

# 大型底栖动物扰动对红树林微生物群落的影响\*

彭逸生<sup>1</sup>, 杨玉婷<sup>1</sup>, 梁晋<sup>1</sup>, 胡博文<sup>1</sup>, 刘建新<sup>2</sup>, 何姿莹<sup>1,3</sup>

1. 中山大学环境科学与工程学院 / 广东省环境污染控制与修复技术重点实验室 / 南方海洋科学与工程广东省实验室(珠海), 广东 广州 510006
2. 江门市自然资源局, 广东 江门 529000
3. 中山大学海洋科学学院, 广东 珠海 519082

**摘要:** 大型底栖动物的生物扰动作用是促进红树林生态系统物质转化和能量流动的重要过程。大型底栖动物可以改变沉积物理化性质, 驱动微生物群落结构组成和功能, 对红树林中的生物地球化学循环过程具有重要意义。本文聚焦红树林大型底栖动物生物扰动和其对微生物群落、微生物介导的生物地球化学循环影响的研究现状, 分别综述了大型底栖动物和微生物的时空分布格局和影响因素, 探讨了大型底栖动物扰动对红树林微生物生态功能调控的物理和化学关联, 展望了大型底栖动物-微生物-红树林在群落组成、互作机制和生态功能上的研究前景。

**关键词:** 红树林; 大型底栖动物; 微生物群落; 生物扰动; 生物地球化学循环

**中图分类号:** X171.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-0137(2023)02-0017-11

## Effects of microbenthic bioturbation on microbial community in mangroves

PENG Yisheng<sup>1</sup>, YANG Yuting<sup>1</sup>, LIANG Jin<sup>1</sup>, HU Bowen<sup>1</sup>, LIU Jianxin<sup>2</sup>, HE Ziyang<sup>1,3</sup>

1. School of Environmental Science and Engineering, Sun Yat-sen University / Guangdong Provincial Key Laboratory of Environmental Pollution Control and Remediation Technology / Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Zhuhai), Guangzhou 510006, China
2. Jiangmen Natural Resources Bureau, Jiangmen 529000, China
3. School of Marine Science, Sun Yat-sen University, Zhuhai 519082, China

**Abstract:** Macrobenthic bioturbation is a key process to facilitate material transportation and energy flow in mangrove ecosystem. Macrobenthos can modify the physicochemical properties of sediments, and drive the composition and function of microbial community, which is of great significance to the biogeochemical cycle in mangrove. This article focused on the current status of the studies on macrobenthic bioturbation and its effects on microorganism communities, and the biogeochemical cycle

\* 收稿日期: 2022-12-31

录用日期: 2023-01-19

网络首发日期: 2023-03-01

**基金项目:** 广东省自然资源厅海洋经济发展(海洋六大产业)专项资金项目(GDNRC[2022]50); 广东省林业局林业科技创新项目(2021KJCX012, 2022KJCX019); 台山市红树林保护与修复建设项目(XKJHT2022145); 国家自然科学基金(42106159, 41771095)

**作者简介:** 彭逸生(1979年生), 男; 研究方向: 红树林生态功能及其修复、外来红树植物监测和控制;

E-mail: pyish@mail.sysu.edu.cn

杨玉婷(2000年生), 女; 研究方向: 红树林大型底栖动物及微生物生态功能;

E-mail: yangyt39@mail2.sysu.edu.cn

(彭逸生、杨玉婷并列第一作者)

**通信作者:** 何姿莹(1988年生), 女; 研究方向: 红树林根系生物学及地下水碳循环动态;

E-mail: heziying3@mail.sysu.edu.cn

mediated by microorganisms in mangrove. We respectively reviewed the spatial and temporal distribution patterns and their drivers of macrobenthos and microorganisms, and discussed the physical and chemical linkage between macrobenthic bioturbation and microbial ecological functionalities. The perspectives of community composition, interactive mechanism and ecological functionalities among macrobenthos, microbiome and mangrove has also been considered.

**Key words:** mangrove; macrobenthos; microbial community; bioturbation; biogeochemical cycle

红树林是潮间带最具生产力的生态系统之一, 其独特的生境蕴育了丰富的鱼类、鸟类、底栖动物和微生物等生物多样性(Zhou et al., 2017)。其中, 大型底栖动物在丰度和生物量上具有综合优势, 是红树林生态系统的重要组分。穴居的大型底栖动物, 通过营造洞穴、隧道等物理结构, 影响沉积物的理化性质(Wang et al., 2020); 同时通过处理凋落物、排泄、分泌等活动改变沉积物的养分含量(Nerot et al., 2009)。这些行为直接或间接地影响物质转化, 被称为生物扰动(Kristensen et al., 2012; Goncalves Reis et al., 2017)。微生物群落是驱动红树林养分循环的关键角色, 在生物地球化学循环中发挥重要作用(Goncalves Reis et al., 2017)。受环境因素的调控, 红树林的微生物群落具有明显的时空变异性(赵华显等, 2020)。大

型底栖动物的生物扰动显著影响微生物群落组成和功能, 大型底栖动物-微生物与环境因素之间有着复杂的相互作用(Fusi et al., 2022)。本文对红树林大型底栖动物的扰动作用特征及其对微生物、红树林生物地球化学循环的影响进行归纳阐述, 总结大型底栖动物以及与之相关的微生物活动过程对红树林生态功能的影响。

## 1 红树林大型底栖动物的分布

### 1.1 大型底栖动物的时空分布特征

红树林中栖居着丰富的大型底栖动物, 主要类群为甲壳纲(十足目类、端足类、等足目等)、腹足纲、双壳纲及多毛纲和寡毛纲, 其分布普遍具有时空差异性(表1)。

表1 不同红树林区域大型底栖动物分布的时空差异格局

Table 1 Spatial and temporal distribution patterns of macrobenthos in different mangrove areas

地点	主要类群	分布特征	参考文献
中国, 浙江	多毛纲, 软体动物门, 甲壳纲	红树林与光滩的优势大型底栖动物类群存在差异, 且红树林物种数、密度和生物量均低于光滩	Liao et al., 2018
中国, 海南	甲壳纲(十足目、原足目)、软体动物门, 多毛纲	红树林的物种丰富度、丰度及多样性指数在季节间的差异不显著	Li et al., 2022
中国, 台湾	寡毛纲、多毛纲、甲壳纲、腹足纲, 星虫动物门	红树林的蟹类密度普遍低于泥滩, 红树林间的蟹类密度差异不显著	Pan et al., 2021
西非, 几内亚比绍比, 贾格斯群岛	多毛纲, 双壳纲, 甲壳纲, 腹足纲	红树林连通性越大, 泥滩上大型底栖动物的丰度越高, 均匀度越低	Meijer et al., 2021
伊朗, 波斯湾哈拉生物圈	甲壳纲, 多毛纲, 腹足纲	植被区域比光滩具有更高的物种和功能多样性, 其物种组成和群落特征存在差异	Delfan et al., 2021
伊朗, 波斯湾, 纳班德湾	腹足纲, 双壳纲, 多毛纲及甲壳纲(十足目、端足目)	立地类型和季节对大型底栖动物的丰度存在显著影响	Salimi et al., 2021
伊朗, 波斯湾	甲壳纲, 腹足纲, 双壳纲, 多毛纲, 星虫动物门	大型底栖动物丰度和生物量在不同生境(光滩、林缘及林内)和季节间均存在差异	Hajjalizadeh et al., 2020

