



青藏高原湖泊沉积物中有机碳组分构成及其对微生物群落结构的影响

姚秉富¹, 杨渐^{1*}, 吕秋莹¹, 王北辰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

姚秉富, 杨渐, 吕秋莹, 王北辰, 蒋宏忱. 青藏高原湖泊沉积物中有机碳组分构成及其对微生物群落结构的影响[J]. 微生物学报, 2023, 63(6): 2291-2311.

YAO Bingfu, YANG Jian, LÜ Qiuying, WANG Beichen, JIANG Hongchen. Organic carbon composition in lake sediments on the Qinghai-Tibet Plateau and the influence on microbial community structure[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2023, 63(6): 2291-2311.

摘要: 【目的】探究湖泊沉积物中有机碳组分构成及其对湖泊微生物群落结构的影响。【方法】本研究采集了青藏高原 29 个湖泊共 81 个沉积物样品, 通过硫酸水解法分析样品中易降解和难降解有机碳含量及其与环境变量之间的相关性; 同时使用高通量测序技术分析样品中原核微生物和真菌群落的多样性和组成及其与易降解和难降解有机碳含量的相关关系。【结果】本研究的青藏高原湖泊沉积物中易降解有机碳 I (labile organic carbon I, LOC I)、易降解有机碳 II (labile organic carbon II, LOC II) 和难降解有机碳 (recalcitrant organic carbon, ROC) 的含量分别为 0.03–29.62 mg/g、0.02–23.38 mg/g 和 0.64–75.72 mg/g, ROC 是沉积物有机碳的主要组分(占比为 54.97%±19.50%)。LOC I 含量与海拔、总氮、总磷、钙离子、活性钙和活性铁含量显著相关($P<0.05$); LOC II 含量与总氮、钙离子和活性钙含量显著相关; 而 ROC 含量与海拔、总氮、总磷、钙离子和活性钙含量显著相关。其中, 钙离子和活性钙的浓度与 3 种有机碳组分的含量均存在显著正相关, 暗示有机质与钙结合的方式可能是青藏高原湖泊沉积物有机碳保存的重要机制。LOC I、LOC II 和 ROC 含量与沉积物中原核微生物群落 α 多样性均呈显著正相关; ROC 含量与真菌群落 α 多样性呈显著正相关。LOC I 含量与 α 变形杆菌 (*Alphaproteobacteria*)、放线菌 (*Actinobacteria*)、厌氧绳菌

资助项目: 国家自然科学基金(41972317, 92251304); 第二次青藏高原科学考察和研究计划(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 (41972317, 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 authors. E-mail: YANG Jian, yangjiancug@126.com; JIANG Hongchen, jiangh@cug.edu.cn

Received: 2022-09-10; Accepted: 2022-12-30; Published online: 2023-01-11

(*Anaerolineae*)、海藻球形菌(*Phycisphaerae*)和红嗜热菌(*Rhodothermia*)的相对丰度显著相关; LOC II含量与 *Anaerolineae*、 γ 变形菌(*Gammaproteobacteria*)和 *Phycisphaerae* 相对丰度显著相关; ROC含量与 *Actinobacteria* 和 *Anaerolineae* 的相对丰度显著相关。LOC I含量是影响原核微生物和真菌群落组成的显著环境因子, 其解释量分别为 1.1%和 0.3%。环境因素解释了样品间原核微生物群落 7.2%和真菌群落 3.9%的变化, 而空间因子解释了原核微生物群落 14.6%和真菌群落 6.4%的变化。随机过程对原核微生物和真菌群落组成的贡献分别为 50%和 47%。【结论】本研究暗示湖泊沉积物有机碳的保存受到铁、钙元素化学保护机制的影响; 有机碳组分含量显著影响原核微生物和真菌群落多样性和组成, 但其贡献值较低; 环境理化参数、空间因子和生态随机过程对湖泊沉积物原核微生物和真菌群落组成具有重要影响。本研究加深了我们对湖泊沉积物有机碳组分构成及其影响微生物群落组成的认识。

关键词: 青藏高原湖泊; 沉积物; 易降解有机碳; 难降解有机碳; 原核微生物群落; 真菌群落

Organic carbon composition in lake sediments on the Qinghai-Tibet Plateau and the influence on microbial community structure

YAO Bingfu¹, YANG Jian^{1*}, LÜ Qiuying¹, WANG Beichen¹, 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

Abstract: [Objective] To explore the organic carbon composition in lake sediments and the influence on the composition of lake microbial communities. [Methods] We collected 81 sediment samples from 29 lakes on the Qinghai-Tibet Plateau. The concentration of labile and recalcitrant organic carbon in the studied lake sediments was determined after sulfuric acid hydrolysis, and the correlation with environmental variables was analyzed. Meanwhile, the diversity and composition of prokaryotic and fungal communities in the sediments and their correlation with the concentration of labile and recalcitrant organic carbon were investigated by Illumina sequencing and ecological statistics. [Results] The concentration of labile organic carbon I (LOC I), labile organic carbon II (LOC II), and recalcitrant organic carbon (ROC) in the studied lake sediments was 0.03–29.62 mg/g, 0.02–23.38 mg/g, and 0.64–75.72 mg/g, respectively. ROC was the major component of organic carbon in the studied lake sediments, accounting for 54.97%±19.50%. Concentration of LOC I was significantly correlated with elevation, and concentration of total nitrogen, total phosphorus, calcium ion, active calcium, and iron ($P<0.05$). Concentration of LOC II was significantly correlated with concentration of total nitrogen, calcium ion, and active calcium. ROC concentration was significantly correlated

with elevation, concentration of total nitrogen, total phosphorus, calcium ion, and active calcium. Among them, the concentration of calcium ion and active calcium was positively correlated with the concentration of LOC I, LOC II, and ROC, suggesting that organic matter binding with calcium may be an important mechanism for the preservation of organic carbon in lake sediments on the Qinghai-Tibet Plateau. The alpha diversity of prokaryotic community was positively correlated with the concentration of LOC I, LOC II, and ROC, while the α diversity of fungal community was only positively correlated with ROC concentration. The relative abundance of *Alphaproteobacteria*, *Actinobacteria*, *Anaerolineae*, *Phycisphaerae*, and *Rhodothermes* was significantly correlated with LOC I concentration. The relative abundance of *Anaerolineae*, *Gammaproteobacteria*, and *Phycisphaerae* was significantly correlated with the concentration of LOC II. The relative abundance of *Actinobacteria* and *Anaerolineae* was significantly correlated with ROC concentration. The concentration of LOC I significantly affected both prokaryotic and fungal community composition in the studied lake sediments with the variance explained of 1.1% and 0.3%, respectively. Environmental factors explained 7.2% and 3.9% of the variation in prokaryotic and fungal community composition among samples, respectively, while spatial factors explained 14.6% and 6.4%, separately. The contributions of stochastic process to prokaryotic and fungal community assembly were 50% and 47%, respectively. **[Conclusion]** Organic carbon preservation in the studied lake sediments was controlled by the chemical protection of iron and calcium. Organic carbon components significantly affected the diversity and composition of prokaryotic and fungal community, but the variance explained was low. Physicochemical variables, spatial factors, and stochastic processes exhibited important influence on prokaryotic and fungal community composition in the studied lake sediments. This study advances our understanding of organic carbon components in sediments and their impact on microbial community composition in lakes.

Keywords: lakes on Qinghai-Tibet Plateau; sediments; labile organic carbon; recalcitrant organic carbon; prokaryotic community; fungal community

湖泊生态系统是有机碳矿化和埋藏的重要场所, 对区域和全球性碳循环过程具有重要贡献^[1-2]。据发表文献估计, 全球范围内的湖泊和水库, 每年通过矿化作用(有机碳转化为无机碳)释放到大气层的碳总量约为 1.4 Pg (1 Pg=1×10¹⁵ g), 其每年埋藏的有机碳约为 0.6 Pg^[3]。在湖泊沉积物中, 有机质是有机碳赋存的重要形式^[4-5]; 并根据其降解的难易程度, 可将有机质区分为易降解有机质和难降解有机质组分^[6]。易降解有机质一般指具有简单化学结构的有机化合物(如单糖、氨基酸、半纤维素等); 难降解有机质主要

指具有复杂化学结构的有机化合物(如木质素、酯类、长链烷烃、腐殖质等)^[6-8]。因此, 了解这些易降解和难降解有机碳的构成及其响应环境条件变化的规律, 对于理解湖泊沉积物有机碳矿化和储存非常关键。

物理或化学的分离提取方式(如梯度密度离心、酸碱提取、有机质分馏、热解等)是目前量化易降解和难降解有机碳组分含量最为普遍的技术手段^[9]。其中, 硫酸水解提取法因其操作简便且能较好地反映有机碳的可降解性, 故而被广泛应用于河流、湿地和土壤有机碳的分选^[9-14]。

硫酸水解提取法主要采用不同浓度硫酸连续水解样品, 进而将样品有机碳区分为易降解有机碳 I (labile organic carbon I, LOC I)、易降解有机碳 II (labile organic carbon II, LOC II) 和难降解有机碳组分 (recalcitrant organic carbon, ROC)^[9-10]。前期通过硫酸水解法的研究发现, 在土壤环境中, 难降解有机碳组分的占比超过一半^[12-13,15]; 随着土壤深度增加, 难降解有机碳含量呈现降低的趋势^[9,11,13]。同时, 大气降水对土壤易降解有机碳含量具有显著影响, 但对土壤难降解有机碳含量无明显影响^[12]。上述研究主要集中于土壤环境, 仅有少量文献报道湖泊沉积物中易降解和难降解有机碳的含量, 且主要针对淡水湖泊环境^[16]。除淡水湖泊外, 自然界还分布着大量的咸水湖泊, 其水域面积几乎占到全球湖泊面积的一半, 并对全球碳循环具有重要贡献^[17]。因此, 为深入和全面了解湖泊生态系统有机碳的储存, 同时探究淡水和咸水湖泊易降解和难降解有机碳组分含量及其响应环境条件变化的规律十分必要。

微生物(包括细菌、古菌和真菌等)是生态系统中重要的生物类群, 同时也是湖泊碳循环过程的主要驱动者, 因而对湖泊有机碳的转化和保存具有显著影响^[18-20]。有机碳作为微生物的代谢底物, 其组分构成影响着微生物的生长和分布, 进而导致微生物群落结构的变化^[21-22]。原核微生物(包括细菌和古菌)和真菌是两类执行有机碳降解的重要生物类群^[19,23], 但这两类微生物往往具有不同的生态位。例如, 大部分的异养细菌偏好利用易降解的有机碳, 而真菌对难降解有机碳具有更强的降解能力^[7]。因此, 易降解和难降解有机碳组分含量可能对湖泊沉积物原核微生物和真菌群落多样性和组成存在差异性的影响。尽管目前已有文献报道湖泊理化条件(如盐度、pH)对原核微生物和真菌群落

