

青海湖岸带土壤与沉积物的地化特征与细菌群落对水位上升的响应

李馨怡^{1,2}, 王北辰¹, 熊雄³, 敖鸿毅⁴, 吴辰熙², 杨渐¹, 蒋宏忱^{1,2*}

1 中国地质大学(武汉) 生物地质与环境地质国家重点实验室, 湖北 武汉 430074

2 中国科学院青海盐湖研究所 青海省盐湖地质与环境重点实验室, 青海 西宁 810008

3 中国科学院水生生物研究所 淡水生态和生物技术国家重点实验室, 湖北 武汉 430072

4 中国科学院水生生物研究所 青海湖高原湖泊湿地生态环境科学观測野外台站, 青海 海北 812305

李馨怡, 王北辰, 熊雄, 敖鸿毅, 吴辰熙, 杨渐, 蒋宏忱. 青海湖岸带土壤与沉积物的地化特征与细菌群落对水位上升的响应[J]. 微生物学报, 2023, 63(6): 2312-2329.

LI Xinyi, WANG Beichen, XIONG Xiong, AO Hongyi, WU Chenxi, YANG Jian, JIANG Hongchen. Response of geochemistry and bacterial communities to water-level rise in the soil and sediment of the coastal zone in Qinghai Lake[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2023, 63(6): 2312-2329.

摘要: 【目的】探究青海湖岸带土壤与沉积物的地化特征与细菌群落对水位扩张的响应。【方法】从岸上至岸下沿垂直青海湖岸带方向, 采集距离湖面不同高度土壤(土壤: S1、S2)、岸边不同水深表层沉积物(过渡区: E0、E6、E17)及湖心表层沉积物(沉积物: D1、D2)样品, 土壤与沉积物水深(土壤水深表示为负数)从小到大的变化表征岸边土壤被淹没转变为沉积物的过程。采用地球化学分析和 16S rRNA 基因高通量测序技术, 探究岸带土壤与沉积物样品中的地化特征与微生物群落构成。【结果】青海湖水位上升导致的生境转变对岸带土壤与沉积物的理化性质、营养水平、有机碳类型等地化特征产生显著影响。具体表现为, 随着水位升高, 岸带土壤与沉积物的 pH、矿物结合态有机碳含量显著升高, 而碳氮比值、可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)、颗粒态有机碳含量显著下降。随着水位上升, 青海湖岸带被淹没土壤的细菌群落多样性下降, 且群落结构发生明显变化。这种变化与环境因子变化密切相关, 具体表现为, 细菌群落物种丰富度指数和香农多样性指数随着水位上升呈下降趋势; 活性金属结合态有机碳含量与细菌群落

资助项目: 国家自然科学基金(92251304); 第二批青藏高原科学考察与研究计划(STEP) (2019QZKK0805); 青海省科技计划项目(2022-ZJ-Y08)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (92251304), the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research Program (STEP) (2019QZKK0805), and the Science and Technology Plan Project of Qinghai Province (2022-ZJ-Y08).

*Corresponding author. Tel/Fax: +86-10-82322162, E-mail: jiangh@cugb.edu.cn

Received: 2023-04-20; Accepted: 2023-05-29

多样性的变化密切相关；理化性质(pH)、营养水平[总有机碳(total organic carbon, TOC)含量]、有机碳质量(碳氮比值及活跃碳库 II、矿物结合态有机碳含量)是影响细菌群落结构的重要环境因子，且理化性质、营养水平、有机碳质量三者对细菌群落结构差异的影响贡献相当。【结论】青海湖水位上升显著影响了岸带土壤与沉积物的理化性质、营养水平及有机碳质量等地化特征，并重塑了细菌群落结构。这意味着在青藏高原湖泊广泛扩张的背景下，青藏高原湖泊的区域碳循环稳态将随之发生改变。本研究对湖泊扩张过程中土壤与沉积物的微生物群落演变规律及生态系统碳稳定性评价提供了一定的数据基础和理论支撑。

关键词：青海湖；水位上升；岸带土壤与沉积物；细菌群落；群落特征

Response of geochemistry and bacterial communities to water-level rise in the soil and sediment of the coastal zone in Qinghai Lake

LI Xinyi^{1,2}, WANG Beichen¹, XIONG Xiong³, AO Hongyi⁴, WU Chenxi², YANG Jian¹, JIANG Hongchen^{1,2*}

1 State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430074, Hubei, China

2 Key Laboratory of Salt Lake Geology and Environment of Qinghai Province, Qinghai Institute of Salt Lakes, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, Qinghai, China

3 State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, Hubei, China

4 Field Station for Ecological and Environmental Science Observation of Plateau Lakes and Wetlands at Qinghai Lake, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Haibei 812305, Qinghai, China

Abstract: [Objective] To investigate the response of geochemistry and bacterial communities to water-level rise in the soil and sediment of the coastal zone of Qinghai Lake. [Methods] Surface samples were collected from the onshore soil (soil: S1, S2), littoral zone (transition: E0, E6, E17) and deep sediment (sediment: D1, D2) along the direction perpendicular to the shoreline near the Bird Island of Qinghai Lake. The water depth of the soil and sediment samples (soil water depths were expressed as negative numbers) was employed to characterize the transformation of shoreline soil into sediment caused by inundation. Geochemical analysis and 16S rRNA gene high-throughput sequencing were employed to explore the geochemical characteristics and microbial community composition in the collected soil and sediment samples. [Results] (1) The water level rise of Qinghai Lake significantly affects the geochemical characteristics, nutrient levels, and organic carbon types in the soils and sediments of the coastal zone. Specifically, the pH and mineral associated organic carbon contents of the soil and sediment in the shore zone increased significantly while the C/N value and the contents of dissolved organic carbon (DOC) and particulate organic carbon decreased significantly with the increase of water level; (2) The water level rise of Qinghai Lake will reduce the diversity of

bacterial communities and change their community structure in the coastal soils and sediments. These changes in bacterial communities are closely related to changes in environmental factors caused by water level rise. Specifically, after the onshore soil was inundated by water level rise, the bacterial communities inhabiting it exhibited a decrease in the number of operational taxonomic unit (OTU) and Shannon diversity index; the changes of bacterial community diversity was closely related to the content of organic carbon bound with active metal; the important environmental factors that affect bacterial community structure included physicochemical properties (pH), nutrient level (total organic carbon content), and organic carbon quality (C/N value, organic carbon pool II, and mineral associated organic carbon content). Physicochemical properties, nutrient level, and organic carbon quality contributed equally to the differences in bacterial community structure. [Conclusion] The water level rise of Qinghai Lake has significantly affected the physicochemical characteristics, nutrient levels, and organic carbon quality of coastal soil and sediment, and reshaped the bacterial community structure. This implies that the regional carbon cycle homeostasis of the Qinghai-Tibetan lakes will change in the context of the extensive expansion of lakes on the Qinghai-Tibet Plateau. This study provides a data base and theoretical support for the evolution of soil and sediment microbial communities and the evaluation of ecosystem carbon stability in response to lake expansion.

Keywords: Qinghai Lake; water level rise; shore soil and sediment; bacterial community; community characteristics

内陆湖泊的规模变化一直以来都是响应气候变化和人类活动的敏感指标,在气候变化和人类活动的影响下,全球湖泊生境的规模正在发生快速变化。其中,中亚、北美等地区的大量湖泊经历了明显的萎缩,但南非、东亚等地区的湖泊则表现出持续扩张的趋势^[1]。湖泊规模变化造成了大面积的水陆生境转化,大量湖周土壤被扩张的湖泊淹没形成沉积物,或原有的湖泊沉积物因湖泊萎缩而裸露出来形成岸上土壤。

生境转变往往伴随着环境参数的变化。据前人研究,不同淹水时间的土壤酸碱度存在差异,具体表现为淹水时间越长,pH值越高^[2-4];咸盐湖泊扩张导致的沿岸盐水入侵,也将对湖周土壤的盐度产生直接影响。相关研究表明水分含量变化会影响土壤中可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)的释放,长时间淹水会导致土壤团聚体的破裂,从而增加DOC的溶解度,导致淹

水条件下的DOC的含量要高于非淹水条件^[5-8],但也有研究证实,在水田土壤中,淹水条件下的DOC含量会显著降低^[9]。生境转变过程中,湖岸带土壤与沉积物的有机碳来源会随之发生改变,进而可能导致有机碳类型的变化。从化学组成和赋存状态的角度上可将有机碳分为不同类型的有机碳组分。无机酸梯度水解模拟胞外酶水解可将有机碳分为不同化学稳定性的活跃碳库和惰性碳库^[10-11],活跃碳库主要包含淀粉、多糖等易降解组分;而惰性碳库主要是植物长链脂肪烃和芳香烃等难降解组分^[12-13]。颗粒态有机碳(particulate organic carbon, POC, >53 μm)和矿物结合态有机碳(mineral associated organic carbon, MAOC, <53 μm)是重要的土壤碳库,POC组分多为部分分解的动植物残体,是微生物活动的重要碳源^[14],而MAOC多为腐殖化的有机物质,受到矿物以及土壤黏粒和粉粒的保护,其性质相