大型底栖动物的个体丰度、物种丰富度、物种分布与空间因素关联显著, 许多研究均聚焦于其栖息地的空间差异格局。红树林具有复杂的根系, 如支柱根、呼吸根、板状根等, 这些微生境可为大型底栖动物提供逃避捕食者的空间, 缓解捕食压力(Li et al., 2022), 有利于大型底栖动物聚集; 相对地, 细小、密集的根系在沉积物中形成复杂交织的根系垫层, 阻碍了大型底栖动物对空间的利用(Freitas et al., 2021)。根系密度增加会显著降低诸如多毛类、甲壳类等红树林的栖息密度(Checon et al., 2017; Pan et al., 2021)。尽管大型底栖动物群落特征的分布格局缺少明确的、统一的模式(Pan et al., 2021), 但空间因素仍然是引起大型底栖动物优势物种组成差异的重要因素(Liao et al., 2018)。栖息地的生境条件发挥了物种过滤的作用(Delfan et al., 2021), 使具备与生境匹配的功能特征(摄食习性、移动能力、体型尺寸等)的大型底栖动物成为主导类群(李亚芳等, 2018)。此外, 更大空间尺度的环境因子, 如盐度、温度和沉积物粒径等同样在调控大型底栖动物群落结构中发挥重要作用(Mariano et al., 2015; Delfan et al., 2021; Salimi et al., 2021; Zolkhiflee et al., 2021)。然而目前大部分研究仅限于特定的红树林区域, 缺乏更大尺度的横向比较来说明大型底栖动物的空间分布机制。

在时间分布格局上, 季节是影响大型底栖动物丰富度和生物量最显著的因素(Li et al., 2022)。在干旱的亚热带区域, 大型底栖动物栖息密度在夏冬季显著高于春秋季节(Salimi et al., 2021); 而湿润的亚热带地区, 大型底栖动物平均密度则呈冬春高、夏秋低的模式(Lin et al., 2016)。不同地区大型底栖动物的季节分布格局并不一致, 这可能是由温度、盐度和降水的季节性差异引起的。滨海湿地中蟹类的数量在暖季高于冷季, 推测是因为暖季可以在沉积物表面促生更多的真菌和生物膜, 为蟹类提供营养支持(Li et al., 2018; Chen et al., 2022)。在更小的潮汐周期时间尺度上, 基于高程的潮汐淹没时长与幼蟹的出现相关(Pan et al., 2021), 但是原位的大型底栖动物随潮汐的动态迁移过程研究依旧不多(Nobbs et al., 2015; Peng et al., 2017)。此外, 由于红树林的大型底栖动物幼体细小, 且不同生命阶段的形态不易识别和观察, 对于其生命周期内的迁移模式也鲜有研究。

## 1.2 大型底栖动物分布的影响因素

在红树林大型底栖动物中, 蟹类因为数量多、生物量大而占主导地位, 其穴居行为可以产生强烈的生物扰动作用(Kristensen, 2008)。洞穴的搭建可以增加沉积物的比表面积、促进沉积物纵横向混合, 改变其理化性质, 进而影响元素循环过程, 因而蟹类被视为“生态系统工程师”(Kristensen, 2008; Lee, 2008; Egawa et al., 2021)。蟹类洞穴分布受环境因子显著影响, 如粉/黏粒比例、氧化还原电位、沉积物温度、有机质含量、树冠遮光程度、底质发育状况、潮位等(图1)(Walton et al., 2006; Wunderlich et al., 2013; Kawaida et al., 2017; Cannicci et al., 2018; Al-Khayat et al., 2020; Leoville et al., 2021)。沙蟹科[主要为招潮蟹(*Uca* sp.)]和相手蟹科(Sesarmidae)的类群是红树林最常见的蟹类, 具有明显的生境分布偏好。在海岸到陆地的生境过渡序列中, 沉积物理化性质、树冠郁闭度和高程等是驱动蟹类分布的重要因子(Nobbs et al., 2015; Al-Khayat et al., 2020), 相应地, 有机质含量、盐度和沉积物含水率变化会影响蟹类分布(Chen et al., 2022), 如双齿拟相手蟹(*Parasesarma bidens*)和贾瑟琳丑招潮(*Gelasimus jocelynae*)的个体数量与沉积物氧化还原电位和有机质含量呈正相关(Kawaida et al., 2017)。锯缘青蟹(*Scylla serrata*)偏好特定黏度的底质(Leoville et al., 2021), 因为适当的基质黏度可为洞穴提供支撑而成型。林下环境由于树冠遮蔽, 土表温度较低, 鸟类等捕食者视线和活动受阻, 降低了蟹类失水和被捕食的风险, 有利于其聚集(He et al., 2015)。不同生物周期、性别的蟹类分布亦受潮位影响, 如*Ucides cordatus*雌蟹因繁殖与幼蟹发育的需要, 主要出现在潮位较低、淹没较深的红树林中(Wunderlich and Pinheiro, 2013)。橄榄青蟹(*S. olivacea*)的分布格局与前者相似, 在低潮位中有更多怀孕、抱卵的雌蟹, 而成年雄蟹倾向分布在高潮位林中(Walton et al., 2006)。除了非生物因素以外, 生物因素, 如捕食和竞争也是影响蟹类分布的重要因素。物种间干扰竞争对蟹类分布也有调控作用, 生态位重叠为蟹类种间带来资源竞争压力, 在活动时间重叠时, 有竞争优势的一方会将劣势的一方驱赶至环境压力更大的区域, 如更高或更低的潮带(Cannicci et al., 2018)。

相应地, 以蟹类为代表的大型底栖动物扰动也会改变红树林底质的理化性质, 扰动能力较强

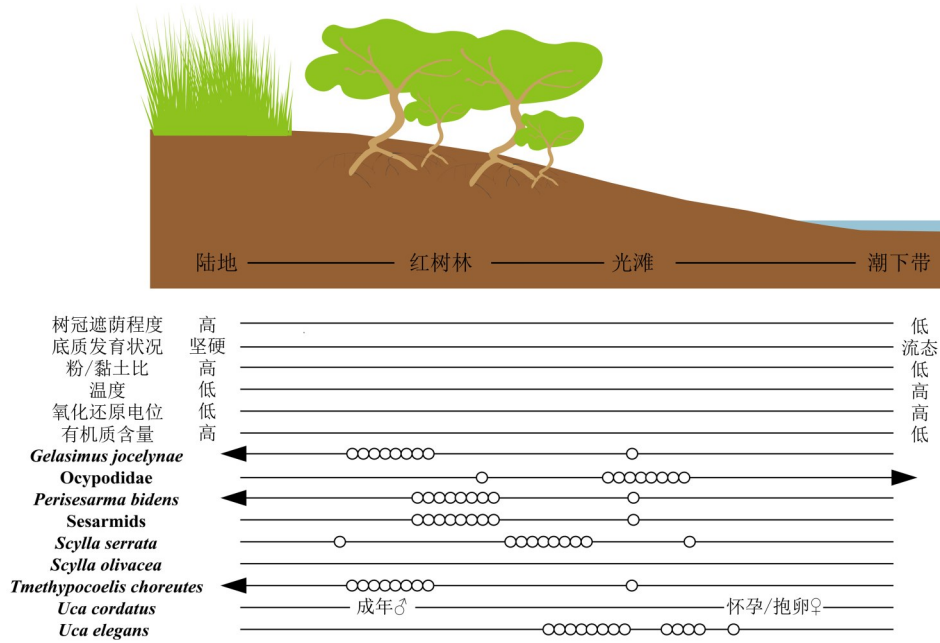


图1 红树林蟹类随环境因子变化的沿潮间带剖面空间分布格局

Fig. 1 Spatial distribution pattern of crabs along the profiles of intertidal zone driven by environmental factors in mangrove