多样性和组成的影响^[16,20,24], 但针对有机碳组分构成对湖泊沉积物原核微生物和真菌群落多样性和组成的影响及其异同并未得到深入探究。另外, 近年来大量研究发现, 除湖泊理化性质等确定性因素外, 随机因素(如生态漂变、随机分散等)也可对湖泊微生物群落组成造成影响^[25-27]。因此, 探究随机因素对原核微生物和真菌群落组成的影响具有重要意义。

综上所述, 为丰富湖泊沉积物有机碳组分构成和微生物群落构建规律方面的认识, 本研究选取了青藏高原 29 个不同盐度(1–26 g/L)湖泊的 81 个沉积物样品作为研究对象(本文所有附图和附表均已上传至国家微生物科学数据中心, 编号为 NMDCX0000155, 附图 1), 通过硫酸水解法分析了样品中 LOC I、LOC II 和 ROC 含量及其与环境条件之间的相关性; 同时凭借高通量测序技术分析样品原核微生物和真菌群落多样性和组成, 并利用生态统计学手段分析了其与有机碳组分含量和湖泊理化条件之间的相关性, 以及随机因素对原核微生物和真菌群落构建的影响。本研究旨在探讨湖泊沉积物中易降解和难降解有机碳组分的构成及其对微生物群落组成的影响, 并为评价环境-气候变化对湖泊生态系统结构和功能的影响提供基础数据。

1 材料与方 法

1.1 野外样品采集

本研究选取的采样湖泊主要分布于青海省境内, 分别于 2019 和 2020 年夏季从 29 个湖泊中采集了 81 个湖泊沉积物样品(NMDCX0000155, 附图 1 和附表 1)。在每个湖泊采样点, 首先采用 GPS 测试仪(eTrex H, Garmin)记录样点经纬度和海拔。接着使用沉积物采集器(XDB0201, 新地标)抓取湖泊表层(约 0–5 cm)沉积物, 并将

沉积物分装于 3 支 50 mL 无菌离心管中, 分别用于后续 DNA 提取、有机碳组分分析和基础地球化学的测定。沉积物样品在野外和运输过程中均储存于干冰中, 然后转移到实验室的 -80°C 冰箱, 直到后续分析测试。

1.2 室内地球化学分析

沉积物孔隙水通过离心获取。使用盐度计(WS-200, 旭都)和离子色谱(ICS 600, Thermo Fisher)分别测定沉积物孔隙水的盐度和 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 等阴阳离子浓度。沉积物总氮(total nitrogen, TN)和总磷(total phosphorus, TP)的含量采用紫外分光法进行测定^[28-29]。冷冻干燥后的沉积物样品使用 2.5 mol/L H_2SO_4 , 在 105°C 下水解 30 min, 测定上清液中的有机碳含量, 即 LOC I 含量; 将烘干的残留物加入 13 mol/L H_2SO_4 振动过夜后, 用去离子水将酸稀释至 1 mol/L, 再在 105°C 下水解 3 h, 测定上清液中的有机碳含量, 即 LOC II 含量; 剩余的残留物烘干后, 测定其总有机碳含量, 即 ROC 含量^[9-10]; 各组分的有机碳含量使用元素分析仪(multi N/C 2100S analyzer, Analytik Jena)进行测试。沉积物样品使用连二硫酸盐-柠檬酸盐-碳酸氢盐(citrate-bicarbonate-dithionite, CBD)溶液提取^[30], 然后使用 ICP-OES (EXPEC-6000 D 型, 谱育科技)测定提取液中活性铁(Fe_d)、铝(Al_d)和钙(Ca_d)的含量。

1.3 DNA 提取和 PCR 扩增

每个样品称取约 0.5 g 湖泊沉积物, 并参照 DNA 提取试剂盒(Fast DNA SPIN Kit for Soil, MP Biomedical)说明书提取样品总 DNA。然后, 分别使用扩增引物 515F (5'-GTGYCAGCMGC CGCGTAA-3')/806R (5'-GGACTACNVGGGT WTCTAAT-3')和 ITS3F (5'-GCATCGATGAAGA ACGCAGC-3')/ITS4ngs (5'-TCCTSCGCTTATT GATATGC-3')对原核微生物 16S rRNA 基因和

真菌 ITS 基因进行 PCR 扩增^[31-32]。PCR 扩增采用 25 μL 的混合体系(每个样品 1 式 3 份), 包括 10 \times PCR 缓冲液(加 Mg^{2+}) 2.5 μL , dNTPs 混合物 2 μL , TaKaRa *Taq* 酶 0.3 μL , 牛血清蛋白 0.5 μL , 无菌水 16.7 μL , 前后引物以及模板 DNA 各 1 μL 。原核微生物 16S rRNA 基因的 PCR 扩增条件为: 95°C 5 min; 95°C 45 s, 55°C 30 s, 72°C 1 min 30 s, 循环 35 次; 72°C 10 min。真菌 ITS 基因的 PCR 扩增条件为: 96°C 5 min; 96°C 30 s, 52°C 45 s, 72°C 1 min, 循环 35 次; 72°C 10 min。通过 1%琼脂糖凝胶电泳检测 PCR 产物的长度和浓度。然后, 将 3 个来自同一样品的 PCR 产物汇集, 使用 DNA 凝胶回收试剂盒(Axygon, CORNING)将 PCR 产物进行纯化回收。最后将 PCR 扩增子通过 Illumina HiSeq 2500 平台进行 250 bp 的双端测序。本研究所获取的原始基因序列全部存储于 National Omics Data Encyclopedia (NODE, <https://www.biosino.org/node/>)基因数据库中, 项目编号: OEP003632, 原核微生物 16S rRNA 基因序列样品登录号: OED774720-774800, 真菌 ITS 序列的样品登录号: OED774801-774881。

1.4 高通量数据分析

测序获得的 16S rRNA 基因和 ITS 基因序列使用 QIIME2^[33] (版本 2020.08, <https://qiime2.org/>)软件进行分析。使用命令“dada2 denoise-paired”^[34]进行双端序列拼接、去噪、去除嵌合体、过滤以及获取代表序列扩增子序列变异(amplicon sequence variants, ASVs)和 ASVs 丰度表。然后通过 USEARCH^[35] (版本 11.0.667)命令“usearch-sintax”^[36] (80%的置信度)对代表序列进行分类注释; 原核微生物 16S rRNA 基因和真菌 ITS 基因分别使用 SILVA v138 和 UNITE v8.1 分类数据库进行注释。同时, 将单体(singletons)和序列数小于 10 的 ASVs 从丰度表中去除, 并剔

除非原核微生物和非真菌基因序列^[20,24]。然后,通过R语言的“vegan”包将原核微生物和真菌的ASVs丰度表抽平至20 000,并计算其 α 多样性(例如可观察到的ASVs数量、Simpson指数、Shannon指数和均匀度等)。

1.5 统计分析

本研究的统计分析主要使用R软件(版本4.0.1, <https://www.r-project.org/>)及其相关的分析包。Spearman相关性分析使用“Hmisc”包,并对相关性分析产生的 P 值通过BENJAMINI-HOCHBERG方法^[37]进行校正。微生物群落的组成差异分析主要使用R语言的“vegan”包。首先对原核微生物和真菌群落数据进行去趋势对应分析(detrended correspondence analyses, DCA),结果表明二者最长轴值均大于4,因此均适合进行规范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)。在进行CCA之前,将环境变量进行均一化处理,分别均一化成1–100之间的数值;同时使用Hellinger算法对代表性ASVs的丰度进行转换。另外,将采样点的经度和纬度坐标使用“vegan”包“pcnm”函数转换生成一组空间变量(principal coordinates of neighbor matrix, PCNM)^[38]。针对不同环境和空间变量,首先使用“vagen”包的“vif.cca”函数去除了方差膨胀系数(variance inflation factor, VIF)大于10的变量,以避免共线性的影响。然后,使用“vagen”包“ordiR2step”函数筛选出显著($P<0.05$)影响的环境和空间变量。变异分区分析(variation partitioning analysis, VPA)用于量化显著的环境和空间变量对样品微生物群落组成影响的相对重要性;VPA分析主要采用“vagen”包的“varpart”函数。

中性群落模型(neutral community model)分析用于样品原核微生物和真菌群落构建随机性的评估。本研究采用SLOAN的中性理论模型^[26]量化随机性在塑造微生物群落结构中的作用;

并结合Burns等^[39]提供的统计方法,量化随机因素在原核微生物和真菌群落构建过程中的相对重要性。此模型能够预测微生物种群(即ASVs)在所有本地群落(local community)出现的频率以及其与整个群落(meta-community)丰度之间的关系^[40]。模型参数迁移率(m)用来评估死亡的个体被来自其他群落的个体所取代的概率,或者被当地群落成员的繁殖所取代的概率($1-m$)^[26],较高的 m 值表明微生物的扩散限制较小。参数 R^2 (0–1之间)表示与中性模型的拟合程度。 R^2 值越大表明微生物群落构建的随机性越强,反之则越弱(即确定性因素对微生物群落构建的影响越强)。

2 结果与分析

2.1 湖泊样品的地球化学特征

本研究采样湖泊的海拔范围为1 917–4 688 m;湖泊盐度范围为0–26 g/L。除YH样点外(pH 6.57),沉积物孔隙水都呈弱碱性至碱性(pH 7.20–9.12),平均pH值为8.0。沉积物TN浓度为0.016–4.998 mg/g,TP浓度为0.025–0.342 mg/g。沉积物样品的活性铝(Al_d)、钙(Ca_d)和铁(Fe_d)浓度分别为0.01–0.91 mg/g、0.57–47.61 mg/g和0.01–6.54 mg/g;孔隙水中 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 浓度分别为0–8 082.12 mg/L、1.61–753.12 mg/L、3.17–608.27 mg/L、3.18–1 280.62 mg/L、0–14 246.85 mg/L、0–4 863.57 mg/L (NMDCX0000155,附表1)。相关性分析结果显示,海拔与盐度、TN、 Ca_d 、 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 、 SO_4^{2-} 浓度之间存在显著的($P<0.05$)负相关;pH与 Al_d 、 Ca_d 含量之间也呈现显著负相关(NMDCX0000155,附图2)。