对稳定^[15], 二者的相对比例决定了土壤有机碳的周转速率和稳定性。此外, 环境中广泛存在的金属矿物, 可以通过吸附和共沉淀方式将有机碳与金属矿物结合在一起, 形成紧密的“矿物-有机质”聚合体, 进而显著影响有机碳的生物可降解性和稳定性^[16-17]。目前, 关于生境转变如何影响有机碳组分的研究甚少, 不同化学稳定性和不同赋存状态的有机碳类型表征了环境中有机碳的质量, 探究其在生境转变中的变化规律对湖泊及其周围生态系统的碳循环稳态有重要意义。

微生物是土壤与沉积物等环境中碳循环的主要驱动者, 不同营养类型、不同生态位的微生物类群介导了包括无机碳固定、有机碳矿化在内的多种重要碳循环过程, 对环境因子响应敏感^[18-20]。生境转变过程中环境参数发生的一系列变化势必将打破原有的碳循环稳态, 重塑微生物群落特征。少量研究直接探究了湖泊萎缩导致的生境转变过程对原位微生物群落的影响。达里湖与咸海分别是东亚与中亚地区湖泊萎缩的代表, 针对达里湖和咸海萎缩样带土壤的研究显示, 从远岸到近岸, 土壤样品的盐度、总可溶性固体(total soluble solids, TSS)含量、总有机碳(total organic carbon, TOC)含量呈递增趋势(咸海), 土壤中的矿物含量及其表面吸附的有机质含量也随暴露时间变化发生系统地变化(达里湖)^[21-22]。而不同暴露年代土壤样品中的细菌与古菌群落组成及多样性也具有显著差异, 且与上述环境变量梯度密切相关^[21-22]。值得关注的是, 目前有关生境转变过程中微生物群落变化特征的研究多专注于湖泊萎缩过程^[21-22], 而湖泊扩张过程中微生物群落演变及其环境响应规律目前较少涉及。

青藏高原是全球湖泊分布最为集中的地区, 孕育了数千个不同规模的湖泊, 且在整个中亚地区, 只有青藏高原地区的内流区水储量呈上升趋势^[1]。自 20 世纪 70 年代以来, 青藏高原地区的

湖泊水体储量增加了 92.43 Gt, 总体湖泊面积增加了 6 300 km², 是过去 50 年世界上湖泊扩张最为显著的区域之一^[1,23]。这也让青藏高原湖泊成为开展气候变化背景下生境转化研究的良好场所。本研究结合有机及无机地球化学和地质微生物学分析手段, 以青藏高原湖泊规模变化较为显著的青海湖为研究对象^[24], 探究青海湖不同扩张阶段土壤与沉积物中的微生物群落特征及其环境响应, 为揭示湖泊扩张对湖泊及其周围生态系统的微生物群落特征及碳稳态的影响提供了数据基础和理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

青海湖位于东亚季风、西风环流和青藏高原季风交汇以及半干旱、干旱区的关键过渡带, 是维系青藏高原东北部生态安全的重要水体^[25]。独特的地理位置使青海湖响应气候变化敏感, 成为研究全球气候变化的理想场所^[26-27]。在气候变化和人类活动的共同作用下, 自 2004 年以来, 青海湖呈现持续扩张趋势, 据统计, 2004–2018 年间, 青海湖面积增加 274.36 km², 增加速率达 16.36 km²/年^[28]。受到布哈河流域的影响, 青海湖西部湖区较南、北湖区扩张程度更为显著, 近 20 年来, 共扩张 33.53 km², 2010 年以后扩张速度超过 3 km²/年^[29]。位于青海湖西部湖区的鸟岛和铁布卡湾, 2004 年以来年均岸线推进距离均在 1 km 以上, 年最大推进距离鸟岛达 4 km, 铁布卡湾达 2.5 km^[30]。

1.2 样品采集

本研究选取扩张较为显著的青海湖西岸的鸟岛和铁布卡湾地区为研究区域, 于 2021 年 6 月垂直湖泊扩张带进行样品采集(图 1、表 1)。选取距离湖面不同高度土壤(-1.5、-0.5 m)和岸边不同水深表层沉积物(0.5、2、5 m)及湖心表层沉积物(17、27 m)进行采集, 每个深度均选取

3个不同位置进行采集，每个位置附近再随机选择3个样点作为生物重复。本研究用土壤与沉积物水深(土壤水深表示为负数)从小到大的变化来表征岸边土壤被淹水转变为沉积物的过程。其中，距离湖面高1.5 m和0.5 m的土壤样品为土壤相，对应未淹没土壤，样品编号定义为S1、S2；岸边0.5、2、5 m的沉积物样品为过渡相，对应土壤向沉积物转变过程中的中间状态，样品编号定义为E0、E6、E17；湖心17、27 m的沉积物样品为沉积物相，对应永久淹没的沉积物，样品编号定义为D1、D2(图1，表1)。土壤及沉积物样品的采集过程均遵循无菌操作，并在运输过程中全程采用干冰低温保存，后续分析在中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质国家重点实验室进行，其中，湖心表层沉积物的同一水深的样品在实验前进行了混合处理。

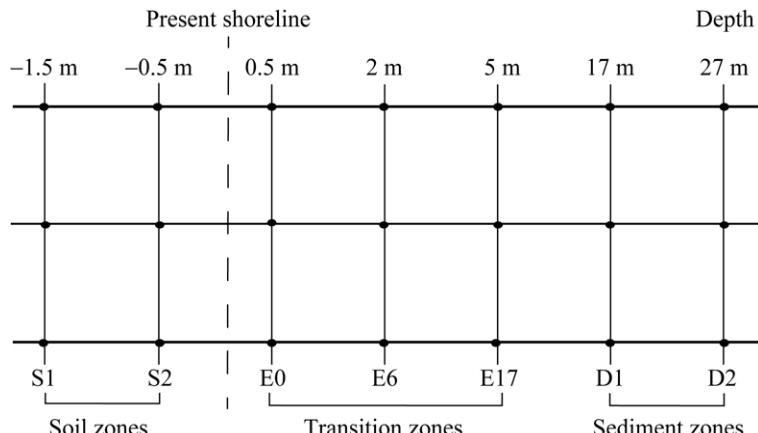


图1 青海湖岸带土壤与沉积物采样点与水深关系示意图

Figure 1 Schematic diagram showing the relationship between soil and sediment sampling sites and corresponding water depth in the coastal zone of Qinghai Lake.

表1 青海湖岸带采样点位置信息

Table 1 GPS locations of the sampling sites in the coastal zone of Qinghai Lake

Sample groups	Sample ID	Longitude (°E)	Latitude (°N)
Soil zones	S1-1	99.837 2	36.996 6
	S1-2	99.611 1	36.951 5
	S1-3	99.640 6	36.891 5
	S2-1	99.839 7	36.994 9
	S2-2	99.612 9	36.949 7
	S2-3	99.641 0	36.891 7
Transition zones	E0-1	99.842 4	36.992 9
	E0-2	99.615 9	36.948 1
	E0-3	99.641 3	36.891 8
	E6-1	99.851 3	36.985 2
	E6-2	99.621 8	36.944 7
	E6-3	99.642 3	36.892 3
	E17-1	99.862 2	36.973 8
	E17-2	99.636 2	36.941 9
	E17-3	99.643 7	36.892 8
Sediment zones	D1-1	99.875 6	36.951 1
	D1-2	99.654 4	36.923 9
	D1-3	99.648 7	36.893 2
	D2-1	100.069 8	36.917 4
	D2-2	100.034 4	36.857 5
	D2-3	100.160 6	36.814 6

1.3 地球化学参数测试

采用水土振荡提取法^[31-32]对土壤、沉积物样品的人工孔隙水进行提取，使用便携式盐度计(上海三信仪表厂)和 SX711 型便携式 pH 计对人工孔隙水的盐度、pH 进行测试。将人工孔隙水通过 0.7 μm GF/F 玻璃纤维滤膜(Whatman)过滤，所得滤液使用总有机碳分析仪(Elementar)测定其 DOC 含量。TOC 和总氮(total nitrogen, TN)含量使用全自动有机元素分析仪(Elementar)测定，样品均经过酸化处理后再上机测试。

酸梯度水解^[11]是对不同化学稳定性的有机碳组分进行分离，用不同浓度的硫酸对样品中的有机碳进行消解，从而分离样品中的不同稳定性有机碳组分。操作步骤为：将研磨至粉末状态的冻干沉积物置于消解管中，加入 2.5 mol/L H₂SO₄ 溶液，105 °C 消解 30 min，收集消解后产生的溶解态组分，定义为活跃碳库 I (OCP1)；将初步水解后的残渣烘干、研磨，向其中加入 13 mol/L H₂SO₄ 溶液，室温振荡过夜，用去离子水将其稀释至 1 mol/L，105 °C 消解 3 h，收集消解产生的溶解态组分，定义为活跃碳库 II (OCP2)；2 次消解后的残渣定义为惰性碳库(OCP3)。OCP1 和 OCP2 组分使用总有机碳分析仪(Elementar)测定其有机碳含量，OCP3 组分使用全自动有机元素分析仪(Elementar)测定其有机碳含量。

采用连二硫酸盐-柠檬酸盐-重碳酸盐(dithionite citrate bicarbonate, DCB)法^[16,33]对活性金属结合态有机碳组分进行分离。操作步骤为：精确称取 2 份过 0.2 mm 筛且仔细研磨后的冻干样品，分别为实验组和对照组，向实验组和对照组中分别加入柠檬酸钠-重碳酸钠溶液和氯化钠-重碳酸钠溶液，振荡摇匀后 80 °C 水浴加热 15 min；然后分别向实验组和对照组中加入连二亚硫酸钠和氯化钠固体粉末，再次振荡摇匀后 80 °C 水浴加热 15 min；通过多次离心，并加入

