

DOI: 10.11766/trxb202311200488

CSTR: 32215.14.trxb202311200488

曾奥琪, 聂小东, 廖文飞, 廖姗姗, 冉凤维, 刘艺, 李忠武. 湖泊沉积物有机质分布变化对微生物群落结构的影响[J]. 土壤学报, 2025, 62(1): 246–260.

ZENG Aoqi, NIE Xiaodong, LIAO Wenfei, LIAO Shanshan, RAN Fengwei, LIU Yi, LI Zhongwu. Effects of Changes in Organic Matter Distribution in Lake Sediments on Microbial Community Structure [J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62(1): 246–260.

湖泊沉积物有机质分布变化对微生物群落结构的影响*

曾奥琪¹, 聂小东², 廖文飞¹, 廖姗姗¹, 冉凤维², 刘艺², 李忠武^{1, 2†}

(1. 湖南大学环境科学与工程学院和环境生物与控制教育部重点实验室(湖南大学), 长沙 410082; 2. 湖南师范大学地理科学学院和洞庭湖流域生态环境变化与固碳增汇湖南省重点实验室, 长沙 410081)

摘要: 微生物在湖泊生态系统生物地球化学循环过程中起着重要作用, 是影响湖泊有机碳长期固存的重要因素。然而, 当前对沉积物微生物群落分布及其对碳动态变化影响的认知尚显不足。利用高通量测序分析了西洞庭湖沉积物中微生物群落的分布规律, 并结合沉积物机械组成、总有机碳、有机质分子组成等参数研究了环境因子对微生物群落结构的影响, 探究沉积物微生物群落结构的关键影响因子。结果表明: 不同沉积层中微生物群落结构存在显著差异(细菌: $R^2=0.542$, $P<0.001$; 真菌: $R^2=0.430$, $P<0.001$)。一方面, 从表层(0~20 cm)至深层(50~100 cm), 沉积物中富营养型微生物(如变形菌门)相对丰度显著减小, 而寡营养型微生物(如绿弯菌门)相对丰度显著增加。另一方面, 随着沉积深度的增加, 微生物主要功能类群的丰度发生显著变化。特别是与好氧化学异养、好氧氨氧化作用有关的功能, 在表层沉积物中的丰度显著高于次表层(20~50 cm)和深层。沉积物微生物群落结构变化主要受有机质含量的影响(细菌: $R^2=0.532$, $P<0.001$; 真菌: $R^2=0.534$, $P<0.001$)。总有机碳含量显著影响着包括变形菌门、绿弯菌门、放线菌门、担子菌门、球囊菌门在内的多种微生物门类的丰度变化, 分别解释了细菌与真菌群落结构 76.2% ($P<0.001$) 和 58.2% ($P<0.01$) 的变异。综上所述, 有机质的分布变化是导致不同沉积层中微生物群落结构存在差异的主要原因。本研究有利于进一步揭示微生物在湖泊生态系统中的作用和反馈机制, 对于探索湖泊生态系统的演化和稳定性具有重要意义。

关键词: 湖泊沉积物; 微生物群落; 有机质; 沉积深度

中图分类号: K928.43 文献标志码: A

Effects of Changes in Organic Matter Distribution in Lake Sediments on Microbial Community Structure

ZENG Aoqi¹, NIE Xiaodong², LIAO Wenfei¹, LIAO Shanshan¹, RAN Fengwei², LIU Yi², LI Zhongwu^{1, 2†}

(1. College of Environmental Science and Engineering, Hunan University and Key Laboratory of Environmental Biology and Pollution Control (Hunan University), Ministry of Education, Changsha 410082, China; 2. School of Geographical Science, Hunan Normal University and Hunan Provincial Key Laboratory for Eco-environmental Changes and Carbon Sequestration of the Dongting Lake Basin, Changsha 410081, China)

* 国家自然科学基金项目(U19A2047)和湖南省自然科学基金项目(2023JJ20030, 2022JJ30390)共同资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No.U19A2047), and the Natural Sciences Funding of Hunan Province (Nos.2023JJ20030, 2022JJ30390)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lizw@hnu.edu.cn

作者简介: 曾奥琪(2001—), 男, 湖南邵阳人, 硕士研究生, 主要从事湖泊生态系统碳循环研究。E-mail: Zaoqi@hnu.edu.cn

收稿日期: 2023-11-20; 收到修改稿日期: 2024-06-17; 网络首发日期(www.cnki.net): 2024-09-02

Abstract: 【 Objective 】 Microorganisms play an important role in the biogeochemical cycle of lake ecosystems and are important factors affecting the long-term sequestration of organic carbon in lakes. However, the current understanding of the distribution of sediment microbial communities and their impact on carbon dynamics is still insufficient. 【 Method 】 In this study, we used high-throughput sequencing to analyze the distribution pattern of microbial communities in sediments of west Dongting Lake. Combined with geochemical parameters such as sediment mechanical composition, total organic carbon, and molecular composition of organic matter, we analyzed the influence of environmental factors on microbial community structure and explored the key factors regulating the structure of sediment microbial communities. 【 Result 】 Significant differences in microbial community structures were observed among different sediment layers (Bacteria: $R^2 = 0.542$, $P < 0.001$; Fungi: $R^2 = 0.430$, $P < 0.001$). On the one hand, from the shallow layer (0–20 cm) to the deep layer (50–100 cm), the relative abundance of copiotrophic microorganisms (e.g., Proteobacteria) in the sediments significantly decreased while the relative abundance of oligotrophic microorganisms (e.g., Chloroflexi) significantly increased. On the other hand, the abundance of the main functional groups of microorganisms changed significantly with increasing sediment depth. In particular, the functions related to aerobic chemoheterotroph and aerobic ammonia oxidation were significantly more abundant in the shallow sediment than in the subsurface (20–50 cm) and deep layers. The differential distribution of microbial communities in sediments is mainly influenced by changes in organic matter content (Bacteria: $R^2 = 0.532$, $P < 0.001$; Fungi: $R^2 = 0.534$, $P < 0.001$). Our result also revealed that the content of total organic carbon significantly affected the abundance changes of various microbial taxa including Proteobacteria, Chloroflexi, Actinobacteria, Basidiomycota, and Glomeromycota, explaining 76.2% ($P < 0.001$) and 58.2% ($P < 0.01$) of the variation in bacterial and fungal community structures, respectively. 【 Conclusion 】 The variation in the distribution of organic matter was the main reason for the differences in microbial community structure in different sedimentary layers. Thus, this study reveals the role and feedback mechanism of microorganisms in lake ecosystems and is of great significance for exploring the evolution and stability of lake ecosystems.

Key words: Lake sediments; Microbial community; Organic matter; Sediment depth

湖泊是陆地生态系统的重要组成部分，虽然仅占陆地总面积的 1.8%，却是全球重要的有机碳库，在全球碳循环过程中发挥着重要作用^[1]。全球每年汇入湖泊沉积物中的有机碳含量可达 0.09 Pg^[2]。丰富的物质与能量交换使得湖泊成为当前生物地球化学研究的热点区域。作为生物地球化学循环的核心组成部分，微生物对维持湖泊生态系统物质迁移和能量转化等过程具有深远的影响。

相较于湖泊水体，湖泊沉积物中通常含有更高的生物量和更丰富的微生物类群^[3]。越来越多的研究聚焦于探讨沉积物中微生物群落结构的变化以及这种变化与环境因子之间的关系^[1-4]。研究表明，沉积物中微生物群落结构受泥沙机械组成、pH 等环境因子影响^[4]。例如，沉积物 pH 升高可能会抑制微生物酶的活性进而降低微生物群落的多样性^[5]；在质地较粗的沉积物中生长的真菌丰度显著高于细质沉积物^[6]。此外，有机质含量与化学性质也是影响沉积物中微生物群落结构的重要因素^[7]。当沉积物中不稳定的有机质含量较为丰富时，具有高营养需求

且快速繁殖的微生物生长较快；但当资源有限时，沉积物中更擅长利用难降解有机质的微生物的相对丰度可能会增加^[8]。一般而言，碳循环过程中化学结构更复杂的有机质稳定性高于结构简单的有机质，某些含有特殊官能团及化学结构的有机质（如木质素）只有特定的微生物类群才能降解^[9]。

湖泊沉积物在不同深度范围内的理化性质往往存在显著差异。一方面，湖泊作为典型沉积区域，其沉积物可以记录并反映湖泊历史上的沉积环境^[10]。沉积物的机械组成对揭示湖泊流域水动力环境和气候变化至关重要^[11]。另一方面，表层沉积物（0~20 cm）通常根系密集，植物源有机质含量较高。相较于表层沉积物，深层沉积物的有机质更可能来源于微生物，且不易受温度和湿度季节性变化的影响^[12]。然而，许多研究对微生物的关注仅局限于表层，缺乏对更深层微生物群落结构变化的认识^[13-14]。研究表明，近 35% 的微生物生物量分布于 20 cm 以下的深层空间^[15]。不同于大型生物，体型极小的微生物可以在更精细的尺度上划分出更多的生态位。当环

境因子发生变化时, 仅数厘米之差的微生物群落便可能存在显著差异^[15]。相较于表层沉积物, 深层沉积物中可能包含与其环境相适应的独特的微生物群落。此外, 有研究显示, 湖泊深层沉积物中稳定碳储量占到整个沉积剖面有机碳总储量的 40%以上^[16]。这意味着深层沉积物中的微生物群落对湖泊有机碳的固存具有重要影响。因此, 沉积物中微生物群落结构变化与环境因子之间的耦合关系仍然是一个重要的科学问题。

