



## 黄土-古土壤原核生物群落对古气候变化的响应

刘秀花<sup>1,2\*</sup>, 孙钰涵<sup>1,2</sup>, 卢杰<sup>3</sup>, 刘小康<sup>4</sup>, 马延东<sup>5</sup>, 贺屹<sup>1,2</sup>, 胡安焱<sup>1,2</sup>

1 长安大学水利与环境学院, 陕西 西安 710054

2 旱区地下水与生态效应教育部重点实验室, 陕西 西安 710054

3 陕西省土地工程建设集团有限责任公司, 陕西 宝鸡 721004

4 榆林市水利局河湖水库与移民工作中心, 陕西 榆林 719000

5 陕西省林业科学研究院国家林业局黄土高原水土保持与生态恢复重点实验室, 陕西 西安 710082

刘秀花, 孙钰涵, 卢杰, 刘小康, 马延东, 贺屹, 胡安焱. 黄土-古土壤原核生物群落对古气候变化的响应[J]. 微生物学报, 2024, 64(6): 1800-1823.

LIU Xiuhua, SUN Yuhua, LU Jie, LIU Xiaokang, MA Yandong, HE Yi, HU Anyan. Response of prokaryotic community in loess-paleosol to paleoclimate change[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2024, 64(6): 1800-1823.

**摘要:** 【目的】黄土-古土壤序列是记录第四纪气候环境变化的良好载体, 其内部的土壤微生物特征是蕴含土壤环境变化的重要信息。由于黄土与古土壤成壤环境的气候差异, 微生物群落结构特征可能会有不同的响应, 但针对该问题的研究还十分有限。【方法】选择任家坡(R)和九州台(J)两地黄土(RL和JL)-古土壤(RS和JS)序列, 运用高通量测序技术和线性判别分析效应大小(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)识别土壤原核生物群落结构和类群差异, 基于原核生物分类单元功能注释(functional annotation of prokaryotic taxa, FAPROTAX)数据库进行群落功能预测, 以及利用 Mantel test 探讨影响土壤原核生物群落稳定的环境因子。【结果】土壤中碳氮营养物质与气候变化的代用指标磁化率、Rb/Sr 变化趋势一致, 含量整体表现为古土壤(RS和JS)高, 对应的黄土(RL和JL)低, 这一特征在任家坡古土壤(RS)中尤为显著; 在同一气候时期, 九州台较任家坡更为干冷, 并且九州台古土壤沉积阶段也受到较强冬季风的影响, 使其气候冷干与暖湿转变呈渐变型。原核生物群落结构中酸杆菌门(Acidobacteria)、泉古菌门(Crenarchaeota)、绿弯菌门(Chloroflexi)等具有嗜热嗜温性质的细菌和古菌在任家坡黄土-古土壤(RL和RS)中丰度较高, 芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、放线菌门(Actinobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)、广古菌门(Euryarchaeota)、异常球菌-栖热菌门

资助项目: 国家自然科学基金(42372288); 陕西林业科技创新专项(SXLK2022-06-3); 中央高校基本科研业务费专项资金(300102292904)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42372288), the Forestry Science and Technology Innovation Project of Shaanxi Province (SXLK2022-06-3), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (300102292904).

\*Corresponding author. E-mail: Liuxh68@chd.edu.cn

Received: 2023-12-25; Accepted: 2024-03-19; Published online: 2024-03-22

(*Deinococcus-Thermus*)等耐旱、适宜极端环境中生存的细菌和古菌在九州台黄土-古土壤中(JL和JS)丰度较高。同时,生命产能、氮、锰、铁、氯元素循环相关功能基因在任家坡古土壤(RS)中表达量最高,而碳、氢、硫元素循环相关功能基因在任家坡黄土(RL)中表达量最高。与任家坡相比,九州台原核生物群落具有物种多样性高、功能种类少的特点。Mantel test分析进一步表明,有机碳(soil organic carbon, SOC)、含水率(soil water content, SWC)、总氮(total nitrogen, TN)和硝态氮(nitrate nitrogen,  $\text{NO}_3^-$ -N)是影响任家坡原核生物群落和功能稳定的关键环境因子,而TN、SOC、pH值和铵态氮( $\text{NH}_4^+$ -N)是影响九州台原核生物群落和功能稳定的关键环境因子。【结论】在暖湿期,微生物群落分化出更多的功能种类,具有更旺盛的生命活动;在冷干期,微生物群落通过提高物种多样性来完成主要的生命活动功能,通过协同共生维持群落生存和稳定来适应环境胁迫。研究成果对认识气候变化对土壤微生物多样性和功能的影响具有重要意义。