氯化钠溶液洗涤后，收集实验组和对照组提取后的残渣，酸化处理后使用全自动有机元素分析仪(Elementar)测试其有机碳含量，二者差值为活性金属结合态有机碳(OC_d)含量。

采用湿筛分离法^[34-35]，通过 53 μm 孔径筛对颗粒态有机碳、矿物结合态有机碳组分进行湿筛分离。操作步骤为：向研磨后的冻干样品中加入六偏磷酸钠溶液作为分散剂并置于摇床上振荡，将分散后的样品漂洗至筛面，用去离子水冲洗筛面，并横向、纵向晃动，使粒径<53 μm 的颗粒全部通过筛面；分别收集通过筛面(粒径<53 μm, MAOC)和残留在筛面上(粒径>53 μm, POC)的颗粒，经烘干、研磨、酸化后使用全自动有机元素分析仪(Elementar)测定其有机碳含量。

1.4 土壤和沉积物 DNA 提取、PCR 扩增和高通量测序

无菌称取 0.25 g 样品，使用 ALFA-Soil DNA Extraction Mini Kit 试剂盒(广东美格基因科技有限公司)进行土壤和沉积物样品的 DNA 提取。采用带 barcode 标记的通用高通量测序 V4 区引物 515F (5'-GTGYCAGCMGCCGCGTAA-3')/806R (5'-CCGGACTACHVGGGTWTCTAAT-3') 对 细菌 16S rRNA 基因进行 PCR 扩增。PCR 产物使用 1.5% 的琼脂糖进行凝胶电泳检验其片段长度和浓度，并使用 DNA Gel Extraction Kit 凝胶提取试剂盒(Axygen)进行回收并纯化。借助 NanoDrop 2000 (Axygen)对纯化产物进行 DNA 浓度检测，最后在 Illumina NovaSeq 6000 平台上进行高通量测序(广东美格基因科技有限公司)。

1.5 测序数据分析

Illumina 测序产生的双端原始序列使用 QIIME2 软件(<http://www.qiime2.org/>)进行筛选和质量过滤。筛选过滤后的 16S rRNA 基因高质量序列，使用 USEARCH (<http://www.drive5.com/usearch/>) 对所有样品进行物种分类单元(operational

taxonomic unit, OTU)的聚类^[36], 将≥97%相似度阈值的序列归为同一物种分类单元, 其代表性物种划分通过 SILVAv138 数据库中的参考序列比对得到。在进行下游分析之前, 对每个样品的特征表以最低序列数进行均一化处理并去除单一序列。借助 R 语言中的“vegan”程序包计算 α 多样性指数。

1.6 统计分析

本研究中的线性拟合和群落组成相对丰度柱状图通过软件 Microsoft Excel 2019 实现, 不同样点间环境因子的聚类分析通过软件 PAST 3.3 实现^[37]。其他统计分析通过软件 R 4.1.3 及其相关的程序包实现。使用“vegan”包对不同扩张阶段土壤、沉积物的细菌群落进行非度量多维标度分析 (non-metric multidimensional scale analysis, NMDS), 由此来证实不同样点间环境因子及细菌群落的差异性。采用典型对应分析 (canonical correlation analysis, CCA) 探究环境因子对微生物群落结构的影响, 使用“vegan”程序包中的“ordiR2step”函数进行前向选择, 影响显著($P<0.05$)的环境因子被筛选出来^[38]。通过方差分解分析(variance partitioning analysis, VPA)来

量化环境因子对不同样点微生物群落组成的相对贡献, 具体采用“vegan”包中的“varpart”函数进行分析。此外, 在进行环境因子及 α 多样性分布、优势群落组成、环境因子聚类等分析时, 不同样点的平行重复数据均进行了统一平均处理。

1.7 登录序列号

本项研究所产生的测序数据已经上传至组学原始数据归档库(genome sequence archive, GSA), 序列号为 CRA010909。

2 结果与分析

2.1 青海湖岸带土壤和沉积物的地球化学特征分布规律

本研究中青海湖岸带土壤与沉积物不同样点的地球化学参数信息具体如表 2。土壤和沉积物的理化性质(pH、盐度)响应湖泊扩张变化明显。岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, pH 变化范围为 8.65–9.09, pH 值持续升高, 从弱碱性至碱性变化; 盐度变化范围为 1.34–3.30 g/L, 从岸边到湖心垂直扩张带呈持续下降趋势。青海湖不同扩张阶段土壤和沉积物的营养

表 2 青海湖岸带土壤与沉积物不同样点的地球化学参数信息

Table 2 Geochemical properties in the studied soils and sediments of the coastal zone in Qinghai Lake

Sample ID	S1	S2	E0	E6	E17	D1	D2
pH	8.65±0.40a	8.78±0.30a	8.84±0.16a	8.99±0.11a	9.00±0.11a	9.09±0.03a	8.98±0.01a
Sal (g/L)	3.30±2.13a	1.95±0.71a	1.34±0.54a	1.72±0.32a	2.00±0.12a	1.42±0.01a	1.62±0.01a
TOC (mg/g)	29.0±22.4ab	32.0±22.2ab	50.3±29.1a	34.2±11.7ab	12.1±4.0b	22.5±1.3ab	32.1±2.2ab
TN (mg/g)	2.65±1.60a	2.94±1.89a	4.66±2.67a	3.83±1.32a	1.71±0.57a	2.96±0.23a	3.87±0.40a
C/N	9.95±1.89a	10.11±1.95a	10.50±1.11ab	8.93±0.17ab	7.05±0.45b	7.59±0.24ab	8.33±0.49ab
DOC (mg/L)	63.2±24.0b	36.6±22.5ab	14.0±6.0a	20.4±6.7a	25.4±6.9ab	10.0±2.1a	14.2±0.9ab
OCP1 (%)	38.8±19.8a	39.7±9.5a	32.4±8.8a	25.1±6.2a	39.3±15.4a	33.6±1.9a	24.8±5.1a
OCP2 (%)	4.7±2.4a	4.8±1.4a	4.4±3.2a	6.2±3.9a	8.4±2.4a	4.8±0.8a	8.5±0.9a
OCP3 (%)	56.5±17.9a	55.5±9.5a	63.2±9.8a	68.7±7.9a	52.4±15.4a	61.7±1.8a	66.8±5.6a
OC _d (%)	31.5±11.7a	31.6±22.7a	32.7±19.1a	29.9±20.3a	18.8±15.5a	18.5±4.1a	30.6±1.0a
POC (%)	23.6±10.4ab	26.5±15.4ab	36.1±11.2a	35.5±6.4a	22.8±11.1ab	9.9±1.2ab	4.7±1.1b
MAOC (%)	76.4±10.4ab	73.5±15.4ab	63.9±11.2a	64.5±6.4a	77.2±11.1ab	90.1±1.2ab	95.3±1.1b

The value is mean±standard deviation; Different lowercase letters in the same lines indicate significant differences ($P<0.05$).

水平(TOC、DOC、TN)整体呈现波折变化趋势。岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, TOC 含量变化范围为 12.06–50.25 mg/g, TN 含量变化范围为 1.71–4.66 mg/g, 二者变化趋势大致相同, 均表现为先升高再降低再升高的变化趋势, 在 E0 处最高, 在 E17 处最低, 同时二者在过渡相中的平均含量要略高于其余两相。DOC 从岸边到湖心垂直湖泊扩张带呈下降趋势, 变化范围为 10.04–63.21 mg/L。随着水位上升, 岸带土壤、沉积物的 C/N 值变化范围为 7.05–10.50, 整体变化幅度不大, 且在岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, C/N 比值整体呈现小幅度下降趋势。

从化学组成的角度将有机碳分为活跃碳库(OCP1、OCP2)、惰性碳库(OCP3)等不同化学稳定性组分, 从赋存状态的角度将有机碳分为活性金属结合态有机碳(OC_d)、颗粒态有机碳(POC)、矿物结合态有机碳(MAOC)等不同赋存状态有机碳组分, 这些不同类型有机碳组分的含量响应湖泊扩张的变化规律也不尽相同。在

所有样点中, OCP3(约 63%)及 OCP1(约 31%)组分是有机碳库的主要贡献者, 活跃碳库含量(约 37%)显著低于惰性碳库含量(约 63%)。岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, 不同化学稳定性组分的相对含量有明显变化, 具体如图 2A 所示。青海湖不同扩张阶段样点中 OC_d 含量分布如图 2B 所示, 平均含量为 31%, 岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, OC_d 含量整体呈小幅度下降趋势。不同样点 POC 及 MAOC 含量分布如图 2C 所示, 结果表明 MAOC 含量(约 77%)高于 POC 含量(约 23%)。岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, POC 含量整体呈下降趋势, 而 MAOC 含量则表现为持续上升的趋势, 且 MAOC 在沉积物相(D1、D2)中的平均含量 90%以上。

本研究用土壤与沉积物水深变化(土壤水深表示为负数)表征岸边土壤被淹水转变为沉积物的过程。将环境因子与水深进行线性拟合, 结果如图 3 所示。结果表明, 水深对土壤与沉积物的