的常见类群包括沙蟹科(Ocypodidae)、相手蟹科、弓蟹科(Varunidae)、方蟹科(Grapsidae)、毛带蟹科(Dotillidae)等，其洞穴结构形态各有不同(表2)。蟹类的洞穴形态取决于各种生物及环境因素(Wang et al., 2015)，如植被类型、时间季节、沉积物性质等(Wang et al., 2014; Egawa et al., 2021;

Min et al., 2021)。洞穴密度、深度、表面积、体积、入口直径等参数，反映了生物扰动作用的强度，如洞穴密度及个体尺寸会影响洞穴的氧化条件和再矿化率(Michaud et al., 2021)；洞穴尺寸增加会增强洞穴与潮汐之间的孔隙水交换(Xiao et al., 2021)。

表2 不同红树林蟹类的典型洞穴形态

Table 2 Typical burrow morphology of different crabs in mangrove

蟹的科级类群	洞穴形态	洞穴开口	参考文献
沙蟹科、毛带蟹科	J形洞穴	单一出口	Bartolini et al., 2011
弓蟹科	复杂多样，通常呈现I形和J形，幼蟹通常为I形洞穴，而成蟹则以Y形洞穴居多	通常有2个出口	Agusto et al., 2021
相手蟹科	结构复杂	通常为多出口	Agusto et al., 2021
方蟹科	呈现U型，或较为扁平的Y型	通常有水平倾斜的通道和2个出口	Agusto et al., 2021

## 2 大型底栖动物与微生物的关系

### 2.1 底栖动物体外的微生物

红树林独特的生境支撑着丰富多样的微生物群落，包括细菌、真菌、古菌、浮游植物及原生动物，它们在红树林的物质循环中发挥着重要功能，如降解凋落物、促进元素循环、富集养分等(Palit et al., 2022)(表3)。微生物的分布在红树林中同样存在明显的空间变异和季节模式(Basak et al., 2015; 赵华显等, 2020)。在中等尺度、样地互

距 150 km 的条件下，微生物群落结构的分布格局有明显的地理差异(Gong et al., 2019)。小尺度水平上，不同种类的红树植物及林分结构显著影响优势微生物群落(Wu et al., 2016; Mai et al., 2021)，如固氮微生物的组成及分布受树木种类的影响(Huang et al., 2022a)。在更小的微尺度范围内，红树林根际与非根际区域沉积物中的微生物群落结构存在显著差异，植被通过调控沉积物中的营养条件(有机碳和总氮)影响微生物群落结构(Zhuang et al., 2020; Lu et al., 2022)。

红树林微生物的时空分布格局受环境因子调控(Shiau et al., 2021; Huang et al., 2022b), 氧化还原电位、pH值、温度、O<sub>2</sub>浓度、季节和潮汐周期等是重要的影响因素(方安琪等, 2020)。此外, 基质类型也会影响微生物群落的分布, 在砂质沉积物中C、N、S相关的功能基因更为丰富(Yang et al., 2022)。养分含量方面, 有机碳、总氮等是微生物群落组成的影响因子(Zhu et al., 2018; Mai et

al., 2021), 硫酸盐作为重要的电子受体对产甲烷微生物富集有重要作用(Yu et al., 2020)。相对地, 微生物对环境因子的响应模式并不一致, 红树林的表层沉积物(5~30 cm)的微生物群落结构与盐度呈正相关, 而深层沉积物(35~60 cm)中则与盐度呈负相关, 不同深度沉积物的微生物群落结构调控机理不一致(张攀等, 2022)。

表3 红树林生态系统中主要的功能微生物及其分布

Table 3 Major functioning microorganisms and their distribution in mangrove ecosystem

功能类型	主要微生物类群	分布环境	参考文献
有机碳降解	<i>Alcanivorax</i> , <i>Comamonas</i> , <i>Rhizobiales</i> , <i>Syntrophobacter</i> , <i>Syntrophus</i>	沉积物	Lu et al., 2022
甲烷生成	<i>Candidatus Methanofastidiosa</i> , <i>Candidatus Methanoflorentaceae</i> , <i>Methanobacterales</i> , <i>Methanocellales</i> , <i>Methanococcales</i> , <i>Methanococoides</i> , <i>Methanococcus</i> , <i>Methanomassiliicoccales</i> , <i>Methanomicrobiales</i> , <i>Methanonatronarchaeia</i> , <i>Methanopyrales</i> , <i>Methanosarcina</i> , <i>Methanosarcinales</i> , <i>Methanotherix</i>	沉积物	Cai et al., 2022
甲烷氧化	<i>Beijerinckiaceae</i> , <i>Crenothrix polyspora</i> , <i>Hyphomicrobium</i> , <i>Methylacidiphilae</i> , <i>Methylobacter</i> , <i>Methylocella</i> , <i>Methylococcaceae</i> , <i>Methylocystaceae</i> , <i>Methylocystis</i> , <i>Methylomicrobium</i> , <i>Methylomonas</i> , <i>Methylophilaceae</i> , <i>Methylophilus</i> , <i>Methylotermaceae</i> , <i>Methylotenera</i> , <i>Methyloversatilis</i>	沉积物	Do Carmo Linares et al., 2021
磷酸盐矿化	<i>Chryeomonas</i> , <i>Kluyvera</i> , <i>Xanthobacter</i>	根际	Sarker et al., 2021
硫氧化	Alphaproteobacteria, Betaproteobacteria, Chlorobia, <i>Chloroflexi</i> , <i>Gammaproteobacteria</i>	沉积物	方安琪等, 2020
硫酸盐还原	<i>Bacillus</i> , <i>Bacteroidetes</i> , <i>Burkholderia</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Desulfobacter</i> , <i>Desulfobulbus</i> , <i>Desulfococcus</i> , <i>Desulfotomaculum</i> , <i>Desulfomonas</i> , <i>Desulfonema</i> , <i>Desulfosarcina</i> , <i>Marinobacterium</i> , <i>Shewanella</i> , <i>Syntrophobacteraceae</i> , <i>Vibrio</i>	沉积物	方安琪等, 2020
固氮	<i>Agrobacterium</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Aphanocapsa</i> , <i>Azotobacter</i> , <i>Azospirillum</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Brevundimonas</i> , <i>Clostridium</i> , <i>Desulfarculus</i> , <i>Desulfurmonas</i> , <i>Desulfovibrio</i> , <i>Geobacter</i> , <i>Klebsiella</i> , <i>Mangrovibacter</i> , <i>Mangrovibacterium</i> , <i>Marinobacterium</i> , <i>Microcoleus</i> , <i>Nodularis</i> , <i>Ochrobactrum</i> , <i>Rhizobium</i> , <i>Phyllobacterium</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Sphingomonas</i> , <i>Sporosarcina</i> , <i>Stenotrophomonas</i> , <i>Swaminathania</i> , <i>Synechococcus</i> , <i>Trichodesmium</i> , <i>Vibrio</i>	凋落物、根际、沉积物表面、树皮、蓝藻垫	董俊德等, 2022
硝化	<i>Nitrobacter</i> , <i>Nitrosomona</i> , <i>Nitrosopumilus</i> , <i>Nitrospina</i> , <i>Nitrosospira</i> , <i>Nitrospira</i>	沉积物	Padhy et al., 2021
反硝化	<i>Achromobacter</i> , <i>Alcaligenes</i> , <i>Azospirillum</i> , <i>Bacillus</i> , <i>Bradyrhizobium</i> , <i>Burkholderia</i> , <i>Halomonas</i> , <i>Micrococcus</i> , <i>Nitratireductor</i> , <i>Paracoccus</i> , <i>Pseudomonas</i> , <i>Ralstonia</i> , <i>Rhodobacter</i> , <i>Rubrivivax</i> , <i>Streptomyces</i> , <i>Thauera</i> , <i>Thiobacillus</i> , <i>Virgibacillus</i>	沉积物	林娜等, 2012
厌氧氨氧化	<i>Anammoxoglobus</i> , <i>Candidatus Brocadia</i> , <i>Candidatus Jettenia</i> , <i>Candidatus Kuenenia</i> , <i>Candidatus Scalindua</i>	沉积物	Zhang et al., 2020