2.2 有机碳组分构成及其环境影响因素

本研究样品的LOC I、LOC II和ROC含量分别为0.03–29.62 mg/g、0.02–23.38 mg/g和

0.64–75.72 mg/g; 总体而言, 3 种有机碳组分含量的关系为 ROC>LOC I>LOC II (图 1A), 其平均相对百分含量分别为 54.97%±19.50%、26.83%±18.07%和 18.19%±12.53%, 且各组分之间具有显著差异(图 1B)。Spearman 相关性分析结果显示(图 2): 不同有机碳组分的含量与多种环境因子(比如海拔、TN、TP、Ca²⁺、Ca_d、Fe_d含量)存在显著($P<0.05$)的相关关系。具体如下: 海拔与 LOC I 和 ROC 组分的碳含量呈负相关关系, 除海拔外, 其他因子(如 TN、TP、Ca²⁺、Ca_d、Fe_d)均与 LOC I 含量呈正相关关系; LOC II 含量与 TN、Ca²⁺、Ca_d 含量呈正相关关系; ROC 含量与 TP、TN、Ca²⁺、Ca_d 含量存在正相关关系。其中值得注意的是, Ca²⁺、Ca_d 和 TN 含量与 3 种有机碳组分含量均存在显著的正相关关系(图 2)。

2.3 微生物群落多样性与群落构成

本研究共获取原核微生物 16S rRNA 基因和真菌 ITS 基因高质量序列 8 455 162 和 12 837 409 条。原核微生物 ASVs 数量总计 35 254 个(其中细菌 31 620 个 ASVs, 古菌 3 634 个 ASVs), 真菌

ASV 数量总计 9 560 个; 样品中真菌 ASVs 数量显著($P<0.001$)低于原核微生物 ASVs 数量(NMDCX0000155, 附表 2 和 3)。研究样品中, 原核微生物群落的 Shannon 指数范围为 4.5–6.5, 真菌群落的 Shannon 指数范围为 0.5–4.5 (NMDCX0000155, 附表 2 和 3)。本研究样品中原核微生物群落主要属于酸微菌(*Acidimicrobiia*)、放线菌 (*Actinobacteria*)、 α 变形杆菌 (*Alphaproteobacteria*)、厌氧绳菌(*Anaerolineae*)、拟杆菌(*Bacteroidia*)、BD2-11_terrestrial_group、弯曲菌(*Campylobacteria*)、梭菌(*Clostridia*)、奇异球菌(*Deinococci*)、脱硫杆菌(*Desulfobacteria*)、*Desulfobulbia*、*Desulfuromonadia*、 γ 变形菌 (*Gammaproteobacteria*)、需盐小杆菌(*Halobacteria*)、海藻球形菌 (*Phycisphaerae*)、红嗜热菌 (*Rhodothermia*)、热原体(*Thermoplasmata*)、疣微菌 (*Verrucomicrobiae*) 和嗜邻聚杆菌 (*Vicinamibacteria*) (NMDCX0000155, 附图 3)。其中, *Gammaproteobacteria* (23.1%±11.1%) 和 *Bacteroidia* (15.1%±7.3%) 的相对丰度最高, 其余

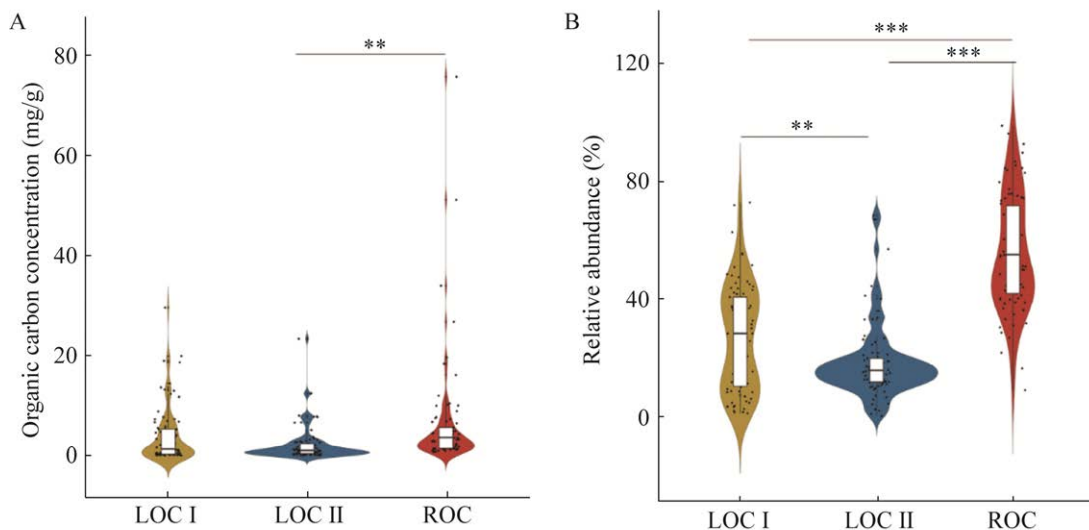


图 1 沉积物样品中易降解和难降解有机碳含量(A)及其相对含量百分比(B)

Figure 1 Concentrations of LOC I, LOC II and ROC (A) and their relative abundances (B) in the studied sediment samples. The asterisks ‘*’ denote the significance levels of the Tukey’s HSD tests. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

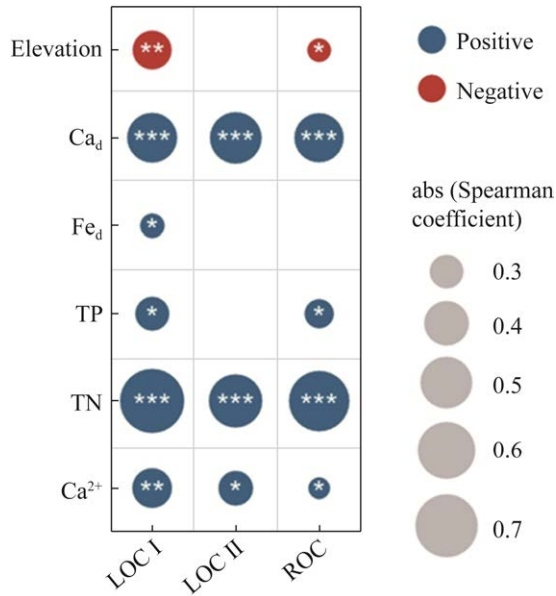


图 2 沉积物样品中易降解和难降解有机碳含量与环境因子之间的 Spearman 相关关系

Figure 2 Spearman correlations between the concentrations of LOC I, LOC II and ROC and environmental variables among samples. The asterisks ‘*’ denote the significance levels of the Spearman correlation. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

平均相对丰度均小于 10%。真菌群落主要属于座囊菌(*Dothideomycetes*)、酵母菌(*Saccharomycetes*)和粪壳菌(*Sordariomycetes*)以及未分类的真菌纲(相对丰度 $72.1\% \pm 27.0\%$)。

2.4 有机碳组分含量对微生物群落的影响

样品中原核微生物群落多样性(即可观察

到的 ASVs 数量和 Shannon 指数)与 Fe_d、TN、LOC I、LOC II、ROC 含量呈显著($P < 0.05$)正相关, 而真菌群落中仅可观察到的 ASVs 数量与 ROC 碳含量呈显著正相关(图 3)。

Actinobacteria、*Alphaproteobacteria*、*Anaerolineae*、*Gammaproteobacteria*、*Phycisphaerae* 和 *Rhodothermia* 的平均相对丰度与不同有机碳组分的碳含量显著相关(图 4)。其中, LOC I 含量与 *Actinobacteria*、*Alphaproteobacteria* 和 *Rhodothermia* 的平均相对丰度呈现负相关关系, 而与 *Anaerolineae* 和 *Phycisphaerae* 的平均相对丰度呈正相关; LOC II 含量与 *Gammaproteobacteria* 的平均相对丰度呈负相关, 而与 *Anaerolineae* 和 *Phycisphaerae* 的平均相对丰度呈正相关; ROC 含量与 *Actinobacteria* 的平均相对丰度呈负相关, 而与 *Anaerolineae* 的平均相对丰度呈正相关。此外, 原核微生物中 *Gammaproteobacteria*、*Verrucomicrobiae* 和 *Vicinamibacteria* 的平均相对丰度与盐度、pH 和 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、Cl⁻、SO₄²⁻ 浓度等呈显著负相关, 而原核微生物 *Alphaproteobacteria*、BD2-11_terrestrial_group、*Deinococci*、*Desulfobacteria*、*Halobacteria*、*Rhodothermia* 和真菌 *Dothideomycetes*、*Saccharomycetes* 的平均相对丰度与盐度、pH 和 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、Cl⁻、SO₄²⁻ 浓度等呈显著正相关。

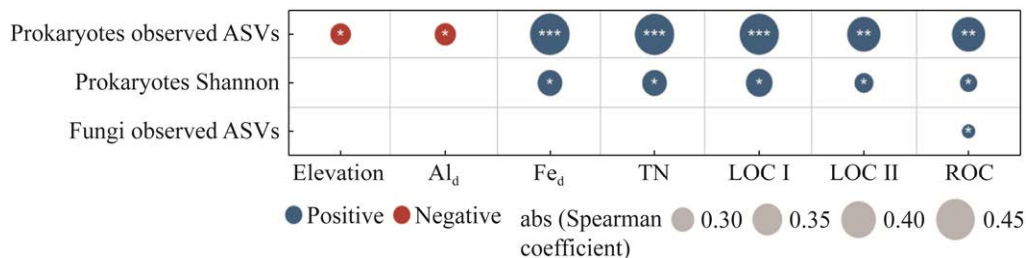


图 3 沉积物样品中微生物群落的 α 多样性和环境因子之间的 Spearman 相关关系

Figure 3 Spearman correlations between microbial diversity and environmental variables among samples. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