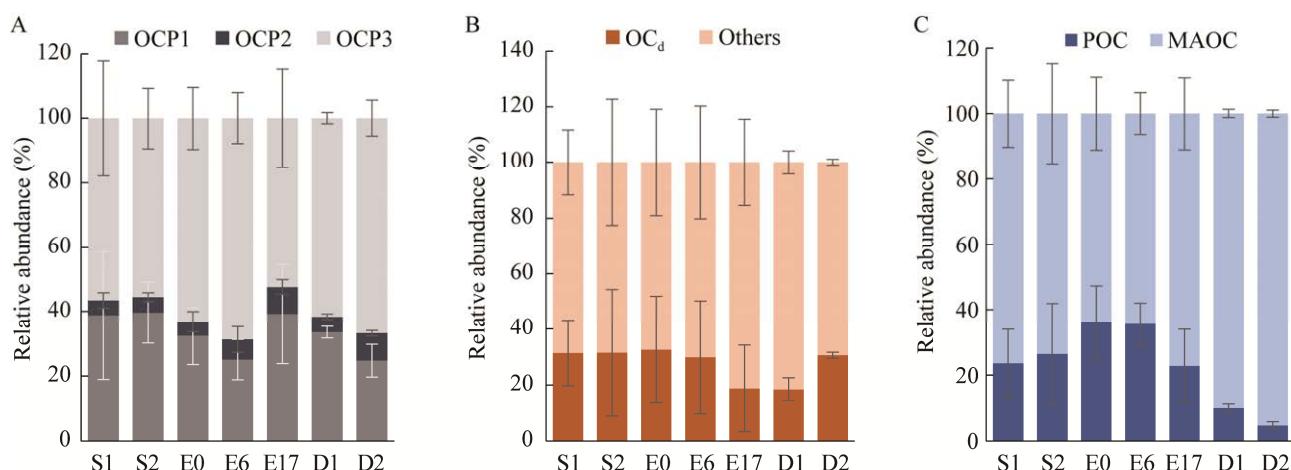


图 2 青海湖岸带土壤与沉积物不同样点间的有机碳组分构成

Figure 2 Chemical composition of organic carbon in the studied soils and sediments of the coastal zone in Qinghai Lake. A: Composition of different chemically stable components. B: Composition of active metal-bound organic carbon components. C: Composition of particulate organic carbon and mineral associated organic carbon components.

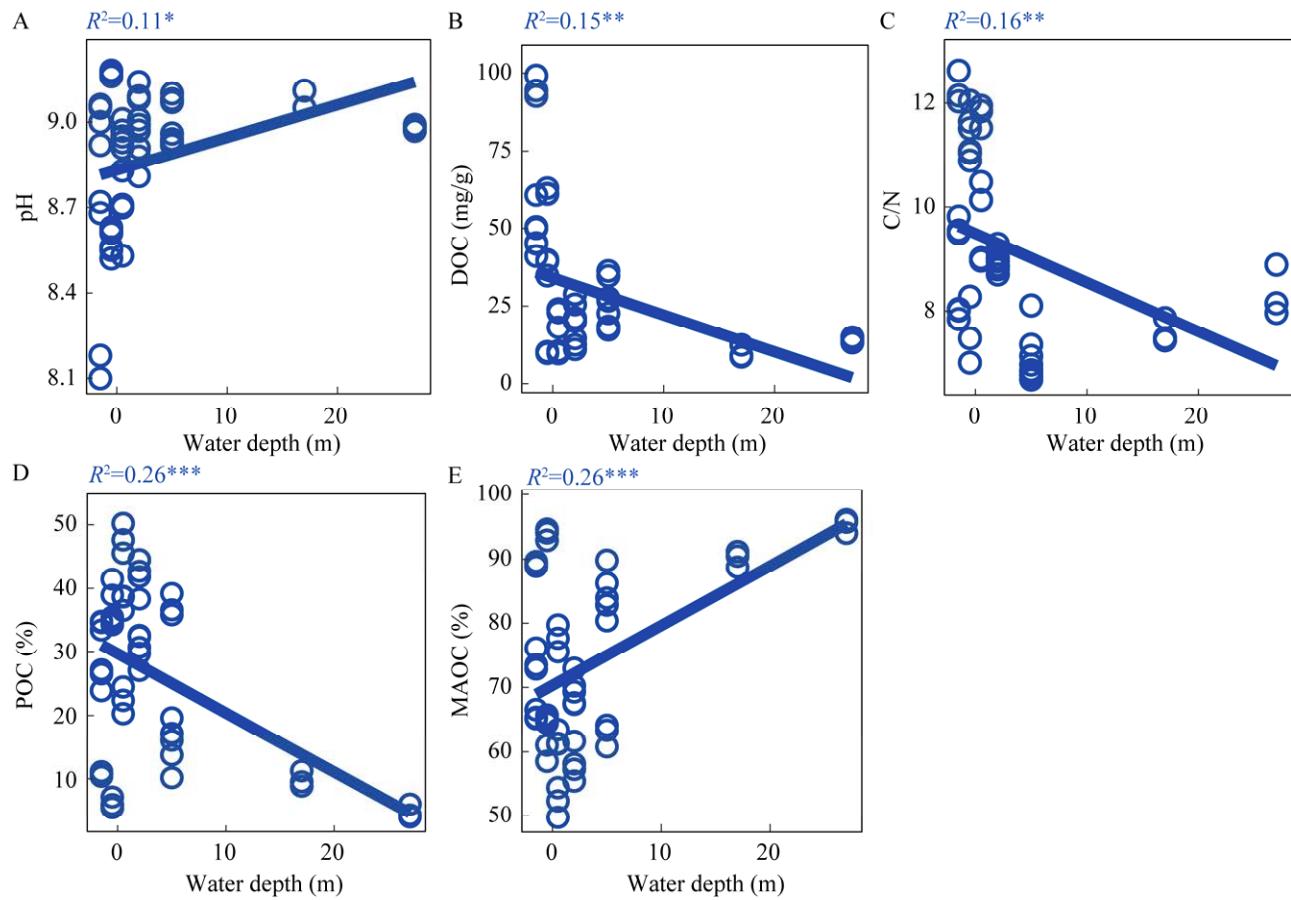


图3 青海湖岸带土壤、沉积物不同样点地化特征与水深的线性拟合

Figure 3 Linear fitting of geochemical characteristics and sampling water depth in the studied soils and sediments of the coastal zone in Qinghai Lake. A: pH. B: DOC. C: C/N. D: POC. E: MAOC. Significance levels are denoted as follows: *: $0.01 < P < 0.05$; **: $0.001 < P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

pH、C/N值、DOC、POC、MAOC含量有显著影响，随着水位上升，岸边被淹没土壤的pH、MAOC含量显著升高，C/N值、DOC、POC含量显著下降。由此说明，青海湖湖泊扩张导致的生境转变确实会显著影响岸带土壤与沉积物的理化性质(pH)、营养水平(DOC)和有机碳质量(C/N、POC、MAOC)。

青海湖岸带土壤与沉积物不同样点环境因子的聚类分析显示(图4)，土壤(S1、S2)、过渡区(E0、E6、E17)、沉积物(D1、D2)三个生境分别聚类，证实了湖泊扩张导致的生境转变过程确实会引起环境因子的明显变化，也说明本研究样点设置合理。

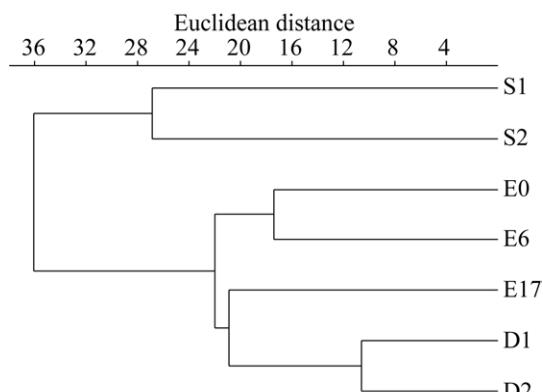


图4 青海湖岸带土壤与沉积物不同样点环境因子的聚类分析

Figure 4 Cluster analysis of environmental factors of the studied soils and sediments in the coastal zone of Qinghai Lake.

2.2 青海湖岸带土壤和沉积物不同样点的细菌群落分布规律

对青海湖岸带土壤与沉积物不同样点的 16S rRNA 基因高通量数据进行分析和处理后, 在所有样品中, 共获得 5 414 088 条高质量序列, 平均每个样品有 106 158 条高质量序列, 总体可归属于 71 808 个 OTUs。这些序列分属于 71 个门、167 个纲、749 个属。研究结果表明, 湖泊扩张导致的生境转变过程中, 土壤与沉积物样品的细菌群落中所观察到的 OTU 数量变化范围为 1 111–1 652, Shannon 多样性指数变化范围为 5.0–6.2, Simpson 均匀度指数的变化范围为 0.96–0.99, 所观察到的 OTU 数量和 Shannon 多样性指数在刚淹没的 E0 位点处最高。将岸带土壤与沉积物不同样点 α 多样性指数与水深作线性拟合, 结果如图 5 所示。结果表明, 水深对土壤与沉积物细菌群落中的 OTU 数量、Shannon 多样性指数有显著影响, 随着水位上升, 岸边被淹没土壤的细菌群落多样性显著下降。

青海湖不同扩张阶段样品中优势细菌类群有较大差异(图 6)。其中, 土壤生境 S1、S2 的优势类群均为拟杆菌纲(*Bacteroidia*, 占 38%、29%); E0 样点的优势类群为 γ 变形菌纲

