<sup>[29-31]</sup>。这或许与朱家尖岛东沙沙滩 3 处采样地人为排放污水密切相关: 3 处采样地均位于人造建筑围墙外 (图 1H 和图 1I), 存在人为排放污水导致的水体富营养化现象, 进而影响了微生物的群落结构。相比之下, 崇明西沙湿地表层的主要优势类群为拟杆菌门 (*Bacteroidota*) 的黄杆菌属 (*Flavobacterium*) 和  $\gamma$ -变形菌纲 (*Gammaproteobacteria*) 的食氢产水菌属 (*Hydrogenophaga*), 这两种菌在崇明西沙湿地深层样品及朱家尖岛东沙沙滩样品中丰度极低。食氢产水菌属 (*Hydrogenophaga*) 为严格好氧或兼性需氧菌<sup>[32]</sup>, 黄杆菌属 (*Flavobacterium*) 为严格好氧或兼性厌氧菌<sup>[33]</sup>, 两者均可在缺乏氧气时切换到发酵或其他无氧代谢方式, 以硝酸盐为电子受体进行厌氧生长。

此外, 如图 5 所示, 蓝细菌 (*Cyanobacteria*) 在朱家尖岛东沙沙滩和崇明西沙湿地均为绝对优势物种, 但两地蓝细菌的种类具有明显的差异。这些类群主要隶属于 *Chloroplast*、*Nodosilinea\_PCC-7104* 和 *Tychonema\_CCAP\_1459-11B*。其中 *Tychonema\_CCAP\_1459-11B* 是崇明西沙湿地的主要蓝细菌优势物种, 该类群是陆地或者河口淡水环境中常见的丝状蓝细菌<sup>[34]</sup>; 相比之下, *Nodosilinea\_PCC-7104* 则是朱家尖岛东沙沙滩的主要优势物种之一, 它通常是从海洋浮游植物中分离获得<sup>[35]</sup>。蓝细菌组成类群的差异与崇明西沙湿地和朱家尖岛东沙沙滩的环境条件差异密切相关: 崇明西沙湿地取样点位于长江第一级分叉南支, 虽有较为严重的海水入侵现象, 但因处于河口距离入海口较远位置,

主要径流为盐度在 0.0%–1.5% 的微咸水<sup>[18-19]</sup>, 所以主要蓝细菌为淡水菌; 而朱家尖岛东沙沙滩取样点地理位置紧邻海水, 面临着周期性涨落潮特别是大潮海水的反复淹没, 这是导致朱家尖岛东沙沙滩取样点细菌群落中存在与海洋蓝细菌密切相关类群的主要原因。

### 3.2 铁氧化细菌的分布特征及其对环境的响应

崇明西沙湿地与朱家尖岛东沙沙滩不同的沉积物类型是造成这两个区域沉积物氧气穿透深度不同的主要因素。研究表明, 崇明西沙湿地主要为泥质沉积物, 其表层沉积物粒径相对较小, 平均中值粒径为  $37.5 \mu\text{m}$ <sup>[17]</sup>。本研究利用氧气微电极法测得崇明西沙湿地氧气穿透深度在 2–4 mm 之间, 而且在 0–2 mm 快速下降, 符合近海环境下氧气穿透深度在毫米级别的特征<sup>[36]</sup>。相比之下, 朱家尖岛东沙沙滩沉积物组成则以中细砂为主, 平均中值粒径在  $250 \mu\text{m}$ <sup>[37]</sup>, 属于渗透性较强的潮滩砂质沉积物, 因此该区域沉积物拥有更深的氧气穿透深度。4-DS 两个观测点 4-DS-M 和 4-DS-U 氧气穿透深度均超过 10 mm (图 2B)。

沉积物中的氧气条件是影响 FeOB 群落组成的重要因素。对 FeOB 的 NMDS 分析结果表明, 朱家尖岛东沙沙滩和崇明西沙湿地的 FeOB 群落组成具有较大差异。朱家尖岛东沙沙滩 FeOB 的主要类型为嗜中性微需氧 FeOB, 而崇明西沙湿地 FeOB 的主要类型为嗜中性微需氧 FeOB 和厌氧硝酸盐还原 FeOB。两地沉积物中均含有较高丰度的嗜中性微需氧 FeOB, 这一现象在湿地环境中并不意外,  $\text{Fe}^{2+}$  在空气中极易发生化学氧化, 但在氧气浓度范围为 5–50  $\mu\text{mol/L}$  的微氧环境中却可以被嗜中性 (pH 6.0–7.5) FeOB 利用进行化能自养生活<sup>[38]</sup>。滨海湿地环境含有高浓度  $\text{Fe}^{2+}$  的地下水渗透及周期性潮汐淹水形成