大型底栖动物的生物扰动作用改变沉积物理化性质,进而影响微生物的分布格局(Friksen et al., 2018)。招潮蟹的生物扰动显著提高了洞穴沉积物中的微生物密度及多样性(Booth et al., 2019),这是因为洞穴将氧气引入深层沉积物,从而改变了垂直方向上沉积物氧化还原电位,影响微生物的代谢过程(An et al., 2021),这也体现在多毛类的洞穴通风性能及透水能力差异会影响微生物群落的生化反应活性上(Vasquez-Cardenas et al., 2016)。蟹类的挖掘行为会促进红树林中富含碳的凋落物和碎屑与沉积物混合,改变营养条件(Sarker et al., 2021)。叶片经蟹类肠道消化后,排泄出的拟粪降解速率加快,因为颗粒的比表面积增大及C/N比下降,使微生物定殖密度增加(Lee, 1997; Werry and Lee, 2005)。*Pestarella tyrrhena*的洞穴显著提高了沉积物总有机碳的含量,使细菌丰度大幅增加(Papaspyrou et al., 2005)。但较高的蟹类密度亦可能会损害沉积物表面的蓝藻垫,反而削弱其固氮功能(Qashqari et al., 2020)。不同蟹类对沉积物表面的微藻影响不同,总体而言,微藻生物量不受蟹类活动的显著影响,但其组成可能受到蟹类摄食偏好的控制(Peer et al., 2019)。

## 2.2 底栖动物体内的微生物

大型底栖动物的生物扰动作用不仅促进碎屑和凋落物与沉积物的物理混合,还可以通过摄食碎屑及凋落物后消化、排泄等输出营养成分发生改变的物质,进入微生物食物网,对微生物起调控作用(Friksen et al., 2018)。红树林的相手蟹体内普遍存在纤维素降解酶(Adachi et al., 2012),相较于周围沉积物,相手蟹肠道内富集了更多纤维素降解酶和固氮酶(Tongununu et al., 2021)。但蟹类肝脏内存在其他碳水化合物降解酶,纤维素降解酶的活性并不高,其降解纤维素的功能可由共生的肠道微生物替代(Lee et al., 2022),说明蟹类肠道微生物对红树林的物质循环具有重要作用。蟹类的体内微生物与体外沉积物中的微生物群落具有相互作用:一方面蟹类的甲壳生物膜、肠道与洞穴的沉积物拥有相似的细菌群落,另一方面,经蟹类扰动的洞穴沉积物与周围沉积物的细菌群落则差异明显(Cuellar-Gempeler et al., 2018)。蟹类肠道内与沉积物间的微生物群落结构差异显著,微生物表型预测结果指示蟹类体内与沉积物的微生物群落在碳、氮循环上可能发挥着协同作用(Tongununu et al., 2021)。

许多大型底栖动物与细菌之间存在共生关系(Dubilier et al., 2008)。在海草床中,双壳类依赖其营化学共生的微生物消耗硫酸盐(Cardini et al., 2019)。分离自船蛆(*Neoteredo reynei*)体内营共生的固氮细菌 *Teredinibacter turnerae*,可利用纤维素作为碳源进行固氮作用,其产生的氮则被船蛆利用(Trindade-Silva et al., 2009)。蟹类与细菌也存在共生关系:超微结构下蟹鳃细胞上具有4种形态不同的细菌(Béziat et al., 2021),两者存在外共生关系。招潮蟹较强的移动能力使其在不同的环境中出现,其甲壳生物膜有利于选择性地富集固氮功能微生物,被视为N循环的作用热点(Zilius et al., 2020)。招潮蟹鳃表面的微生物丰度受栖息地环境因子显著影响,蟹鳃富含铵离子,有利于氨氧化及反硝化功能微生物的聚集(Garuglieri et al., 2022)。蟹壳上生物膜的微生物功能基因与未被蟹扰动的沉积物、蟹洞的沉积物间存在差异,说明蟹类共生微生物与周围环境微生物之间可能存在功能补充作用(An et al., 2021)。上述研究说明蟹类体表提供的微生境对微生物有选择作用,但蟹类与定殖于其表面的微生物在代谢及功能上的相互关系仍有待进一步探索。

## 3 底栖动物扰动与红树林生物地球化学循环的关联

### 3.1 物理过程

大型底栖动物的生物扰动影响沉积物的物质传输过程,包括促进底质的物理混合,增强沉积物的通风以及与孔隙水的交换(Kristensen et al., 2012)。蟹类的洞穴增加了沉积物界面与潮汐水的接触,增强了上覆水与沉积物之间的物质交换,从而影响物质迁移转化。招潮蟹的洞穴增强了沉积物的氧化环境,促进上覆水中重金属的捕获、沉积,而在洞穴深层的缺氧环境,在Fe(III)氢/氧化物还原的驱动下,沉积的重金属又被重新活化、释放,说明蟹穴强化了重金属在上覆水与沉积物之间的迁移转化(Pan et al., 2022)。同时,蟹类的扰动会强化沉积物的悬浮、迁移,导致潮汐作用下悬浮颗粒浓度升高(Wang et al., 2017),这是因为洞穴挖掘、建造土丘、管道等活动将底层沉积物提升至表面,增加了沉积物与水的接触,有利于有机碳的矿化(Nie et al., 2021)。沉积物-水界面的氧气通量是驱动沉积物中生物地球化学循环的关键因子(Liu et al., 2019),大型底栖动物的活动