关键词: 黄土-古土壤序列; 原核生物群落; 结构; 功能; 古气候

## Response of prokaryotic community in loess-paleosol to paleoclimate change

LIU Xiuhua<sup>1,2\*</sup>, SUN Yuhan<sup>1,2</sup>, LU Jie<sup>3</sup>, LIU Xiaokang<sup>4</sup>, MA Yandong<sup>5</sup>, HE Yi<sup>1,2</sup>, HU Anyan<sup>1,2</sup>

1 School of Water and Environment, Chang'an University, Xi'an 710054, Shaanxi, China

2 Key Laboratory of Groundwater and Ecological Effects in Arid Areas, Ministry of Education, Xi'an 710054, Shaanxi, China

3 Shaanxi Provincial Land Engineering Construction Group Limited Liability Company, Baoji 721004, Shaanxi, China

4 River and Lake Reservoir and Immigrant Work Center, Water Conservancy Bureau of Yulin, Yulin 719000, Shaanxi, China

5 Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation and Ecological Restoration of Loess Plateau, Shaanxi Academy of Forestry, Xi'an 710082, Shaanxi, China

**Abstract: [Objective]** Loess-paleosol sequence (LPS) is a good carrier recording the changes of Quaternary climate and environment, and the characteristics of soil microorganisms in it indicates important information about the changes of soil environment. Due to the climate difference between loess and paleosol, the soil microbial community may have different responses in the structural characteristics. The research on this problem, however, is limited. **[Methods]** In this paper, the loess (RL and JL)-paleosol (RS and JS) sequences in Renjiapo (R) and Jiuzhoutai (J) were selected, and high-throughput sequencing and linear discriminant analysis effect size (LEfSe) were employed to gain insights into the community structure and group differences of soil prokaryotes. Furthermore, functional annotation of prokaryotic taxa (FAPROTAX) was used to predict the community function, and the Mantel test was carried out to identify the environmental factors affecting the community stability of soil prokaryotes. **[Results]** The carbon and nitrogen in soil showed changes consistent with the magnetic susceptibility and Rb/Sr ratio, the alternative indicators of climate change. The content of carbon and nitrogen was high in the paleosol (RS and JS, especially in RS) and low in the

corresponding loess (RL and JL). In the same climate era, Jiuzhoutai was drier and colder than Renjiapo. The paleosol deposition stage in Jiuzhoutai was affected by strong winter monsoon, which ultimately led to the gradual change from the dry-cold to wet-warm climate. In the prokaryotic community, thermophilic or mesophilic bacteria and archaea, such as *Acidobacteria*, *Crenarchaeota*, and *Chloroflexi*, were abundant in RL and RS, while those with tolerance to drought and extreme environments, such as *Gemmatimonadetes*, *Actinobacteria*, *Firmicutes*, *Euryarchaeota*, and *Deinococcus-Thermus*, had high abundance in JL and JS. The functional genes related to energy source and nitrogen, manganese, iron, and chlorine cycling had the highest expression levels in RS, while those involved in carbon, hydrogen, and sulfur cycling showed the highest expression levels in RL. The prokaryotic community in Jiuzhoutai had higher species diversity and fewer functional species than that in Renjiapo. Mantel test results indicated that soil organic carbon (SOC), soil water content (SWC), total nitrogen (TN), and nitrate nitrogen ( $\text{NO}_3^-$ -N) were the key environmental factors influencing the stability and functions of the prokaryotic community in Renjiapo, while the influencing factors in Jiuzhoutai were TN, SOC, pH, and ammonium nitrogen ( $\text{NH}_4^+$ -N). **[Conclusion]** During the warm-humid period, the microbial community differentiated into more functional categories and exhibited more vigorous life activities. When the climate was dry and cold, the microbial community completed the main life activities by improving species diversity and jointly maintaining the community survival and stability to adapt to environmental stress. The findings are of great significance for understanding the impacts of climate change on the diversity and functions of soil microorganisms.