的含氧-缺氧界面, 为嗜中性微需氧 FeOB 提供了适宜的生存环境。值得注意的是, 更深的氧气穿透深度可能是朱家尖岛东沙沙滩嗜中性微需氧 FeOB 在所有 FeOB 中所占比例高于崇明西沙湿地的原因。朱家尖岛东沙沙滩的氧气穿透深度相对较深, 达到 10 mm 以上, 具有范围更大的微氧环境。这为嗜中性微需氧 FeOB 提供了更为广泛的生态位, 因而嗜中性微需氧 FeOB 有了更广的分布范围, 导致朱家尖岛东沙沙滩有着更高比例的嗜中性微需氧 FeOB。主要的优势嗜中性微需氧 FeOB 为嘉利翁氏菌属 (*Gallionella*)、*Lepthothrix* 和 *Sideroxydans*, 三者皆为陆地淡水环境中常见的 FeOB<sup>[13-15]</sup>。

崇明西沙湿地氧气穿透深度仅有 2–4 mm, 而且氧气梯度变化大, 适宜嗜中性微需氧 FeOB 生存的生态位较小, 嗜中性微需氧 FeOB 在所有 FeOB 中所占比例明显低于朱家尖岛东沙沙滩。然而相对较浅的氧气穿透深度导致崇明西沙湿地具有较多的中性厌氧硝酸盐还原 FeOB。在沉积物表层 0–10 mm 范围内, 微生物会优先利用氧气作为电子受体; 当环境变为厌氧后, 微生物会转而利用湿地沉积物中较为丰富的硝酸盐作为电子受体, 这为中性厌氧硝酸盐还原 FeOB 提供了生存空间。崇明西沙湿地主要的中性厌氧硝酸盐还原 FeOB 为脱氯单胞菌属 (*Dechloromonas*) 和类诺卡氏菌属 (*Nocardioideis*), 它们可以在厌氧条件下以硝酸盐为电子受体氧化  $\text{Fe}^{2+}$  生长<sup>[39]</sup>, 脱氯单胞菌属 (*Dechloromonas*) 还可以代谢一些芳香族化合物<sup>[40]</sup>, 是一类在污水中丰度较高的硝酸盐还原 FeOB<sup>[41]</sup>。研究表明, 人类活动会排放污染物进入湿地生态系统, 导致湿地水体出现富营养化的问题 (例如硝酸盐含量增加等)<sup>[42]</sup>。除上述中性厌氧硝酸盐还原 FeOB 外, 崇明西沙湿地还有着丰度较高的球衣菌属 (*Sphaerotilus*) 嗜中性微需氧 FeOB, 该菌是

一类有鞘的具有铁氧化功能的细菌,在富含有机质的受污染水体中表现出更强的生长能力<sup>[43]</sup>。此外,崇明西沙湿地表层样品中还存在大量以硝酸盐为电子受体的细菌。前人研究认为,拟杆菌门(*Bacteroidota*)的黄杆菌属(*Flavobacterium*)和 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)的氢噬胞菌属(*Hydrogenophaga*)两者均可在缺乏氧气时切换到发酵或其他无氧代谢方式,以硝酸盐为电子受体进行厌氧生长<sup>[32-33]</sup>。这表明在湿地硝酸盐富集的环境条件下,包括 FeOB 在内的多种细菌均有着显著的硝酸盐还原脱氮能力,在湿地土壤脱氮过程中可能发挥重要作用。

## 4 结论

本研究通过对崇明西沙湿地公园及朱家尖岛东沙沙滩两地共 5 处滨海湿地沉积物的 16S rRNA 基因扩增子测序,发现滨海湿地表层沉积物生境的细菌群落组成以蓝细菌门(*Cyanobacteria*)、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、 $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)和放线菌门(*Actinobacteria*)为主,主要优势铁氧化细菌为嘉利翁氏菌属(*Gallionella*)、红细菌属(*Rhodobacter*)、*Lepthothrix* 和 *Sideroxydans*。崇明西沙湿地和舟山市朱家尖岛东沙沙滩两处滨海湿地的氧气穿透深度差异明显,细菌尤其是铁氧化细菌群落结构也在此影响下按照采样站位呈现出明显差异。朱家尖岛东沙沙滩氧气穿透深度较深,有着更为广泛的微氧中性的生态位,因而存在较多的嗜中性微需氧 FeOB;崇明西沙湿地氧气穿透深度较浅,表层 4 mm 以下为厌氧区域,因而不仅存在嗜中性微需氧 FeOB,还存在厌氧硝酸盐还原 FeOB,在氧气耗尽后转而利用硝酸盐作为电子受体。这体现了滨海湿地生态系统中铁氧化细菌对不同氧气穿透深度的响应。