本研究首先通过高通量测序分析湖泊沉积物中微生物随深度的分布规律, 进而探讨沉积物机械组成、pH、有机质等环境因子对微生物群落结构的影响。本研究旨在揭示湖泊沉积物中的微生物群落结构变化规律, 并探究其关键影响因子, 以更准确地理解湖泊生态系统的生物地球化学过程。

1 材料与方 法

1.1 研究区域概况

洞庭湖 (28°30′–29°31′N, 111°40′–113°10′E) 是中国第二大淡水湖泊, 位于湖南省东北部长江南岸, 湖区地形呈蝶形盆地, 外围高而中部低, 承接的主要河流包括湘江、资江、沅江和澧水。洞庭湖年降雨量 1 300~1 700 mm, 年平均温度 15.6℃~

17.5℃, 无霜期长 258~275d。受亚热带季风气候影响, 湖区水位在丰水期至枯水期波动较大, 最高落差可达 15 m^[17]。

本研究选择沅江入湖口处的沉积洲滩 (28°54′N, 112°6′E) 为研究区 (图 1)。该洲滩位于西洞庭湖自然保护区内, 受人类活动影响较小, 沉积物质保存完好。汛期时, 洪水可将该洲滩淹没并带来大量泥沙沉积。²¹⁰Pb 核素分析表明, 过去近 80 年内, 该地区的平均沉降速率可达 1.319 cm·a⁻¹^[10]。枯水期时, 湖区水位下降, 裸露的洲滩为湿地植物生长提供了适宜的环境, 并在退水区形成以苔草为主的湖草群落。冬季时, 湖区气温降低, 湖草地上部分枯黄, 植株进入休眠状态^[18] (图 1)。

1.2 样品采集与处理

在洲滩边缘选取一处地形平整且无人为扰动痕迹的区域作为采样点。剖面设置长 2 m、宽 0.8 m、深 1 m, 彼此之间间隔 1 m。使用卷尺测定深度, 自下而上进行取样, 取样间隔为 5 cm。清除样品中混入的植物根系和小石块等杂物, 并将每份土样分为两部分。一部分置于室温下风干, 过 2 mm 筛保存, 用于分析沉积物理化性质; 另一部分置于-80℃环境中冷冻, 方便后续微生物分析。

1.3 沉积物机械组成、pH 及有机质含量

使用激光粒度分析仪 (Mastersizer 2000,

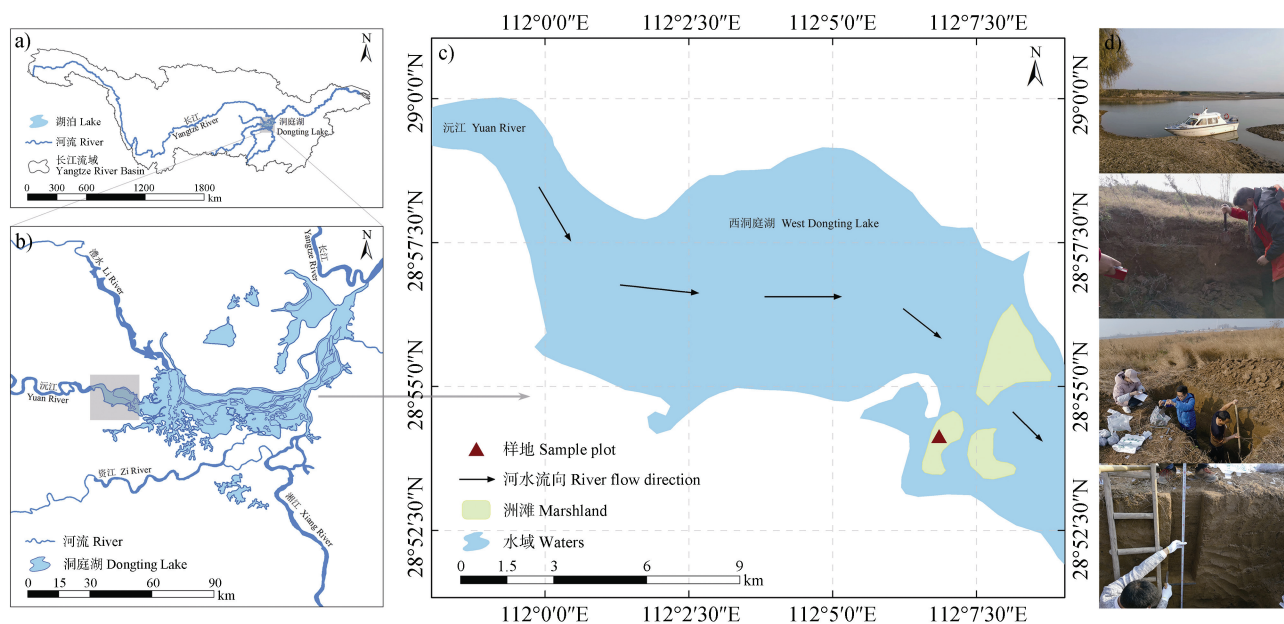


图 1 研究区采样点位置及环境状况

Fig. 1 The location of sampling points and environmental conditions in the study area

Marlven, UK) 测定沉积物机械组成, 并按其粒度大小划分为黏粒 (<0.002 mm)、粉粒 (0.002~0.02mm) 和砂粒 (0.02~2 mm)。使用数字 pH 计 (Hanna Instruments Inc., USA) 在水土比为 2.5:1 (v/w) 的水溶液中测定沉积物的 pH。使用元素分析仪 (Vario Max CN, Elementar, Germany) 检测沉积物中总有机碳 (TOC) 与全氮 (TN) 含量。在 25 °C 的温度下, 将水土比为 10:1 (v/w) 的水溶液以 220 r·min⁻¹ 振荡 24 h 后通过 0.45 μm 的滤膜提取上层液体, 然后使用总有机碳分析仪 (VCPH, Shimadzu, Kyoto, Japan) 检测其中溶解性有机碳 (DOC) 含量。

1.4 有机质组分及分子属性研究

采用热裂解气相色谱质谱联用 (Py-GC-MS) 技术检测样品中不同组分有机质的相对含量。测量时, 称取 5 mg 样品放入热解进样杯。使用热裂解仪 (Frontier EGA/PY3030D, Japan) 将样品中的高分子有机质裂解为小分子碎片, 裂解温度设置为 600 °C。使用气相色谱质谱联用仪 (GCMS-TRACE 1310, Thermo Fisher Scientific, USA) 对不同类型的小分子碎片进行分离。色谱分析以氦气为载气, 设置恒流模式, 色谱柱为 HP-5 (30 m×0.25 mm×0.25 μm)。设定初始温度为 50 °C, 以 30 °C·min⁻¹ 速率升至 100 °C 后再以 10 °C·min⁻¹ 升至 300 °C, 恒温 10 分钟。质谱分析在电子电离 (EI) 模式 (70 eV) 下操作, 全扫描范围介于 50~550 amu 之间。输出结果主要包括有机质裂解后产生的小分子碎片的出峰时间、质谱峰面积以及这些碎片的分子式。其中, 质谱峰面积反映了样品中不同有机质含量。根据一定标准对输出的分子式进行筛选, 以消除样品中不太可能出现的分子式^[19]。筛选条件如下:

(a) 分子式等效双键数 (DBE) ≥ 0, 且必须为整数。

$$DBE = 1 + (2C - H + N + P) / 2 \quad (1)$$

(b) 分子式中不可出现除 C、H、N、O、P、S 以外的元素。

(c) 分子式满足 0.2 ≤ H/C ≤ 2.25、O/C ≤ 1.2。式中, C、H、N、O、P、S 分别表示每个分子中碳、氢、氮、氧、磷、硫原子的个数, 下同。

基于分子式中 H/C 和 O/C 的比值, 将筛选后的

有机质 (OM) 划分为不同的组分: 脂质 (1.5 ≤ H/C ≤ 2.0, O/C < 0.3)、不饱和烃 (0.7 ≤ H/C < 1.5, O/C < 0.1)、蛋白质 (1.5 ≤ H/C ≤ 2.2, 0.3 ≤ O/C < 0.67)、木质素 (0.7 ≤ H/C < 1.5, 0.1 ≤ O/C < 0.67)。通过式 (2) 计算出样品中不同组分有机质的相对含量。

$$R_i = iArea / TArea \quad (2)$$

式中, R_i 表示样品中有机质 i 的相对含量; $iArea$ 表示样品中有机质 i 的质谱峰面积; $TArea$ 表示样品中所有有机质质谱峰面积之和。

通过式 (3) 和式 (4) 分别计算出每个有机质分子中碳的标称氧化态 (NOSC) 与吉布斯自由能 (GFE, kJ·mol⁻¹) 的大小^[15]。

$$NOSC = 4 - (4C + H - 3N - 2O - 2S) / C \quad (3)$$

$$GFE = 60.3 - 28.5 \times NOSC \quad (4)$$

在此基础上, 计算出每个样品中有机质的平均 GFE 和 H/C、O/C 比值。其中, GFE 反映了有机质分子的热力学稳定性, GFE 越大意味着有机质热稳定性越高, 抵御微生物降解的能力越强^[12]; H/C 比值用于表征有机质分子的芳香化程度, H/C 比值越低表明有机质芳香化程度越高^[20]; O/C 比值可描述有机质分子中极性官能团的含量, O/C 比值越高说明有机质分子中极性官能团越多^[21]。