**Keywords:** loess-paleosol sequence; prokaryotic community; structure; function; paleoclimate

厚度大、风积连续的黄土-古土壤序列是陆地上全新世以来发现最完整的古气候记录载体<sup>[1-3]</sup>，与深海发育物、极地冰心并称为“三大近代气候环境档案库”<sup>[4]</sup>。黄土-古土壤序列是由物源相似物质在东亚夏季风和冬季风气候交替作用下形成的，反映了东亚区域的气候变迁与生态演变过程<sup>[5]</sup>，其中古土壤发育时期，受到夏季风作用较强，带来了充沛的降水<sup>[6]</sup>，气候增温增湿，而黄土发育时期，冬季风作用较强，气候干冷<sup>[7]</sup>。已有研究表明，黄土-古土壤发育过程中的磁化率(magnetic susceptibility, MS)、沉积物粒度、 $\text{CaCO}_3$ 含量、Rb/Sr值等可作为古气候代用指标，可反映古气候及其环境演化信息<sup>[8]</sup>。其中，MS不仅与降水呈正相关关系<sup>[9]</sup>，而且可表征夏季风的强弱，即夏季风强盛时，

土壤和粉尘中磁铁矿组分高，磁化率就高；反之，磁化率低<sup>[10]</sup>。沉积物粒度为峰度较高、分选较好的粗粒组分时，代表东亚冬季风盛行，气候冷干；反之，夏季风盛行，气候暖湿<sup>[11]</sup>。 $\text{CaCO}_3$ 含量和 Rb/Sr值可指示黄土和古土壤遭受的淋溶程度<sup>[12]</sup>， $\text{CaCO}_3$ 含量低、Rb/Sr值高代表受到暖湿气候影响，反之代表冷干气候<sup>[13]</sup>。另外，黄土-古土壤发育成壤作用导致表生环境所含的元素不断地迁移与组合，其元素循环的改变也可表现出土壤生态对气候变迁的响应<sup>[14-15]</sup>。

土壤微生物主导着土壤养分转化和各元素的循环过程<sup>[16]</sup>，微生物群落对土壤环境变化极其敏感<sup>[17]</sup>，其群落结构和功能特征的变化对气候和土壤环境的差异有积极响应<sup>[18-20]</sup>。不同季

风气候带来的温湿环境差异, 会影响土壤微生物群落结构<sup>[21]</sup>。气候通过改变土壤环境, 筛选和影响微生物的种类和丰度, 从而改变其群落结构组成<sup>[22-23]</sup>, 进一步使群落产生不同的生命功能<sup>[24-26]</sup>, 以此来表征土壤微生物群落对气候变化的适应与响应。当前, 有关黄土微生物的研究主要以表层土壤及不同管理模式下的群落特征为主, 而对黄土-古土壤序列中的微生物研究十分有限, 特别是具有类似初始背景条件的黄土-古土壤序列<sup>[27]</sup>, 受不同区域气候变化的控制, 可能在微生物群落结构特征中也储存了丰富的古环境信息。基于此, 本研究选择西安任家坡和兰州九州台的部分黄土-古土壤序列, 开展古气候代用指标和土壤理化因子, 以及原核生物群落结构与功能差异研究, 分析其群落分布、种群关系及驱动因素, 探究土壤中原核生物对气候变迁响应与作用机制, 研究结果不仅可进一步加深对黄土古气候环境形成过程的理解, 也可为认识气候变化对土壤微生物结构和功能的演化影响提供重要借鉴。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