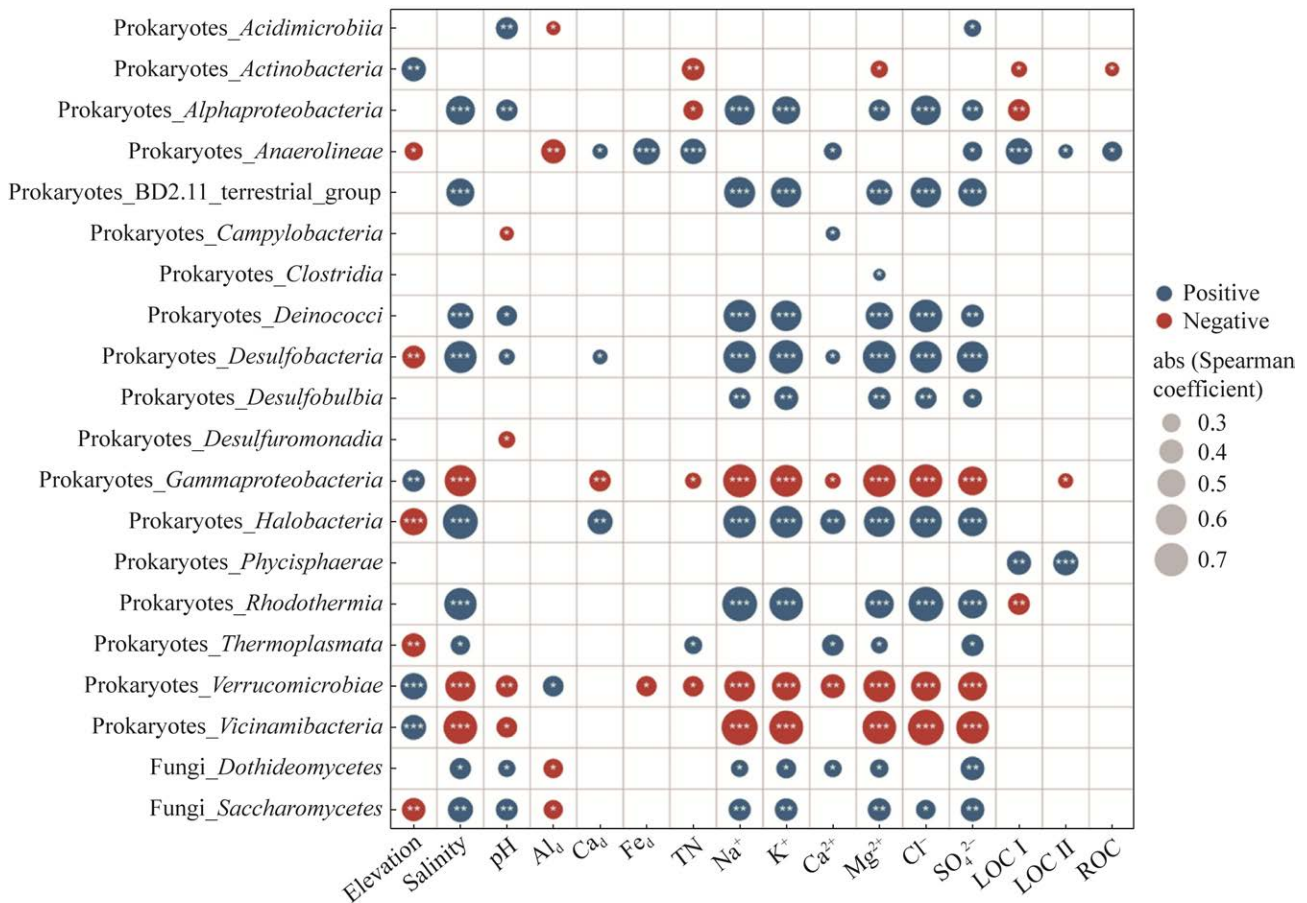


图 4 主要的原核微生物和真菌群落相对丰度与环境因子之间的 Spearman 相关关系

Figure 4 Spearman correlations between the relative abundances of prokaryotic and fungal communities and environmental variables. The dominant prokaryotic and fungal communities (average relative abundance > 1%) were included in these correlation analyses, and the taxonomic classes of prokaryotes and fungi are shown after “_”.

CCA 结果显示, 在沉积物 3 种有机碳组分中, 仅有 LOC I 的含量对研究样品中原核微生物和真菌群落组成具有显著影响(图 5)。除有机碳组分外, 其他环境和空间变量也对研究样品中原核微生物和真菌群落组成具有显著影响。例如, 原核微生物群落组成主要受到盐度、海拔、pH、 SO_4^{2-} 、 Ca^{2+} 和 Ca_d 浓度等环境因子, 以及 PCNM1、PCNM2、PCNM3 和 PCNM17 等空间因子的影响。然而, 真菌群落组成主要受到海拔、 Mg^{2+} 、 SO_4^{2-} 、 Al_d 和 Fe_d 浓度等环境因子, 以及 PCNM3、PCNM4、PCNM2、PCNM7、

和 PCNM11 等空间因子的影响。

VPA 结果显示(图 6), 有机碳组分变量对样品间微生物群落变化的贡献较小(原核微生物 1.1%, 真菌 0.3%), 而空间因子的贡献较大(原核微生物 14.6%, 真菌 6.4%), 其次是环境因子分别解释了样品间原核微生物和真菌群落变化的 7.2% 和 3.9%。环境和空间因子的联合效应在原核微生物群落和真菌群落中分别为 5.0% 和 2.3%, 其他联合效应均小于 1.0%。此外, 样品间微生物群落结构的变化仍有大部分无法解释(原核微生物 71.4%, 真菌 86.5%)。

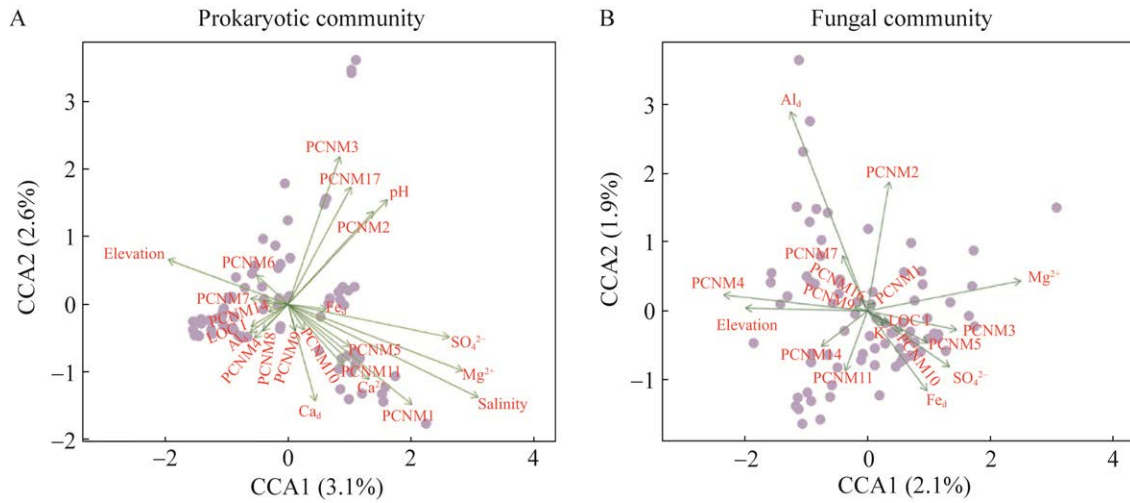


图 5 研究样品中原核微生物(A)和真菌群落(B)组成的 CCA 分析

Figure 5 Canonical correspondence analyses (CCA) of prokaryotic (A) and fungal community compositions (B) and their influencing factors.

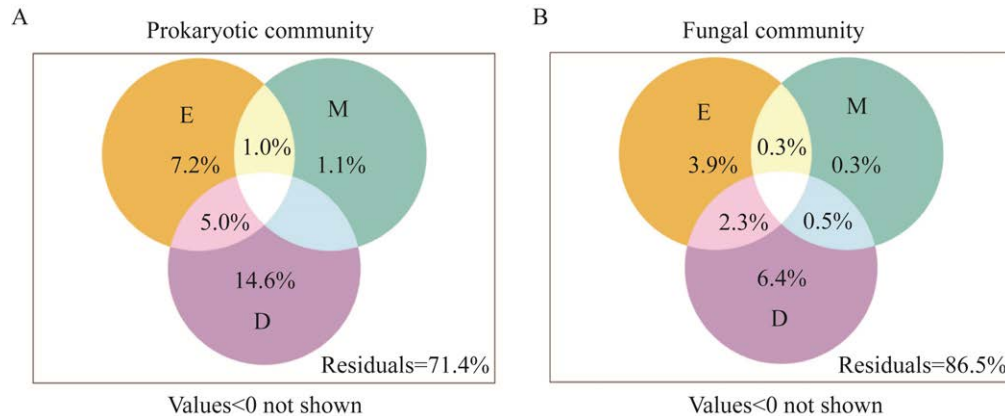


图 6 研究样品中原核微生物(A)和真菌群落(B)的 VPA 分析

Figure 6 Variation partitioning analyses (VPA) of prokaryotic (A) and fungal distribution patterns (B) explained by environmental variables (E), organic carbon components (M), and spatial variables (D).

2.5 中性群落模型

中性群落模型分析结果表明(图 7), 随机因素对研究样品中原核微生物和真菌群落构建具有重要贡献(原核微生物的贡献为 50%, $R^2=0.50$; 真菌的贡献为 47%, $R^2=0.47$)。中性群落模型中, 原核微生物群落的迁移率(m)为 0.05, 而真菌群落的迁移率小于 0.01, 上述结果暗示, 相较于真菌, 原核微生物更容易迁移扩散。

3 讨论

3.1 湖泊沉积物有机质组分的碳含量及其环境影响因素

ROC 是本研究湖泊沉积物样品中有机碳的主要组分。ROC 在土壤和水生环境中占比一般最高, 其占总有机碳含量的比例可高达 50% 以上^[12-13,15]。前人研究发现, 土壤中有机碳组分的比例一般为 ROC (49.4%–66.3%)>LOC I

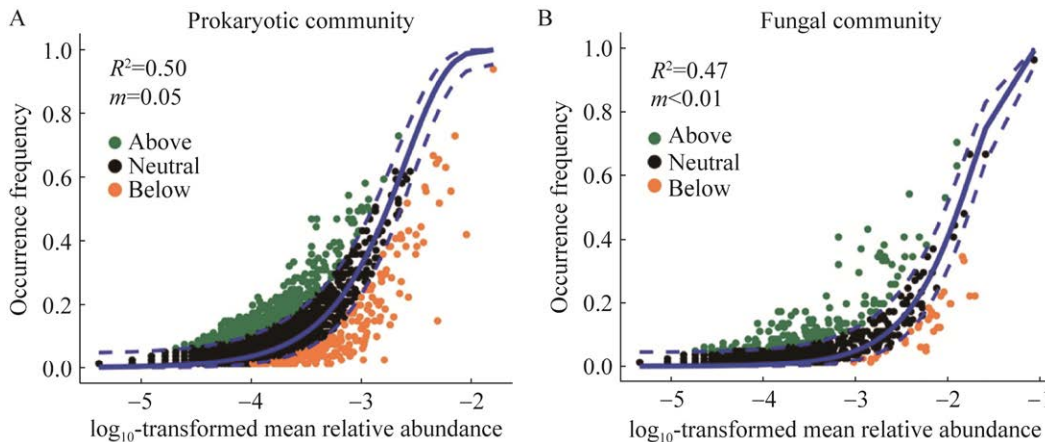


图 7 研究样品中原核微生物(A)和真菌群落的中性群落(B)模型分析结果

Figure 7 Neutral community models of prokaryotic (A) and fungal communities (B). The ASVs that occurred more frequently than predicted by the model are shown in green, while those occurred less frequently than predicted are shown in orange. Blue dashed lines represent the 95% confidence interval above and below the prediction.

