

# 周丛生物在土水界面碳氮磷元素迁移转化中的作用

李庭芳<sup>1,2,3</sup>, 周蕾<sup>2,3</sup>, 吴永红<sup>2,3</sup>, 韩龙飞<sup>1</sup>

(1. 湖南师范大学地理科学学院, 湖南长沙 410081;

2. 中国科学院南京土壤研究所土壤与农业可持续发展国家重点实验室, 江苏南京 210008;

3. 湖北秭归三峡库区生态系统水利部野外科学观测研究站, 湖北宜昌 443605)

**摘要:**生长在淹水固体表面和土水界面之间的周丛生物由微藻、真菌、细菌等微生物群落和胞外聚合物等物质组成, 它们能够相互作用形成更复杂的微生物聚集体, 具有生态稳定性, 直接影响土-水界面之间的物质循环、能量流动和信息交换。以“periphyton”“periphytic biofilm”“周丛生物”和“周丛藻类”等作为主题检索词, 在Web of Science (WOS)数据库和中国知网平台(CNKI)检索2019–2023年相关文献, 并通过VOSviewer软件进行共现分析。结果表明, 目前关于周丛生物的研究主要集中在其对河流、湖泊、稻田等浅水生态系统中氮磷迁移转化的影响及其调控机制等方面, 对碳循环的影响研究相对较少。重点总结了周丛生物对碳氮磷生源要素迁移转化的作用及其机制, 并在此基础上提出结合同位素分析等手段研究周丛生物对碳固定和矿化等方面的研究展望。

**关键词:**周丛生物; 自然生物膜; 氮磷; 温室气体; 碳同位素

**中图分类号:**X172 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2024)04-0028-12

微生物作为生态系统中重要的分解者和生产者, 驱动着生态系统的物质循环与能量流动。例如, 土壤中异养微生物在其生长过程中能够分解土壤有机质, 转化土壤中难溶的养分, 促进腐殖质等稳定有机质的形成, 并提高土壤肥力, 这一过程也伴随着二氧化碳(CO<sub>2</sub>)和甲烷(CH<sub>4</sub>)等温室气体的释放; 土壤自养微生物则能通过光能和化能自养过程固定大气中的CO<sub>2</sub>, 并转化为土壤碳库, 是土壤固碳的重要环节(Jassey et al, 2022; Liao et al, 2023)。因此, 微生物群落通过参与有机质转化、养分循环和温室气体排放过程, 能够显著影响碳、氮、磷等元素的循环转化, 对元素动态平衡起到十分重要的作用(Nannipieri et al, 2003)。生长在淹水固体表面和土水界面的周丛生物(又称自然生物膜)属于自养和异养微生物群落聚集体, 与单一的微生物群落相比具有更复杂的结构和生态功能, 可以显著改变界

面的理化性质及微环境, 并影响碳、氮、磷等生源要素的生物地球化学循环过程(Battin et al, 2016; Wu, 2016)。

周丛生物由微藻、真菌、细菌、原生动物等微生物和胞外聚合物、铁锰氧化物等非生物物质组成, 其中微生物和藻类能够在生长过程中吸收碳氮磷等元素转化为生物量, 例如1个水稻生长季1 hm<sup>2</sup>稻田中周丛生物的生物量可累计到数百千克(Liu et al, 2021), 并且在其死亡衰解后将养分释放到环境中, 从而影响稻田养分利用过程以及土壤或上覆水中有机碳和氮磷营养盐浓度组成。同时周丛生物也能作为食物网中主要的初级生产者, 是溶解有机碳的重要来源, 在养分循环和能量流动中起重要的作用(Bi-choff et al, 2016)。此外, 周丛生物分泌物和残体中富含多糖和蛋白质, 这类物质生物活性较强, 易被微生物降解利用, 进而影响土壤微生物群落组成及其对有机碳的矿化作用, 从而改变温室气体排放特征(Xia et al, 2018; Wang et al, 2022)。基于微生物聚集体功能冗余性高、稳定性强等特点, 以及微生物细胞聚集体之间存在大量的空隙和通道, 为矿物质的吸附、络合和共沉降提供了充分的条件, 周丛生物也被用于去除面源污水氮磷(Wu et al, 2012; Lu et al, 2016)。因此, 充分认识周丛生物对浅水生态系统碳、氮、磷迁移转化的作用, 对于土壤肥力维持、面源污染防治和温室气体排放管控至关重要, 但目前对相关研究仍缺乏系统认识。

收稿日期:2023-05-23 修回日期:2023-11-09

基金项目:江苏省自然科学基金项目(BK20220004); 国家重点研发计划(2021YFD17008); 国家自然科学基金项目(41825021, 42207447)。

作者简介:李庭芳, 1999年生, 男, 硕士研究生, 主要研究方向为周丛生物碳循环。E-mail: tingfangli991023@163.com

通信作者:周蕾, 女, 助理研究员, 主要从事界面碳循环研究。E-mail: zhoulel@issas.ac.cn

基于此,本文对2019–2023年关于周丛生物的研究进行文献计量学分析,揭示目前周丛生物研究方向的主要研究内容和热点,并基于已有文献进一步总结了周丛生物对碳、氮、磷迁移转化的影响,同时对周丛生物未来潜在研究方向进行了展望,以期进一步深化生态系统生物地球化学循环过程认知,并为通过调控周丛生物生长过程促进面源污染精准防控以及土壤固碳减排提供理论依据。

## 1 周丛生物研究文献计量学分析

周丛生物又称自然生物膜,是广泛生长于河流、湖泊、湿地环境中的岩石和表层沉积物表面的微生物群落(微藻、真菌、细菌、原生动物和后生动物等)和非生物物质(胞外聚合物、生物碎屑、矿物质和营养物质等)的集合体(Wu,2016;Xu et al,2020)。周丛生物是一个微生态系统,不同微生物群落之间通过协同和竞争关系能够更好地利用营养元素的分配,与单一微生物群落相比,周丛生物具有更复杂的群落互作关系,能够形成更加稳定的生态系统。其中微生物群落主要包括异养微生物(如异养细菌、真菌、原生动物等)和自养微生物(如绿藻、硅藻和蓝细菌等)(Bharti et al,2017)。周丛生物的生长厚度一般在几十到几百微米,一些长势较好的能长到几毫米甚至几厘米,但其生长厚度不仅取决于周丛生物的不

同生长阶段,还可能与生长环境中酸碱度(pH)、土壤有机碳、溶氧浓度(DO)、氮磷比等一些理化指标相关(Huang et al,2018;吴国平等,2019;Liu et al,2021)。

通过在Web of Science中以“periphyton”或“periphytic biofilm”作为标题检索词检索2019–2023年最新文献结果,共检索到相关文献1 000篇左右,并且使用VOSviewer软件信息可视化,发现周丛生物主要与“phosphorus”“nitrogen”“algae”等关键词同时出现(图1),其中“periphyton”作为检索关键词出现次数最多高达244次,其次与周丛生物相关的藻类“algae”“diatoms”和生物膜“biofilm”分别出现51、33和33次。并且近5年相关研究热点词“eutrophication”“phosphorus”和“nitrogen”出现频次高达47、54和55次,这表明近几年周丛生物的研究主要集中在富营养化和氮磷迁移转化上,包括对农业肥力的维持和面源污水处理。而周丛生物对碳循环的关键词“carbon”出现29次,其中多数篇幅介绍周丛生物稳定同位素碳( $\delta^{13}\text{C}$ )和氮( $\delta^{15}\text{N}$ )的比值表征水质变化和食物网结构(Ishikawa et al,2018;Camilleri & Ozersky,2019),以及河流流速对周丛生物碳磷比值的影响(Hiatt et al,2019),这些相关研究主要涉及的是 $\delta^{13}\text{C}$ : $\delta^{15}\text{N}$ 或C:P在周丛生物中的应用并没有深入介绍周丛生物在碳循环的作用。