黄土高原位于中国中部偏北, 是全球最大的黄土发育区, 总面积约 64 万 km<sup>2</sup>。该区属于典型的温带大陆性气候, 夏秋季温暖湿润, 冬春季寒冷干燥, 年降水量 150–800 mm, 主要集中在 6–9 月, 年平均气温 3.6–14.3 °C, 降水和气温均呈现由东南向西北递减的趋势。黄土-古土壤序列是第四纪冰期-间冰期交替作用的产物, 冰期冬季风增强, 大量黄土颗粒携带到高原, 黄土粉尘堆积速度快, 叠覆成为黄土层。间冰期, 夏季风带来暖湿气候, 黄土成壤速度加快, 形成古土壤<sup>[28-29]</sup>。因此, 随着气候的多次叠加, 黄土、古土壤相互交替层状分布。本

研究选取黄土高原位于甘肃省兰州市黄河北岸的九州台(103°47'E, 36°07'N)和陕西省西安市白鹿原的任家坡(109°23'E, 34°10'N) (图 1A) 2 个不同类型的黄土-古土壤剖面, 分别对 L1、S1、L3、S3、L5 和 S5 层序开展分析。以任家坡剖面为例(图 1B), 从上到下依次为马兰黄土(L1)、离石黄土上部(S1–L5)和下部(S5)。各时期地层出露齐全、地层完整, 古土壤层清晰可辨、相对稳定。

### 1.2 样品采集

于 2019 年 5 月和 9 月分别在任家坡和九州台采集了黄土-古土壤序列剖面中 L1、S1、L3、S3、L5、S5 层序的土壤样品, 其中 L1、L3、L5 代表黄土层序, S1、S3、S5 代表古土壤层序(图 1B)。在每个土壤层序的上、中、下部位各取 1 kg 土样, 两地共采集 36 个样品。将样品冷藏并运回实验室, 在去除石块和植物根系后对所有土壤样品过 2 mm 筛子。过筛后将每个土样分为 4 份, 分别用于土壤理化因子、微生物(在-80 °C冰箱中用于提取土壤 DNA)、土壤有机碳及总氮同位素和磁化率等古气候代用指标的测定。

### 1.3 土壤理化性质与生物信息测定

土壤含水率(soil water content, SWC)是将土壤样本在 105 °C烘箱内烘干 10 h 后测定的; pH 值(土:水为 1:2.5)采用 DMP-2 mV pH 计(北京金洋万达科技有限公司)测定; 土壤有机碳含量(soil organic carbon, SOC)采用重铬酸钾氧化法测定; 全氮含量(total nitrogen, TN)以硒(Se)、硫酸铜(CuSO<sub>4</sub>)和硫酸钾(K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>)作为催化剂, 使用半微量凯氏定氮法进行定量; 铵态氮(NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N)、硝态氮(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)含量采用 2 mol/L 的氯化钾浸提, 使用 San++连续流动分析仪(Skalar 公司)测定; δ<sup>15</sup>N 和 δ<sup>13</sup>C 应用元素分析-同位素比值质谱仪(Elementar 公司)测定; 土壤频率磁化率