将氧气引入沉积物深层, 显著改变其氧化还原电位, 改变微生物群落结构(Booth et al., 2019), 促进微生物的好氧代谢过程, 进而强化复杂碳水化合物的好氧降解(Gillis et al., 2019); 此外, 氧化还原电位的提升还有助于还原物质的氧化, 抑制微生物硫还原代谢过程, 减少硫化物积累, 为红树植物“解毒”(Kristensen and Alongi, 2006)。蟹洞通过增加沉积物-水界面的接触面积促进异氧呼吸比例的增加, 且沉积物中 $\text{CO}_2$ 和 $\text{CH}_4$ 的外流速率与蟹洞密度显著相关, 进一步表明蟹洞改变沉积物的物理结构影响微生物的代谢活动, 促进沉积物中的物质循环(Agusto et al., 2022)。在颗粒细小的红树林底质中, 沉积物渗透性较低, 主要依赖蟹洞与潮汐的直接接触实现水交换, 其独特的生态条件可能使其成为独立于周围沉积物的碳矿化和元素循环热点(Arnaud et al., 2022)。蟹洞通过增加沉积物与水的接触面积促进物质的孔隙水交换及扩散输送, 且在以孔隙水交换为主导的C交换过程中, 蟹洞与潮汐的连通性具有关键作用, 是沉积物与海洋实现物质交换的重要中枢(Xiao et al., 2021)。此外, 蟹洞可以影响沉积物的物理性质, 如土壤质地、渗透性、含水量、电导率等。蟹类通过对沉积物的垂向运输, 增加了表面沉积物的砂粒比例, 显著改善沉积物环境, 促进植被生长(Wang et al., 2020)。蟹洞还可以增加沉积物的透气性, 促进氧气渗透到缺氧层, 影响沉积物的生物地球化学循环过程(Fusi et al., 2022)。

### 3.2 化学过程

大型底栖动物的造穴行为可直接将表面沉积物的碎屑、凋落物等物质与沉积物进行混合, 向深层沉积物输送, 并结合摄食、维护及排泄等过程(Egawa et al., 2021), 进一步改变沉积物的养分含量, 是红树林生态系统中营养元素循环的重要一环(Araújo et al., 2016; Booth et al., 2019)。蟹类甲壳的生物膜上富集着N循环相关的微生物群落, 可进行固氮、硝化、反硝化等过程, 向沉积物中释放溶解性的有机氮、氨氮、硝酸盐等, 影响沉积物的C:N条件(Zilius et al., 2020)。蟹类扰动使得沉积物中的TOC、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NO}_2\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 含量变化显著, 有利于提高固氮反应和DNRA过程的速率(Liu et al., 2022)。相较于周围的沉积物, 蟹类的生物扰动作用形成的微生境中含有显著较高的总氮、总碳和氨氮含量, 有利于功能微生物生长, 促进 $\text{NH}_2\text{OH}$ 氧化及反硝化作用, 强化了 $\text{N}_2\text{O}$

的释放(An et al., 2022)。可见, 蟹类生物扰动改变沉积物的营养环境, 且蟹表面和蟹洞沉积物为功能微生物富集提供了良好的微生境, 增强了微生物驱动的氮循环过程(An et al., 2021), 在氮限制的红树林生态系统中, 蟹类生物扰动对氮循环的作用具有重要意义。蟹类生物扰动强化了氧气的渗透, 使得硫、铁离子及其化合物在沉积物中的空间和形态分布发生变化(张弛等, 2010)。蟹类扰动可以增加沉积物表面可利用的三价铁离子(Kristensen et al., 2006), 促进硫化物氧化(Araújo et al., 2012), 为有机物好氧降解提供电子受体, 强化有机物的矿化过程(Yu et al., 2021)。大型底栖动物的生物扰动还可能影响重金属在沉积物中的生物地球化学反应, 如红树林中高强度生物扰动促使上覆水中的汞沉积在沉积物中(Correia et al., 2016)。此外, 生物扰动提高了沉积物的氧化还原电位, 促进硫化物的氧化, 导致环境pH值下降, 增强了铜和锌的可生物利用性(Araújo et al., 2016)。这说明, 生物扰动可能增强微量金属在环境中的迁移行为, 增加环境风险。

## 4 总结

大型底栖动物和微生物群落是红树林生态系统的两个重要组成实体, 它们受环境因素调控呈现不同的时空分布格局, 并在驱动生物地球化学循环过程中发挥着不同的作用。大型底栖动物和微生物之间存在着复杂的相互作用: 一方面, 大型底栖动物的扰动会影响微生物的群落结构和功能, 进而改变微生物介导的物质循环过程; 另一方面, 微生物的活动也会影响沉积物的理化性质, 对大型底栖动物的分布产生反作用(图2); 但目前对于大型底栖动物和微生物之间相互作用模式的认识还很有限。因此, 未来对大型底栖动物-微生物群落-红树林功能的相互作用关系的研究应考虑以下方面: (1) 蟹类的甲壳、肠道富集着功能各异的细菌群落, 是潜在的物质循环反应热点(Li et al., 2021; Tongunui et al., 2021), 大型底栖动物体内微生物的群落结构和功能有待深入分析, 并进一步探究大型底栖动物对红树林生态系统中物质循环的贡献; (2) 大型底栖动物和微生物群落均在环境因子的驱动下呈现一定的时空分布特异性(Chen et al., 2022), 生物活动也会对环境因子具有反馈作用, 因此分析影响大型底栖动物及微生物群落分布的关键调控因子, 有利于阐明大型底

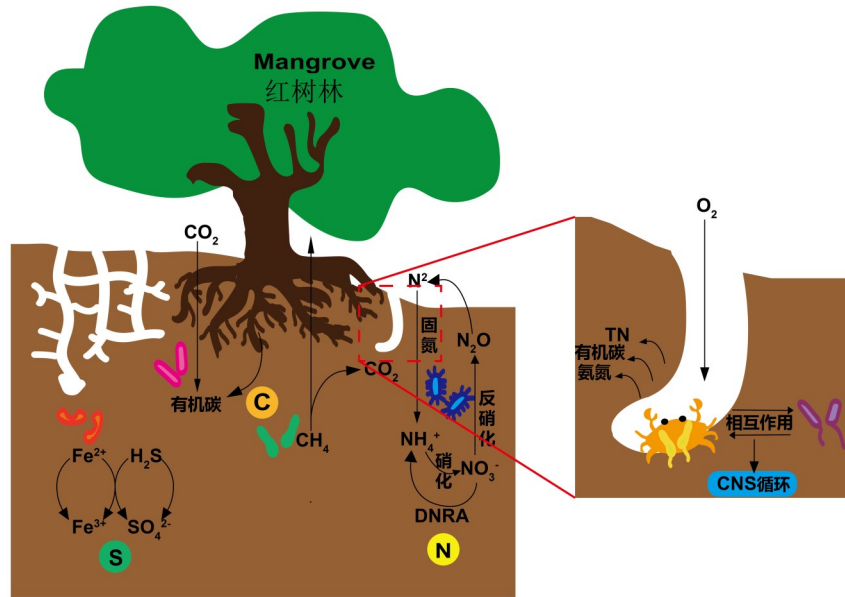


图2 大型底栖动物-微生物群落-红树林功能关联示意图

Fig. 2 Sketch of linkage across the functionalities of macrobenthos - microbiome - mangrove

栖动物和微生物群落在时空分布格局上的相互关联机制；(3) 大型底栖动物的扰动对红树林中的本土微生物群落组装带来影响，同时其本身也是微生物群落定殖的宿主。不同宿主之间存在复杂的