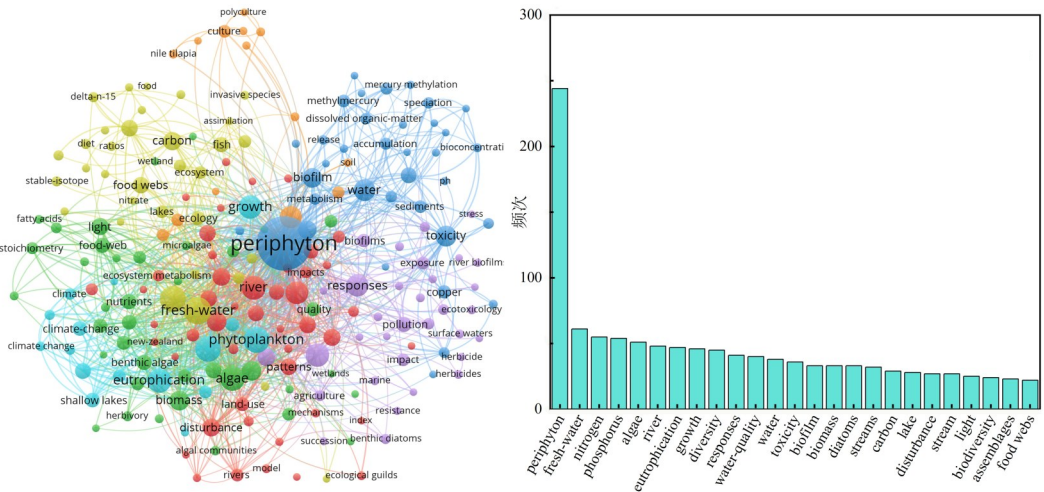


图1 2019–2023年Web of Science平台上有关“periphyton”文献的关键词网络共现谱图和统计  
Fig.1 Keyword co-occurrence network analysis of periphyton-related literature on the Web of Science platform from 2019 to 2023

在中国知网CNKI中以“周丛生物”或“自然生物膜”或“周丛藻类”作为标题检索词检索2019–2023年最新文献结果,总共检索相关文献36篇左右,其中这3个关键词出现的频次分别为20、2和5次,并且其关键词网络共现谱图相对来说较为单调,这表明中国知网

(CNKI)上相关周丛生物的研究内容较少(图2)。统计2019–2023年研究热点词发现“吸附”“铜”“氮挥发”和“磷”等关键词出现频次最高,共计10次,这表明目前周丛生物研究热点仍在对肥料拦截和污水处理和水质净化上。

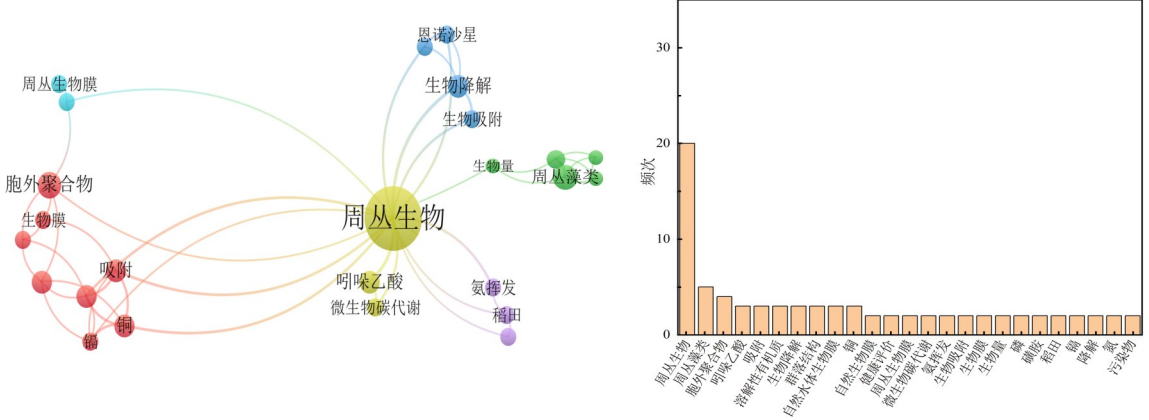


图2 2019–2023年CNKI上“周丛生物”关键词网络共现谱图和统计

Fig.2 Keyword co-occurrence network analysis of periphyton-related literature on the CNKI platform from 2019 to 2023

统计 Web of Science 和中国知网 CNKI 2019–2023 年每年的发文数量(图3),周丛生物相关论文成果产出较为稳定,每年周丛生物相关研究发文量为 200 余篇,且主要以英文论文形式刊出,中文论文平均发文量不足 10 篇,说明以中文发表的有关周丛生物的研究与成果仍需进一步加强。

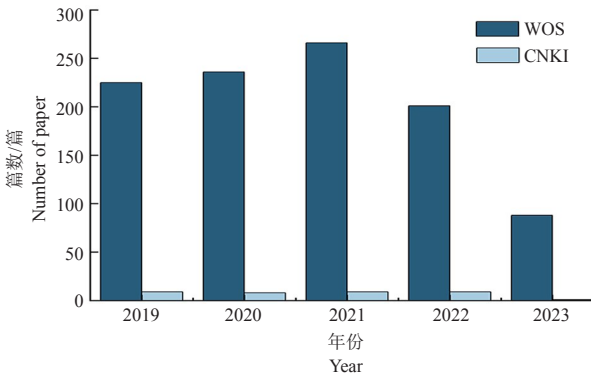


图3 2019–2023年Web of Science 和CNKI每年发文数量统计

Fig.3 Statistical chart of annual number of periphyton-related publications on the platforms of Web of Science and CNKI over the past five years

综合以上统计结果,目前国内外关于周丛生物的研究多集中在稻田生态系统中氮素淋溶(Wan et al, 2016; Gao et al, 2019)、氨挥发(Wan et al, 2016; 赵婧宇等, 2021)、水稻种子萌发和幼苗生长(孙瑞等, 2022)以及周丛生物对农业面源污水中氮磷去除(吴国平等, 2019)和重金属离子吸附(Liu et al, 2018; 孙晨敏等, 2020)等研究,较少地关注到周丛生物对水土界面碳循环的影响。但周丛生物对碳循环的影响与生态系统碳固定和温室气体排放息息相关,对土壤肥力和全球气候变化有着重要的作用。鉴于此,

本文总结了目前周丛生物对碳氮磷迁移转化影响的研究进展,并在此基础上提出周丛生物对碳循环影响的研究展望,为后续学者提供新的研究思路。

## 2 周丛生物对碳氮磷元素迁移转化的影响

广泛生长在土水界面中的周丛生物能够显著影响环境中生物地球化学循环过程,在其生长过程中不仅可以作为“养分供应器”储存养分,还可以作为“生物转换器”将  $\text{CO}_2$  转化为  $\text{CH}_4$ ,影响温室气体的排放,同时还可以通过调节微生物活性与组分影响土壤的碳矿化与激发效应。在周丛生物生长初期,因光照条件良好养分充足,周丛生物迅速繁殖定植于土壤表层,并且其中的藻类能够通过光合作用、固氮作用和同化作用将环境中碳氮磷等元素转化为生物量,从而实现养分的暂时缓存和拦截功能(图4)。在这一过程中异养细菌也能通过矿化作用促进藻类的光合作用、增殖和缓存养分的功能,这种菌-藻的相互作用使得周丛生物具有良好的养分固持作用和有效减少养分的径流流失(Liu et al, 2021)。但是在这个养分固持的过程也会伴随着硝化、反硝化和氨挥发等氮循环过程,这会造成一定的氮损失。土壤中周丛生物的发展不仅显著改变了土壤有机质、pH、DO和有效养分,也会影响土壤中氮磷钾等元素的含量与形态(Wang et al, 2015)(图4)。最后在衰败期,周丛生物的残体会腐化降解并向周围环境中释放碳氮磷等元素,起到养分“供应器”的功能(图4)。同时周丛生物在生长衰败过程中会释放有机质,这一过程可能会引起土壤的激发效应从而促进或者抑制土壤的碳矿化进程,这对温室气体的排放和土壤肥力固持有着重要的意义。