1.5 微生物 16S rDNA 和 ITS 基因测序

使用 ALFA-SEQ 土壤 DNA 试剂盒 (mCHIP, Guangzhou, China) 在沉积物样本中提取 DNA。利用 NanoDrop One (Thermo Fisher Scientific, MA, USA) 检查提取后的基因组 DNA 的浓度和纯度。检查通过后进行聚合酶链式反应 (PCR) 扩增。使用引物 515F (GTGCCAGCMGCCGCGGTAA) 和 907R (CCGTCAATTCMTTTRAGTTT) 对细菌 16S rDNA 的部分基因片段 (V4、V5) 进行扩增。使用引物 1737F (GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG) 和 2043R (GCTGCGTTCTTCATCGATGC) 对真菌内转录间隔区 (ITS1) 进行扩增^[22]。引物由 Invitrogen (Invitrogen, Carlsbad, CA, USA) 合成。PCR 仪器为 BioRad S1000 (Bio-Rad Laboratory, CA, USA)。纯化的 PCR 扩增子产物在中国广东美格基因科技有限公司的 Illumina Nova6000 平台上进行测序。使用

97%的相似性截止值对测序得到的序列进行分组, 并使用 UPARSE 分配给不同的操作分类单位 (OTU)。

1.6 数据统计与处理

本研究数据统计分析使用 SPSS 27.0, 图片绘制采用 Origin 2023。采用线性最小二乘回归比较沉积物理化性质在不同深度范围内的变化趋势, 并基于分析结果将沉积物划分为表层 (0~20 cm)、次表层 (20~50 cm) 和深层 (50~100 cm)。根据单因素方差分析 (One-way ANOVA) 结果使用最小显著差异法 (LSD) 或 Kruskal-Wallis 检验比较不同沉积层中微生物多样性、相对丰度、功能以及理化性质的差异。使用主坐标分析 (PCoA) 和相似性分析 (ANOSIM) 评估不同沉积层中微生物群落结构差异并检验其显著性。使用原核生物类群功能注释 (FAPROTAX) 数据库预测细菌群落功能。

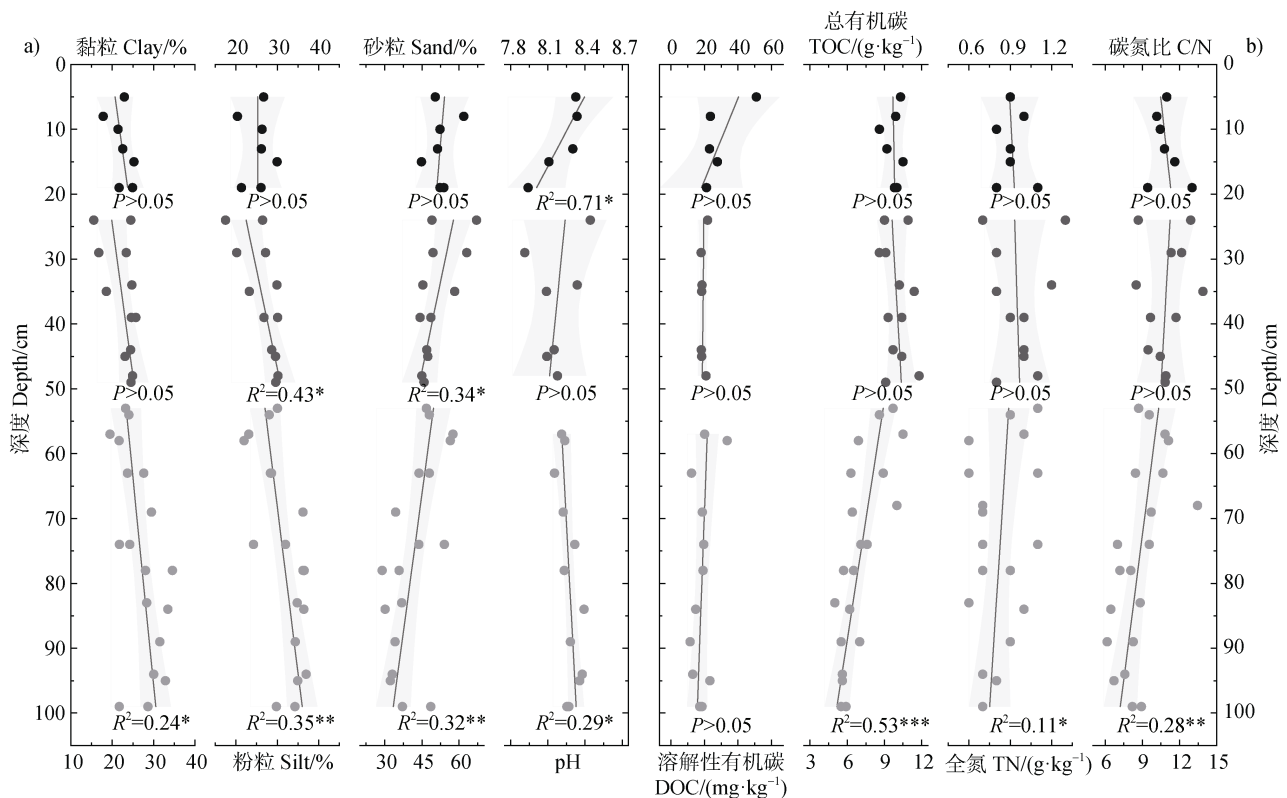
使用 R 中 vegan 包的 mantel 函数进行 Mantel 相关性检验, 比较沉积物中微生物群落结构与机械组成、有机质含量、有机质组分及分子属性之间的

相关性。其中微生物群落数据使用 Bray-Curtis 相异性度量, 其余数据使用 Euclidean 相异性度量, 并基于 999 个置换多元方差分析 (PERMANOVA) 检验结果显著性。使用 R 中 dplyr、linkET 包量化各因子与微生物群落的相关性。使用 R 中 randomForest 包预测各因子对微生物优势菌门相对丰度的影响, 并用 rfPermute 和 A3 包分别检验影响及模型结果的显著性。使用冗余分析 (RDA) 比较不同沉积层中微生物群落与环境因子之间的耦合关系。分析前使用 R 中 vegan 包的 envfit 函数筛除对微生物影响不显著的因子。以上分析均在 R 4.3.0 中完成。

2 结果

2.1 沉积物机械组成、pH 与有机质含量变化特征

沉积物不同理化性质随沉积深度增加的变化趋势存在差异 (图 2)。从次表层至深层, 沉积物中砂粒含量显著降低, 由 $50.86\% \pm 7.61\%$ 下降至 $41.65\% \pm 9.18\%$, 而粉粒、黏粒含量则分别从 $26.59\% \pm 4.20\%$ 、



注: *, **, ***分别表示 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 的统计显著性水平, 下同。Note: *, **, and *** indicate statistical significance levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. The same as below.

图 2 沉积物机械组成及 pH (a) 与有机质含量 (b) 随深度变化规律

Fig. 2 Variations in sediment mechanical composition, pH (a) and organic matter content (b) with depth

表 1 不同深度沉积物中机械组成、pH 与有机质特征平均值

Table 1 The mean values of mechanical composition, pH, and organic matter characteristics in sediments at different depths

环境因子 Environmental factors	表层 Shallow	次表层 Subsurface	深层 Deep
# 黏粒 Clay/%	22.34±2.51a	22.55±3.51a	26.88±4.59a
粉粒 Silt/%	25.25±3.33b	26.59±4.20b	31.47±4.93a
# 砂粒 Sand/%	52.41±5.08a	50.86±7.61ab	41.65±9.18b
pH	8.20±0.17a	8.17±0.17a	8.28±0.07a
# 溶解性有机碳 DOC/ (mg·kg ⁻¹)	29.24±2.33a	19.10±1.56b	18.40±5.94b
# 总有机碳 TOC/ (g·kg ⁻¹)	9.76±0.66a	9.99±1.02a	7.03±1.66b
全氮 TN/ (g·kg ⁻¹)	0.91±0.11ab	0.95±0.18a	0.82±0.17b
碳氮比 C/N	10.92±1.15a	10.87±1.65a	8.76±1.81b
吉布斯自由能 GFE/ (kJ·molC ⁻¹)	102.83±3.48ab	106.04±4.48a	100.60±2.95b
氢碳比 H/C	1.632±0.082b	1.833±0.103a	1.757±0.109a
氧碳比 O/C	0.039±0.016b	0.082±0.050ab	0.118±0.037a

注：表中数据为平均值±标准误差；带“#”表示该因子进行 Kruskal-Wallis 检验，没有则表示进行 LSD 检验，不同小写字母表示不同深度间差异显著 ($P < 0.05$)，下同。Note: Data in the table are of mean standard deviation. The presence of “#” indicates that the factor was tested by the Kruskal-Wallis test, while the absence of one indicates that the LSD test was used. Different lowercase letters indicate significant differences between different depths ($P < 0.05$). The same as below.