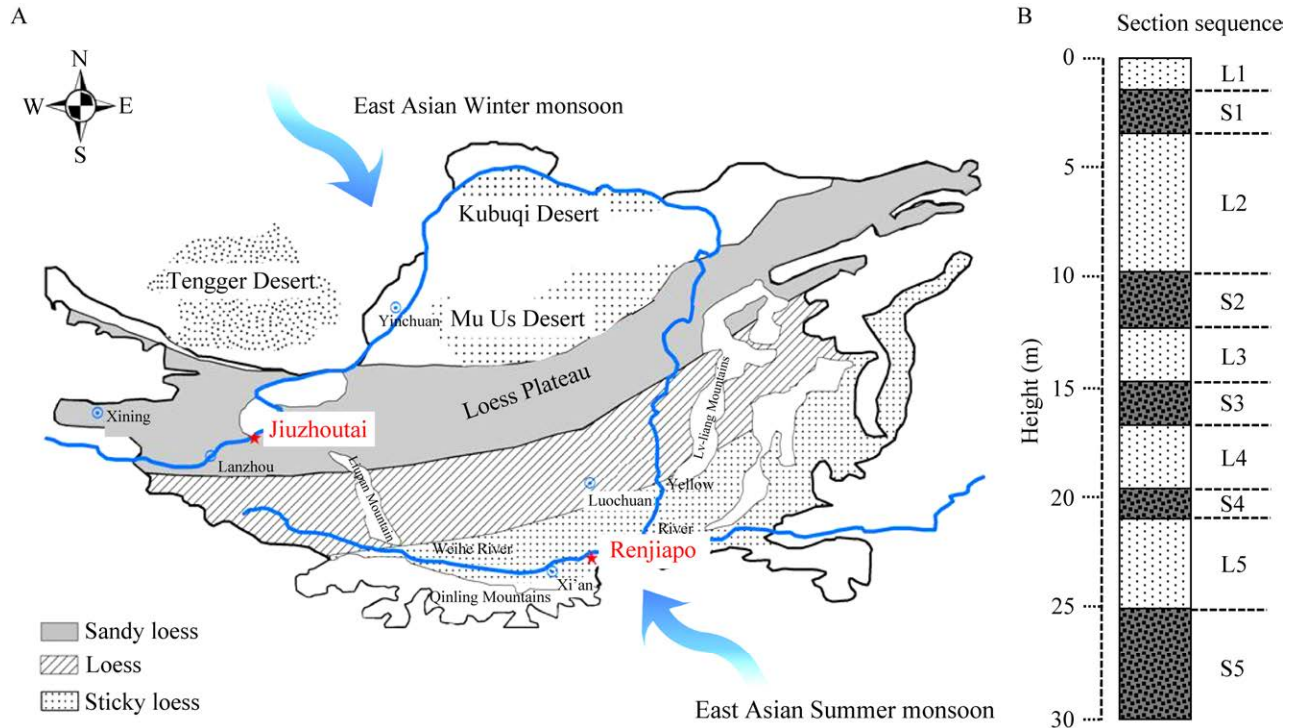


图 1 研究区示意图<sup>[4]</sup> (A)和任家坡黄土-古土壤地层剖面图<sup>[30]</sup> (B)

Figure 1 Schematic diagram of study area<sup>[4]</sup> (A) and loess-paleosol stratigraphic profile in Renjiapo<sup>[30]</sup> (B).

(soil frequency magnetic susceptibility, MS)采用 MS-2B 磁化率仪(Bartington 公司)测定;  $\text{CaCO}_3$  含量采用气量法测定; 土壤中的铷(Rb)、锶(Sr)使用波长色散 X 射线荧光光谱法测定; 土壤的粒径分布使用 LS 13320 XR 激光衍射粒度分析仪(Bckman Coulter 公司)测定。

使用 DNeasy<sup>®</sup> PowerSoil 试剂盒(MO Bio Laboratories 公司)从 0.5 g 土壤中提取 DNA。利用 NanoDrop ND-2000 分光光度计(ThermoFisher Scientific 公司)测量 DNA 的浓度和纯度, 并采用 1.2%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 的提取质量。

高通量测序使用原核生物特异性引物 515F (5'-GTGYCAGCMGCCGCGGTAA-3')和 806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAAT-3'), 对 16S rRNA 基因的 V4 高变区进行扩增。PCR 反应体系(25  $\mu\text{L}$ ): 5 $\times$ Reaction buffer 5  $\mu\text{L}$ , 5 $\times$ GC buffer

5  $\mu\text{L}$ , dNTPs (2.5 mmol/L) 2  $\mu\text{L}$ , 正、反向引物 (10  $\mu\text{mol/L}$ )各 1  $\mu\text{L}$ , DNA 模板 2  $\mu\text{L}$ ,  $\text{ddH}_2\text{O}$  8.75  $\mu\text{L}$ , Q5 DNA Polymerase (5 U/ $\mu\text{L}$ ) 0.25  $\mu\text{L}$ 。PCR 扩增条件: 98  $^\circ\text{C}$ 预变性 2 min; 98  $^\circ\text{C}$ 变性 15 s, 55  $^\circ\text{C}$ 退火 30 s, 72  $^\circ\text{C}$ 延伸 30 s, 共 25–30 个循环; 最后 72  $^\circ\text{C}$ 延伸 5 min。PCR 扩增产物使用 Quant-it PicoGreen dsDNA Assay Kit (Invitrogen 公司)在 Microplate reader (BioTek 公司)进行定量, 纯化后的扩增产物在 Illumina MiSeq 平台上进行测序。