相互作用 (Tongununui et al., 2021; Fusi et al., 2022)，有必要探索大型底栖动物和微生物群落在结构和功能上的互作。

#### 参考文献:

- 董俊德, 黄小芳, 龙爱民, 等, 2022. 红树林固氮微生物及其生态功能研究进展[J/OL]. 热带海洋学报: 1-11. (2022-08-18). <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1500.P.20220817.1252.002.html>.
- 方安琪, 贺志理, 王成, 等, 2020. 红树林沉积物中微生物驱动硫循环研究进展[J]. 微生物学报, 60(1): 13-25.
- 李亚芳, 杜飞雁, 王亮根, 等, 2018. 底质类型对三亚湾潮间带大型底栖动物生态功能的影响[J]. 水产学报, 42(10): 1559-1571.
- 林娜, 郭楚玲, 郭延萍, 等, 2012. 红树林湿地中好氧-厌氧反硝化菌脱氮特性及其种群结构分析[J]. 环境科学学报, 32(1): 173-181.
- 张弛, 王树功, 郑耀辉, 等, 2010. 生物扰动对红树林沉积物中 AVS 和重金属迁移转化的影响[J]. 生态学报, 30(11): 3037-3045.
- 张攀, 谢先军, 黎清华, 等, 2022. 东寨港红树林沉积物中微生物群落结构特征及其对环境的响应[J]. 地球科学, 47(3): 1122-1135.
- 赵华显, 阎冰, 徐悦, 等, 2020. 北部湾红树林沉积物中微生物群落结构的时空变化分析[J]. 基因组学与应用生物学, 39(5): 2161-2169.
- ADACHI K, TORIYAMA K, AZEKURA T, et al, 2012. Potent cellulase activity in the hepatopancreas of mangrove crabs [J]. Fish Sci, 78(6): 1309-1314.
- AGUSTO L E, FRATINI S, JIMENEZ P J, et al, 2021. Structural characteristics of crab burrows in Hong Kong mangrove forests and their role in ecosystem engineering [J]. Estuar Coast Shelf Sci, 248: 106973.
- AGUSTO L E, QIN G, THIBODEAU B, et al, 2022. Fiddling with the blue carbon: Fiddler crab burrows enhance CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> efflux in saltmarsh [J]. Ecol Indic, 144: 109538.
- AL-KHAYAT J A, GIRALDES B W, 2020. Burrowing crabs in arid mangrove forests on the southwestern Arabian Gulf: Ecological and biogeographical considerations [J]. Reg Stud Mar Sci, 39: 101416.
- AN Z, GAO D, CHEN F, et al, 2021. Crab bioturbation alters nitrogen cycling and promotes nitrous oxide emission in intertidal wetlands: Influence and microbial mechanism [J]. Sci Total Environ, 797: 149176.
- AN Z, ZHENG Y, HOU L, et al, 2022. Aggravation of nitrous oxide emissions driven by burrowing crab activities in intertidal marsh soils: Mechanisms and environmental implications [J]. Soil Biol Biochem, 171: 108732.
- ARAÚJO J M C Jr, FERREIRA T O, SUAREZ-ABELENDIA M, et al, 2016. The role of bioturbation by *Ucides cordatus* crab in the fractionation and bioavailability of trace metals in tropical semi-arid mangroves [J]. Mar Pollut Bull, 111(1/2): 194-202.
- ARAÚJO J M C Jr, OTERO X L, MARQUES A G B, et al, 2012. Selective geochemistry of iron in mangrove soils in a semiarid tropical climate: Effects of the burrowing activity of the crabs

- Ucides cordatus* and *Uca maracoani*[J]. *Geo-Mar Lett*, 32(4): 289–300.
- ARNAUD M, BAIRD A J, MORRIS P J, et al, 2022. The effect of crab burrows on soil–water dynamics in mangroves [J]. *Hydrol Process*, 36(3): e14522.
- BARTOLINI F, CIMÒ F, FUSI M, et al, 2011. The effect of sewage discharge on the ecosystem engineering activities of two east African fiddler crab species: Consequences for mangrove ecosystem functioning[J]. *Mar Environ Res*, 71(1): 53–61.
- BASAK P, PRAMANIK A, ROY R, et al, 2015. Cataloguing the bacterial diversity of the Sundarbans mangrove, India in the light of metagenomics[J]. *Genom Data*, 4: 90–92.
- BÉZIAT N S, DUPERRON S, HALARY S, et al, 2021. Bacterial ectosymbionts colonizing gills of two Caribbean mangrove crabs [J]. *Symbiosis*, 85(1): 105–114.
- BOOTH J M, FUSI M, MARASCO R, et al, 2019. Fiddler crab bioturbation determines consistent changes in bacterial communities across contrasting environmental conditions[J]. *Sci Rep*, 9(1): 3749.
- CAI M, YIN X, TANG X, et al, 2022. Metatranscriptomics reveals different features of methanogenic Archaea among global vegetated coastal ecosystems[J]. *Sci Total Environ*, 802: 149848.
- CANNICCI S, FUSI M, CIMÓ F, et al, 2018. Interference competition as a key determinant for spatial distribution of mangrove crabs[J]. *BMC Ecol*, 18(1): 8.
- CARDINI U, BARTOLI M, LÜCKER S, et al, 2019. Chemosymbiotic bivalves contribute to the nitrogen budget of seagrass ecosystems[J]. *ISME J*, 13(12): 3131–3134.
- CHECON H H, CORTE G N, SILVA C F, et al, 2017. Mangrove vegetation decreases density but does not affect species richness and trophic structure of intertidal polychaete assemblages [J]. *Hydrobiologia*, 795(1): 169–179.
- CHEN X, ZHOU Z, HE Q, et al, 2022. Role of abiotic drivers on crab burrow distribution in a saltmarsh wetland [J]. *Front Mar Sci*, 9: 1040308.
- CORREIA R R S, GUIMARÃES J R D, 2016. Impacts of crab bioturbation and local pollution on sulfate reduction, Hg distribution and methylation in mangrove sediments, Rio de Janeiro, Brazil [J]. *Mar Pollut Bull*, 109(1): 453–460.
- CUELLAR–GEMPELER C, LEIBOLD M A, 2018. Multiple colonist pools shape fiddler crab–associated bacterial communities [J]. *ISME J*, 12(3): 825–837.
- DELFAN N, SHOJAEI M G, NADERLOO R, 2021. Patterns of structural and functional diversity of macrofaunal communities in a subtropical mangrove ecosystem [J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 252: 107288.
- DO CARMO LINHARES D, SAIA F T, DUARTE R T D, et al, 2021. Methanotrophic community detected by DNA–SIP at Bertioğa’s mangrove area, southeast Brazil [J]. *Microb Ecol*, 81(4): 954–964.
- DUBILIER N, BERGIN C, LOTT C, 2008. Symbiotic diversity in marine animals: The art of harnessing chemosynthesis [J]. *Nat Rev Microbiol*, 6(10): 725–740.
- EGAWA R, SHARMA S, NADAOKA K, et al, 2021. Burrow dynamics of crabs in subtropical estuarine mangrove forest [J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 252: 107244.
- FREITAS R F, BRAUKO K M, PAGLIOSA P R, 2021. Relationships between mangrove root system and benthic macrofauna distribution[J]. *Hydrobiologia*, 848(6): 1391–1407.
- FRIESEN S D, DUNN C, FREEMAN C, 2018. Decomposition as a regulator of carbon accretion in mangroves; A review [J]. *Ecol Eng*, 114: 173–178.
- FUSI M, BOOTH J M, MARASCO R, et al, 2022. Bioturbation intensity modifies the sediment microbiome and biochemistry and supports plant growth in an arid mangrove system [J]. *Microbiol Spectr*, 10(3): e0111722.
- GARUGLIERI E, BOOTH J M, FUSI M, et al, 2022. Morphological characteristics and abundance of prokaryotes associated with gills in mangrove brachyuran crabs living along a tidal gradient [J]. *PLoS One*, 17(4): e0266977.
- GILLIS L G, SNAVELY E, LOVELOCK C, et al, 2019. Effects of crab burrows on sediment characteristics in a *Ceriops australis-dominated* mangrove forest [J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 218: 334–339.
- GONCALVES REIS C R, NARDOTO G B, OLIVEIRA R S. 2017. Global overview on nitrogen dynamics in mangroves and consequences of increasing nitrogen availability for these systems [J]. *Plant Soil*, 410(1): 1–19.
- GONG B, CAO H, PENG C, et al, 2019. High-throughput sequencing and analysis of microbial communities in the mangrove swamps along the coast of Beibu Gulf in Guangxi, China [J]. *Sci Rep*, 9(1): 9377.
- HAJALIZADEH P, SAFAIE M, NADERLOO R, et al, 2020. Species composition and functional traits of macrofauna in different mangrove habitats in the Persian Gulf [J]. *Front Mar Sci*, 7: 575480.
- HE Q, CUI B, 2015. Multiple mechanisms sustain a plant–animal facilitation on a coastal ecotone [J]. *Sci Rep*, 5(1): 8612.
- HUANG X, FENG J, DONG J, et al, 2022b. *Spartina alterniflora* invasion and mangrove restoration alter diversity and composition of sediment diazotrophic community [J]. *Appl Soil Ecol*, 177: 104519.
- HUANG X, YANG Q, FENG J, et al, 2022a. Introduction of exotic species *Sonneratia apetala* alters diazotrophic community and stimulates nitrogen fixation in mangrove sediments [J]. *Ecol Indic*, 142: 109179.
- KAWAIDA S, NANJO K, KANAI T, et al. 2017. Microhabitat differences in crab assemblage structures in a subtropical mangrove estuary on Iriomote Island, southern Japan [J]. *Fish Sci*, 83(6): 1007–1017.
- KRISTENSEN E, 2008. Mangrove crabs as ecosystem engineers; with emphasis on sediment processes [J]. *J Sea Res*, 59(1/2): 30–43.
- KRISTENSEN E, ALONGI D M, 2006. Control by fiddler crabs