(*Gammaproteobacteria*, 占 15%), E6 样点的优势类群为拟杆菌纲(*Bacteroidia*, 占 21%), E17 样点的优势类群为 γ 变形菌纲(*Gammaproteobacteria*, 占 17%), 过渡相 E0、E6、E17 的优势类群为拟杆菌纲和 γ 变形菌纲; 沉积物相 D1、D2 的优势类群均为脱卤球菌纲(*Dehalococcoidia*, 占 26%、18%)。岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, 脱卤球菌纲(*Dehalococcoidia*)表现为持续上升趋势; 与之相反, 芽孢杆菌纲(*Bacilli*)、放线菌纲(*Actinobacteria*)、 α 变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)和拟杆菌纲(*Bacteroidia*)表现为持续下降趋势; 微酸菌纲(*Acidimicrobia*)、脱硫杆菌纲(*Desulfobacteriia*)、脱硫叶菌纲(*Desulfobulbia*)和厌氧蝇菌纲(*Anaerolineae*)则表现为先上升再下降的变化趋势, 在过渡生境内占据明显优势; 而 γ 变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)在所有样点中基本保持不变。

对青海湖不同扩张阶段土壤、沉积物细菌群落进行非度量多维标度分析(NMDS), 将样点分为土壤、过渡、沉积物 3 组, 其结果具有解释意义(stress=0.108), 如图 7 所示。进一步证实湖泊扩张导致的生境转变过程确实会引起细菌群落结构的变化, 不同生境样点的细菌群落组成存在差异。

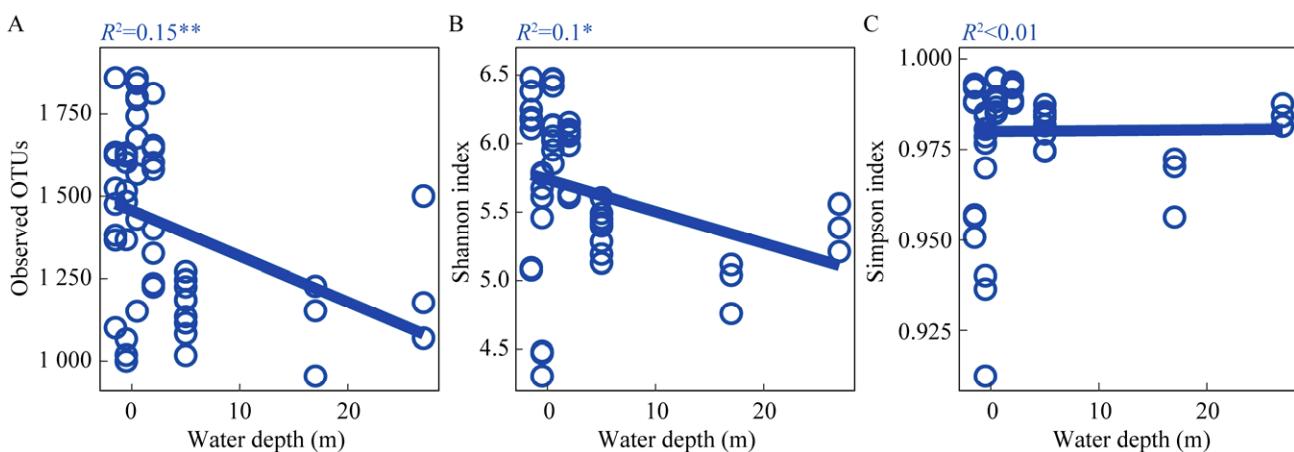


图 5 青海湖岸带土壤与沉积物不同样点中细菌群落的 α 多样性指数与样点水深的线性拟合

Figure 5 Linear fitting of alpha diversity indices of the bacterial communities and sampling water depth in the studied soils and sediments of the coastal zone in Qinghai Lake. A: The observed distribution of OTU number. B: Shannon index. C: Simpson evenness index. Significance levels are denoted as follows: *: $0.01 < P < 0.05$; **: $0.001 < P < 0.01$.

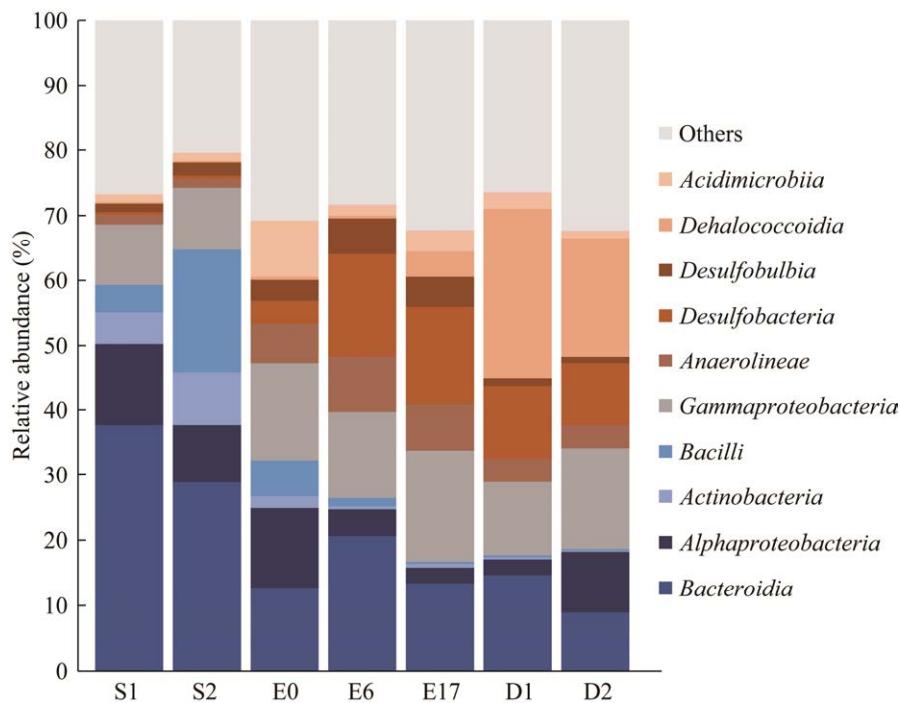


图 6 青海湖岸带土壤与沉积物不同样点中的细菌群落组成图(相对丰度排序前十的纲)

Figure 6 Composition of bacterial communities of the studied soils and sediments in coastal zone of Qinghai Lake expansion zone (top ten classes in their relative abundance).

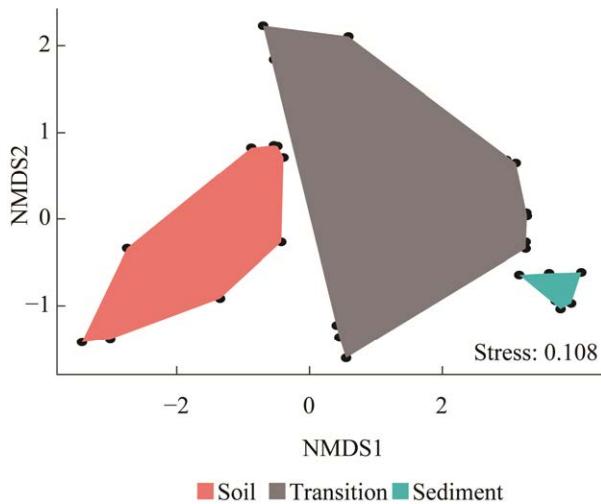


图 7 青海湖岸带土壤与沉积物不同样点中细菌群落的非度量多维标度分析(NMDS)

Figure 7 Non-metric multidimensional scaling of the bacterial communities in the soils and sediments of the coastal zone in Qinghai Lake.

2.3 环境因子对青海湖岸带土壤和沉积物不同样点的细菌群落结构的影响

将所观察到的 OTU 数量及 Shannon 多样性指数与活性金属结合态有机碳(OC_d)含量作线性拟合, 结果表明二者均与 OC_d 含量呈显著正相关($P<0.01$)关系, 具体如图 8 所示。通过排序分析中的典范对应分析(CCA)和方差分解分析(VPA)进一步探究环境因子对细菌群落结构的影响及其相对贡献。CCA 分析结果显示(图 9A), 土壤生境、过渡生境、沉积物生境的样点沿坐标轴分别聚集分布; 经过前向选择, 理化性质(pH、盐度)、营养水平(TOC、DOC、TN 含量), 有机碳质量(C/N 值及 OCP2、OCP3、MAOC 含量)对青海湖岸带土壤与沉积物不同样点的细菌群落结构有显著影响($P<0.05$)。其中, C/N 值对土壤生境细菌群落结构有较强的积极影响, pH 值

对过渡生境细菌群落结构有较强的积极影响，此外，MAOC、OCP2 与 TOC 含量也对群落结构有较为突出的影响。为了进一步量化不同类型环境因子的相对贡献，将理化性质(pH、盐度)、营养水平(TOC、DOC、TN 含量)、有机碳质量(C/N 值及 OCP2、OCP3、MAOC 含量)等环境因子分组进行 VPA 分析。结果显示(图 9B)，

共有 49% 的群落结构差异可以被测量变量解释。其中，理化性质、营养水平和有机碳质量对青海湖岸带土壤与沉积物不同样点细菌群落结构差异的解释贡献分别为 10%、13%、11%，三者对群落结构的影响贡献大致相同。此外，有 51% 的群落结构差异无法用本研究中测量的变量来解释。

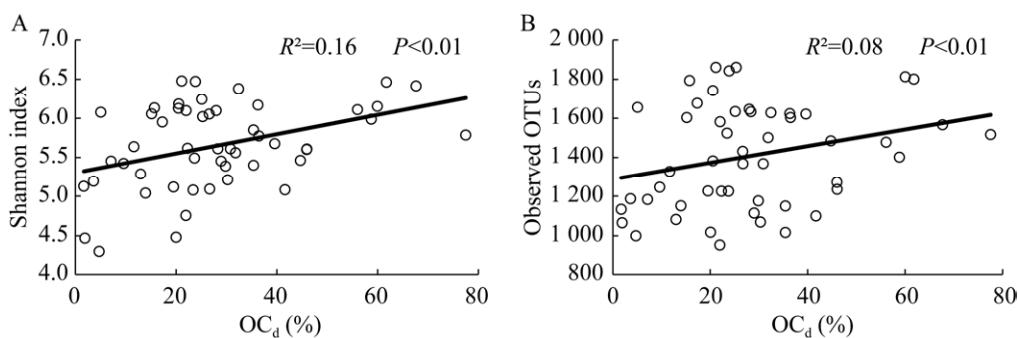


图 8 青海湖岸带土壤与沉积物不同样点中细菌群落的多样性指数与活性金属结合态有机碳相对含量的关系

Figure 8 Relationship between the diversity indices of the prokaryotic microbial community and the relative content of active metal-bound organic carbon in the studied soils and sediments in the coastal zone of Qinghai Lake. A: Abundance of the observed OTUs. B: Shannon index.