22.55%±3.51% 增加至 31.47%±4.93%、26.88%±4.59%。表层与深层沉积物中 pH 变化明显 ($P < 0.05$)，但平均值无显著差异 (表层 8.20±0.17，深层 8.28±0.07)，整体上呈弱碱性 (表 1)。表层沉积物中 DOC 含量 (29.24±12.33 mg·kg⁻¹) 显著高于次表层和深层 ($P < 0.05$)。TOC、TN、C/N 含量 (比值)

在表层与次表层沉积物中相对稳定，在深层沉积物中随深度增加而显著下降 ($P < 0.05$)。

2.2 有机质组分及分子属性差异

沉积物中，各类有机质的相对含量呈现出显著的差异性 (图 3a)。脂质相对含量在所有有机质组分中占比最高，其次是不饱和烃、木质素和蛋白质。

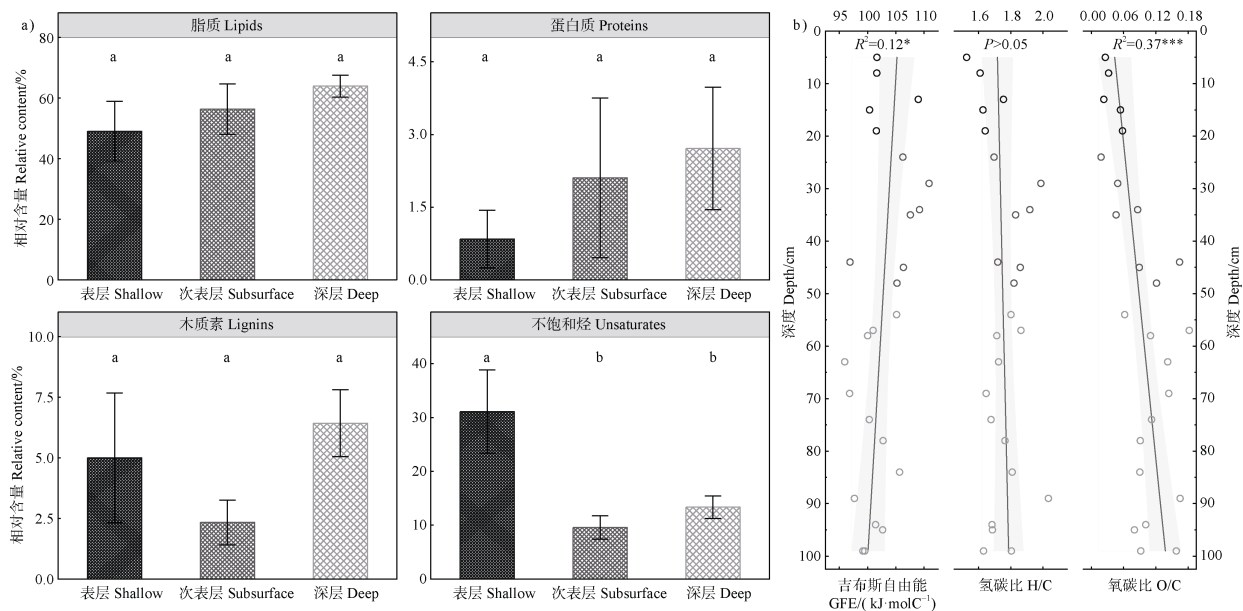


图 3 沉积物中有机质组分 (a) 及分子属性 (b) 随沉积深度变化规律

Fig. 3 The variations in organic matter composition (a) and molecular properties (b) in sediments with depth

其中, 表层沉积物中不饱和烃相对含量显著高于次表层和深层沉积物 ($P<0.05$)。脂质、蛋白质与木质素含量在不同沉积层中无明显差异。

随着沉积深度增加, 有机质分子的 GFE 与 O/C 比值分别呈现出显著下降 ($P<0.05$) 和显著上升 ($P<0.001$) 的趋势 (图 3b), 而 H/C 比值与沉积深度之间的相关性不显著。

2.3 微生物群落结构的深度变化

细菌和真菌群落的 α 多样性在不同沉积层中存在明显差异 (表 2)。其中, 细菌群落在表层和

深层沉积物中的 Shannon 指数显著高于次表层 ($P<0.05$), 而真菌群落在表层沉积物中的 Shannon 指数和 Chao1 指数则显著高于次表层 ($P<0.01$) 或深层 ($P<0.001$)。总体来看, 表层沉积物中的细菌和真菌群落 α 多样性均优于次表层和深层。

PCoA 结果表明 (图 4), 表层、次表层和深层沉积物中的微生物群落存在显著差异 ($P<0.001$)。沉积深度对细菌群落 ($R^2=0.542$, $P<0.001$) 的影响较真菌群落 ($R^2=0.430$, $P<0.001$) 更为显著。

表 2 细菌和真菌群落 α 多样性

Table 2 The α -diversity index of bacterial and fungal communities

微生物 α 多样性	Microbial α -diversity	表层 Shallow	次表层 Subsurface	深层 Deep
细菌 Bacteria	香农指数 Shannon index	9.41±0.14a	9.24±0.09b	9.39±0.13a
	Chao1 指数 Chao1 index	3663.14±73.97a	3501.61±88.96a	3579.98±173.05a
真菌 Fungi	香农指数 Shannon index	5.44±1.03a	3.46±0.97b	4.31±1.10ab
	Chao1 指数 Chao1 index	551.82±169.57a	350.39±48.67b	320.61±72.13b

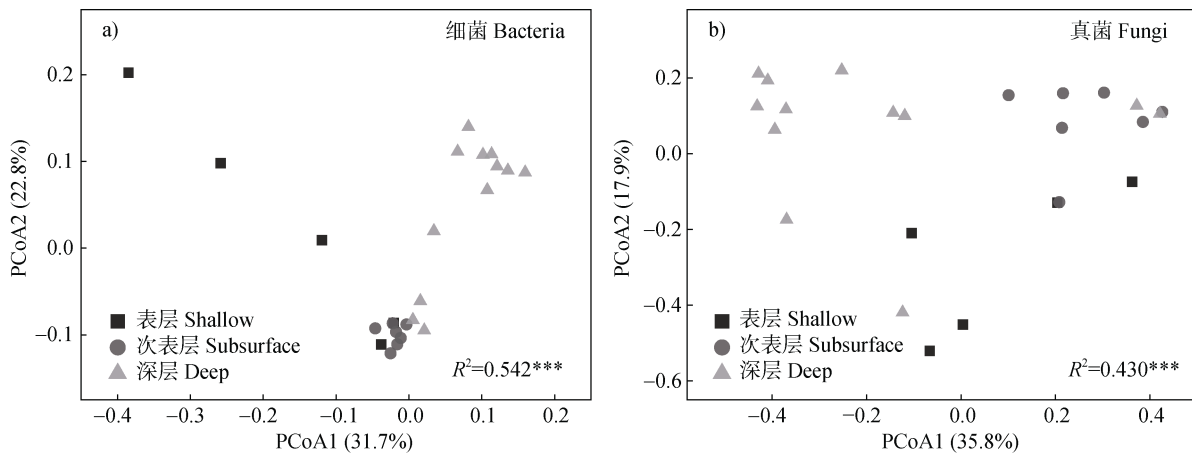


图 4 不同沉积层间细菌 (a) 与真菌 (b) 群落结构差异

Fig. 4 Differences in the structure of bacterial (a) and fungal (b) communities among different sedimentary layers

不同微生物门类的相对丰度存在显著差异 (图 5)。其中, 变形菌门 (Proteobacteria, 26.4%~36.9%)、酸杆菌门 (Acidobacteria, 18.1%~20.5%)、绿弯菌门 (Chloroflexi, 9.7%~13.4%)、己科河菌门 (Rokubacteria, 3.4%~11.3%) 在细菌群落中的丰度较高, 占细菌总 OTU 的 70%。其余门类主要由浮霉菌门 (Planctomycetes, 6.2%~7.7%)、硝化螺旋菌门 (Nitrospirae, 2.7%~6.8%)、匿杆菌门 (Latescibacteria, 2.5%~3.4%)、芽单胞菌门 (Gemmatimonadetes, 2.5%~

3.5%)、放线菌门 (Actinobacteria, 1.5%~2.9%) 组成。而在真菌群落中, OTU 则主要归属于担子菌门 (Basidiomycota, 25.1%~67.1%)、子囊菌门 (Ascomycota, 6.9%~25.4%) 和球囊菌门 (Glomeromycota, 4.2%~22.6%)。

随着沉积深度增加, 不同微生物优势菌门之间的相对丰度呈现出显著不同的变化趋势 (图 5)。在细菌群落中, 变形菌门在表层沉积物中的相对丰度显著高于深层; 而绿弯菌门、己科河菌门、浮霉菌