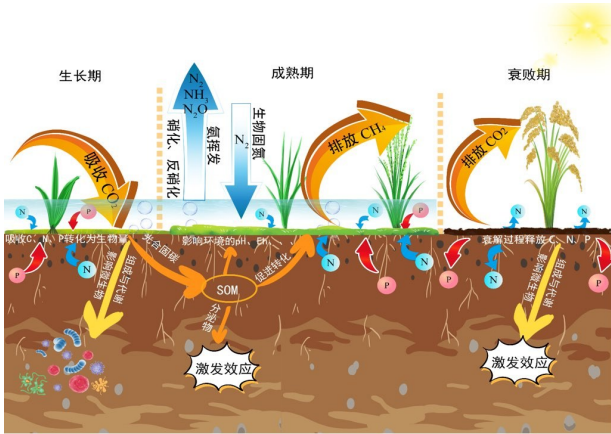


图4 周丛生物对土水界面碳氮磷元素迁移转化作用

Fig.4 Schematic diagram of the migration and transformation of carbon, nitrogen, and phosphorus elements at the soil-water interface by periphyton

## 2.1 土水界面氮磷元素转化

周丛生物是个复杂的微生物群落系统,养分的迁移转化过程不仅受到藻类、微生物的调控作用,而且在微生物细胞聚集体之间由胞外聚合物及矿物质填充而形成大量的空隙和通道,这些空间为养分的吸附、络合、共沉降提供了充分的条件。在不同条件下周丛生物对氮磷养分循环过程也有不同的影响,对于氨挥发过程,周丛生物中的有机物质一方面能够通过微生物的矿化作用产生无机氮以此来增加氨挥发的底物,并通过光合作用消耗 $\text{CO}_2$ 引起田面水和土壤表层pH的增加,进而促进氨挥发(She et al, 2018; Zhao et al, 2020);另一方面吸附在土水界面的周丛生物能直接同化氮且由于其比表面积高并含有胞外聚合物,可以直接减少土壤向水体释放的气体,从而抑制氨挥发(She et al, 2018)。周丛生物对氨挥发的作用是促进和抑制同时进行的,并且在不同环境下(如光照、pH、DO、含氮量等不同)具有不同的结果。Huang等(2021)发现当周丛生物量超过某一阈值( $110 \text{ g/m}^2$ )时,周丛生物对于氨挥发的抑制作用占主导;反之,周丛生物对氨挥发有净促进作用,且周丛生物对氨挥发的贡献会随施肥量的增加(即田面水氮浓度的增加)呈指数增加,即高氮环境下周丛生物对氨的同化和吸收不能抵消因pH升高等对氨挥发的促进作用。赵婧宇等(2021)研究发现田面水氮素含量、地面风速、周丛生物生物量是影响氨挥发排放量的3个关键因素,并且使用 $\text{C}_{10}\text{H}_{19}\text{N}_5\text{S}$ 调控周丛生物生长能够有效地降低基肥以及分蘖肥期间稻田土壤氨挥发,减缓因氨挥发造成的氮肥损失问题。

氮循环过程中氧化亚氮( $\text{N}_2\text{O}$ )的产生主要来源

于土壤微生物硝化作用、反硝化作用(刘亥扬,2019)。其中反硝化作用能够在严格厌氧条件下将 $\text{N}_2\text{O}$ 转化 $\text{N}_2$ ,从而减少 $\text{N}_2\text{O}$ 的排放;但在氧气充足情况下,土壤中硝化细菌含量高、硝化反应强烈,促进 $\text{N}_2\text{O}$ 的排放。并且 $\text{N}_2\text{O}$ 是土壤N转化过程的中间产物和副产品,因此气体在向土壤剖面扩散的过程中,也会被微生物利用消耗一部分的 $\text{N}_2\text{O}$ 气体(Klefoth et al, 2012)。周丛生物对 $\text{N}_2\text{O}$ 排放的机制较为复杂,周丛生物不仅可以影响土壤中pH、DO、Eh(氧化还原电位)、硝态氮、铵态氮以及碳氮比,还会影响到土壤中硝化反硝化微生物群落的组成代谢,这些土壤的理化性质和微生物活动都会影响到 $\text{N}_2\text{O}$ 的排放。以往研究表明,在多种施氮水平下周丛生物存在均能极大提高净反硝化速率,而且周丛生物对净反硝化的贡献大于田面水的贡献(Xia et al, 2018),说明周丛生物可能会通过促进反硝化 $\text{N}_2$ 的产生而减少 $\text{N}_2\text{O}$ 的排放。Lubbers等(2020)研究发现土壤物种丰富度的增加会减少 $\text{N}_2\text{O}$ 的排放、增加 $\text{CO}_2$ 的排放,这是由于 $\text{CO}_2$ 是呼吸和分解过程中的最终产物,而 $\text{N}_2\text{O}$ 是异养微生物N转化过程中的副产物,这使得产生的 $\text{N}_2\text{O}$ 气体可以在N转化过程中再次被消耗并进一步转化为 $\text{N}_2$ 。周丛生物是个复杂的微生物群落系统,具有较高的物种丰富度,这可能会使周丛生物在进行N循环转化过程中更多消耗 $\text{N}_2\text{O}$ 转化为 $\text{N}_2$ ,最终导致 $\text{N}_2\text{O}$ 排放的减少。同时周丛生物也能通过影响微生物的组成和代谢去影响 $\text{N}_2\text{O}$ 的排放,例如,周丛生物群落中能检测到丰富的假单胞菌属(*Pseudomonas*),通常包含亚硝酸盐还原酶(*nirS*和*nirK*)和氧化亚氮还原酶(*nosZ*)基因(Xia et al, 2018)。

此外微生物聚集体内还可以分泌多种活性酶,如蛋白酶、碱性磷酸酶和过氧化氢酶等,这些酶能够影响氮素和磷素的转化效率,从而提高氮磷的生物有效率(Pohlson et al, 2010)。周丛生物中的藻类对碳氮磷元素的循环也起到非常关键的作用,曹彦圣等(2013)发现藻类氮素固持量为 $0.4\sim 17.5 \text{ kg/hm}^2$ ,并在藻类死亡后会被微生物分解逐渐回归到环境中,也有研究表明绿藻能够通过同化作用来固定磷,并且周丛生物中胞外聚合物含量高也有利于藻类或者微生物表面形成更多的结合位点,以此来增加微生物群落对磷的吸附作用(Lu et al, 2014a)。目前也有新研究表明群体感应信号分子AHLs是磷捕捉的主要调控分子,不仅会影响胞外聚合物的产生、促进磷吸收,也会调控磷酸盐转运蛋白基因(*pit*, *pstSCAB*)和多磷酸盐激酶基因(*ppk*, *ppx*),从而调控胞内无机磷的吸收和转化过程(Xu et al, 2021; 2022)。