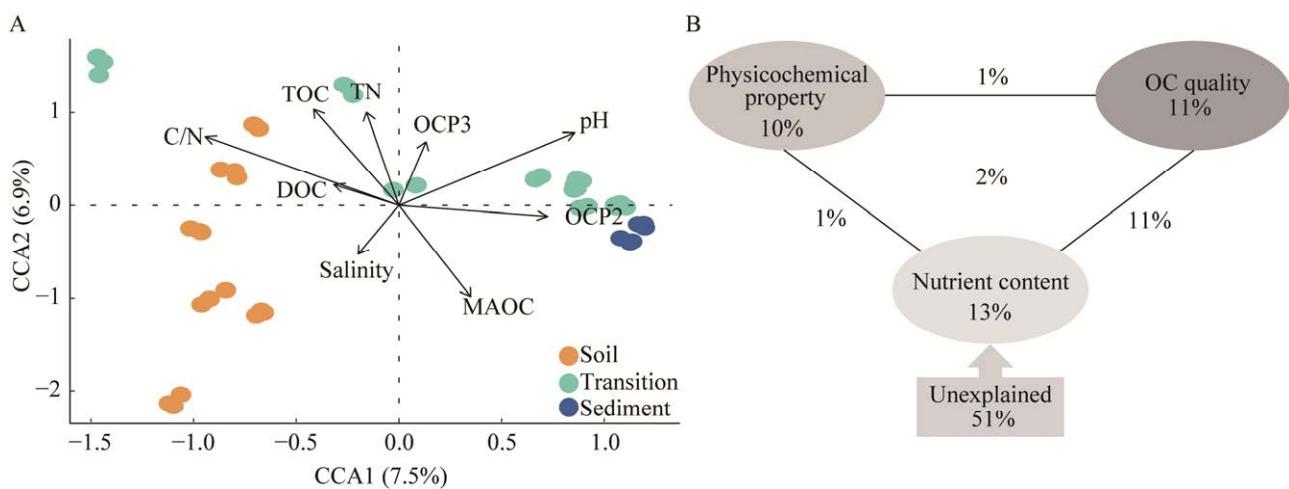


图 9 青海湖岸带土壤与沉积物中细菌群落与环境因子的相关性

Figure 9 Correlation between the prokaryotic community and the environmental factors of the studied soils and sediments in the coastal zone of Qinghai Lake. A: Results of canonical correspondence analysis (CCA). B: Results of variance decomposition analysis (VPA).

3 讨论

3.1 青海湖岸带土壤和沉积物不同样点的地球化学特征

本研究表明青海湖水位上升导致的生境转变过程对岸带土壤与沉积物的理化性质、营养水平、有机碳类型有显著影响。据前人研究^[2], 土壤 pH 随土壤含水量的增加而升高, 淹水土壤的 pH 往往高于未淹水土壤, 这与本研究结果一致。这可能是由于淹水伴随着氧化还原电位的迅速降低, 土壤在厌氧条件下形成还原性金属碳酸盐, 呈碱性且溶解性大, 进而导致 pH 的升高^[3]。

本研究选择 3 种有机碳分离手段, 从化学组成、赋存状态 2 个角度对青海湖岸带土壤与沉积物不同样点的有机碳进行分离。结果表明, OCP1 和 OCP3 组分在有机碳库中整体占据优势地位, 这与前人研究结果相似^[11], 原因可能与土壤植被类型有关, 长时间的淹水条件会改变土壤植被类型和植物凋落物的降解能力, 从而影响有机碳输入的数量和质量, 进而改变不同有机碳库的相对丰度^[39-41]。本研究中青海湖不同扩张阶段样点中 OC_d 含量(31%)与前人在沉积物和高地土壤中的研究一致(15%–38%)^[42-43]。岸边土壤被淹水后向沉积物生境转变过程中, 随着水位上升, POC 含量显著降低, 而 MAOC 含量显著升高, 这可能是因为土壤生境内植物源有机碳输入较过渡生境与沉积物生境更多, 而植物凋落物等动植物残体已被证实是 POC 的主要组成成分^[14,44], 因此 POC 与 MAOC 含量响应湖泊扩张的变化规律是合理的。

3.2 青海湖岸带土壤和沉积物的细菌群落特征

本研究表明, 岸带土壤与沉积物的细菌群落 α 多样性, 例如所观察到的 OTU 数量和 Shannon 多样性指数, 随着水位升高, 整体呈下降趋势。已有研究证实, 淹水造成的缺氧条件将影响土壤

特性及其生态系统, 水饱和土壤的细菌群落多样性会显著降低^[45-46], 这与本研究的结果一致。造成这种变化的一个可能的原因是淹水改变了土壤的氧化还原条件, 从而改变了电子受体和供体对微生物生长和功能的影响, 进而导致了微生物多样性的变化^[46]。所观察到的 OTU 数量和 Shannon 多样性指数在刚淹没的 E0 位点处最高, 可能是因为土壤在淹没初期, 面对环境变化, 细菌群落正处于适应期且还未经历此消彼长的变化过程, 而此时盐水入侵引入了新的有机质和微生物菌群, 从而在短期内促进了微生物群落的繁荣发展。此外, 有机碳赋存状态可能与 α 多样性的变化相关, 线性拟合显示, 活性金属结合态有机碳(OC_d)含量与所观察到的 OTU 数量及 Shannon 多样性指数呈显著正相关($P<0.01$)关系。而在岸边土壤被淹水后向沉积物生境的转变过程中, OC_d 含量整体呈下降趋势且同样在 E0 样点处保持较高水平, 由此推测 OC_d 含量的降低是导致微生物多样性降低的原因之一。

青海湖不同水深样点的细菌群落结构有明显差异, 这说明淹水导致的生境转变过程确实会影响细菌群落组成。淹水改变了土壤环境的氧化还原电位, 使其从好氧环境向厌氧环境过渡, 前人研究表明, 迄今为止脱卤球菌纲(*Dehalococcoidia*)只包含 3 个能进行严格厌氧呼吸的菌属, 属于专性厌氧菌纲^[47], 而本研究表明脱卤球菌纲(*Dehalococcoidia*)是沉积物生境的优势类群, 其相对丰度在土壤生境向沉积物生境转变过程中表现为上升趋势, 符合其微生物学特性。

3.3 环境因子对青海湖岸带土壤和沉积物细菌群落结构的影响

本研究表明, pH、盐度等理化参数对细菌群落结构有显著影响, 这与前人研究结果一致^[48-50]。青海湖岸带土壤与沉积物不同样点的盐度、pH

有明显差异，环境中盐度、pH 的变化会显著影响微生物代谢酶活性，从而影响微生物相对丰度，进而改变整体的微生物群落组成^[50-51]。同时，结果表明 TOC、TN 等营养水平参数是导致不同样点细菌群落差异的重要环境因子。碳、氮是生物体的重要营养元素，多项研究已证明有机碳含量和氮含量对微生物生长繁殖及多样性有显著影响^[52-54]。

此外，OCP2 与 MAOC 的含量、C/N 值 3 种表征有机碳质量的环境因子对细菌群落结构有显著影响，这些环境因子同样在不同样点间有明显区别。结果表明，土壤和沉积物中的易降解组分 OCP2 对细菌群落结构有显著影响($P<0.05$)，这与前人研究结论一致^[55]。这可能暗示了半纤维素、淀粉等易降解组分是青海湖岸边土壤及沉积物中微生物生长繁殖的重要利用底物，其含量的变化会影响偏好类群的丰度变化，从而影响整体细菌群落结构^[12-13,56]。本研究中细菌群落结构同样受到 MAOC 含量的显著影响，这可能是因为当有机碳与矿物形成复合体时，矿物的物理化学保护作用可以显著影响有机碳的降解过程及其稳定性^[15]，从而影响微生物的底物利用效率，进而导致微生物相对丰度发生变化。本研究发现 C/N 值也是影响细菌群落结构的重要环境因子，有研究发现，土壤 C/N 值的变化在一定程度上会改变微生物对碳的需求，低 C/N 值可能会诱导微生物分泌碳水解酶，以获得可利用的营养源，对微生物生长代谢产生影响，由此推测 C/N 值可能因此影响微生物相对丰度，进而改变整体群落结构^[8,57]。此外，值得注意的是，方差分解分析(VPA)结果显示有 51% 的群落结构差异无法用本研究中测量的变量来解释，这说明仍有其他未测量的环境因素(如氧气含量、温度、矿物组成和磷含量等)同样对本研究中细菌群落结构有显著影响。