## 参考文献

- [1] RAISWELL R, CANFIELD DE. The iron biogeochemical cycle past and present[J]. *Geochemical Perspectives*, 2012, 1(1): 1-220.
- [2] PAN XF, YAN BX, YOH M. Effects of land use and changes in cover on the transformation and transportation of iron: a case study of the Sanjiang Plain, northeast China[J]. *Science China Earth Sciences*, 2011, 54(5): 686-693.
- [3] ANDREWS S, NORTON I, SALUNKHE AS, GOODLUCK H, ALY WSM, MOURAD-AGHA H, CORNELIS P. Control of iron metabolism in bacteria[J]. *Metal Ions in Life Sciences*, 2013, 12: 203-239.
- [4] BONNEFOY V, HOLMES DS. Genomic insights into microbial iron oxidation and iron uptake strategies in extremely acidic environments[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(7): 1597-1611.
- [5] KAPPLER A, EMERSON D, GRALNICK J, RODEN E, MUEHE E. *Geomicrobiology of iron[M]//Ehrlich's Geomicrobiology*. 6th ed. CRC Press, 2015: 343-399.
- [6] HEGLER F, POSTH NR, JIANG J, KAPPLER A. Physiology of phototrophic iron(II)-oxidizing bacteria: implications for modern and ancient environments[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2008, 66(2): 250-260.
- [7] STRAUB KL, RAINEY FA, WIDDEL F. *Rhodovulum iodolum* sp. nov. and *Rhodovulum robiginosum* sp. nov., two new marine phototrophic ferrous-iron-oxidizing purple bacteria[J]. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1999, 49(Pt 2): 729-735.
- [8] 黄强, 李宝, 刘晓玲, 郭圆, 王亚南, 郝立凯. 微生物介导的铁氧化机制及应用研究进展[J]. *地球与环境*, 2023, 51(3): 363-375.  
HUANG Q, LI B, LIU XL, GUO Y, WANG YN, HAO LK. Advances in microbial iron oxidation and its application[J]. *Earth and Environment*, 2023, 51(3): 363-375 (in Chinese).
- [9] 张洪霞. 黄河三角洲滨海湿地铁循环微生物多样性和电活性[D]. 烟台: 中国科学院烟台海岸带研究所博士学位论文, 2017.  
ZHANG HX. Diversity and electrical activity of iron-cycling bacteria in coastal wetlands of the yellow river delta[D]. Yantai: Doctoral Dissertation of Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, 2017 (in Chinese).
- [10] 姜明, 吕宪国, 杨青, 佟守正. 湿地铁的生物地球化学循环及其环境效应[J]. *土壤学报*, 2006, 43(3): 493-499.