(18.7%–39.2%)>LOC II (8.9%–16.2%)^[15]; 在湿地不同深度的土壤中也观察到类似的结果^[13]。因此, 本研究结果与前人研究发现一致。湖泊沉积物中有机碳大部分来源于陆源有机碳^[18]。陆源有机碳在运输过程中, 其易降解有机碳组分易被土壤微生物初步分解, 而剩余的组分由于化学结构稳定以及矿物的保护, 使得陆源有机碳相较于湖泊中内源有机碳更难被降解, 因而这些陆源 ROC 会被大量埋藏于湖泊沉积物中^[7-8,41-42]。上述原因可能解释了本研究湖泊沉积物中有机碳的主要组分是 ROC 这一现象。

湖泊沉积物样品中易降解和难降解有机碳含量受到活性铁、钙以及孔隙水钙离子浓度的显著影响。铁可以通过阳离子桥、氢键、范德华力、疏水作用和偶极子力等方式吸附有机质^[43], 也能在二价铁被氧化成三价铁时, 与有机质共沉淀形成金属-有机质络合物^[44-45], 从而达到稳定有机碳的目的。本研究观察到活性铁含量与易降解有机碳含量之间存在正相关关系。可能的原因如下: 铁(三价)(氢)氧化物在沉积物等还原环

境下会被还原, 而将结合的有机质释放^[46], 这时芳香族有机质释放的速度远远快于其他有机质^[47]; 而在还原环境中(如湖泊沉积物)已有证据表明铁会优先保护微生物降解后的富含碳和氮的易降解有机化合物^[48], 因此微生物分解 ROC 后其中一部分易降解有机质在铁(二价)氧化的同时以共沉淀等形式和铁(三价)(氢)氧化物结合^[44], 这可能会最终导致 Fe_d 含量与 LOC I 含量正相关。值得注意的是, 本研究发现活性钙与钙离子浓度对 3 种有机碳组分含量均存在显著影响。钙主要通过钙离子桥、碳酸钙稳定土壤团聚体以及形成铁-有机质-钙三元共沉淀的方式与有机碳结合并介导环境有机碳的稳定^[49-50]。尽管有机碳和钙之间的相互作用受到较少关注^[49], 但仍有部分研究表明钙能够影响环境有机碳的保存。例如, Li 等^[51]研究了来自农田、草地、灌丛和次生林的 125 个地点, 发现钙离子含量是土壤碳含量最强的解释因子。另外, O'Brien 等^[52]在草地土壤中的研究结果也显示, 钙离子含量与土壤有机碳含量具有显著

的正相关关系($R^2=0.74$, $P<0.01$), 且钙离子含量解释了 74% 的土壤有机碳变化。而最近, Wang 等^[53]通过 Na_2SO_4 和 CBD 方法发现, 钙是湿地和高地土壤中金属结合的有机碳的重要预测因子。因此本研究观察到的活性钙和钙离子的浓度与 3 种有机碳组分的含量均呈现显著正相关性具有合理性, 并暗示着有机碳与钙结合的方式可能是青藏高原湖泊沉积物有机碳稳定和保存的重要机制。

湖泊沉积物中碳和氮元素埋藏的一致性可能直接造成本研究样品中总氮与不同有机碳组分含量的显著正相关。前人研究发现, 在土壤和湖泊沉积物中碳和氮含量密切相关, 且碳氮比例通常情况下较为稳定。例如 Cleveland 等^[54]通过研究全球 186 个观测数据发现, 虽然土壤中的元素含量变化很大, 但土壤中碳和氮的含量具有显著正相关关系($R^2=0.75$, $P<0.001$)。另外, 针对全球 200 多个湖泊研究也发现, 湖泊沉积物中碳埋藏速率与氮埋藏速率密切相关($R^2=0.99$, $P<0.001$)^[55]。因此, 随着样品中总氮含量的增加, 不同有机碳组分的含量也随之增加。此外, 本研究还发现海拔与湖泊沉积物有机碳含量呈显著负相关。有研究显示, 中国西北地区湖泊沉积物中的有机碳主要来自陆地土壤和植被^[56], 而土壤有机碳的来源主要是微生物降解植被残体后残留的有机碳^[57-58]。随着海拔的升高, 温度变低, 植物和微生物生物量减少, 活性减弱, 土壤有机碳含量下降^[59-61], 从而间接导致输入到湖泊沉积物有机碳含量减少。因此, 海拔升高可能导致湖泊沉积物有机碳含量变低。

3.2 有机碳组分对微生物群落多样性的影响

原核微生物 α 多样性与 3 种有机碳组分的含量均具有显著的正相关关系, 暗示原核微生物可能利用这 3 种有机碳作为底物进行生长繁

殖, 因而这 3 种有机碳组分含量能够显著影响原核微生物的种类丰富度^[7,62]。因此, 湖泊沉积物有机碳组分含量增加, 原核微生物多样性也会随之增加^[63]。此外, 湖泊沉积物中的厌氧环境会抑制纤维素酶的活性, 但会增加木质素降解相关酶(过氧化物酶和酚氧化酶等)活性, 而这些木质素降解相关酶主要来自真菌^[64]。这导致在沉积物等厌氧环境下, 真菌能够行使降解 ROC (如木质素) 的功能。因此, 上述原因可能导致了本研究湖泊沉积物中真菌 α 多样性与 ROC 含量的正相关。目前, 相关学者的研究主要集中在总有机碳含量对微生物 α 多样性的影响, 如 Ramírez 等^[65]发现在 *Bacteroidetes* 和 *Proteobacteria* 主导的土壤中, 土壤有机碳含量与原核微生物的 α 多样性指数(Shannon 指数、丰富度和均匀度)显著正相关($P<0.05$); 最近一项沉积物环境的研究也表明, 沉积物中总有机碳的含量与原核微生物 α 多样性具有显著的正相关关系($P<0.01$)^[66]。但缺乏不同有机碳组分对微生物 α 多样性的影响的认识, 因此本研究弥补了这方面的不足。除有机碳组分外, 原核微生物和真菌群落 α 多样性还受到其他本地环境理化因子(如海拔、活性铁和总氮)的显著影响。前期研究发现随着海拔上升, 青藏高原气温下降、土壤有机碳含量减少、微生物酶(如过氧化物酶、蛋白酶等)活性减弱, 导致微生物活性下降、种类减少, 使原核微生物和真菌群落多样性都有随海拔上升而减小的趋势^[67-69]。铁(尤其是矿物中的铁)能够作为胞外电子供/受体参与原核微生物的代谢^[70-71], 从而促进其生长和多样化; 其次, 活性铁与有机碳的稳定和存储有关(见 3.1), 活性铁通过影响有机碳的含量间接影响微生物多样性。因此, 铁含量的增加有益于不同原核微生物的生长和繁殖, 使其多样性随活性铁含量增加而增加。而氮是蛋白质等生

物聚合物的基本组成部分,是所有生物体的关键营养素之一^[72],氮含量的增加能够刺激不同种类微生物的生长^[73],进而增加环境中微生物的多样性^[74-75],因此,本研究观察到总氮含量与原核微生物多样性的正相关与前人研究结果一致。

3.3 有机碳组分构成对微生物群落组成的影响

本研究湖泊沉积物中易降解和难降解有机碳组分含量潜在影响了微生物群落的相对丰度^[65,76],该研究的发现丰富了有机碳组分影响微生物群落丰度的认识。相关研究表明,纤维二糖水解酶(cellobiohydrolase)和 β -1,4-葡萄糖苷酶(β -1,4-glucosidase)能够刺激易降解有机碳(如LOC II)的降解和形成^[76],而*Gammaproteobacteria*相对丰度与 β -1,4-葡萄糖苷酶和纤维二糖水解酶活性显著负相关($P < 0.001$)^[77],上述原因可能导致*Gammaproteobacteria*相对丰度与LOC II含量显著负相关。*Anaerolineae*在湖泊沉积物等厌氧环境下负责水解和发酵有机物^[78],并且被认为是寡营养型(oligotroph),能够降解芳香族化合物^[79];同时*Anaerolineae*相对丰度的增加也与土壤有机碳矿化削弱和腐殖化加速有关,从而导致土壤有机碳含量和难降解的腐殖质含量增加^[80],这可能潜在导致*Anaerolineae*相对丰度与LOC I、LOC II和ROC含量显著正相关。而*Actinobacteria*也被认为是寡营养型微生物,具有降解纤维素、木质素、几丁质等复杂多糖的能力^[81-82],是一类K策略细菌,一般优先降解ROC^[83],因此*Actinobacteria*相对丰度增加可能会加速ROC降解,而使*Actinobacteria*相对丰度与ROC含量显著负相关。同时,在提供易降解有机碳的情况下,*Actinobacteria*相对丰度会显著($P < 0.05$)增加^[84]。上述研究结果暗示*Actinobacteria*竞争易降解有机碳的能力更强,

易降解有机碳(LOC I)在沉积物中残留的含量可能随着*Actinobacteria*相对丰度增加而减少,使得*Actinobacteria*相对丰度与LOC I含量显著负相关。*Alphaproteobacteria*偏好使用不稳定有机碳,并积极参与土壤和海洋的LOC I(如多肽)分解^[85-86],所以*Alphaproteobacteria*丰度的增加可能使LOC I消耗更快,进而导致其相对丰度与残留的LOC I呈显著负相关。*Phycisphaerae*由Fukunaga等^[87]分离鉴定并在2009年首次报道,属于兼性厌氧菌,在智利的阿塔卡马盐湖^[88]和黑海^[89]中均有发现,能够发酵和降解大分子生物聚合物^[87,90],因此*Phycisphaerae*丰度增加可能会积累更多的易降解有机碳,进而致使其相对丰度与LOC I和LOC II呈正相关。

此外,本研究湖泊沉积物中LOC I含量对原核微生物和真菌群落组成也具有显著影响。通常易降解有机碳组分具有更高的生物可利用性,微生物会优先利用这部分有机碳进行生长和繁殖^[91],因此易降解有机碳含量会显著影响原核微生物和真菌群落组成。同时,已有研究表明,原核微生物和真菌群落组成与土壤易降解有机碳组分含量显著相关^[76]。因此,本研究结果进一步支持前人的研究结论:LOC含量显著影响了原核和真核微生物群落的组成和分布。然而,由于本研究样品中LOC的含量较低,仅能导致有限的微生物群落结构变化^[92],因此可能造成本研究样品中LOC I含量对原核微生物和真菌群落组成影响的贡献较小。另一方面,有机碳组分含量与其他环境因子存在显著的相关性(图2),因而有机碳组分含量对微生物群落组成的影响可能间接地被其他环境因子所代替。上述原因也可能部分解释了有机碳组分含量对原核微生物和真菌群落组成的影响贡献较小的原因。