## 2.2 农业面源污水氮磷去除

目前由土壤泥沙颗粒、氮磷营养物质、农药等组成的面源污染已经成为威胁地表水环境的重要影响因素,大量流失的农业化肥造成水体中氮磷元素的富集是引起地表水富营养化的主要原因(吴永红等,2011)。近年来利用微藻去除水体中污染物的技术备受关注,藻类可以通过光合作用生成氧气提供给微生物进行营养物质的降解,也可以将污水中的 $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{NO}_3^-$ 、 $\text{NO}_2^-$ 、 $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ 等无机离子和有机物中的N、P等物质缩合到碳骨架上形成藻类细胞。利用藻类能够有效且低成本地去除水体富营养化中的氮、磷等元素,同时光合作用也能增加水体pH值对污水起到消毒作用,减少部分有毒细菌的数量(Schumacher & Sekoulov,2002)。类似于藻类,周丛生物对污水氮磷的去除也有良好的效果,研究表明用周丛生物处理工农业混合污水时,第9天氨氮去除率可达90%(González et al,1997);在处理富营养化水体时,周丛生物能在半月后将水体TN浓度由4~5 mg/L降到2 mg/L以下(宋玉芝等,2009);在处理农田污染水体时,去除效率也有62%~90%(吴永红等,2011)。且周丛生物中添加吡啶乙酸还可提高其对水体氮磷的去除效率,实验表明在添加5 mg/L吡啶乙酸的周丛生物在第2天对氨氮和磷酸的去除率分别为99.9%和95%,1周后对硝氮的去除率也高达99%(孙瑞等,2022)。周丛生物去氮的机制主要有以下3种:第1种方式是周丛生物中的微生物将含氮物质(如蛋白质、氨基酸、尿素和脂类等)进行降解释放出氨氮,氨氮再通过好氧硝化作用转变为硝态氮,最后硝态氮经过厌氧反硝化过程转变为 $\text{N}_2$ (Alejandra et al,2022),并且在这个过程中也会产生温室气体 $\text{N}_2\text{O}$ (Wrage-Mönnig et al,2018);第2种方式是周丛生物通过光合作用吸收含氮物质(如氨氮、硝酸盐、亚硝酸盐、尿素和氨基酸等)并将其转化为生物量,从而降低水体中的氮浓度;第3种方式是周丛生物中的藻类通过光合作用增加了水体的pH,促进铵根离子向 $\text{NH}_3$ 转化,最终增加氨挥发(Wu et al,2018)。

磷是限制水体浮游藻类的营养元素,对水体富营养化的效果更加直接,过量的磷元素会导致藻类生物量的增加以及由其有机产物的异养矿化而引起的水体脱氧(Alexander & Smith,2006)。相比于传统的工业去磷,利用周丛生物去磷具有易操作、高效率和环境友好等优势,近年来得到了广泛应用。已有研究表明周丛生物中的附着藻类对磷有很高的亲和力,能较有效地吸收磷,并且磷的浓度和形态、周丛

生物生物量和生长结构都会影响到周丛生物对磷的吸收效率(宋玉芝等,2009),Liu等(2016)通过实验验证了周丛生物相较于对照组能显著提高废水中除磷效果。周丛生物对磷的去除机制主要包括吸收、吸附和共沉淀等方法,可以同时降低垂直运输中的沉积物颗粒磷和溶解磷(Liu et al,2017)。扈新莹等(2013)研究发现磷的迁移转化和最终去处都会受到生物膜的影响,生物膜可以吸收溶解态和吸附颗粒态的磷,并形成隔离层,最后减少向水体中释放的磷,并且随着时间的推移生物膜生物量的积累也会增加对水体中总磷的吸收。同时也有研究表明以蓝藻为主的生物膜比绿藻为主的具有更好的除磷效果(Lu et al,2014b)。目前已有有人工构建周丛生物去提高除磷效率,高孟宁等(2021)以斜生栅藻(*Tetradesmus obliquus*)构建新型的人工周丛生物,在实验7 d后其对磷的捕获能力提高了200%,结果表明周丛生物可显著提高对磷的捕获和富集能力。

由于周丛生物具有吸附营养元素和重金属离子的功能,已被广泛应用到水环境生态修复中,如稻田土水界面、湿地修复和湖泊水等领域。郭军权和吴永红(2019)将周丛生物应用在“生态沟渠-人工湿地”组合工艺中,探究周丛生物处理高负荷农业面源污水的能力,结果表明有周丛生物组对总磷(TP)、总溶解态磷(TDP)、总氮(TN)、硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)和铵态氮( $\text{NH}_4^+$ -N)的平均去除效率分别为94.7%,94.2%,93.3%,80.4%和91.8%,相比于对照组分别提升了30.0%、33.2%、22.0%、27.2%和28.0%。王逢武(2016)通过自主设计周丛生物反应器探究其对Cu的去除效果,结果表明周丛生物反应器对污水中Cu的去除主要以吸附方式为主,并且可以有效地去除污水中的Cu,去除率高达99%,应用周丛生物进行生态修复具有运行成本低、易操作和环境友好等优点。

## 2.3 周丛生物对 $\text{CO}_2$ 固定的影响

广泛生长在淹水固体表面和水土界面之间的周丛生物对 $\text{CO}_2$ 的固定和排放有显著的影响,周丛生物中的藻类和自养微生物通过光合作用来固定大气中的 $\text{CO}_2$ ,这一过程不断消耗腺嘌呤核苷三磷酸(ATP)和还原型辅酶II(NADPH)并固定 $\text{CO}_2$ 形成葡萄糖。张虎等(2023)研究发现微藻生长速度快,固碳效率高,它可以将 $\text{CO}_2$ 转化为油脂、蛋白质、多糖等物质,平均每生产1 t的微藻固定1.83 t的 $\text{CO}_2$ 。周丛生物中藻类含量也会影响到固碳速率,Ge等(2013)研究发现稻田中的微生物 $\text{CO}_2$ 固定效率明显高于旱地,这是由于稻田中的周丛生物含有大量的藻类。也有研

究探究了周丛生物在溪流中的碳固定量, Flipo 等(2007)测量了法国马恩河 Grand Morin 溪流中周丛生物的碳固定量在 180~315 mg。同时 Flipo 也比较了周丛生物与浮游生物对溪流碳固定的贡献,其中浮游生物的净光合活性高于周丛生物,但周丛生物在溪流中的平均生物量[3.4 g/(C·m<sup>2</sup>)]显著高于浮游生物量[0.3 g/(C·m<sup>2</sup>)],这导致周丛生物的光合绝对活性更强,具有更好的固碳效果。Wang 等(2022)通过稻田实验论证周丛生物具有良好的固碳作用,相比对照组能够提升 7.2%~12.7% 的固碳效率。周丛生物在其生长发育过程中能够通过微藻和自养微生物的光合作用固碳,并且也能通过微生物分泌物和固持养分的释放来促进植物生长,以此来提高植物的固碳效率,但在周丛生物衰败期,其残体作为生物活性较强的碳源在分解过程中不仅会产生 CO<sub>2</sub>,还可能会影响到土壤原有有机碳的矿化,即产生激发效应(图 4)。

#### 2.4 周丛生物对 CH<sub>4</sub> 排放的影响

浅水湿地生态系统,如稻田、红树林等也是重要的 CH<sub>4</sub> 来源,其中全世界来源于稻田的 CH<sub>4</sub> 占大气总来源的 8%~13%(Jacobson, 2002),达 20~40 Tg (Ali et al, 2008)。稻田 CH<sub>4</sub> 排放是土壤产甲烷菌和甲烷氧化菌相互作用的结果,产甲烷菌发酵有机物产生 CH<sub>4</sub>,而甲烷氧化菌氧化消耗 CH<sub>4</sub>。稻田是淹水厌氧环境,这给 CH<sub>4</sub> 的生产提供了有利条件,有机物质在厌氧环境下先被厌氧细菌分解为小分子化合物,产甲烷菌再进一步将 CO<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>、酯类和有机酸等物质转化为 CH<sub>4</sub>。周丛生物对 CH<sub>4</sub> 排放的影响主要通过调节土壤产甲烷菌和甲烷氧化菌的组成和代谢、碳源有效性和土壤 Eh 等(Liang et al, 2016; Said-Pullicino et al, 2016)。Wang 等(2022)田间试验发现周丛生物对 3 个气候带(热带、亚热带、温带)的稻田 CH<sub>4</sub> 排放都有促进作用,其中周丛生物能够促进 7.1%~38.5% 的 CH<sub>4</sub> 排放,其原因是周丛生物分泌物和生物碎屑的降解都提高了土壤有机碳有效性,这为产甲烷菌提供了更好的物质基础;并且这些有机碳的降解也降低了界面土壤的 Eh,这导致产甲烷菌的丰度增加,甲烷氧化菌的丰度降低。