- (*Uca vocans*) and plant roots (*Avicennia marina*) on carbon, iron, and sulfur biogeochemistry in mangrove sediment [J]. *Limnol Oceanogr*, 51(4): 1557–1571.
- KRISTENSEN E, PENHA-LOPES G, DELEFOSSE M, et al, 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 446: 285–302.
- LEE C Y, LEE S Y, 2022. Widespread occurrence of endogenous cellulase production and glycosyl hydrolase in grapsoid crabs along the land–sea transition indicates high potential for mineralisation of mangrove production[J]. *Front Mar Sci*, 9: 1002502.
- LEE S Y, 1997. Potential trophic importance of the faecal material of the mangrove sesarminid crab *Sesarma messa*[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 159: 275–284.
- LEE S Y, 2008. Mangrove macrobenthos: Assemblages, services, and linkages[J]. *J Sea Res*, 59(1/2): 16–29.
- LEOVILLE A, LAGARDE R, GRONDIN H, et al, 2021. Influence of environmental conditions on the distribution of burrows of the mud crab, *Scylla serrata*, in a fringing mangrove ecosystem[J]. *Reg Stud Mar Sci*, 43: 101684.
- LI H, LI S, FAN S, et al, 2021. Profiling intestinal microbiota of *Metaplex longipes* and *Helice japonica* and their co-occurrence relationships with habitat microbes[J]. *Sci Rep*, 11(1): 21217.
- LI P, LIU J, BAI J, et al, 2022. Community structure of benthic macrofauna and the ecological quality of mangrove wetlands in Hainan, China[J]. *Front Mar Sci*, 9: 861718.
- LI S, CUI B, XIE T, et al, 2018. What drives the distribution of crab burrows in different habitats of intertidal salt marshes, Yellow River Delta, China[J]. *Ecol Indic*, 92: 99–106.
- LIAO Y, SHOU L, TANG Y, et al, 2018. Influence of two non-indigenous plants on intertidal macrobenthic communities in Ximen Island Special Marine Protected Area, China[J]. *Ecol Eng*, 112: 96–104.
- LIN J, HE X, WANG J, et al, 2016. Macrobenthic diversity and seasonal changes in the mangrove swamp of Luoyangjiang Estuary, Fujian Province[J]. *Biodivers Sci*, 24(7): 791–801.
- LIU C, XIA J, CUI Q, et al, 2022. Crab bioturbation affects competition between microbial nitrogen removal and retention in estuarine and coastal wetlands[J]. *Environ Res*, 215: 114280.
- LIU Y, REIBLE D, HUSSAIN F, et al, 2019. Role of bioirrigation, bioirrigation, and turbulence on oxygen dynamics at the sediment–water interface[J]. *Water Resour Res*, 55(10): 8061–8075.
- LU K, YANG Q, JIANG Y, et al, 2022. Changes in temporal dynamics and factors influencing the environment of the bacterial community in mangrove rhizosphere sediments in Hainan [J]. *Sustainability*, 14(12): 7415.
- MAI Z, YE M, WANG Y, et al, 2021. Characteristics of microbial community and function with the succession of mangroves [J]. *Front Microbiol*, 12: 764974.
- MARIANO D L S, BARROS F, 2015. Intertidal benthic macrofaunal assemblages: Changes in structure along entire tropical estuarine salinity gradients[J]. *J Mar Biol Ass*, 95(1): 5–15.
- MEIJER K J, EL-HACEN E H M, GOVERS L L, et al, 2021. Mangrove–mudflat connectivity shapes benthic communities in a tropical intertidal system[J]. *Ecol Indic*, 130: 108030.
- MICHAUD E, ALLER R C, ZHU Q, et al, 2021. Density and size-dependent bioturbation effects of the infaunal polychaete *Nephtys incisa* on sediment biogeochemistry and solute exchange [J]. *J Mar Res*, 79(4): 181–220.
- MIN W W, KATHIRESAN K, 2021. Burrow morphologies, crab characteristics and soil properties in different seasons across intertidal areas of a restored mangrove forest [J]. *J Sea Res*, 177: 102111.
- NEROT C, MEZIANE T, PROVOST-GOVRICH A, et al, 2009. Role of grapsid crabs, *Parasesarma erythrodractyla*, in entry of mangrove leaves into an estuarine food web: A mesocosm study [J]. *Mar Biol*, 156(11): 2343–2352.
- NIE L, LI Y, HOU Y, et al, 2021. Dynamics of organic carbon under bioturbation by mud crabs (*Macrophthalmus japonicus*) and clamworms (*Perinereis aibuhitensis*) in an estuary ecosystem[J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 534: 151474.
- NOBBS M, BLAMIRE S J, 2015. Spatiotemporal distribution and abundance of mangrove ecosystem engineers: Burrowing crabs around canopy gaps[J]. *Ecosphere*, 6(5): art84.
- PADHY S R, BHATTACHARYYA P, NAYAK S K, et al, 2021. A unique bacterial and archaeal diversity make mangrove a green production system compared to rice in wetland ecology: A metagenomic approach[J]. *Sci Total Environ*, 781: 146713.
- PALIT K, RATH S, CHATTERJEE S, et al, 2022. Microbial diversity and ecological interactions of microorganisms in the mangrove ecosystem: Threats, vulnerability, and adaptations [J]. *Environ Sci Pollut Res Int*, 29(22): 32467–32512.
- PAN F, XIAO K, GUO Z, et al, 2022. Effects of fiddler crab bioturbation on the geochemical migration and bioavailability of heavy metals in coastal wetlands[J]. *J Hazard Mater*, 437: 129380.
- PAN S H, HO C W, LIN C W, et al, 2021. Differential response of macrobenthic abundance and community composition to mangrove vegetation[J]. *Forests*, 12(10): 1403.
- PAPASPYROU S, GREGERSEN T, COX R P, et al, 2005. Sediment properties and bacterial community in burrows of the ghost shrimp *Pestarella tyrrhena* (Decapoda: Thalassinidea) [J]. *Aquat Microb Ecol*, 38(2): 181–190.
- PEER N, MIRANDA N A, PERISSINOTTO R, 2019. Impact of fiddler crab activity on microphytobenthic communities in a South African mangrove forest[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 227: 106332.
- PENG Y S, ZHANG M, LEE S Y, 2017. Food availability and predation risk drive the distributional patterns of two pulmonate gastropods in a mangrove–saltmarsh transitional habitat[J]. *Mar Environ Res*, 130: 21–29.
- QASHQARI M S, GARCIAS-BONET N, FUSI M, et al, 2020. High temperature and crab density reduce atmospheric nitrogen fixation in Red Sea mangrove sediments[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 232: 106487.