- JIANG M, LU XG, YANG Q, TONG SZ. Iron biogeochemical cycle and its environmental effect in wetlands[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2006, 43(3): 493-499 (in Chinese).
- [11] RENTZ JA, KRAIYA C, LUTHER GW 3rd, EMERSON D. Control of ferrous iron oxidation within circumneutral microbial iron mats by cellular activity and autocatalysis[J]. *Environmental Science & Technology*, 2007, 41(17): 6084-6089.
- [12] EMERSON D, FLEMING EJ, McBETH JM. Iron-oxidizing bacteria: an environmental and genomic perspective[J]. *Annual Review of Microbiology*, 2010, 64: 561-583.
- [13] BRUUN AM, FINSTER K, GUNNLAUGSSON HP, NØRNBERG P, FRIEDRICH MW. A comprehensive investigation on iron cycling in a freshwater seep including microscopy, cultivation and molecular community analysis[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2010, 27(1): 15-34.
- [14] EMERSON D, WEISS JV. Bacterial iron oxidation in circumneutral freshwater habitats: findings from the field and the laboratory[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2004, 21(6): 405-414.
- [15] WANG JJ, MUYZER G, BODELIER PLE, LAANBROEK HJ. Diversity of iron oxidizers in wetland soils revealed by novel 16S rRNA primers targeting *Gallionella*-related bacteria[J]. *The ISME Journal*, 2009, 3(6): 715-725.
- [16] HOOVER RL, KEFFER JL, POLSON SW, CHAN CS. *Gallionellaceae* pangenomic analysis reveals insight into phylogeny, metabolic flexibility, and iron oxidation mechanisms[J]. *BioRxiv: the Preprint Server for Biology*, 2023: 2023.01.26.525709.
- [17] 朱绳祖. 近期崇明岛周边岸滩沉积特征及影响因子探讨[D]. 上海: 华东师范大学硕士学位论文, 2019.
- ZHU SZ. The recent sediment characteristics and influencing factors of tidal flats in Chongming Island, the Yangtze Estuary[D]. Shanghai: Master's Thesis of East China Normal University, 2019 (in Chinese).
- [18] 吕行行. 长江口盐水入侵的预报精度提升及其对人类活动的响应[D]. 上海: 华东师范大学博士学位论文, 2020.
- LÜ XX. Prediction accuracy improvement of the saltwater intrusion in the Changjiang Estuary and its response to the human activities[D]. Shanghai: Doctoral Dissertation of East China Normal University, 2020 (in Chinese).
- [19] 付杰, 赵丹, 蒋敏芝, 李秀艳. 崇明西滩芦苇湿地土壤酶活性特征的研究[J]. *安徽农业科学*, 2014, 42(7): 1969-1972.
- FU J, ZHAO D, JIANG MZ, LI XY. Soil enzyme activities in Chongming xitan wetlands dominated with *Phragmites australis*[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2014, 42(7): 1969-1972 (in Chinese).
- [20] 郭俊丽, 时连强, 陈沈良, 张敏, 常洋, 张达恒. 台风季节朱家尖岛砂、砾质岬湾海滩的不同沉积地貌动态变化[J]. *热带海洋学报*, 2022, 41(4): 82-96.
- GUO JL, SHI LQ, CHEN SL, ZHANG M, CHANG Y, ZHANG DH. Dynamic variations of different sedimentary geomorphology of sandy and gravel embayed beaches on the Zhujiajian Island during typhoon season[J]. *Journal of Tropical Oceanography*, 2022, 41(4): 82-96 (in Chinese).
- [21] BATES ST, BERG-LYONS D, CAPORASO JG, WALTERS WA, KNIGHT R, FIERER N. Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil[J]. *The ISME Journal*, 2011, 5(5): 908-917.
- [22] XIA WW, ZHANG CX, ZENG XW, FENG YZ, WENG JH, LIN XG, ZHU JG, XIONG ZQ, XU J, CAI ZC, JIA ZJ. Autotrophic growth of nitrifying community in an agricultural soil[J]. *The ISME Journal*, 2011, 5(7): 1226-1236.
- [23] MA ZL, GAO L, SUN MX, LIAO YJ, BAI SJ, WU ZJ, LI JT. Microbial diversity in groundwater and its response to seawater intrusion in Beihai city, southern China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 876665.
- [24] LEE CW, BONG CW. Bacterial abundance and production, and their relation to primary production in tropical coastal waters of Peninsular Malaysia[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2008, 59(1): 10.
- [25] STODDARD SF, SMITH BJ, HEIN R, ROLLER BRK, SCHMIDT TM. rrnDB: improved tools for interpreting rRNA gene abundance in bacteria and archaea and a new foundation for future development[J]. *Nucleic Acids Research*, 2015, 43(D1): D593-D598.
- [26] BOLYEN E, RIDEOUT JR, DILLON MR, BOKULICH NA, ABNET CC, AL-GHALITH GA, ALEXANDER H, ALM EJ, ARUMUGAM M, ASNICAR F, BAI Y, BISANZ JE, BITTINGER K, BREJNROD A, BRISLAWN CJ, BROWN CT, CALLAHAN BJ, CARABALLO-RODRÍGUEZ AM, CHASE J, COPE EK, et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(8): 852-857.
- [27] CALLAHAN BJ, McMURDIE PJ, ROSEN MJ, HAN AW, JOHNSON AJA, HOLMES SP. DADA2:



- high-resolution sample inference from Illumina amplicon data[J]. *Nature Methods*, 2016, 13: 581-583.
- [28] CARLILE MJ, DUDENEY WL. A microbial mat composed of iron bacteria[J]. *Microbiology*, 2000, 146(Pt 9): 2092-2093.
- [29] LOU JL, LIU M, GU JL, LIU QH, ZHAO L, MA YS, WEI DZ. Metagenomic sequencing reveals microbial gene catalogue of phosphinothricin-utilized soils in south China[J]. *Gene*, 2019, 711: 143942.
- [30] HÖCKENREINER M, NEUGEBAUER H, ELANGO L. *Ex situ* bioremediation method for the treatment of groundwater contaminated with PAHs[J]. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2015, 12(1): 285-296.
- [31] JIN J, KROHN C, FRANKS AE, WANG XJ, WOOD JL, PETROVSKI S, McCASKILL M, BATINOVIC S, XIE ZH, TANG CX. Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> alters the microbial community composition and metabolic potential to mineralize organic phosphorus in the rhizosphere of wheat[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 12.
- [32] CHUNG BS, RYU SH, PARK M, JEON Y, CHUNG YR, JEON CO. *Hydrogenophaga caeni* sp. nov., isolated from activated sludge[J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2007, 57(5): 1126-1130.
- [33] ABDELHAMED H, NHO SW, KARSI A, LAWRENCE ML. The role of denitrification genes in anaerobic growth and virulence of *Flavobacterium columnare*[J]. *Journal of Applied Microbiology*, 2021, 130(4): 1062-1074.
- [34] JENSEN LZ, GLASIUS M, GRYNING SE, MASSLING A, FINSTER K, ŠANTL-TEMKIV T. Seasonal variation of the atmospheric bacterial community in the Greenlandic high Arctic is influenced by weather events and local and distant sources[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 909980.
- [35] PERKERSON III RB, JOHANSEN JR, KOVÁČIK L, BRAND J, KAŠTOVSKÝ J, CASAMATTA DA. A unique *Pseudanabaenalean* (cyanobacteria) genus *Nodosilinea* gen. nov. based on morphological and molecular data[J]. *Journal of Phycology*, 2011, 47(6): 1397-1412.
- [36] MOURET A, ANSCHUTZ P, DEFLANDRE B, CHAILLOU G, HYACINTHE C, DEBORDE J, ETCHEBER H, JOUANNEAU JM, GRÉMARE A, LECROART P. Oxygen and organic carbon fluxes in sediments of the Bay of Biscay[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2010, 57(4): 528-540.
- [37] 程林, 时连强, 夏小明, 童宵岭. 浙江朱家尖岛东沙海滩沉积与地貌动态变化[J]. *海洋地质与第四纪地质*, 2014, 34(1): 37-44.
- CHENG L, SHI LQ, XIA XM, TONG XL. Sedimentation and recent morphological changes at Dongsha beach, Zhujiajian Island, Zhejiang Province[J]. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 2014, 34(1): 37-44 (in Chinese).
- [38] DRUSCHEL GK, EMERSON D, SUTKA R, SUCHECKI P, LUTHER GW III. Low-oxygen and chemical kinetic constraints on the geochemical niche of neutrophilic iron(II) oxidizing microorganisms[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2008, 72(14): 3358-3370.
- [39] BENZINE J, SHELOBOLINA E, XIONG MY, KENNEDY DW, McKINLEY JP, LIN XJ, RODEN EE. Fe-phyllsilicate redox cycling organisms from a redox transition zone in Hanford 300 area sediments[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2013, 4: 388.
- [40] YANG ZC, ZHOU Q, SUN HM, JIA LX, ZHAO L, WU WZ. Metagenomic analyses of microbial structure and metabolic pathway in solid-phase denitrification systems for advanced nitrogen removal of wastewater treatment plant effluent: a pilot-scale study[J]. *Water Research*, 2021, 196: 117067.
- [41] LI JW, PENG YZ, GAO RT, YANG L, DENG LY, ZHAO Q, LIU QY, LI XY, ZHANG Q, ZHANG L. Highly enriched anammox within anoxic biofilms by reducing suspended sludge biomass in a real-sewage A<sup>2</sup>/O process[J]. *Water Research*, 2021, 194: 116906.
- [42] 彭聪, 潘晓东, 焦友军, 任坤, 曾洁. 多种同位素手段的硝酸盐污染源解析: 以会仙湿地为例[J]. *环境科学*, 2018, 39(12): 5410-5417.
- PENG C, PAN XD, JIAO YJ, REN K, ZENG J. Identification of nitrate pollution sources through various isotopic methods: a case study of the Huixian wetland[J]. *Environmental Science*, 2018, 39(12): 5410-5417 (in Chinese).
- [43] van VEEN WL, MULDER EG, DEINEMA MH. The *Sphaerotilus-Leptothrix* group of bacteria[J]. *Microbiological Reviews*, 1978, 42(2): 329-356.