门则与之相反，在深层沉积物中的相对丰度显著更高。至于真菌群落，担子菌门在次表层沉积物中的

相对丰度显著高于深层，球囊菌门在深层沉积物中的相对丰度显著高于表层。

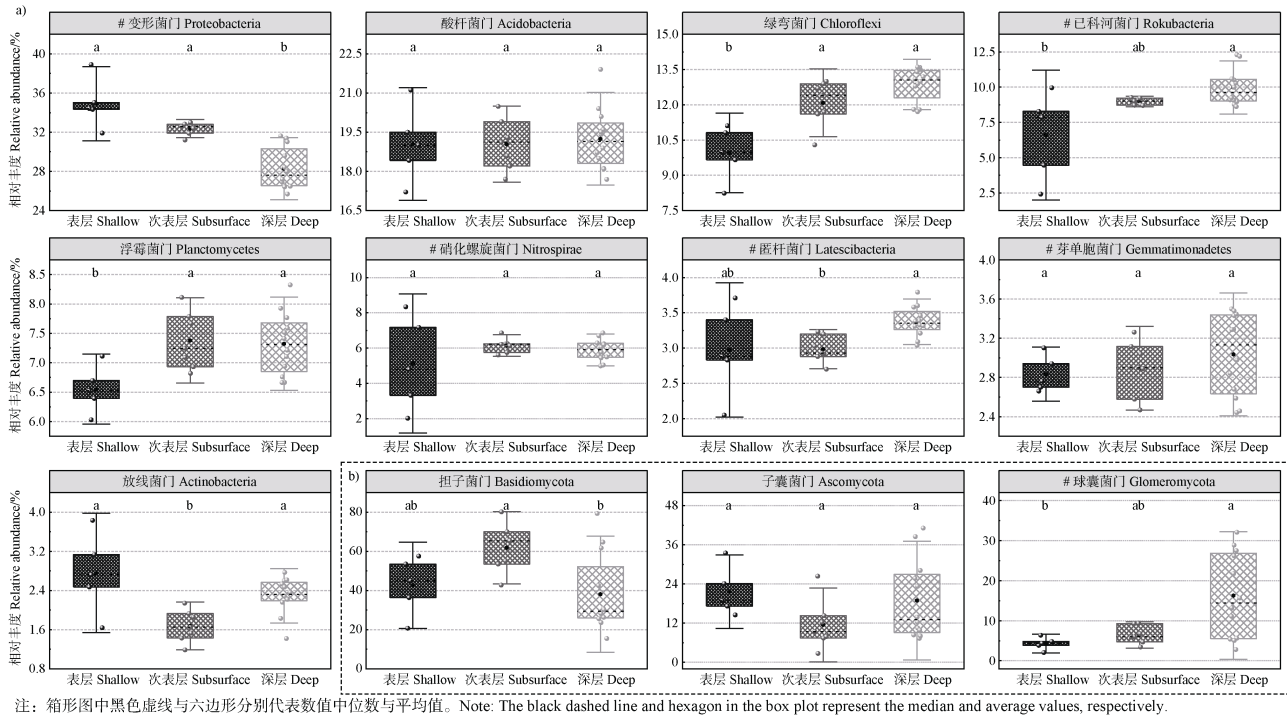


图 5 不同沉积层中细菌 (a) 与真菌 (b) 群落优势菌门的平均相对丰度

Fig. 5 The mean relative abundance of dominant phyla of bacteria (a) and fungi (b) in different sedimentary layers

2.4 微生物群落与环境因子的关系

通过 Mantel 分析检验微生物群落结构与各类环境因子之间的相关性 (表 3)。结果显示，细菌群落与沉积物中有机质含量、有机质组分及分子属性显著相关，真菌群落与沉积物机械组成、有机质含量显著相关。此外，也观察到沉积物中有机质含量与机械组成之间的相关性。

对细菌、真菌群落 OTU 矩阵与环境因子矩阵之间的相关性进行可视化，以明确微生物群落结构的关键驱动因子 (图 6)。沉积深度、TOC、DOC、不饱和烃是影响细菌与真菌群落结构变化的最重要因

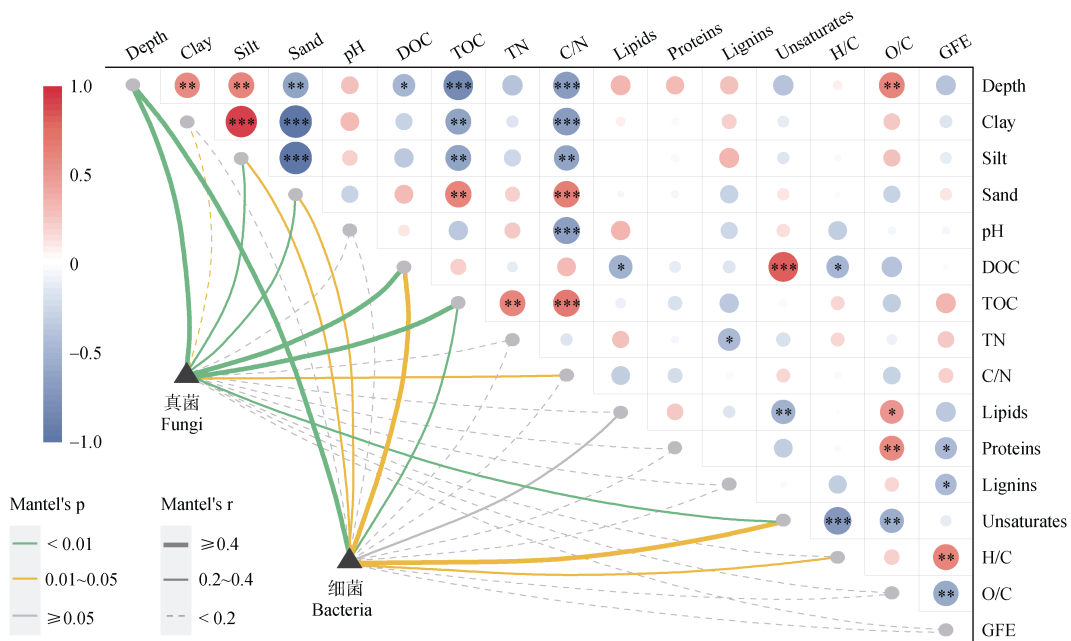
素。此外，沉积物中砂粒、粉粒含量和有机质 C/N、H/C 比值也对细菌或真菌群落结构具有一定影响，其余因子与微生物群落的相关性在统计上并不显著。总体而言，有机质含量特征与微生物群落结构的相关性最强 (细菌群落, $R^2=0.532$, $P<0.001$; 真菌群落, $R^2=0.534$, $P<0.001$)。

利用随机森林模型进一步量化各环境因子对微生物相对丰度变化的解释度 (图 7)。其中，部分优势菌门模型预测结果不显著。结果表明，沉积物中 TOC、TN、不饱和烃、砂粒、粉粒、pH 等环境因子分别对不同门类的微生物有着重要影响。在所有

表 3 微生物群落结构与环境因子之间的 Mantel 相关性检验结果 (R^2)

Table 3 The Mantel correlation test results (R^2) between microbial community structure and environmental factors

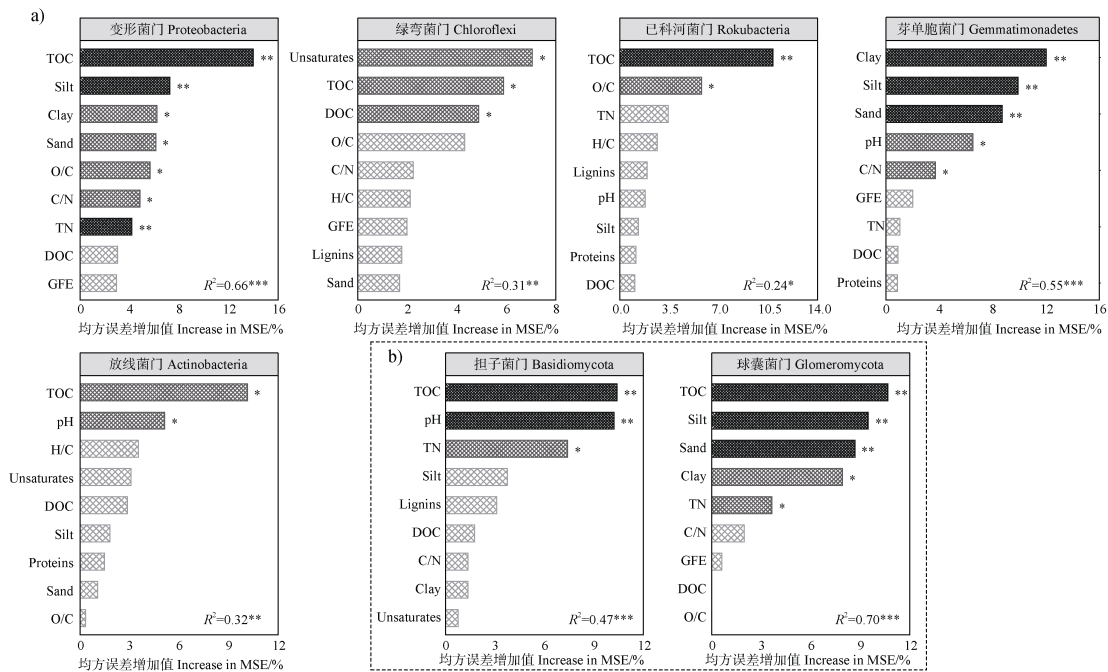
环境因子 Environmental factors	细菌 Bacteria	真菌 Fungi	有机质 Organic matter
机械组成 Mechanical composition	0.217	0.271**	0.261**
有机质 Organic matter	0.532***	0.534***	
有机质组分及分子属性 Organic matter components and molecular properties	0.391**	0.061	



注：弧线轮廓对应于代表相关性的Mantel's r统计量，弧线颜色对应于代表显著性的Mantel's p统计量。环境变量的颜色梯度代表Pearson相关系数，圆圈的大小与Pearson相关系数绝对值成正比，下同。Note: Arc contours correspond to Mantel's r statistic representing correlation, and arc colors correspond to Mantel's p statistic representing significance. The color gradient of the environmental variable represents the Pearson correlation coefficient, and the size of the circle is proportional to the absolute value of the Pearson correlation coefficient. The same as below.