红树林是生长在热带、亚热带海岸潮间带,由红树植物为主体的常绿乔木或灌木组成的湿地木本植物群落,具有复杂的生态系统功能(Barbier et al, 2011)。红树林生态系统在沿海碳循环中发挥重要的作用,具有较高的初级生产力,约为(218±72)t·g/(C·a),并且红树林湿地位于陆地和海洋的过渡带,土壤在潮汐的影响

下形成低氧和缺氧的交替条件,从而影响温室气体的产生和排放(Bouillon et al, 2008)。Jacotot 等(2019)每月对红树林湿地的 CH<sub>4</sub> 和 CO<sub>2</sub> 进行监测,发现去除表层 1~2 cm 沉积物土壤后,CO<sub>2</sub> 和 CH<sub>4</sub> 的排放通量都有明显增加,这是由于表层的周丛生物一方面促进光合作用固碳,另一方面作为物理屏障阻止气体的排放。与 CO<sub>2</sub> 固定作用类似,周丛生物也可用来吸收 CH<sub>4</sub>,在厌氧甲烷营养古菌和硫酸盐还原细菌作用下可以氧化 CH<sub>4</sub>,从而减少 CH<sub>4</sub> 的排放(Cui et al, 2015)。

### 3 展望

#### 3.1 周丛生物对碳固定和矿化的影响研究

目前已有研究表明周丛生物中的微藻和自养微生物能够通过光合作用促进 CO<sub>2</sub> 的吸收及 CH<sub>4</sub> 的排放,但其具体的碳固定和碳矿化过程及驱动机制仍不清晰。周丛生物的光合固碳途径主要通过卡尔文循环,这是植物、藻类、细菌等自养生物最重要的 CO<sub>2</sub> 固定途径(Shively et al, 1986; Boller, 2012),它不仅是生态系统中初级生产的主要动力,还对大气中 CO<sub>2</sub> 的浓度有着重要影响。自然界中存在的 4 种 RubisCO 酶对卡尔文循环的进程起到重要作用,但它们在结构、催化性能和氧气敏感性上存在差异从而影响循环过程的催化速率(Tabita et al, 2008),而周丛生物的存在不仅会影响土水界面的理化性质,还会影响 RubisCO 酶的种类和活性进而对卡尔文循环产生重要的作用。

周丛生物属于微生物群落聚集体,目前探究固碳微生物群落结构的方法是通过提取、测试、分析环境中微生物编码核糖体小亚基/大亚基核糖核酸的 16S rDNA、18S rDNA、23S rDNA。但这种方法对暗固碳和异养微生物难以进行有效的检测,因此对于这类暗固碳的微生物群落就需要通过检测固碳功能基因,而不同的固碳途径往往对应不同的关键酶和编码基因(王北辰, 2019),例如卡尔文循环固碳中 I 型和 II 型的 RubisCO 酶的大亚基分别由 cbbL 基因和 cbbM 基因编码。因此未来对周丛生物碳固定的研究中可以从固碳微生物群落和固碳基因等微观角度开展以更深入了解其机制。

周丛生物生长和凋落过程会改变界面土壤碳库特征,对有机碳矿化过程也会产生显著影响。当动植物残体、微生物分泌物以及人为添加的外源性有机物进入土壤后,会影响土壤微生物的活性和分泌胞外酶,从而影响土壤有机质周转的强烈变化,即土

壤有机碳矿化的激发效应(Kuzyakov et al, 2000)。有研究表明激发效应可以加速土壤有机质的分解达 380%,也有研究发现激发效应可以抑制土壤有机质分解达 50%,前者为正的激发效应而后者为负的激发效应(Kuzyakov et al, 2000)。目前关于激发效应的机制已有学者提出以下几种:碳饥饿(Hobbie & Hobbie, 2013)、氮挖掘(Craine et al, 2007)、底物偏好利用(Cheng, 1999)、微生物组成改变(Fontaine et al, 2003)和微生物激活(Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008)等,这些影响机制均与土壤微生物活动相关,因此土壤激发效应主要发生在微生物活性热区,如植物的根际、碎屑周际和生物间隙等区域(Kuzyakov, 2010)。生长在水土界面的周丛生物属于复杂的微生物群落聚集体,不仅具有较高的微生物活性影响土壤有机碳的周转,而且周丛生物在凋落腐解后作为有机质进入土壤增加了土壤的有机碳源,从而影响土壤的有机碳矿化及其激发效应(图4)。目前关于水土界面的激发效应研究主要集中于稻田生态系统中秸秆还田、根际沉积物、有机肥施用等(Zhu et al, 2018; 张叶叶等, 2021; 刘峰等, 2022),而对于周丛生物如何通过改变土壤微生物活动和土壤有机碳组分,进而影响土壤有机物矿化过程及其激发效应仍缺乏系统研究。Ren 等(2022)在探究微生物特性对土壤激发效应影响机制时发现气候是影响激发效应的关键因素,在热带和亚热带地区易分解碳的比例高,同时较高的温度也会提升微生物对底物的利用,导致激发效应更高;而在寒温带森林的难分解碳较高,激发效应更弱。该研究也进一步表示气候和有机碳的质量可以调节碳分解基因影响土壤的底物可利用性以及碳相关酶的活性,进而影响土壤有机碳的分解速率和激发效应,而在不同气候带影响下的周丛生物中微生物活性的差异对激发效应也会有显著差异,这有待进一步探讨。

### 3.2 应用碳同位素对周丛生物的研究

稳定碳同位素作为研究全球生态系统碳循环的重要手段之一,国内外学者已将其作为示踪物质来源和地球化学过程的主要方法。稳定碳同位素组成  $^{13}\text{C}$  不仅可以用来区分碳源,还可以示踪标记碳循环过程中各种产物(李发东等, 2023)。

应用同位素分馏效应可以进一步探究周丛生物对  $\text{CO}_2$  和  $\text{CH}_4$  排放的影响。具体来说,周丛生物中的藻类和自养微生物可以通过光合作用来促进稻田的固碳作用,在这个过程中周丛生物会选择吸收较轻的  $^{12}\text{CO}_2$ ,这可能会导致空气中  $^{13}\text{C}$  富集、 $\delta^{13}\text{CO}_2$  值升

高(Nier & Gulbransen, 1939),而在周丛生物衰败期,在残体分解过程中作为碳源会向外释放  $\text{CO}_2$ ,这一过程可能会导致空气中  $^{12}\text{C}$  富集、 $\delta^{13}\text{CO}_2$  值降低,因此  $\delta^{13}\text{C}$  值可以用来表征周丛生物在生长过程中碳固定和碳排放的具体过程和贡献。此外,周丛生物广泛生长在淹水固体表面和土水界面等还原环境中,但在根土和土水界面仍存在一定的氧化环境,这让土壤中产生一部分的  $\text{CH}_4$  被氧化消耗掉(Smemo & Yavitt, 2007)。而周丛生物通过调节土壤产甲烷菌和甲烷氧化菌的组成、代谢和碳源有效性等促进了  $\text{CH}_4$  的排放,这一过程可能使得稻田土壤氧化  $\text{CH}_4$  能力降低、 $\text{CH}_4$  排放通量升高,从而使得大气中  $^{12}\text{C}$  富集、 $\delta^{13}\text{CH}_4$  值降低(张晓艳等, 2012)。同时碳同位素分馏系数 ( $\alpha_c$ ) 被定义为  $(\delta^{13}\text{CO}_2 + 1000) / (\delta^{13}\text{CH}_4 + 1000)$ , 常用来表示平衡相关的碳同位素分馏特征,可以用来识别产甲烷菌不同的生物代谢过程,其中较低的  $\alpha_c$  ( $< 1.021$ ) 代表产甲烷菌主要是乙酸发酵途径 ( $\text{CH}_3\text{COOH} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{CO}_2$ ), 而较高的  $\alpha_c$  ( $1.025 \sim 1.079$ ) 则代表高比例的氢还原生产 ( $4\text{H}_2 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$ ), 因此  $\alpha_c$  可以用来探究周丛生物对甲烷排放的不同代谢过程,这对甲烷排放的微观机理研究提供了重要的科学依据(Qin et al, 2020; Li et al, 2022)。