3.4 环境和空间因素对微生物群落组成的影响

原核微生物和真菌群落相对丰度也受到其他环境理化因子(如盐度、pH 等)的影响,这与前人研究报道一致^[93-96]。例如盐度显著影响微生物的代谢酶活性和生物量^[97],因此能够调节微生物的种群丰度;微生物代谢活动均具有其最佳生理 pH 值,当 pH 值超过一定范围时,行使相关功能的酶结构就会被破坏,从而降低微生物的生理活性^[98],因此 pH 也可以影响微生物的种群丰度。由于上述环境因子对不同微生物群落相对丰度的影响,因而造成这些环境因子对整体的原核和真菌群落组成的显著影响,该发现与前人研究结论一致^[16,20-24,93]。

此外,本研究湖泊沉积物样品中原核微生物和真菌群落的影响因素存在差异,这可能由于两者的细胞结构以及代谢方式的差异,使得它们对环境条件(如温度、水分和营养条件)变化做出不同的响应,而且真菌被认为具有更强的环境耐受性^[99-101]。上述原因可能导致本研究中影响原核微生物和真菌群落组成的环境因子具有差异,并且环境因素对真菌群落组成差异的影响小于原核微生物。同时,本研究还发现空间因子对原核微生物和真菌群落组成也具有显著影响,暗示着空间上的随机扩散或分散限制等过程对本研究湖泊沉积物样品中原核微生物和真菌群落的分布具有重要影响^[25]。大量研究显示微生物具有生物地理分布特征^[102]。地理空间上的隔离可能导致微生物遗传和进化特征发生特异性改变,进而影响微生物种群的空间分布^[103]。同时,人类活动和大气气流运动等过程也会影响微生物在空间上的扩散和迁移,进而导致微生物种群组成和分布在空间上的差异^[27]。因此,本研究湖泊沉积物中微生物群落组成会受到空间因素的影响。该研究与前人研究结果一

致^[27,104]。然而,与部分已发表文献结果不同的是,本研究中空间因子的影响强度超过了环境因素对湖泊沉积物微生物群落组成的影响。前人研究发现,空间因子和环境因子共同影响河流、土壤、草地、高原、山地、海洋等地的微生物群落组成和分布,但往往环境因子在群落组成中占主导地位^[105-110]。本研究结果与前人研究结果不一致的原因可能是由于一些具有空间差异且在本研究中并未测定的环境因子也影响了本研究样品中微生物群落的组成。上述推断亟待后续研究证实。

除环境和空间因子外,生态漂变(ecological drift)、随机多样化(diversification)等随机过程也调控着微生物群落的分布^[25]。本研究发现随机过程显著影响了湖泊沉积物中原核微生物和真菌群落的组成。随机过程对微生物群落组成的影响在多种生态环境(如土壤、湖泊、海洋)中均有发现。例如在中国东部农业土壤中,水稻田和玉米田中古菌、细菌和真菌群落都符合中性群落模型^[111];相比于环境变量等确定性过程,随机过程在调节青藏高原高寒草地地下群落组装中起着主要作用^[112];而在湖泊中,已经有证据表明随机过程主导着原核微生物的群落分布^[40,113]。因此,本研究结果和前人研究发现一致,并进一步证实了随机过程对湖泊原核微生物和真菌群落组成的影响。

4 结论

本研究的主要结论如下:(1) 青藏高原湖泊沉积物中有机碳的主要组分是 ROC,且各有机碳组分的含量受多种环境因子(如海拔和总氮、总磷、钙离子、活性钙和铁含量等)的影响,其中活性钙和钙离子浓度与 3 种有机碳组分的含量均存在显著正相关,暗示有机碳与钙结合的方式可能是青藏高原湖泊沉积物有机碳保存的重

要机制。(2) 湖泊沉积物中 3 种有机碳组分的含量对原核微生物群落多样性均具有潜在影响; 仅 ROC 含量潜在影响了真菌多样性; 原核微生物群落(如 *Actinobacteria*、*Alphaproteobacteria*、*Anaerolineae*、*Gammaproteobacteria*、*Phycisphaerae* 和 *Rhodothermia* 等)对湖泊沉积物中 3 种有机碳的含量存在潜在影响。(3) 在湖泊沉积物 3 种有机碳组分中, 仅有 LOC I 的含量对原核微生物和真菌群落组成具有显著影响, 且其影响程度较小; 影响湖泊沉积物原核微生物和真菌群落组成的环境因素存在差异性; 随机过程对湖泊沉积物原核微生物和真菌群落组成的影响具有重要贡献。总而言之, 本研究增进了我们对湖泊沉积物有机碳组分构成和微生物群落构建规律的认识。

参考文献

- [1] MENDONCA R, MULLER RA, CLOW D, VERPOORTER C, RAYMOND P, TRANVIK LJ, SOBEK S. Organic carbon burial in global lakes and reservoirs[J]. *Nature Communications*, 2017, 8(1): 1694.
- [2] ANDERSON NJ, HEATHCOTE AJ, ENGSTROM DR, NULL N. Anthropogenic alteration of nutrient supply increases the global freshwater carbon sink[J]. *Science Advances*, 2020, 6(16): eaaw2145.
- [3] TRANVIK LJ, DOWNING JA, COTNER JB, LOISELLE SA, STRIEGL RG, BALLATORE TJ, DILLON P, FINLAY K, FORTINO K, KNOLL LB, KORTELAINEN PL, KUTSER T, LARSEN S, LAURION I, LEECH DM, MCCALLISTER SL, MCKNIGHT DM, MELACK JM, OVERHOLT E, PORTER JA, et al. Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate[J]. *Limnology and Oceanography*, 2009, 54(6, part2): 2298-2314.
- [4] TREMOLADA P, GUAZZONI N, SMILLOVICH L, MOIA F, COMOLLI R. The effect of the organic matter composition on POP accumulation in soil[J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2012, 223(7): 4539-4556.
- [5] SONG X, ZHANG C, SU X, ZHU L, WEI Z, ZHAO Y. Characteristics of humic substance in lake sediments: the case of lakes in northeastern China[J]. *Journal of Hydrology*, 2021, 603: 127079.
- [6] DUNGAIT JAJ, HOPKINS DW, GREGORY AS, WHITMORE AP. Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(6): 1781-1796.
- [7] BOER W, FOLMAN LB, SUMMERBELL RC, BODDY L. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2005, 29(4): 795-811.
- [8] 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.
- [9] ROVIRA P, RAMÓN VALLEJO V. Labile, recalcitrant, and inert organic matter in Mediterranean forest soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(1): 202-215.
- [10] 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): 109-141.
- [11] ZHANG Y, WEI Z, LI H, GUO F, WU P, ZHOU L, MA X. Biochemical quality and accumulation of soil organic matter in an age sequence of *Cunninghamia lanceolata* plantations in southern China[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2016, 17(9): 2218-2229.
- [12] FEYISSA A, YANG F, FENG J, WU J, CHEN Q, CHENG X. Soil labile and recalcitrant carbon and nitrogen dynamics in relation to functional vegetation groups along precipitation gradients in secondary grasslands of South China[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2020, 27(10): 10528-10540.
- [13] STEINMULLER HE, CHAMBERS LG. Characterization of coastal wetland soil organic matter: implications for wetland submergence[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 677: 648-659.
- [14] SAPKOTA Y, WHITE JR. Long-term fate of rapidly eroding carbon stock soil profiles in coastal wetlands[J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 753: 141913.

- [15] LIU X, LI L, QI Z, HAN J, ZHU Y. Land-use impacts on profile distribution of labile and recalcitrant carbon in the Ili River Valley, Northwest China[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 586: 1038-1045.
- [16] SONG N, YAN Z, CAI H, JIANG H. Effect of temperature on submerged macrophyte litter decomposition within sediments from a large shallow and subtropical freshwater lake[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 714(1): 131-144.
- [17] MESSAGER ML, LEHNER B, GRILL G, NEDEVA I, SCHMITT O. Estimating the volume and age of water stored in global lakes using a geo-statistical approach[J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 13603.
- [18] YU B, DONG H, JIANG H, GUO LV, EBERL D, LI S, KIM J. The role of clay minerals in the preservation of organic matter in sediments of Qinghai Lake, NW China[J]. *Clays and Clay Minerals*, 2009, 57(2): 213-226.
- [19] LLOYD KG, SCHREIBER L, PETERSEN DG, KJELDEN KU, LEVER MA, STEEN AD, STEPANAUSKAS R, RICHTER M, KLEINDIENST S, LENK S, SCHRAMM A, JORGENSEN BB. Predominant archaea in marine sediments degrade detrital proteins[J]. *Nature*, 2013, 496(7444): 215-218.
- [20] YANG J, JIANG H, SUN X, HUANG J, HAN M, WANG B. Distinct co-occurrence patterns of prokaryotic community between the waters and sediments in lakes with different salinity[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2021, 97(1): fiae234.
- [21] FABIAN J, ZLATANOVIC S, MUTZ M, PREMKE K. Fungal-bacterial dynamics and their contribution to terrigenous carbon turnover in relation to organic matter quality[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(2): 415-425.
- [22] YAKIMOVICH KM, EMILSON EJS, CARSON MA, TANENTZAP AJ, BASILIKO N, MYKYTCZUK NCS. Plant litter type dictates microbial communities responsible for greenhouse gas production in amended lake sediments[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 2662.
- [23] ZINKE LAURA A, GLOMBITZA C, BIRD JORDAN T, RøY H, JøRGENSEN BO B, LLOYD KAREN G, AMEND JAN P, REESE BRANDI K, ZHOU N. Microbial organic matter degradation potential in baltic sea sediments is influenced by depositional conditions and *in situ* geochemistry[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(4): e02164-18.
- [24] YANG J, JIANG H, SUN X, CHEN J, XIE Z, DONG H. Minerals play key roles in driving prokaryotic and fungal communities in the surface sediments of the Qinghai-Tibetan lakes[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2020, 96(4): fiae035.
- [25] ZHOU J, NING D. Stochastic community assembly: does it matter in microbial ecology?[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2017, 81(4): e00002-17.
- [26] SLOAN WT, LUNN M, WOODCOCK S, HEAD IM, NEE S, CURTIS TP. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(4): 732-740.
- [27] RAMETTE A, TIEDJE JAMES M. Multiscale responses of microbial life to spatial distance and environmental heterogeneity in a patchy ecosystem[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(8): 2761-2766.
- [28] WILLIS RB, MONTGOMERY ME, ALLEN PR. Improved method for manual, colorimetric determination of total Kjeldahl nitrogen using salicylate[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1996, 44(7): 1804-1807.
- [29] NEAL C, NEAL M, WICKHAM H. Phosphate measurement in natural waters: two examples of analytical problems associated with silica interference using phosphomolybdic acid methodologies[J]. *Science of the Total Environment*, 2000, 251-252: 511-522.
- [30] MEHRA OP, JACKSON ML. Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite-citrate system buffered with sodium bicarbonate[J]. *Clays and Clay Minerals*, 1958, 7(1): 317-327.
- [31] TEDERSOO L, ANSLAN S, BAHRAM M, PöLME S, RIIT T, LIIV I, KõLJALG U, KISAND V, NILSSON H, HILDEBRAND F, BORK P, ABARENKOV K. Shotgun metagenomes and multiple primer pair-barcode combinations of amplicons reveal biases in metabarcoding analyses of fungi[J]. *MycKeys*, 2015, 10: 1-43.
- [32] WALTERS W, HYDE ER, BERG-LYONS D,