图6 微生物群落结构与各环境因子之间的相关性

Fig. 6 The correlation between microbial community structure and various environmental factors



注：Clay表示黏粒，Silt表示粉粒，Sand表示砂粒，DOC表示溶解性有机碳，TOC表示总有机碳，TN表示总氮，C/N表示碳氮比，Proteins表示蛋白质类化合物，Lignins表示木质素类化合物，Unsaturates表示不饱和烃类物质，GFE表示吉布斯自由能，H/C表示氢碳比，O/C表示氧碳比。Note: Clay for clay particles, Silt for powder particles, Sand for sand particles, DOC for dissolved organic carbon, TOC for total organic carbon, TN for total nitrogen, C/N for carbon-nitrogen ratio, Lipids for aliphatic compounds, Proteins for proteinaceous compounds, Lignins for ligninaceous compounds, Unsaturates for unsaturated hydrocarbons, GFE for Gibbs free energy, H/C for hydrogen-carbon ratio, and O/C for oxygen-carbon ratio.

图7 环境因子对细菌(a)与真菌(b)群落优势菌门相对丰度的影响

Fig. 7 The effects of environmental factors on the relative abundance of dominant phyla in bacteria (a) and fungi (b)

环境因子中，TOC 是预测优势菌门相对丰度变化最重要的因子，显著影响着包括变形菌门、绿弯菌门、已科河菌门、放线菌门、担子菌门、球囊菌门在内的不同微生物门类的丰度变化。

RDA 结果显示，前两个轴对细菌与真菌群落结构变化的解释度分别为 92.9% 和 94.8% (图 8)。其中，细菌群落主要沿 RDA1 分离。RDA1 主要与沉积物中有机质含量及机械组成有关。具体而言，

DOC、不饱和烃的变化对表层沉积物中细菌群落有明显影响，而 TOC、C/N、砂粒等因子的变化对深层沉积物中的细菌群落影响更为显著。与细菌群落相比，不同沉积层中真菌群落之间的差异较小。TOC、不饱和烃、砂粒、粉粒等因子解释了部分真菌群落的变化。总体而言，TOC 对微生物群落的影响最为显著，对细菌与真菌群落结构变化的解释度分别达到了 76.2% ($P < 0.001$) 和 58.2% ($P < 0.01$)。

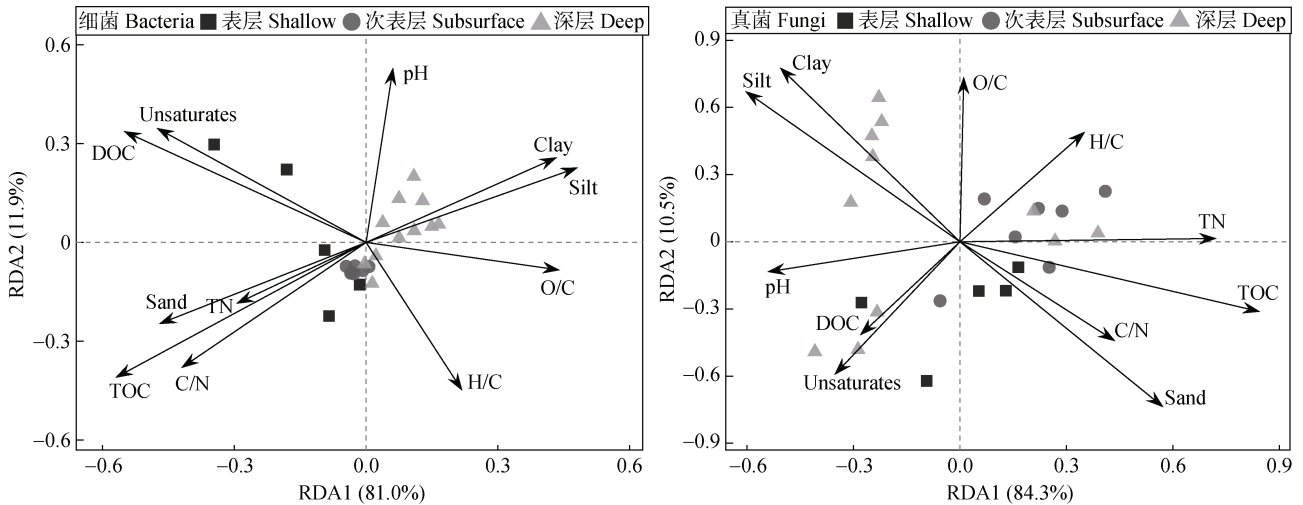


图 8 不同沉积深度中各环境因子对微生物群落的影响

Fig. 8 The effects of various environmental factors on microbial communities in different sediment depths

2.5 沉积物关键功能微生物类群变化

基于 FAPROTAX 方法对沉积物中的细菌群落进行功能预测，共获得 14 种不同的功能 (图 9)。结果显示，细菌群落中好氧氨氧化 (21.93%~37.29%)、有氧亚硝酸盐氧化 (6.19%~30.83%)、化学异养 (8.59%~22.98%)、好氧化学异养 (5.21%~20.70%) 四类功能的丰度最高，占总丰度的 75.41%。其中，好氧氨氧化 ($P < 0.001$)、化学异养 ($P < 0.07$) 与好氧化学异养 ($P < 0.05$) 功能丰度在不同沉积层间存在差异。所有功能中，与微生物厌氧呼吸有关的功能 (硫酸盐呼吸、硝酸盐还原、铁呼吸) 丰度仅占 8.32%。除硫酸盐呼吸外，其余功能丰度在不同沉积层间并无显著差异。此外，Pearson 分析结果表明，细菌群落中好氧氨氧化功能丰度与有机质含量呈显著正相关，有氧亚硝酸盐氧化与 DOC 含量呈显著负相关，而化学异养和好氧化学异养则与 DOC、不饱和烃的含量表现出显著的正相关关系。

在众多功能中，化学异养和好氧化学异养与有机质的矿化过程紧密相关，由许多不同种类的微生物

共同表达，通常被视为广泛且核心的生态系统功能^[23]。其余功能则主要由一些特殊的门类表达。其中，好氧氨氧化与亚硝化单胞菌科 (*Nitrosomonadaceae*, 属于变形菌门) 密切相关^[24]，而有氧亚硝酸盐氧化则主要由硝化螺旋菌属 (*Nitrospira*, 属于硝化螺旋菌门) 承担^[25]。利用多元逐步回归模型进一步探究不同环境因子对关键功能微生物类群的影响 (表 4)。结果显示，在所有环境因子中，TOC 和蛋白质含量是影响亚硝化单胞菌科相对丰度最重要的因素，解释度可达 61.7% ($P < 0.001$)，而 DOC 和 pH 对硝化螺旋菌属的影响更为显著，解释度可达 42.5% ($P < 0.01$)。

3 讨论

3.1 湖泊沉积环境对有机质的影响

湖泊作为典型沉积区域，其沉积物中的有机质主要来源于流域内因水力侵蚀作用而迁移的土壤^[26]，这种特殊的形成过程使得湖泊沉积物中有机质的含量更

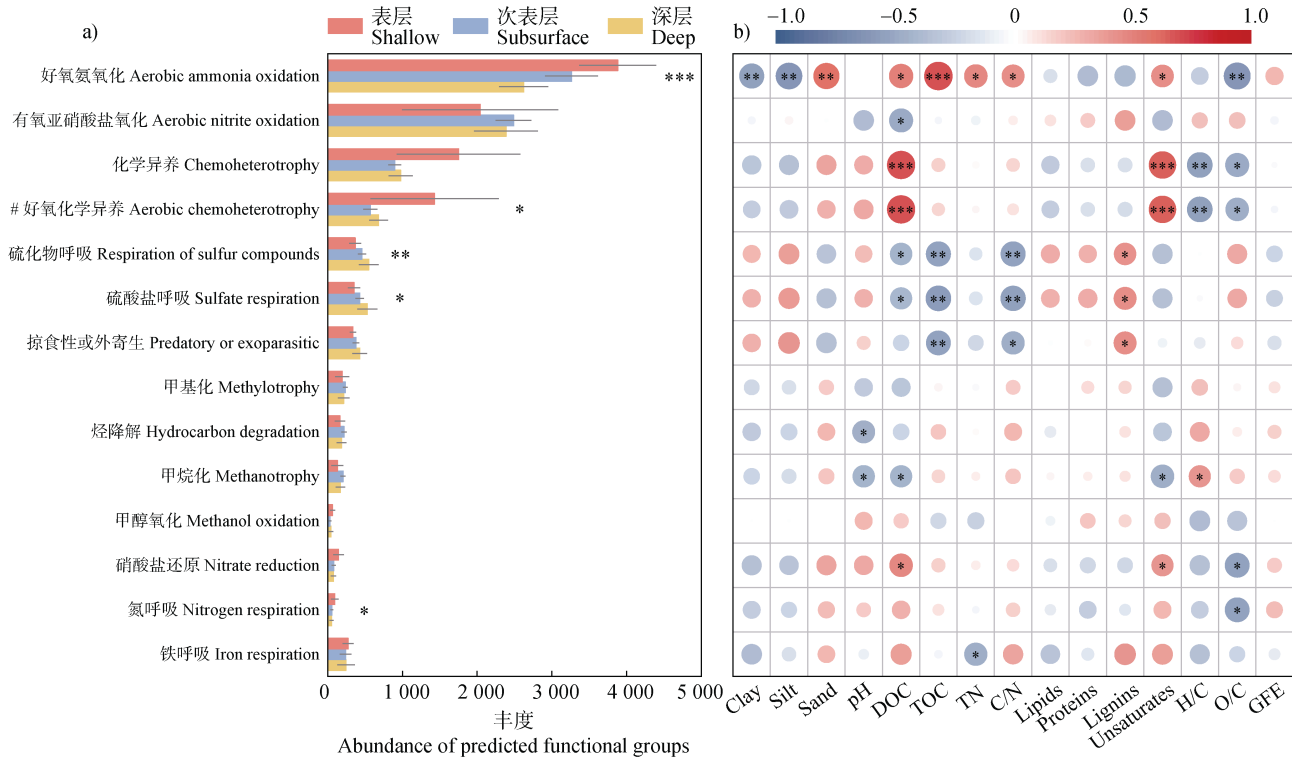


图 9 功能丰度 (a) 及其与环境因子之间的相关性 (b)

Fig. 9 The abundance of predicted functional groups (a) and its correlation with environmental factors (b)

表 4 环境因子对关键功能细菌相对丰度的影响

Table 4 The influence of environmental factors on the relative abundance of key functional bacteria

因变量 Implicit variable	解释变量 Explanatory variable	Beta	SE	显著性 Significance	R ² (P)
亚硝化单胞菌科 <i>Nitrosomonadaceae</i>	常数 Constant	8.534	1.168	***	0.617***
	总有机碳 TOC	0.694	0.127	***	
硝化螺旋菌属 <i>Nitrospira</i>	蛋白质 Proteins	-0.298	0.067	*	0.425**
	常数 Constant	107.035	35.005	**	
	溶解性有机碳 DOC	-0.515	0.074	**	
	pH	-0.403	4.272	**	

注: Beta 表示标准化回归系数, SE 表示标准误差。Note: Beta for standardized regression coefficients, and SE for standard error.