4 结论

本研究的主要结论如下：(1) 青海湖水位上升导致的生境转变对岸带土壤与沉积物的理化性质、营养水平、有机碳类型等地化特征产生显著影响。具体表现为，随着水位升高，岸带土壤与沉积物的 pH、MAOC 含量显著升高而 C/N 值、DOC、POC 含量显著下降。(2) 随着水位上升，被淹没土壤的细菌群落多样性下降且群落结构发生明显变化，并与环境因子变化密切相关。具体表现为，细菌群落 OTU 数量和 Shannon 多样性指数随着水位上升呈下降趋势；OC_d 含量与细菌群落多样性的变化密切相关；理化性质(pH)、营养水平(TOC 含量)、有机碳质量(C/N 值及 OCP2、MAOC 含量)是影响细菌群落结构的重要环境因子，且三者对细菌群落结构差异的影响贡献相当。综上所述，青海湖扩张显著影响了岸带土壤与沉积物的理化性质、营养水平及有机碳质量等地化特征，并重塑了细菌群落结构。

致谢

感谢青海湖国家级自然保护区管理局与中国科学院水生生物研究所青海湖高原湖泊湿地生态环境科学观测野外台站对采样工作的支持和帮助。

Acknowledgments

The authors are grateful to the sampling support and help from the Qinghai Lake National Nature Reserve Administration Bureau and the Field Station for Ecological and Environmental Science Observation of Plateau Lakes and Wetlands at Qinghai Lake, Chinese Academy of Sciences, Institute of Hydrobiology.

参考文献

- [1] WANG JD, SONG CQ, REAGER JT, YAO FF, FAMIGLIETTI JS, SHENG YW, MACDONALD GM, BRUN F, SCHMIED HM, MARSTON RA, WADA Y. Recent global decline in endorheic basin water storages[J]. *Nature Geoscience*, 2018, 11(12): 926-932.
- [2] 常超, 谢宗强, 熊高明, 储立民. 三峡水库蓄水对消落带土壤理化性质的影响[J]. *自然资源学报*, 2011, 26(7): 1236-1244.
- CHANG C, XIE ZQ, XIONG GM, CHU LM. The effect of flooding on soil physical and chemical properties of riparian zone in the Three Gorges Reservoir[J]. *Journal of Natural Resources*, 2011, 26(7): 1236-1244 (in Chinese).
- [3] 张金洋, 王定勇, 石孝洪. 三峡水库消落区淹水后土壤性质变化的模拟研究[J]. *水土保持学报*, 2004, 18(6): 120-123.
- ZHANG JY, WANG DY, SHI XH. Change of soil character after flooding in drawdown area of Three Gorges Reservoir[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2004, 18(6): 120-123 (in Chinese).
- [4] 唐罗忠, 生原喜久雄, 户田浩人, 黄宝龙. 湿地林土壤的 Fe^{2+} 、 Eh 及 pH 值的变化[J]. *生态学报*, 2005, 25(1): 103-107.
- TANG LZ, HAIBARA K, TODA H, HUANG BL. Dynamics of ferrous iron, redox potential and pH of forested wetland soils[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(1): 103-107 (in Chinese).
- [5] 焦坤, 李忠佩. 土壤溶解有机质的含量动态及转化特征的研究进展[J]. *土壤*, 2005, 37(6): 593-601.
- JIAO K, LI ZP. Advances in research on concentration and transformation of dissolved organic matter in soils[J]. *Soils*, 2005, 37(6): 593-601 (in Chinese).
- [6] MARTIN JC, MARK BD. Temperature and moisture effects on the production of dissolved organic carbon in a Spodosol[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(9): 1191-1199.
- [7] KALBITZ K, KNAPPE S. Influence of soil properties on the release of dissolved organic matter (DOM) from the topsoil[J]. *Zeitschrift fur Pflanzenernahrung und Bodenkunde*, 1997, 160(5): 475-483.
- [8] 张丹丹. 三峡水库消落区土壤有机碳动态格局与微生物学特征[D]. 北京: 中国科学院大学博士学位论文, 2020.
- ZHANG DD. Dynamic pattern and microbiological characteristics of soil organic carbon in water-fluctuating zone of Three Gorges Reservoir[D]. Beijing: Doctoral Dissertation of University of Chinese Academy of Sciences, 2020 (in Chinese).
- [9] 王媛华, 苏以荣, 李杨, 胡乐宁, 吴金水. 水田和旱地土壤有机碳周转对水分的响应[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(2): 266-274.
- WANG AH, SU YR, LI Y, HU LN, WU JS. Response of the turnover of soil organic carbon to the soil moisture in paddy and upland soil[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(2): 266-274 (in Chinese).
- [10] CHEN LY, LIU L, QIN SQ, YANG GB, FANG K, ZHU B, KUZYAKOV Y, CHEN PD, XU YP, YANG YH. Regulation of priming effect by soil organic matter stability over a broad geographic scale[J]. *Nature Communications*, 2019, 10: 5112.
- [11] ROVIRA P, VALLEJO VR. Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: an acid hydrolysis approach[J]. *Geoderma*, 2002, 107(1/2): 109-141.
- [12] HALL SJ, YE CL, WEINTRAUB SR, HOCKADAY WC. Molecular trade-offs in soil organic carbon composition at continental scale[J]. *Nature Geoscience*, 2020, 13(10): 687-692.
- [13] SCHAEFFER A, NANNIPIERI P, KÄSTNER M, SCHMIDT B, BOTTERWECK J. From humic substances to soil organic matter-microbial contributions. in honor of Konrad Haider and James P. Martin for their outstanding research contribution to soil science[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2015, 15(9): 1865-1881.
- [14] CAMBARDELLA CA, ELLIOTT ET. Particulate soil organic-matter changes across a grassland cultivation sequence[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1992, 56(3): 777-783.
- [15] WATSON JR, PARSONS JW. Studies of soil organo-mineral fractions[J]. *Journal of Soil Science*, 1974, 25(1): 1-8.
- [16] LALONDE K, MUCCI A, QUELLET A, GÉLINAS Y. Preservation of organic matter in sediments promoted by iron[J]. *Nature*, 2012, 483(7388): 198-200.
- [17] POSSINGER AR, ZACHMAN MJ, ENDERS A, LEVIN BDA, MULLER DA, KOURKOUTIS LF, LEHMANN J. Organo-organic and organo-mineral

- interfaces in soil at the nanometer scale[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 6103.
- [18] ARNDT S, JØRGENSEN BB, LAROWE DE, MIDDELBURG JJ, PANCOST RD, REGNIER P. Quantifying the degradation of organic matter in marine sediments: a review and synthesis[J]. *Earth-Science Reviews*, 2013, 123: 53-86.
- [19] BURD AB, FREY S, CABRE A, ITO T, LEVINE NM, LØNBORG C, LONG M, MAURITZ M, THOMAS RQ, STEPHENS BM, VANWALLEGHEM T, ZENG N. Terrestrial and marine perspectives on modeling organic matter degradation pathways[J]. *Global Change Biology*, 2016, 22(1): 121-136.
- [20] JANSSON JK, HOFMOCKEL KS. Soil microbiomes and climate change[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(1): 35-46.
- [21] JIANG HC, HUANG JR, LI L, HUANG LQ, MANZOOR M, YANG J, WU G, SUN XX, WANG BC, EGAMBERDIEVA D, PANOSYAN H, BIRKELAND NK, ZHU ZH, LI WJ. Onshore soil microbes and endophytes respond differently to geochemical and mineralogical changes in the Aral Sea[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 765: 142675.
- [22] MO YL, JIN F, ZHENG Y, BAOYIN T, HO A, JIA ZJ. Succession of bacterial community and methanotrophy during lake shrinkage[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2020, 20(3): 1545-1557.
- [23] SONG CQ, HUANG B, KE LH. Modeling and analysis of lake water storage changes on the Tibetan Plateau using multi-mission satellite data[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2013, 135: 25-35.
- [24] ZHANG GQ, CHEN WF, XIE HJ. Tibetan Plateau's Lake level and volume changes from NASA's ICESat/ICESat-2 and landsat missions[J]. *Geophysical Research Letters*, 2019, 46(22): 13107-13118.
- [25] 严德行, 朱宝文, 谢启玉, 邓永龙, 唐仲涛, 任得萍, 严玉霞, 王红莉, 周少龙. 环青海湖地区气温变化特征[J]. 气象科技, 2011, 39(1): 33-37.
YAN DX, ZHU BW, XIE QY, DENG YL, TANG ZT, REN DP, YAN YX, WANG HL, ZHOU SL. Characteristics of temperature variation in regions around Qinghai Lake[J]. *Meteorological Science and Technology*, 2011, 39(1): 33-37 (in Chinese).
- [26] 莫申国, 张百平, 程维明, 谭娅, 肖飞, 武红智. 青藏高原的主要环境效应[J]. 地理科学进展, 2004, 23(2): 88-96.
- MO SG, ZHANG BP, CHENG WM, TAN Y, XIAO F, WU HZ. Major environmental effects of the Tibetan Plateau[J]. *Progress in Geography*, 2004, 23(2): 88-96 (in Chinese).
- [27] CUI BL, XIAO B, LI XY, WANG Q, ZHANG ZH, ZHAN C, LI XD. Exploring the geomorphological processes of Qinghai Lake and surrounding lakes in the northeastern Tibetan Plateau, using multitemporal landsat imagery (1973–2015)[J]. *Global and Planetary Change*, 2017, 152: 167-175.
- [28] 祁苗苗, 姚晓军, 刘时银, 朱钰, 高永鹏, 刘宝康. 1973–2018年青海湖岸线动态变化[J]. 湖泊科学, 2020, 32(2): 573-586.
QI MM, YAO XJ, LIU SY, ZHU Y, GAO YP, LIU BK. Dynamic change of Lake Qinghai shoreline from 1973 to 2018[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2020, 32(2): 573-586 (in Chinese) .
- [29] 杨显明, 张鸽, 加壮壮, 宋欣怡, 王晓梅. 全球气候变化背景下青海湖岸线变化及其对社会经济影响[J]. 高原科学研究, 2021, 5(4): 1-9, 15.
YANG XM, ZHANG G, JIA ZZ, SONG XY, WANG XM. Study on the shoreline evolution of Qinghai Lake and its socio-economic impact under the background of global climate change[J]. *Plateau Science Research*, 2021, 5(4): 1-9, 15 (in Chinese) .
- [30] 王大钊. 基于GEE的青海湖近30年水量变化遥感分析[D]. 西安: 西北大学硕士学位论文, 2020.
WANG DZ. Remote sensing analysis of water quantity change in Qinghai Lake in recent 30 years based on GEE[D]. Xi'an: Master's Thesis of Northwest University, 2020 (in Chinese).
- [31] 李璐璐, 江韬, 闫金龙, 郭念, 魏世强, 王定勇, 高洁, 赵铮. 三峡库区典型消落带土壤及沉积物中溶解性有机质(DOM)的紫外-可见光谱特征[J]. 环境科学, 2014, 35(3): 933-941.
LI LL, JIANG T, YAN JL, GUO N, WEI SQ, WANG DY, GAO J, ZHAO Z. Ultraviolet-visible (UV-vis) spectral characteristics of dissolved organic matter (DOM) in soils and sediments of typical water-level fluctuation zones of Three Gorges Reservoir areas[J]. *Environmental Science*, 2014, 35(3): 933-941 (in Chinese).
- [32] OHNO T, FERNANDEZ IJ, HIRADATE S, SHERMAN JF. Effects of soil acidification and forest