同时未来的研究中可以结合人工标记的稳定碳同位素去研究周丛生物对碳固定、碳矿化以及激发效应的影响与贡献。目前已有研究将碳同位素标记应用到碳矿化和激发效应中, Zhu 等(2018)通过  $^{13}\text{CO}_2$  连续标记实验研究根际激发效应(RPE)对水稻  $\text{CO}_2$  和  $\text{CH}_4$  的排放及其与施氮的依赖性,实验表明水稻根际激发效应通过影响微生物活性会促进  $\text{CO}_2$  和  $\text{CH}_4$  的排放。此外,人工同位素标记结合 DNA 稳定性同位素探针(DNA-SIP)和宏基因组等高通量测序技术可用于进一步揭示周丛生物群落中行使特定功能的关键微生物,也可以示踪周丛生物在碳循环过程中固碳、碳矿化和激发效应的产物,量化周丛生物整个生长季对  $\text{CO}_2$  和  $\text{CH}_4$  的影响。DNA 稳定同位素探测(DNA-stable isotope probing, DNA-SIP)技术是用  $^{13}\text{C}$  标记过的底物培养微生物,使  $^{13}\text{C}$  能够在微生物代谢过程中合成在 DNA 中,再通过 SIP 技术与高通量测序技术来反应微生物群落与组成(詹雨珊等, 2019)。Fan 等(2014)通过 SIP 技术研究中国黑土  $^{13}\text{C}$  标记的玉米残留物分解过程中细菌碳同化以及碳和氮的耦合作用,将 DNA 中的固氮和反硝化的氮循环基因与玉米残留物中碳转化联系起来,结果表明植物的残体在分解过程中可以通过碳输入来促

进土壤微生物中的氮固定和反硝化过程。因此在未来的研究中,将DAN-SIP技术应用到周丛生物碳氮磷耦合作用中,将有助于探究周丛生物影响碳、氮循环相互作用的机制。

### 3.3 周丛生物对碳氮磷影响的研究

已有研究表明周丛生物能够显著影响环境中碳氮磷的迁移转化作用,但周丛生物对碳氮磷的影响并不是单一的,而是通过协同作用相互影响。例如周丛生物中微藻和微生物不仅能够通过光合作用固碳,而且在此过程中会制造丰富的有机物和氧气,影响氮磷形态,进而促进氮磷的结合或释放。Abulaiti等(2023)研究发现田面水中可溶性有机碳(DOC)和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 的浓度与稻田土壤中反硝化速率显著相关,而周丛生物通过光合固碳形成的土壤有机碳(SOC)和DOC一方面促进周丛生物生物量的增加进而促进氮磷循环,另一方面SOC和DOC的富集也会促进微生物物种丰富度的增加,以此来加快养分的循环(Liu et al, 2021)。同时在土壤有机质分解过程中,有学说认为土壤中氮素养分的缺乏是促进土壤有机碳分解的关键因素,微生物利用不稳定的碳来分解不易降解的有机质以此来获取氮养分,而当外源有机质输入的情况下,微生物对氮素养分的需求增加,引起土壤微生物大量繁殖、活性提高,最终导致土壤中有机质的快速周转(Blagodatskaya & Kuzyakov, 2008)。目前关于周丛生物的研究大多只停留在单个碳氮磷元素的影响,没有去探究周丛生物在碳氮磷耦合关系中的影响机制,在未来的研究方向中可以重点关注碳氮磷的协同作用。

## 4 结论

周丛生物在生态环境保护中具有良好的应用前景,生长在淹水固体表面和土水界面之间的周丛生物不仅可以缓存、拦截养分,作为养分的临时“缓冲器”,还可以吸附重金属元素、净化水质。周丛生物复杂的微生物群落组成和独特的胞外聚合物特征使其具有出色的生物富集转化能力,这在水环境物质的生物地球化学循环中起到非常关键的作用,周丛生物的存在不仅可以用于面源污染的防控,还可以拦截农田养分、回收氮磷及稀有重金属资源,有利于资源充分利用,实现可持续发展。

同时周丛生物作为自养和异养微生物聚集体具有显著的固碳能力,周丛生物可以通过光合作用同化 $\text{CO}_2$ 转化有机质促进自身生长,并且在死亡衰解过程中也会作为碳源影响土壤碳库并在分解过程中

排放 $\text{CO}_2$ ,这些过程显著影响到温室气体的排放,最终影响全球气候变化的进程。目前关于周丛生物对碳元素的迁移转化作用的研究仍较少,其影响特征及微生物驱动机制仍有待探究。运用自然稳定碳同位素和碳同位素标记方法可进一步厘清周丛生物温室气体排放和激发效应的具体贡献,同时也可以将DNA-SIP和宏基因组等高通量测序技术用于探索周丛生物具体固碳功能的微生物群落和关键功能基因,进而分离纯化,以优化周丛生物,使其具有更好的固碳能力和广泛的应用前景。

### 参考文献

- 曹彦圣, 田玉华, 尹斌, 等, 2013. 稻田中藻类的生长状况及其对肥料氮的固持[J]. 植物营养与肥料学报, 19(1): 111-116.
- 高孟宁, 徐滢, 吴永红, 2021. 高效富集磷的周丛生物构建及其特征分析[J]. 农业环境科学学报, 40(9): 1982-1989.
- 郭军权, 吴永红, 2019. 基于周丛生物的“生态沟渠-人工湿地”处理高负荷农业面源污水影响研究[J]. 陕西农业科学, 65(12): 34-37, 50.
- 扈新莹, 罗雄鑫, 史静, 等, 2013. 自然生物膜对水体中磷浓度的影响研究[J]. 环境科学导刊, 32(4): 10-14.
- 李发东, 栗照鑫, 乔云峰, 等, 2023. 土壤有机碳同位素组成在农田生态系统碳循环中的应用进展[J]. 中国生态农业学报(中英文), 31(2): 194-205.
- 刘峰, 王云秋, 张昀, 等, 2022. 长期秸秆还田对水稻根系碳矿化与激发效应的影响[J]. 环境科学导刊, 43(8): 4372-4378.
- 刘亥扬, 2019. 有机物料对稻田土壤硝化活性及 $\text{N}_2\text{O}$ 排放的影响[D]. 杭州: 浙江大学.
- 宋玉芝, 秦伯强, 高光, 2009. 附着生物对富营养化水体氮磷的去除效果[J]. 长江流域资源与环境, 18(2): 180-185.
- 孙晨敏, 邵继海, 匡晓琳, 2020. 牛粪中溶解性有机质对周丛生物吸附 $\text{Cu(II)}$ 特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 39(3): 648-655.
- 孙瑞, 孙鹏飞, 吴永红, 2022. 不同稻田生态系统周丛生物对水稻种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 土壤学报, 59(1): 231-241.
- 王北辰, 2019. 青藏高原北部湖泊沉积物固碳微生物群落结构与固碳功能及其环境影响因素研究[D]. 武汉: 中国地质大学.
- 王逢武, 2016. 周丛生物反应器对污水中Cu的去除及机制[D]. 南昌: 华东交通大学.
- 吴国平, 高孟宁, 唐骏, 等, 2019. 自然生物膜对面源污水中氮磷去除的研究进展[J]. 生态与农村环境学报, 35(7): 817-825.
- 吴永红, 胡正义, 杨林章, 2011. 农业面源污染控制工程的“减