容易受到水力作用强度的影响。一般而言, 外界水力作用越强, 湖泊沉积物中砂粒含量越高^[11]。本研究中, 湖泊表层与次表层沉积物中砂粒含量显著高于深层(表 1), 表明这两层沉积物在形成时受到的水力扰动强度大于深层。强烈的水力作用引起的土壤侵蚀能为湖泊带来更多的沉积物, 从而促进有机质的输入^[10]。本研究结果进一步验证了这一结论: 表层(9.76±0.66 g·kg⁻¹)与次表层(9.99±1.02 g·kg⁻¹)沉积物中 TOC 含量显著高于深层沉积物(7.03±1.66

g·kg⁻¹), 且 TOC 含量随深度的变化趋势与砂粒含量一致, 两者间存在显著相关性(图 6)。此外, Mantel 检验结果也证明有机质含量受到砂粒等参数的影响(表 3)。

湖泊沉积环境影响了沉积物中有机质的分子组成。对森林生态系统等的研究表明, 土壤有机质(SOM)的分子组成沿深度方向存在明显的差异, 从有机质层到淀积层, SOM 由高氧化态植物衍生化合物(如单宁酸)向低氧化态有机物(如缩合芳烃)

转变^[27]。与之不同的是，本研究结果显示，除表层沉积物中饱和烃相对含量显著高于次表层与深层外，其余组分有机质的相对含量在整个剖面中无显著差异（图 3）。这种分布规律与湖泊特殊的沉积环境有关。一方面，湖泊洲滩的形成是一个多源土壤混合沉积的过程。在此过程中，不同来源的有机质与土壤一同沉积，导致不同深度范围内的沉积物在有机质组分上呈现出显著的相似性^[26]。另一方面，湖区水位变化是影响洲滩植物生长的关键因素，对植物物种的定殖、扩张以及初级生产力具有重要影响^[18]。周期性水位波动诱导了不同植物群落沿海拔梯度的分离^[28]。相较于芦苇和森林，洲滩季节性淹水环境更有利于湖草的生长。本研究显示，属于陆地植物起源的不饱和烃在表层沉积物中的相对含量显著更高^[21]。这说明湖草群落对有机质的影响主要集中于表层。湖草根分泌物、凋落物等植物源有机质的输入直接改变了表层沉积物中有机质的分子组成^[29]。然而，与其他研究^[30-31]不一致的是，本研究发现表层与次表层沉积物中有机质含量不存在显著差异。这可能与洞庭湖所处的气候环境有关，湿热的气候加快了有机质的矿化速率，导致表层沉积物中有机质的积累受到抑制，从而抵消了地表植物对有机质的补给。

3.2 沉积物中微生物群落结构的垂向变化特征

沉积物中细菌和真菌群落多样性在不同深度范围内存在显著差异。Shannon 指数显示，细菌群落在表层与深层沉积物中的多样性显著大于次表层，真菌群落在表层沉积物中的多样性显著大于次表层（表 2）。研究表明，氧气含量通常随着土壤深度的增加而减少，厌氧环境对好氧型微生物的抑制是导致微生物多样性下降的直接原因^[15]。但本研究结果显示，沉积物中与细菌厌氧呼吸有关的功能丰度极低（图 9）。即使在深层沉积物中，与好氧呼吸有关的功能丰度也显著高于厌氧呼吸。这表明氧气含量对微生物活动的限制十分有限。根据 Mantel 检验结果，不同沉积层间有机质的分布差异才是导致微生物多样性改变的主要原因。相较于次表层或深层，表层沉积物中有机质的含量更多且多样性更大，可以支持更多样化的微生物群落^[32]。

由于不同门类微生物在营养环境适应性及底物利用策略上存在显著差异^[8]，微生物群落结构在垂直方向上呈现出显著的分异规律。一方面，不同沉

积层中微生物优势菌门的相对丰度差异显著。具体而言，在有机质含量较高的表层沉积物中，具有高营养环境适应性的变形菌门的相对丰度显著更高；而在有机质含量较低的深层沉积物中，具有更强的底物摄取能力且适应低营养环境的绿弯菌门、己科河菌门的相对丰度显著更高^[33]。细菌群落在深层沉积物中更高的多样性或许是寡营养型微生物相对丰度提高的结果。在真菌群落中，担子菌门与子囊菌门均能分解沉积物中的纤维素等植物源有机质^[9]。与表层和次表层相比，深层沉积物中担子菌门相对丰度更低。这可能与植物源有机质在深层沉积物中偏低的含量有关。但与担子菌门相比，子囊菌门相对丰度在沉积物中无明显变化。这可能是由于子囊菌门在资源利用、竞争和胁迫耐受性方面具有更高的潜力^[7]。深层沉积物中球囊菌门相对丰度高于表层与次表层。随机森林预测显示这与沉积物中 TOC、TN 的含量有关（图 7）。研究表明，C、N 的积累可能会影响球囊菌门对环境的适应性，进而降低其多样性^[34]。

另一方面，不同沉积层中微生物主要功能类群存在显著差异。基于细菌对生境变化展现出的高敏感性，本研究通过预测不同沉积层中细菌群落表达功能的差异，以描述微生物对营养环境变化的整体响应^[1, 28]。结果表明，表层沉积物中化学异养与好氧化学异养功能丰度明显高于次表层与深层，且这些功能丰度与不饱和烃的含量呈显著正相关（图 9）。这可能是因为表层沉积物中植物源有机质的含量更高。研究表明，植物源有机质的输入在为微生物提供可利用底物的同时，还通过共代谢作用刺激微生物对难降解碳的利用，进而有效促进化学异养微生物的增加^[35]。与硝化作用有关的功能中，好氧氨氧化功能丰度随着沉积深度增加而显著下降，且与有机质含量变化高度一致。研究表明，改善土壤中有机质含量能有效提升相关功能微生物的丰度，进而促进好氧氨氧化功能的表达^[36]。这与本研究所得结论一致，沉积物中 TOC 含量增加显著提高了亚硝化单胞菌科相对丰度（ $P < 0.001$ ）。此外，尽管本研究并未观察到有氧亚硝酸盐氧化功能丰度与沉积深度之间的相关性，但通过深入分析相关功能微生物，研究发现其丰度受到沉积物中 DOC 含量及 pH 的显著抑制（ $P < 0.01$ ）。这可能与硝化螺旋菌属对低营养环境的偏好有关^[13]，且大部分硝化螺旋菌属无法耐

受高碱性环境^[25]。但与其他寡营养型微生物不一致的是,本研究结果显示硝化螺旋菌相对丰度并未表现出随深度的一致变化。这表明沉积物中有机质对硝化螺旋菌的作用机制可能更为复杂,仍有待深入探究。这些发现进一步表明,沉积物中有机质含量与组分的差异是驱动细菌与真菌群落结构变化的重要因素。

3.3 有机质对微生物群落的影响

本研究结果表明,有机质是影响沉积物中微生物群落结构的关键因素。湖泊特殊的沉积环境可通过改变沉积物中有机质的含量与组分从而对微生物群落产生间接影响。沉积物中有机质的分布变化会驱动微生物群落调整其底物利用策略从而影响微生物群落结构^[7]。通过这种方式,微生物群落得以适应外界营养环境的变化并保持最大的生理活性^[1]。这在湖泊沉积物中表现为微生物群落结构随沉积深度而变化的规律。

在表层沉积物中,有机质的含量高且组成更为多样,养分的可用性不受限制,有利于适应高营养环境的富营养型微生物生长^[8]。较高的基质质量使得表层沉积物能够支持更广泛的微生物类群,进而提高微生物群落的多样性^[32]。在次表层沉积物中,有机质的含量高且热稳定性增强(表1)。但缺乏新鲜植物源有机碳输入,微生物无法通过共代谢触发热稳定性更强的有机质的分解^[35]。微生物对底物的选择会驱动不同生态位的微生物多样性的变化^[33]。例如,利用易降解有机质的微生物相对丰度下降,而能够利用难降解有机质的微生物相对丰度上升。在深层沉积物中,有机质的含量降低且O/C比值增高(表1)。研究表明,土壤矿物会选择性地吸附高O/C比值的有机质分子^[21]。较低的有机质含量提高了微生物与有机质之间的扩散距离^[35]。这使得深层沉积物中养分的可用性受到限制,从而有利于群落中具有更强底物摄取能力的寡营养型微生物的生长^[36]。