- ACKERMANN G, HUMPHREY G, PARADA A, GILBERT JA, JANSSON JK, CAPORASO JG, FUHRMAN JA, APPRILL A, KNIGHT R. Improved bacterial 16S rRNA gene (V4 and V4-5) and fungal internal transcribed spacer marker gene primers for microbial community surveys[J]. *mSystems*, 2016, 1(1): e00009-15.
- [33] BOLYEN E, RIDEOUT JR, DILLON MR, BOKULICH NA, ABNET CC, AL-GHALITH GA, ALEXANDER H, ALM EJ, ARUMUGAM M, ASNICAR F, BAI Y, BISANZ JE, BITTINGER K, BREJNROD A, BRISLAWN CJ, BROWN CT, CALLAHAN BJ, CARABALLO-RODRIGUEZ AM, CHASE J, COPE EK, et al. Reproducible, interactive, scalable and extensible microbiome data science using QIIME 2[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(8): 852-857.
- [34] CALLAHAN BJ, MCMURDIE PJ, ROSEN MJ, HAN AW, JOHNSON AJ, HOLMES SP. DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data[J]. *Nature Methods*, 2016, 13(7): 581-583.
- [35] EDGAR RC. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(19): 2460-2461.
- [36] EDGAR RC. SINTAX: A simple non-Bayesian taxonomy classifier for 16S and ITS sequences[J]. *bioRxiv*, 2016. DOI: 10.1101/074161.
- [37] BENJAMINI Y, HOCHBERG Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing[J]. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 1995, 57(1): 289-300.
- [38] BORCARD D, LEGENDRE P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices[J]. *Ecological Modelling*, 2002, 153(1): 51-68.
- [39] BURNS AR, STEPHENS WZ, STAGAMAN K, WONG S, RAWLS JF, GUILLEMIN K, BOHANNAN BJ. Contribution of neutral processes to the assembly of gut microbial communities in the zebrafish over host development[J]. *The ISME Journal*, 2016, 10(3): 655-664.
- [40] YANG J, JIANG H, DONG H, LIU Y. A comprehensive census of lake microbial diversity on a global scale[J]. *Science China Life Sciences*, 2019, 62(10): 1320-1331.
- [41] BADE DL, CARPENTER SR, COLE JJ, PACE ML, KRITZBERG E, van de BOGERT MC, CORY RM, MCKNIGHT DM. Sources and fates of dissolved organic carbon in lakes as determined by whole-lake carbon isotope additions[J]. *Biogeochemistry*, 2007, 84(2): 115-129.
- [42] HUGUET C, de LANGE GJ, GUSTAFSSON Ö, MIDDELBURG JJ, SINNINGHE DAMSTÉ JS, SCHOUTEN S. Selective preservation of soil organic matter in oxidized marine sediments (Madeira Abyssal Plain)[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2008, 72(24): 6061-6068.
- [43] KLEBER M, BOURG IC, COWARD EK, HANSEL CM, MYNENI SCB, NUNAN N. Dynamic interactions at the mineral-organic matter interface[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2021, 2(6): 402-421.
- [44] HENNEBERRY YK, KRAUS TEC, NICO PS, HORWATH WR. Structural stability of coprecipitated natural organic matter and ferric iron under reducing conditions[J]. *Organic Geochemistry*, 2012, 48: 81-89.
- [45] SODANO M, LERDA C, NISTICÒ R, MARTIN M, MAGNACCA G, CELI L, SAID-PULLICINO D. Dissolved organic carbon retention by coprecipitation during the oxidation of ferrous iron[J]. *Geoderma*, 2017, 307: 19-29.
- [46] ADHIKARI D, YANG Y. Selective stabilization of aliphatic organic carbon by iron oxide[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 11214.
- [47] ADHIKARI D, POULSON SR, SUMAILA S, DYNES JJ, MCBETH JM, YANG Y. Asynchronous reductive release of iron and organic carbon from hematite-humic acid complexes[J]. *Chemical Geology*, 2016, 430: 13-20.
- [48] LALONDE K, MUCCI A, OUELLET A, GELINAS Y. Preservation of organic matter in sediments promoted by iron[J]. *Nature*, 2012, 483(7388): 198-200.
- [49] ROWLEY MC, GRAND S, VERRECCHIA ÉP. Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon[J]. *Biogeochemistry*, 2018, 137(1/2): 27-49.
- [50] ADHIKARI D, SOWERS T, STUCKEY JW, WANG X, SPARKS DL, YANG Y. Formation and redox reactivity of ferrihydrite-organic carbon-calcium co-precipitates[J]. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 2019, 244: 86-98.

- [51] LI D, WEN L, YANG L, LUO P, XIAO K, CHEN H, ZHANG W, HE X, CHEN H, WANG K. Dynamics of soil organic carbon and nitrogen following agricultural abandonment in a karst region[J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, 122(1): 230-242.
- [52] O'BRIEN SL, JASTROW JD, GRIMLEY DA, GONZALEZ-MELER MA. Edaphic controls on soil organic carbon stocks in restored grasslands[J]. *Geoderma*, 2015, 251-252: 117-123.
- [53] WANG S, JIA Y, LIU T, WANG Y, LIU Z, FENG X. Delineating the role of calcium in the large-scale distribution of metal-bound organic carbon in soils[J]. *Geophysical Research Letters*, 2021, 48(10): e2021GL092391.
- [54] CLEVELAND CC, LIPTZIN D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a "redfield ratio" for the microbial biomass?[J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235-252.
- [55] WANG M, HOULTON BZ, WANG S, REN C, van GRINSVEN HJM, CHEN D, XU J, GU B. Human-caused increases in reactive nitrogen burial in sediment of global lakes[J]. *Innovation: New York, N Y*, 2021, 2(4): 100158.
- [56] FANG J, WU F, XIONG Y, WANG S. A comparison of the distribution and sources of organic matter in surface sediments collected from northwestern and southwestern plateau lakes in China[J]. *Journal of Limnology*, 2017, 76(3): 571-580.
- [57] COTRUFO MF, WALLENSTEIN MD, BOOT CM, DENEK K, PAUL E. The microbial efficiency-matrix stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter?[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19(4): 988-995.
- [58] LI C, CAO Z, CHANG J, ZHANG Y, ZHU G, ZONG N, HE Y, ZHANG J, HE N. Elevational gradient affect functional fractions of soil organic carbon and aggregates stability in a Tibetan alpine meadow[J]. *Catena*, 2017, 156: 139-148.
- [59] HOU Y, HE K, CHEN Y, ZHAO J, HU H, ZHU B. Changes of soil organic matter stability along altitudinal gradients in Tibetan alpine grassland[J]. *Plant and Soil*, 2019, 458(1/2): 21-40.
- [60] NIE X, WANG D, YANG L, ZHOU G. Controls on variation of soil organic carbon concentration in the shrublands of the north-eastern Tibetan Plateau[J]. *European Journal of Soil Science*, 2021, 72(4): 1817-1830.
- [61] LEIFELD J, BASSIN S, FUHRER J. Carbon stocks in Swiss agricultural soils predicted by land-use, soil characteristics, and altitude[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2005, 105(1-2): 255-266.
- [62] HEDGES JJ, OADES JM. Comparative organic geochemistries of soils and marine sediments[J]. *Organic Geochemistry*, 1997, 27(7): 319-361.
- [63] LI S, FANG J, ZHU X, SPENCER RGM, ALVAREZ-SALGADO XA, DENG Y, HUANG T, YANG H, HUANG C. Properties of sediment dissolved organic matter respond to eutrophication and interact with bacterial communities in a plateau lake[J]. *Environmental Pollution*, 2022, 301: 118996.
- [64] SONG N, XU H, YAN Z, YANG T, WANG C, JIANG H. Improved lignin degradation through distinct microbial community in subsurface sediments of one eutrophic lake[J]. *Renewable Energy*, 2019, 138: 861-869.
- [65] RAMÍREZ PB, FUENTES-ALBURQUENQUE S, DíEZ B, VARGAS I, BONILLA CA. Soil microbial community responses to labile organic carbon fractions in relation to soil type and land use along a climate gradient[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 141: 107692.
- [66] SHI R, XU S, QI Z, ZHU Q, HUANG H, 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.
- [67] XU M, LI X, CAI X, GAI J, LI X, CHRISTIE P, ZHANG J. Soil microbial community structure and activity along a montane elevational gradient on the Tibetan Plateau[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2014, 64: 6-14.
- [68] TIANZHU L, GUICAI S, JIAN W, GENGXIN Z. Microbial communities and associated enzyme activities in alpine wetlands with increasing altitude on the Tibetan Plateau[J]. *Wetlands*, 2017, 37(3): 401-412.
- [69] PRAEG N, SEEBER J, LEITINGER G, TASSER E, NEWSELY C, TAPPEINER U, ILLMER P. The role of land management and elevation in shaping soil