- 源-拦截-修复”(3R)理论与实践[J]. 农业工程学报,27(5):1-6.
- 詹雨珊, 张建伟, 冯有智, 2019.  $^{13}\text{C}$ -标记秸秆添加对 DNA 稳定性同位素探针试验结果的影响[J]. 微生物学报,59(1):103-112.
- 张虎, 谭英南, 朱瑞鸿, 等, 2023. 微藻生物固碳技术在“双碳”目标中的应用前景[J]. 生物加工过程,21(4):390-400.
- 张启明, 铁文霞, 尹斌, 等, 2006. 藻类在稻田生态系统中的作用及其对氨挥发损失的影响[J]. 土壤,38(6):814-819.
- 张晓艳, 张广斌, 纪洋, 等, 2012. 冬季淹水稻田  $\text{CH}_4$  排放通量及其  $\delta^{13}\text{C}$  的时间变化特征[J]. 土壤学报,49(2):296-302.
- 张叶叶, 莫非, 韩娟, 等, 2021. 秸秆还田下土壤有机质激发效应研究进展[J]. 土壤学报,58(6):1381-1392.
- 赵婧宇, 韩建刚, 孙鹏飞, 等, 2021. 周丛生物对稻田氨挥发的影响[J]. 土壤学报,58(5):1267-1277.
- Abulaiti A, She D L, Zhang W J, et al, 2023. Regulation of denitrification/ammonia volatilization by periphyton in paddy fields and its promise in rice yield promotion[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 103(8):4119-4130.
- Alejandra P S, Clara D, Anja W, et al, 2022. Seasonal dynamics of anaerobic oxidation of ammonium and denitrification in a dimictic lake during the stratified spring-summer period[J]. Limnology and Oceanography,67(5):1194-1210.
- Alexander R B, Smith R A, 2006. Trends in the nutrient enrichment of U.S. rivers during the late 20th century and their relation to changes in probable stream trophic conditions [J]. Limnology and Oceanography,51(1):639-654.
- Ali M A, Lee C H, Kim P J, 2008. Effect of silicate fertilizer on reducing methane emission during rice cultivation[J]. Biology and Fertility of Soils,44(4):597-604.
- Barbier E B, Hacker S D, Kennedy C J, et al, 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services[J]. Ecological Monographs,81(2):169-193.
- Battin T J, Besemer K, Bengtsson M M, et al, 2016. The ecology and biogeochemistry of stream biofilms[J]. Nature Reviews Microbiology,14(4):251-263.
- Bharti A, Velmourougane K, Prasanna R, 2017. Phototrophic biofilms: diversity, ecology and applications[J]. Journal of applied phycology,29:2729-2744.
- Bichoff A, Osório N C, Dunck B, et al, 2016. Periphytic algae in a floodplain lake and river under low water conditions [J]. Biota Neotropica,16:1-13.
- Blagodatskaya E, Kuzyakov Y, 2008. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review [J]. Biology and Fertility of Soils,45:115-131.
- Boller A, 2012. Stable carbon isotope discrimination by rubisco enzymes relevant to the global carbon cycle[M]. Tampa:University of South Florida.
- Bouillon S, Borges A V, Castañeda-Moya E, et al, 2008. Mangrove production and carbon sinks: a revision of global budget estimates[J]. Global Biogeochemical Cycles,22(2):1-12.
- Camilleri A C, Ozersky T, 2019. Large variation in periphyton  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in the upper Great Lakes: correlates and implications[J]. Journal of Great Lakes Research,45(5):986-990.
- Cheng W X, 1999. Rhizosphere feedbacks in elevated  $\text{CO}_2$ [J]. Tree Physiology,19(4/5):313-320.
- Craine J M, Morrow C, Fierer N, 2007. Microbial nitrogen limitation increases decomposition[J]. Ecology, 88(8): 2105-2113.
- Cui M M, Ma A Z, Qi H Y, et al, 2015. Anaerobic oxidation of methane: an “active” microbial process[J]. Microbiology-open,4(1):1-11.
- Fan F L, Yin C, Tang Y J, et al, 2014. Probing potential microbial coupling of carbon and nitrogen cycling during decomposition of maize residue by  $^{13}\text{C}$ -DNA-SIP[J]. Soil Biology and Biochemistry,70:12-21.
- Filipo N, Rabouille C, Poulin M, et al, 2007. Primary production in headwater streams of the Seine Basin: the Grand Morin River case study[J]. Science of the Total Environment,375(1/2/3):98-109.
- Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L, 2003. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? [J]. Soil Biology and Biochemistry,35(6):837-843.
- Gao X P, Wang Y, Sun B W, et al, 2019. Nitrogen and phosphorus removal comparison between periphyton on artificial substrates and plant-periphyton complex in floating treatment wetlands[J]. Environmental Science and Pollution Research International,26(21):21161-21171.
- Ge T D, Wu X H, Chen X J, et al, 2013. Microbial phototrophic fixation of atmospheric  $\text{CO}_2$  in China subtropical upland and paddy soils[J]. Geochimica et Cosmochimica Acta,113:70-78.
- González L E, Cañizares R O, Baena S, 1997. Efficiency of ammonia and phosphorus removal from a Colombian agroindustrial wastewater by the microalgae *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus dimorphus*[J]. Bioresource Technology, 60(3):259-262.
- Hiatt D L, Back J A, King R S, 2019. Effects of stream velocity and phosphorus concentrations on alkaline phosphatase activity and carbon: phosphorus ratios in periphyton[J]. Hydrobiologia,826(1):173-182.
- Hobbie J E, Hobbie E A, 2013. Microbes in nature are limited

- by carbon and energy: the starving-survival lifestyle in soil and consequences for estimating microbial rates[J]. *Frontiers in Microbiology*,4:324.
- Huang J, Liu X, Liu Y, et al, 2021. Non-Linear Response of Ammonia Volatilization to Periphyton in Paddy Soils[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*,126(3): e2020JG005870.
- Huang Y, Li P, Chen G, et al, 2018. The production of cyanobacterial carbon under nitrogen-limited cultivation and its potential for nitrate removal[J]. *Chemosphere*,190:1-8.
- Ishikawa N F, Doi H, Finlay J C, 2018. Global dataset for carbon and nitrogen stable isotope ratios of lotic periphyton [J]. *Ecol Res*,33:1089.
- Jacobson M Z, 2002. Atmospheric pollution: history, science, and regulation[M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jacotot A, Marchand C, Allenbach M, 2019. Biofilm and temperature controls on greenhouse gas (CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub>) emissions from a Rhizophora mangrove soil (New Caledonia) [J]. *Science of the Total Environment*,650:1019-1028.
- Janney V E J, Walcker R, Kardol P, et al, 2022. Contribution of soil algae to the global carbon cycle[J]. *New Phytologist*, 234(1):64-76.
- Klefoth R, Oenema O, Willem van Groenigen J, 2012. A novel method for quantifying nitrous oxide reduction in soil[J]. *Vadose Zone Journal*,11(4):841-852.
- Kuzyakov Y, 2010. Priming effects: interactions between living and dead organic matter[J]. *Soil Biology and Biochemistry*,42(9):1363-1371.
- Kuzyakov Y, Friedel J K, Stahr K, 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects[J]. *Soil Biology and Biochemistry*,32(11/12):1485-1498.
- Li Y, Zhou Y, Zhou L, et al, 2022. Changes in water chemistry associated with rainstorm events increase carbon emissions from the inflowing river mouth of a major drinking water reservoir[J]. *Environmental Science & Technology*, 56(22):16494-16505.
- Liang X, Zhang X, Sun Q, et al, 2016. The role of filamentous algae *Spirogyra* spp. in methane production and emissions in streams[J]. *Aquatic sciences*,78(2):227-239.
- Liao H, Hao X, Qin F, et al, 2023. Microbial autotrophy explains large-scale soil CO<sub>2</sub> fixation[J]. *Global Change Biology*,29(1):231-242.
- Liu J, Liu W, Wang F, et al, 2016. Redox zones stratification and the microbial community characteristics in a periphyton bioreactor[J]. *Bioresource Technology*,204:114-121.
- Liu J, Wang F, Wu W, et al, 2018. Biosorption of high-concentration Cu (II) by periphytic biofilms and the development of a fiber periphyton bioreactor (FPBR) [J]. *Bioresource Technology*,248:127-134.
- Liu J, Wu Y, Wu C, et al, 2017. Advanced nutrient removal from surface water by a consortium of attached microalgae and bacteria: a review[J]. *Bioresource Technology*, 241:1127-1137.
- Liu J, Zhou Y, Sun P, et al, 2021. Soil organic carbon enrichment triggers in situ nitrogen interception by phototrophic biofilms at the soil-water interface: from regional scale to microscale[J]. *Environmental Science & Technology*, 55 (18):12704-12713.
- Lu H, Feng Y, Wu Y, et al, 2016. Phototrophic periphyton techniques combine phosphorous removal and recovery for sustainable salt-soil zone[J]. *Science of the Total Environment*,568:838-844.
- Lu H, Yang L, Shabbir S, et al, 2014a. The adsorption process during inorganic phosphorus removal by cultured periphyton[J]. *Environmental Science and Pollution Research*,21: 8782-8791.
- Lu H, Yang L, Zhang S, et al, 2014b. The behavior of organic phosphorus under non-point source wastewater in the presence of phototrophic periphyton[J]. *Plos one*,9(1):e85910.
- Lubbers I M, Berg M P, De Deyn G B, et al, 2020. Soil fauna diversity increases CO<sub>2</sub> but suppresses N<sub>2</sub>O emissions from soil[J]. *Global change biology*,26(3):1886-1898.
- Nannipieri P, Ascher J, Ceccherini M T, et al, 2017. Microbial diversity and soil functions[J]. *European Journal of Soil Science*,68(1):12-26.
- Nier A O, Gulbransen E A, 1939. Variations in the relative abundance of the carbon isotopes[J]. *Journal of the American Chemical Society*,61(3):697-698.
- Pohlson E, Marxsen J, Küssel K, 2010. Pioneering bacterial and algal communities and potential extracellular enzyme activities of stream biofilms[J]. *FEMS microbiology ecology*,71(3):364-373.
- Qin X, Wan Y, Fan M, et al, 2020. Multiple stable isotopic signatures corroborate the predominance of acetoclastic methanogenesis during CH<sub>4</sub> formation in agricultural river networks[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*,296: 106930.
- Ren C, Wang J, Bastida F, et al, 2022. Microbial traits determine soil C emission in response to fresh carbon inputs in forests across biomes[J]. *Global Change Biology*, 28(4): 1516-1528.
- Said-Pullicino D, Miniotti E F, Sodano M, et al, 2016. Linking dissolved organic carbon cycling to organic carbon fluxes in rice paddies under different water management practices[J]. *Plant and Soil*,401:273-290.