4 结 论

本文研究了湖泊沉积物中微生物群落结构及环境因子在不同沉积层中的变化,并探讨了影响微生物群落结构的主要因素。不同沉积层间微生物群落

结构存在显著差异:从表层至深层,微生物群落从富营养型向寡营养型结构转变,好氧化学异养、好氧氨氧化等功能丰度显著降低。这主要受沉积物中有机质分布变化的影响。沉积物中有机质含量与组分的变化通过驱动微生物群落调整其底物利用策略,进而改变微生物群落结构。本文提高了对沉积物中微生物群落结构变化的认识,进一步强调了探究微生物群落结构与有机质之间的紧密耦合关系的必要性。研究结果有利于更准确地理解和评估湖泊生态系统在生物地球化学过程中的作用,并为湖泊生态系统的管理和保护提供参考依据。

参考文献 (References)

- [1] Liao W F, Tong D, Li Z W, et al. Characteristics of microbial community composition and its relationship with carbon, nitrogen and sulfur in sediments[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 795: 148848.
- [2] Mendonça R, Müller R A, Clow D, et al. Organic carbon burial in global lakes and reservoirs[J]. *Nature Communications*, 2017, 8 (1): 1694.
- [3] Huang W, Chen X, Wang K, et al. Comparison among the microbial communities in the lake, lake wetland, and estuary sediments of a plain river network[J]. *MicrobiologyOpen*, 2019, 8 (2): e00644.
- [4] Ye Y L, Ma K J, Fu Y H, et al. The heterogeneity of microbial diversity and its drivers in two types of sediments from tidal flats in Beibu Gulf, China[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1256393.
- [5] Li Z L, Tian D S, Wang B X, et al. Microbes drive global soil nitrogen mineralization and availability[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25 (3): 1078—1088.
- [6] Witzgall K, Vidal A, Schubert D I, et al. Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon[J]. *Nature Communications*, 2021, 12 (1): 4115.
- [7] Bahadori M, Wang J T, Shen J P, et al. Soil organic matter and geochemical characteristics shape microbial community composition and structure across different land uses in an Australian wet tropical catchment[J]. *Land Degradation & Development*, 2022, 33 (6): 817—831.
- [8] Ling L, Fu Y Y, Jeewani P H, et al. Organic matter chemistry and bacterial community structure regulate decomposition processes in post-fire forest soils[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2021, 160: 108311.
- [9] Liang F N, Yu L, Jin C, et al. Structural and functional characteristics of soil fungal communities near decomposing moso bamboo stumps[J]. *Forests*, 2023, 14 (9): 1808.

- [10] Ran F W, Nie X D, Li Z W, et al. Chronological records of sediment organic carbon at an entrance of Dongting Lake: Response to historical meteorological events[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 794: 148801.
- [11] Zhao R, Dong X R, Liu Q, et al. Distribution, sources and influencing factors of organic carbon in the surface sediments of the coastal tidal flats in Jiangsu Province[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1220923.
- [12] Leewis M C, Lawrence C R, Schulz M S, et al. The influence of soil development on the depth distribution and structure of soil microbial communities[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2022, 174: 108808.
- [13] Hao J J, Chai Y N, Lopes L D, et al. The effects of soil depth on the structure of microbial communities in agricultural soils in Iowa, USA[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(4): e02673-20.
- [14] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, et al. Structure and function of the global topsoil microbiome[J]. *Nature*, 2018, 560(7717): 233—237.
- [15] Jiao S, Chen W M, Wang J L, et al. Soil microbiomes with distinct assemblies through vertical soil profiles drive the cycling of multiple nutrients in reforested ecosystems[J]. *Microbiome*, 2018, 6(1): 146.
- [16] Ran F W, Nie X D, Wang S L, et al. Anthropogenic-driven chronological increase of sediment organic carbon burial in a river-lake system[J]. *Environmental Research*, 2022, 215: 114392.
- [17] Ran F W, Nie X D, Wang S L, et al. Evolutionary patterns of the sedimentary environment signified by grain size characteristics in Lake Dongting during the last century[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(3): 1111—1125. [冉凤维, 聂小东, 王诗兰, 等. 近百年来洞庭湖粒度指示的沉积环境演变特征[J]. *湖泊科学*, 2023, 35(3): 1111—1125.]
- [18] Li Y F, Chen X S, Xiang W H, et al. Effects of water levels on the growth and reproductive characteristics of *Carex brevicuspis* growing on sites with different elevations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(7): 1959—1966. [李亚芳, 陈心胜, 项文化, 等. 不同高程短尖苔草对水位变化的生长及繁殖响应[J]. *生态学报*, 2016, 36(7): 1959—1966.]
- [19] Huang M. Biochar-derived dissolved organic matter: Structural characteristics and binding mechanism with heavy metals[D]. Changsha: Hunan University, 2020. [黄梅. 生物炭源溶解性有机质结构特性以及与重金属结合机制的研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2020.]
- [20] Cayuela M L, Jeffery S, van Zwieten L. The molar H:Corg ratio of biochar is a key factor in mitigating N₂O emissions from soil[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 202: 135—138.
- [21] Ding Y. Chemodiversity of soil dissolved organic matter (DOM) and the effects of mineral fractionation on DOM properties[D]. Guangzhou: South China University of Technology, 2020. [丁洋. 土壤溶解性有机质 (DOM) 分子多样性以及矿物分馏对 DOM 特性的影响机制[D]. 广州: 华南理工大学, 2020.]
- [22] Zhang L L, Zhang H Q, Wang Z H, et al. Dynamic changes of the dominant functioning microbial community in the compost of a 90-m³ aerobic solid state fermentor revealed by integrated meta-omics[J]. *Bioresource Technology*, 2016, 203: 1—10.
- [23] Wang C X, Song Z L, Zhang H K, et al. Deciphering variations in the surficial bacterial compositions and functional profiles in the intersection between North and South Yellow Sea[J]. *Marine Environmental Research*, 2024, 195: 106355.
- [24] Taylor H B, Jr Kurtz H D. Composition, diversity, and activity of aerobic ammonia-oxidizing bacteria and archaea in the intertidal sands of a grand strand South Carolina beach[J]. *MicrobiologyOpen*, 2020, 9(5): e1011.
- [25] Zhao Q, Sun D Y, Tang X F, et al. An investigation of *Nitrospira* bacteria in coastal wetlands of China: Distribution pattern and related environmental driving factors[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2023, 10: 1288142.
- [26] Repasch M, Scheingross J S, Hovius N, et al. River organic carbon fluxes modulated by hydrodynamic sorting of particulate organic matter[J]. *Geophysical Research Letters*, 2022, 49(3): e96343.
- [27] Maria E, Crançon P, Lespes G, et al. Spatial variation in the molecular composition of dissolved organic matter from the podzol soils of a temperate pine forest[J]. *ACS Earth and Space Chemistry*, 2019, 3(8): 1685—1696.
- [28] Liao S S, Nie X D, Zeng A Q, et al. Importance of carbon and nitrogen availability to microbial necromass carbon accumulation in the drawdown area[J]. *Catena*, 2024, 235: 107688.
- [29] Zhang D, Liu J Q, Ma W M, et al. Effects of shrub encroachment on soil organic carbon components in Qinghai-Xizang alpine grassland[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2023, 60(6): 1810—1821. [张东, 刘金秋, 马文明, 等. 灌丛化对高寒草地土壤有机碳组分的分异研究[J]. *土壤学报*, 2023, 60(6): 1810—1821.]
- [30] Yang W H, Wang M H, Li W P, et al. Effects of land use types on soil organic carbon in the South China Sea

- wetland[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, 27(6): 1034—1043. [杨文焕, 王铭浩, 李卫平, 等. 黄河湿地包头段不同地被类型对土壤有机碳的影响[J]. *生态环境学报*, 2018, 27(6): 1034—1043.]
- [31] Li R L, Chai M W, Qiu G Y, et al. Profile nutrient distribution and sedimentary characteristics in typical marshes of Sanjiang Plain[J]. *Environmental Science*, 2014, 35(8): 2928—2936. [李瑞利, 柴民伟, 邱国玉, 等. 三江平原典型沼泽湿地养分累积与沉积特征[J]. *环境科学*, 2014, 35(8): 2928—2936.]
- [32] Shao P S, Liang C, Rubert-Nason K, et al. Secondary successional forests undergo tightly-coupled changes in soil microbial community structure and soil organic matter[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2019, 128: 56—65.
- [33] Liao J J, Dou Y X, Yang X, et al. Soil microbial community and their functional genes during grassland restoration[J]. *Journal of Environmental Management*, 2023, 325: 116488.
- [34] Zhang S Y, Luo P Y, Yang J F, et al. Responses of arbuscular mycorrhizal fungi diversity and community to 41-year rotation fertilization in brown soil region of Northeast China[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 742651.
- [35] Henneron L, Balesdent J, Alvarez G, et al. Bioenergetic control of soil carbon dynamics across depth[J]. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 7676.
- [36] Wang C, Ma H Y, Feng Z H, et al. Integrated organic and inorganic fertilization and reduced irrigation altered prokaryotic microbial community and diversity in different compartments of wheat root zone contributing to improved nitrogen uptake and wheat yield[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 842: 156952.

(责任编辑: 檀满枝)