#### 1.4 数据处理与分析

土壤理化因子变化趋势应用 Origin 绘图, 原核生物群落  $\alpha$  多样性与土壤层位和地区的关系利用 SPSS 27 进行双因子反方差分析。利用差异检验箱线图探索  $\alpha$  多样性、优势菌门、土壤理化因子之间的显著性差异, 基于 Bray-Curtis

和 Weighted-Unifrac 距离的非度量多维尺度 (non-metric multidimensional scaling, NMDS) 分析各样本菌群间  $\beta$  多样性的差异性。基于原核生物分类单元功能注释 (functional annotation of prokaryotic taxa, FAPROTAX) 数据库对分类操作单元 (operational taxonomic unit, OTU) 进行功能注释, 获得各样本群落功能信息, 通过 Kruskal-Wallis 检验分析两地各层位土壤微生物群落功能之间的差异, 最后应用 Mantel test 分析理化因子对原核生物群落功能的影响。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤理化性质的差异及古气候特征

任家坡和九州台黄土-古土壤序列气候代用指标的变化如图 2 所示, 其变化特征与已有认识规律一致: 即同一地区的黄土和古土壤序列中 MS 和 Rb/Sr 值在任家坡和九州台均表现

为黄土 < 古土壤 (RL < RS 和 JL < JS) (RL、RS 分别为任家坡黄土与古土壤, JL、JS 分别为九州台黄土与古土壤), 表明古土壤发育时期夏季风强、降水多, 气候暖湿; 而黄土发育时期, 冬季风强、降水少, 气候冷干<sup>[6-7,9,12]</sup>。CaCO<sub>3</sub> 在任家坡表现为黄土 > 古土壤 (RL > RS) 且差异较大, 符合 CaCO<sub>3</sub> 含量低反映相对温湿气候、含量高反映干旱气候的规律<sup>[13]</sup>, 但在九州台却差异较小。粒度 (>32  $\mu\text{m}$ ) 在任家坡和九州台都表现为黄土 > 古土壤 (RL > RS 和 JL > JS), 符合黄土发育的干冷时期, 受到更强盛的冬季风致使粒度更大的规律<sup>[11]</sup>。TN、SWC、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 在任家坡和九州台也基本表现为黄土 < 古土壤 (RL < RS 和 JL < JS)。

两地同一层位对比可知, 粒度 (>32  $\mu\text{m}$ )、CaCO<sub>3</sub> 在黄土和古土壤中, 整体表现为任家坡 < 九州台 (RL < JL 和 RS < JS), 同时 Rb/Sr、MS 在