- REIS C R G, NARDOTO G B, OLIVEIRA R S, 2017. Global overview on nitrogen dynamics in mangroves and consequences of increasing nitrogen availability for these systems[J]. *Plant Soil*, 410(1): 1–19.
- SALIMI E, SAKHAEI N, NURINEZHAD M, et al, 2021. Composition, biomass and secondary production of the macrobenthic invertebrate assemblage in a mangrove forest in Nayband Bay, Persian Gulf[J]. *Reg Stud Mar Sci*, 42: 101636.
- SARKER S, MASUD-UL-ALAM M, HOSSAIN M S, et al, 2021. A review of bioturbation and sediment organic geochemistry in mangroves[J]. *Geol J*, 56(5): 2439–2450.
- SHIAU Y J, LIN Y T, YAM R S W, et al, 2021. Composition and activity of N<sub>2</sub>-fixing microorganisms in mangrove forest soils[J]. *Forests*, 12(7): 822.
- TONGUNUNUI P, KURIYA Y, MURATA M, et al, 2021. Mangrove crab intestine and habitat sediment microbiomes cooperatively work on carbon and nitrogen cycling[J]. *PLoS One*, 16(12): e0261654.
- TRINDADE-SILVA A E, MACHADO-FERREIRA E, SENRA M V X, et al, 2009. Physiological traits of the symbiotic bacterium *Teredinibacter turnerae* isolated from the mangrove shipworm *Neoteredo reynei*[J]. *Genet Mol Biol*, 32(3): 572–581.
- VASQUEZ-CARDENAS D, QUINTANA C O, MEYSMAN F, et al, 2016. Species-specific effects of two bioturbating polychaetes on sediment chemoautotrophic bacteria[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 549: 55–68.
- WALTON M E, LE VAY L, LEBATA J H, et al, 2006. Seasonal abundance, distribution and recruitment of mud crabs (*Scylla* spp.) in replanted mangroves[J]. *Estuar Coast Shelf Sci*, 66(3/4): 493–500.
- WANG A J, YE X, DU Y F, et al, 2017. Hydrodynamic and biological mechanisms for variations in near-bed suspended sediment concentrations in a *Spartina alterniflora* marsh—a case study of Luoyuan Bay, China[J]. *Estuaries Coasts*, 40(6): 1540–1550.
- WANG J Q, BERTNESS M D, LI B, et al, 2015. Plant effects on burrowing crab morphology in a Chinese salt marsh: Native vs. exotic plants[J]. *Ecol Eng*, 74: 376–384.
- WANG M, GAO X, WANG W, 2014. Differences in burrow morphology of crabs between *Spartina alterniflora* marsh and mangrove habitats[J]. *Ecol Eng*, 69: 213–219.
- WANG X, LI Y, GUAN B, et al, 2020. Beneficial effects of crab burrowing on the surface soil properties of newly formed mudflats in the Yellow River Delta[J]. *Ecohydrol Hydrobiol*, 20(4): 548–555.
- WERRY J, LEE S Y, 2005. Grapsid crabs mediate link between mangrove litter production and estuarine planktonic food chains[J]. *Mar Ecol Prog Ser*, 293: 165–176.
- WU P, XIONG X, XU Z, et al, 2016. Bacterial communities in the rhizospheres of three mangrove tree species from Beilun Estuary, China[J]. *PLoS One*, 11(10): e0164082.
- WUNDERLICH A C, PINHEIRO M A A, 2013. Mangrove habitat partitioning by *Ucides cordatus* (Ucididae): Effects of the degree of tidal flooding and tree-species composition during its life cycle[J]. *Helgol Mar Res*, 67(2): 279–289.
- XIAO K, WILSON A M, LI H, et al, 2021. Large CO<sub>2</sub> release and tidal flushing in salt marsh crab burrows reduce the potential for blue carbon sequestration[J]. *Limnol Oceanogr*, 66(1): 14–29.
- YANG Z, PENG C, CAO H, et al, 2022. Microbial functional assemblages predicted by the FAPROTAX analysis are impacted by physicochemical properties, but C, N and S cycling genes are not in mangrove soil in the Beibu Gulf, China[J]. *Ecol Indic*, 139: 108887.
- YU C, XIE S, SONG Z, et al, 2021. Biogeochemical cycling of iron (hydr-)oxides and its impact on organic carbon turnover in coastal wetlands: A global synthesis and perspective[J]. *Earth Sci Rev*, 218: 103658.
- YU X, YANG X, WU Y, et al, 2020. *Sonneratia apetala* introduction alters methane cycling microbial communities and increases methane emissions in mangrove ecosystems[J]. *Soil Biol Biochem*, 144: 107775.
- ZHANG M P, DAI P L, LIN X L, et al, 2020. Nitrogen loss by anaerobic ammonium oxidation in a mangrove wetland of the Zhangjiang Estuary, China[J]. *Sci Total Environ*, 698: 134291.
- ZHOU Z, MENG H, LIU Y, et al, 2017. Stratified bacterial and archaeal community in mangrove and intertidal wetland mudflats revealed by high throughput 16S rRNA gene sequencing[J]. *Front Microbiol*, 8: 2148.
- ZHU P, WANG Y, SHI T, et al, 2018. Intertidal zonation affects diversity and functional potentials of bacteria in surface sediments: A case study of the Golden Bay mangrove, China[J]. *Appl Soil Ecol*, 130: 159–168.
- ZHUANG W, YU X L, HU R W, et al, 2020. Diversity, function and assembly of mangrove root-associated microbial communities at a continuous fine-scale[J]. *NPJ Biof Microb*, 6(1): 52.
- ZILIUS M, BONAGLIA S, BROMAN E, et al, 2020. N<sub>2</sub> fixation dominates nitrogen cycling in a mangrove fiddler crab holobiont[J]. *Sci Rep*, 10(1): 13966.
- ZOLKHIFLEE N, YAHYA K, SHUIB S, et al, 2021. Intertidal zone preferences of fiddler crabs in tropical mangroves reflect species specific selection across multiple spatial and temporal scales[J]. *Reg Stud Mar Sci*, 48: 101994.

(责任编辑 张冰)