- microbial communities: insights from the Central European Alps[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 150: 107951.
- [70] KAPPLER A, BRYCE C, MANSOR M, LUEDER U, BYRNE JM, SWANNER ED. An evolving view on biogeochemical cycling of iron[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2021, 19(6): 360-374.
- [71] PANG S, LI N, LUO H, LUO X, SHEN T, YANG Y, JIANG J. Autotrophic Fe-driven biological nitrogen removal technologies for sustainable wastewater treatment[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 895409.
- [72] OLLIVIER J, TOWE S, BANNERT A, HAI B, KASTL EM, MEYER A, SU MX, KLEINEIDAM K, SCHLOTTER M. Nitrogen turnover in soil and global change[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2011, 78(1): 3-16.
- [73] PAN X, LIN L, HUANG H, 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.
- [74] ZHANG J, AI Z, LIANG C, WANG G, XUE S. Response of soil microbial communities and nitrogen thresholds of *Bothriochloa ischaemum* to short-term nitrogen addition on the Loess Plateau[J]. *Geoderma*, 2017, 308: 112-119.
- [75] ZHANG C, LIU G, SONG Z, WANG J, GUO L. Interactions of soil bacteria and fungi with plants during long-term grazing exclusion in semiarid grasslands[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 47-58.
- [76] 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(1): 5002.
- [77] CHEN X, LUO M, LIU Y, TAN J, ZHANG C, TAN F, HUANG J. Linking carbon-degrading enzyme activity to microbial carbon-use trophic strategy under salinization in a subtropical tidal wetland[J]. *Applied Soil Ecology*, 2022, 174: 104421.
- [78] ZHOU Z, QIAO W, XING C, AN Y, SHEN X, REN W, JIANG LM, WANG L. Microbial community structure of anoxic-oxic-settling-anaerobic sludge reduction process revealed by 454-pyrosequencing[J]. *Chemical Engineering Journal*, 2015, 266: 249-257.
- [79] SHENG Y, ZHU L. Biochar alters microbial community and carbon sequestration potential across different soil pH[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 622/623: 1391-1399.
- [80] YAN J, WANG L, HU Y, TSANG YF, ZHANG Y, WU J, FU X, SUN Y. Plant litter composition selects different soil microbial structures and in turn drives different litter decomposition pattern and soil carbon sequestration capability[J]. *Geoderma*, 2018, 319: 194-203.
- [81] TUOMELA M, VIKMAN M, HATAKKA A, ITÄVAARA M. Biodegradation of lignin in a compost environment: a review[J]. *Bioresource Technology*, 2000, 72(2): 169-183.
- [82] JAVED Z, TRIPATHI GD, MISHRA M, DASHORA K. Actinomycetes - the microbial machinery for the organic-cycling, plant growth, and sustainable soil health[J]. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 2021, 31: 101893.
- [83] CHEN G, FANG Y, VAN ZWIETEN L, XUAN Y, TAVAKKOLI E, WANG X, ZHANG R. Priming, stabilization and temperature sensitivity of native SOC is controlled by microbial responses and physicochemical properties of biochar[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 154: 108139.
- [84] GOLDFARB KC, KARAOZ U, HANSON CA, SANTEE CA, BRADFORD MA, TRESEDER KK, WALLENSTEIN MD, BRODIE EL. Differential growth responses of soil bacterial taxa to carbon substrates of varying chemical recalcitrance[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2011, 2: 94.
- [85] LIU S, WAWRIK B, LIU Z. Different bacterial communities involved in peptide decomposition between normoxic and hypoxic coastal waters[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 353.
- [86] AIRA M, PÉREZ-LOSADA M, DOMÍNGUEZ J. Microbiome dynamics during cast aging in the earthworm *Aporrectodea caliginosa*[J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 139: 56-63.
- [87] FUKUNAGA Y, KURAHASHI M, SAKIYAMA Y, OHUCHI M, YOKOTA A, HARAYAMA S. *Phycisphaera mikurensis* gen. nov., sp. nov., isolated from a marine alga, and proposal of *Phycisphaeraceae* fam. nov., *Phycisphaerales* ord. nov. and

- Phycisphaerae* classis nov. in the phylum *Planctomycetes*[J]. *The Journal of General and Applied Microbiology*, 2009, 55(4): 267-275.
- [88] FERNANDEZ AB, RASUK MC, VISSCHER PT, CONTRERAS M, NOVOA F, POIRE DG, PATTERSON MM, VENTOSA A, FARIAS ME. Microbial diversity in sediment ecosystems (evaporites domes, microbial mats, and crusts) of hypersaline laguna tebenquiche, Salar de Atacama, Chile[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 1284.
- [89] FUCHSMAN CA, STALEY JT, OAKLEY BB, KIRKPATRICK JB, MURRAY JW. Free-living and aggregate-associated *Planctomycetes* in the Black Sea[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 80(2): 402-416.
- [90] ZHENG Q, WANG Y, LU J, LIN W, CHEN F, JIAO N. Metagenomic and metaproteomic insights into photoautotrophic and heterotrophic interactions in a *Synechococcus* culture[J]. *mBio*, 2020, 11(1): e03261-19.
- [91] NAIR A, SARMA SJ. The impact of carbon and nitrogen catabolite repression in microorganisms[J]. *Microbiological Research*, 2021, 251: 126831.
- [92] SCHAUBERGER C, GLUD RN, HAUSMANN B, TROUCHE B, MAIGNIEN L, POULAIN J, WINCKER P, ARNAUD-HAOND S, WENZHOFFER F, THAMDRUP B. Microbial community structure in hadal sediments: high similarity along trench axes and strong changes along redox gradients[J]. *The ISME Journal*, 2021, 15(12): 3455-3467.
- [93] YANG J, MA L, JIANG H, WU G, DONG H. Salinity shapes microbial diversity and community structure in surface sediments of the Qinghai-Tibetan lakes[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 25078.
- [94] MAI Y, PENG S, LAI Z. Structural and functional diversity of biofilm bacterial communities along the Pearl River Estuary, South China[J]. *Regional Studies in Marine Science*, 2020, 33: 100926.
- [95] ZHAO S, LIU J, BANERJEE S, ZHOU N, ZHAO Z, ZHANG K, TIAN C. Soil pH is equally important as salinity in shaping bacterial communities in saline soils under halophytic vegetation[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 4550.
- [96] XIONG J, LIU Y, LIN X, ZHANG H, ZENG J, HOU J, YANG Y, YAO T, KNIGHT R, CHU H. Geographic distance and pH drive bacterial distribution in alkaline lake sediments across Tibetan Plateau[J]. *Environmental Microbiology*, 2012, 14(9): 2457-2466.
- [97] RATH KM, ROUSK J. Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: a review[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 81: 108-123.
- [98] BLUM JM, SU Q, MA Y, VALVERDE-PEREZ B, DOMINGO-FELEZ C, JENSEN MM, SMETS BF. The pH dependency of N-converting enzymatic processes, pathways and microbes: effect on net N₂O production[J]. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(5): 1623-1640.
- [99] SHAPIRO RS, COWEN LE. Thermal control of microbial development and virulence: molecular mechanisms of microbial temperature sensing[J]. *mBio*, 2012, 3(5): e00238-12.
- [100] SCHIMMEL J, BALSER TC, WALLENSTEIN M. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function[J]. *Ecology*, 2007, 88(6): 1386-1394.
- [101] HO A, di LONARDO DP, BODELIER PL. Revisiting life strategy concepts in environmental microbial ecology[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2017, 93(3): fix006.
- [102] MARTINY JB, BOHANNAN BJ, BROWN JH, COLWELL RK, FUHRMAN JA, GREEN JL, HORNER-DEVINE MC, KANE M, KRUMINS JA, KUSKE CR, MORIN PJ, NAEEM S, OVREAS L, REYSENBACH AL, SMITH VH, STALEY JT. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(2): 102-112.
- [103] CHO JC, TIEDJE JM. Biogeography and degree of endemism of fluorescent *Pseudomonas* strains in soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(12): 5448-5456.
- [104] BORCARD D, LEGENDRE P, DRAPEAU P. Partialling out the spatial component of ecological variation[J]. *Ecology*, 1992, 73(3): 1045-1055.
- [105] BRANCO CCZ, BISPO PC, PERES CK, TONETTO AF, BRANCO LHZ. The roles of environmental conditions and spatial factors in controlling stream macroalgal communities[J]. *Hydrobiologia*, 2014, 732(1): 123-132.
- [106] ZHOU J, YANG H, TANG F, KOIDE RT, CUI M, LIU

- Y, SUN Q, INSAM H, ZHANG Q. Relative roles of competition, environmental selection and spatial processes in structuring soil bacterial communities in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 117/118: 223-232.
- [107] MO Y, ZHANG W, YANG J, LIN Y, YU Z, LIN S. Biogeographic patterns of abundant and rare bacterioplankton in three subtropical bays resulting from selective and neutral processes[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(9): 2198-2210.
- [108] CAO M, JIA T, MI J, JING J, CHAI B. Relative roles of niche and neutral processes on turnover of plant, fungal and bacterial communities in arid and semi-arid areas at the regional scale[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2019, 40: 43-54.
- [109] XU Q, LING N, QUAISER A, GUO J, RUAN J, GUO S, SHEN Q, VANDENKOORNHUYSE P. Rare bacteria assembly in soils is mainly driven by deterministic processes[J]. *Microbial Ecology*, 2022, 83(1): 137-150.
- [110] LI B, SHEN C, WU HY, ZHANG LM, WANG J, LIU S, JING Z, GE Y. Environmental selection dominates over dispersal limitation in shaping bacterial biogeographical patterns across different soil horizons of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 838(Part 2): 156177.
- [111] JIAO S, YANG Y, XU Y, ZHANG J, LU Y. Balance between community assembly processes mediates species coexistence in agricultural soil microbiomes across eastern China[J]. *The ISME Journal*, 2020, 14(1): 202-216.
- [112] KANG L, CHEN L, ZHANG D, PENG Y, SONG Y, KOU D, DENG Y, YANG Y. Stochastic processes regulate belowground community assembly in alpine grasslands on the Tibetan Plateau[J]. *Environmental Microbiology*, 2022, 24(1): 179-194.
- [113] ROGUET A, LAIGLE GS, THERIAL C, BRESSY A, SOULIGNAC F, CATHERINE A, LACROIX G, JARDILLIER L, BONHOMME C, LERCH TZ, LUCAS FS. Neutral community model explains the bacterial community assembly in freshwater lakes[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(11): fiv125.

杨渐, 中国地质大学(武汉)生物地质与环境地质国家重点实验室副研究员。主要从事极端环境地质微生物学研究, 致力于探寻咸盐湖泊功能微生物群落的分布规律及其介导的元素生物地球化学过程(如碳氮循环), 并揭示它们响应全球气候-环境变化的生态学机制。先后主持了国家自然科学基金面上项目、青年科学基金项目、中国博士后科学基金面上等科研项目。以第一作者或通讯作者在 *The ISME Journal*、*Geochimica et Cosmochimica Acta*、*Geophysical Research Letter*、*SCIENCE CHINA Life Sciences*、*Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*、*FEMS Microbiology Ecology* 等国际重要学术期刊上发表论文 50 余篇; 担任国际期刊 *Frontiers in Microbiology* 副主编; 担任 *Journal of Hydrology*、*Frontiers in Microbiology*、*Microbial Ecology*、*Geomicrobiology Journal* 等期刊审稿人。