- type on water soluble soil organic matter properties[J]. *Geoderma*, 2007, 140(1/2): 176-187.
- [33] CHEN CM, DYNES JJ, WANG J, SPARKS DL. Properties of Fe-organic matter associations via coprecipitation versus adsorption[J]. *Environmental Science & Technology*, 2014, 48(23): 13751-13759.
- [34] LUGATO E, LAVALLEE JM, HADDIX ML, PANAGOS P, COTRUFO MF. Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated soil organic matter[J]. *Nature Geoscience*, 2021, 14(5): 295-300.
- [35] LAVALLEE JM, SOONG JL, COTRUFO MF. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 261-273.
- [36] EDGAR RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [37] HAMMER O, HARPER D, RYAN P. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis version 2.09[J]. *Palaeontologia Electronica*, 2001, 4(1): 4-9.
- [38] BLANCHET FG, LEGENDRE P, BORCARD D. Forward selection of explanatory variables[J]. *Ecology*, 2008, 89(9): 2623-2632.
- [39] AMENDOLA D, MUTEMA M, ROSOLEN V, CHAPLOT V. Soil hydromorphy and soil carbon: a global data analysis[J]. *Geoderma*, 2018, 324: 9-17.
- [40] BAI YF, MA LN, DEGEN AA, RAFIQ MK, KUZYAKOV Y, ZHAO JX, ZHANG R, ZHANG T, WANG WY, LI XG, LONG RJ, SHANG ZH. Long-term active restoration of extremely degraded alpine grassland accelerated turnover and increased stability of soil carbon[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26(12): 7217-7228.
- [41] PANDEY D, AGRAWAL M, SINGH BOHRA J, ADHYA TK, BHATTACHARYYA P. Recalcitrant and labile carbon pools in a sub-humid tropical soil under different tillage combinations: a case study of rice-wheat system[J]. *Soil and Tillage Research*, 2014, 143: 116-122.
- [42] SHIELDS MR, BIANCHI TS, GÉLINAS Y, ALLISON MA, TWILLEY RR. Enhanced terrestrial carbon preservation promoted by reactive iron in deltaic sediments[J]. *Geophysical Research Letters*, 2016, 43(3): 1149-1157.
- [43] ZHAO Q, POULSON SR, OBRIST D, SUMAILA S, DYNES JJ, MCBETH JM, YANG Y. Iron-bound organic carbon in forest soils: quantification and characterization[J]. *Biogeosciences*, 2016, 13(16): 4777-4788.
- [44] KLEBER M, EUSTERHUES K, KEILUWEIT M, MIKUTTA C, MIKUTTA R, NICO PS. Mineral-organic associations: formation, properties, and relevance in soil environments[J]. *Advances in Agronomy*, 2015, 130: 1-140.
- [45] ZHOU JZ, XIA BC, TREVES DS, WU LY, MARSH TL, O'NEILL RV, PALUMBO AV, TIEDJE JM. Spatial and resource factors influencing high microbial diversity in soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(1): 326-334.
- [46] CHEN L, DING NF, FU QL, BROOKES PC, XU JM, GUO B, LIN YC, LI H, LI NY. The influence of soil properties on the size and structure of bacterial and fungal communities along a paddy soil chronosequence[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2016, 76: 9-18.
- [47] 杨毅, 张耀之, 李秀颖, 曾祥峰, 宋玉芳, 严俊. 脱卤球菌纲(*Dehalococcoidia* class)在有机卤化物生物地球化学循环中的作用[J]. *环境科学学报*, 2019, 39(10): 3207-3214.
- YANG Y, ZHANG YZ, LI XY, ZENG XF, SONG YF, YAN J. Roles of *Dehalococcoidia* class in the biogeochemical cycle of organohalides[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2019, 39(10): 3207-3214 (in Chinese).
- [48] RATH KM, FIERER N, MURPHY DV, ROUSK J. Linking bacterial community composition to soil salinity along environmental gradients[J]. *The ISME Journal*, 2019, 13(3): 836-846.
- [49] YANG J, MA LA, JIANG HC, WU G, DONG HL. Salinity shapes microbial diversity and community structure in surface sediments of the Qinghai-Tibetan lakes[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 25078.
- [50] XIONG JB, LIU YQ, LIN XG, ZHANG HY, ZENG J, HOU JZ, YANG YP, YAO TD, KNIGHT R, CHU HY. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(9): 2457-2466.

- [51] YANG J, JIANG HC, SUN XX, HUANG JR, HAN MX, WANG BC. Distinct co-occurrence patterns of prokaryotic community between the waters and sediments in lakes with different salinity[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, 97(1): fiaa234.
- [52] SHI RJ, XU SM, QI ZH, ZHU QZ, HUANG HH, WEBER F. Influence of suspended mariculture on vertical distribution profiles of bacteria in sediment from Daya Bay, southern China[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, 146: 816-826.
- [53] OLLIVIER J, TÖWE S, BANNERT A, HAI B, KASTL EM, MEYER A, SU MX, KLEINEIDAM K, SCHLOTER M. Nitrogen turnover in soil and global change[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(1): 3-16.
- [54] PAN X, LIN L, HUANG HW, CHEN J. Differentiation of nitrogen and microbial community in the sediments from Lake Erhai, Yunnan-Kweichow Plateau, China[J]. *Geomicrobiology Journal*, 2020, 37(9): 818-825.
- [55] XU CY, DU C, JIAN JS, HOU L, WANG ZK, WANG Q, GENG ZC. The interplay of labile organic carbon, enzyme activities and microbial communities of two forest soils across seasons[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 5002.
- [56] NAIR A, SARMA SJ. The impact of carbon and nitrogen catabolite repression in microorganisms[J]. *Microbiological Research*, 2021, 251: 126831.
- [57] BURNS RG, DEFOREST JL, MARXSEN J, SINSABAUGH RL, STROMBERGER ME, WALLENSTEIN MD, WEINTRAUB MN, ZOPPINI A. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 216-234.

蒋宏忱, 中国地质大学生物地质与环境地质国家重点实验室教授、博士生导师。中国微生物学会地质微生物学专业委员会委员(2017-); 中国古生物学会地球生物学分会理事(2018-); 中国地质学会盐类资源环境专委会委员(2022-). 现任 *Frontiers in Microbiology*、*Journal of Earth Science*、《地球科学》、《盐湖研究》和《微生物学报》编委。主要从事青藏高原湖泊、热泉等极端地质环境微生物学研究。已在 *The ISME Journal*、*Environmental Science & Technology*、*mBio*、*Geophysical Research Letters*、*Water Research*、*Geochimica et Cosmochimica Acta* 等国际学术刊物上发表 SCI 论文 160 余篇, 论文引用 6 000 余次, H 指数 43。获中国地质学会青年地质科技奖-银锤奖、云南省自然科学二等奖、中国地质调查局科技二等奖。