- Schumacher G, Sekoulov I, 2002. Polishing of secondary effluent by an algal biofilm process[J]. *Water Science and Technology*,46(8):83-90.
- She D, Wang H, Yan X, et al, 2018. The counter-balance between ammonia absorption and the stimulation of volatilization by periphyton in shallow aquatic systems[J]. *Biore-source technology*,248:21-27.
- Shively J M, Devore W, Stratford L, et al, 1986. Molecular evolution of the large subunit of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (RuBisCO)[J]. *FEMS microbiology letters*,37(3):251-257.
- Smemo K A, Yavitt J B, 2007. Evidence for anaerobic CH<sub>4</sub> oxidation in freshwater peatlands[J]. *Geomicrobiology Journal*,24(7/8):583-597.
- Tabita F R, Satagopan S, Hanson T E, et al, 2008. Distinct form I, II, III, and IV Rubisco proteins from the three kingdoms of life provide clues about Rubisco evolution and structure/function relationships[J]. *Journal of Experimental Botany*,59(7):1515-1524.
- Wan J, Liu X, Wu C, et al, 2016. Nutrient capture and recycling by periphyton attached to modified agrowaste carriers[J]. *Environmental Science and Pollution Research*,23: 8035-8043.
- Wang G, Zhao W, Liu H, et al, 2015. Changes in soil and vegetation with stabilization of dunes in a desert-oasis ecotone [J]. *Ecological Research*,30:639-650.
- Wang S, Sun P, Zhang G, et al, 2022. Contribution of periphytic biofilm of paddy soils to carbon dioxide fixation and methane emissions[J]. *The Innovation*,3(1):100192.
- Wrage-Mönnig N, Horn M A, Well R, et al, 2018. The role of nitrifier denitrification in the production of nitrous oxide revisited[J]. *Soil Biology and Biochemistry*,123:A3-A16.
- Wu Y, 2016. Periphyton: functions and application in environmental remediation[M]. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Wu Y, Li T, Yang L, 2012. Mechanisms of removing pollutants from aqueous solutions by microorganisms and their aggregates: a review[J]. *Biore-source Technology*,107:10-18.
- Wu Y, Liu J, Rene E R, 2018. Periphytic biofilms: a promising nutrient utilization regulator in wetlands[J]. *Biore-source Technology*,248:44-48.
- Xia Y, She D, Zhang W, et al, 2018. Improving denitrification models by including bacterial and periphytic biofilm in a shallow water-sediment system[J]. *Water Resources Research*,54(10):8146-8159.
- Xu Y, Curtis T, Dolfing J, et al, 2021. N-acyl-homoserine-lactones signaling as a critical control point for phosphorus entrapment by multi-species microbial aggregates[J]. *Water Research*,204:117627.
- Xu Y, Kerr P G, Dolfing J, et al, 2022. A novel biotechnology based on periphytic biofilms with N-acyl-homoserine-lactones stimulation and lanthanum loading for phosphorus recovery[J]. *Biore-source Technology*,347:126421.
- Xu Y, Wu Y, Esquivel-Elizondo S, et al, 2020. Using microbial aggregates to entrap aqueous phosphorus[J]. *Trends in Biotechnology*,38(11):1292-1303.
- Zhao Y, Liu H, Wang R, et al, 2020. Interactions between dicyandiamide and periphytic biofilms in paddy soils and subsequent effects on nitrogen cycling[J]. *Science of the Total Environment*,718: 137417.
- Zhu Z, Ge T, Liu S, et al, 2018. Rice rhizodeposits affect organic matter priming in paddy soil: the role of N fertilization and plant growth for enzyme activities, CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 116: 369-377.

(责任编辑 熊美华)

## Role of Periphyton in Migration and Transformation of Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Elements at Soil–Water Interface

LI Ting-fang<sup>1,2,3</sup>, ZHOU Lei<sup>2,3</sup>, WU Yong-hong<sup>2,3</sup>, HAN Long-fei<sup>1</sup>

(1. School of Geographical Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, P. R. China;

2. State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China;

3. Zigui Three Gorges Reservoir Ecosystem, Observation and Research Station of Ministry of Water Resources of the People's Republic of China, Yichang 443605, P. R. China)

**Abstract:** Periphyton, growing on the surface of submerged solids and at the soil-water interface, consists of microorganisms such as microalgae, fungi, bacteria, and extracellular polymers. These microorganisms can interact with each other to form more complex microbial aggregates, which are ecological stable and directly affect the material cycle, energy flow, and information exchange between the soil and water interface. In this study, "periphyton", "periphytic biofilm", "periphyton algae" were selected as search terms, and the relevant literature for the period from 2019 to 2023 were searched in the Web of Science (WOS) database and the China Knowledge Network (CNKI) platform. Then, the keyword co-occurrence analysis of the retrieved literature was conducted using VOSviewer software. Results show that current research on periphyton primarily focused on the effect of periphyton on the migration and transformation of nitrogen and phosphorus in shallow water ecosystems such as rivers, lakes, paddy fields, as well as the regulatory mechanisms. There were relatively few studies on the effect of periphyton on the carbon cycle. Based on existing literature, we further summarized the impact and mechanism of periphyton on the migration and transformation of carbon, nitrogen, and phosphorus. Additionally, we proposed the future research directions of periphytic organisms, such as the research perspective of carbon fixation and carbon mineralization affected by periphyton combined with isotopic analysis. The objective of our study aimed to strengthen the understanding of biogeochemical cycling processes in ecosystems and provide theoretical support for precise prevention and control of non-point source pollution through regulating the growth processes of periphyton.

**Key words:** periphyton; natural biofilm; nitrogen and phosphorus; greenhouse gases; carbon isotope