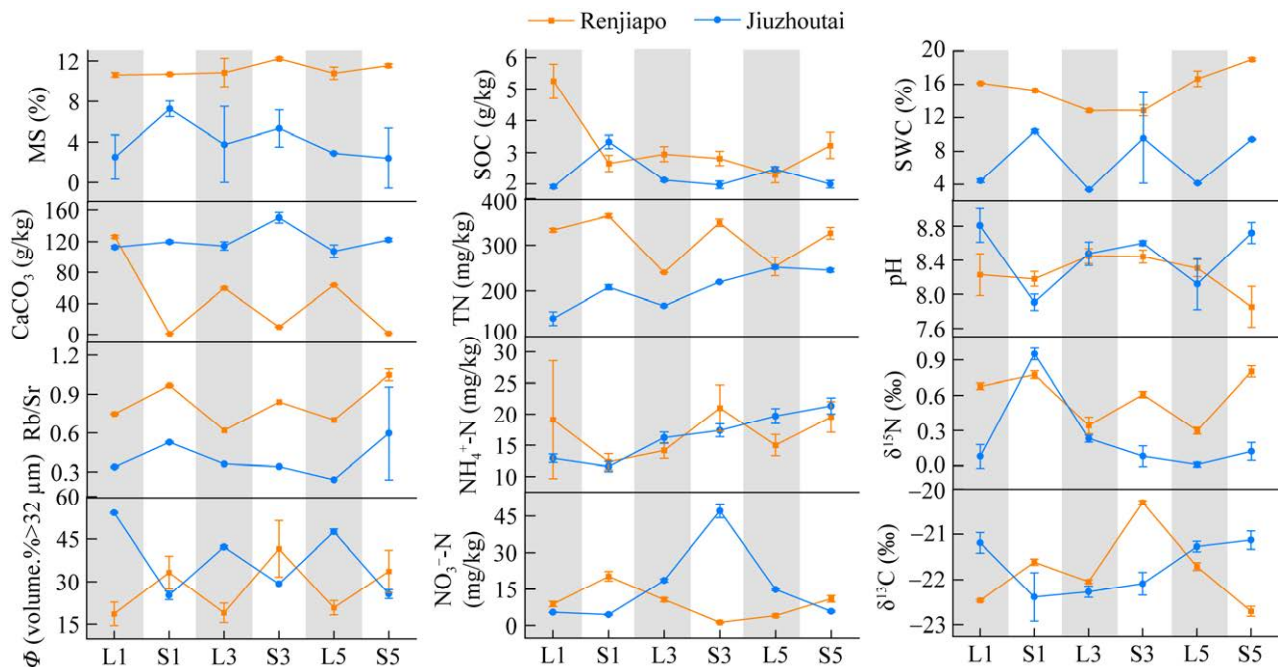


图 2 两地黄土-古土壤样理化因子 MS: 磁化率;  $\Phi$ : 粒度; SOC: 有机碳; TN: 全氮; SWC: 土壤含水率

Figure 2 Physical and chemical factors of loess-paleosol samples in two places. MS: Soil frequency magnetic susceptibility; TN: Total nitrogen;  $\Phi$ : Particle size; SOC: Soil organic carbon; SWC: Soil water content.



两地同一层位土壤皆表现为任家坡>九州台 (RL>JL 和 RS>JS), 表明任家坡比九州台受到的夏季风更强盛, 气候更暖湿。此外, TN、 $\delta^{15}\text{N}$  和 SWC 也均表现为任家坡>九州台 (RL>JL 和 RS>JS), 这是由于任家坡更为暖湿, 使得地表植被更茂盛, 土壤水分含量高、营养物积累多。此外, 任家坡的 TN、 $\delta^{15}\text{N}$  及  $\delta^{13}\text{C}$  含量在古土壤中也明显高于黄土 (RS>RL), 说明气候暖湿期 TN 等物质积累量高, C、N 循环快,  $\delta^{15}\text{N}$  和  $\delta^{13}\text{C}$  富集, 这与气候代用指标变化趋势一致。

## 2.2 两地黄土-古土壤原核生物群落多样性差异

### 2.2.1 黄土-古土壤原核生物群落 $\alpha$ 多样性

采用  $\alpha$  多样性指数 ACE、Chao1、Shannon 和 Simpson 反映两地黄土古土壤原核生物群落多样性和差异特征。总体上由 L1-S5, 任家坡黄土-古土壤序列中原核生物群落的丰度和多样性降低, 而九州台黄土 (表 1) 中原核生物群落的丰度和多样性却表现出增大趋势, 其古土壤 (表 2) 未表现出变化规律。

表 1 两地黄土原核生物群落  $\alpha$  多样性特征

Table 1 Effects of two places on alpha diversity of prokaryotic community in loess

Location	Layer	Chao1 index	ACE index	Shannon index	Simpson index
Renjiapo	RL1	1 338.515	1 315.098	5.989	0.927
	RL3	899.816	933.147	5.011	0.843
	RL5	569.886	536.874	2.881	0.529
Jiuzhoutai	JL1	576.512	496.851	2.919	0.486
	JL3	680.173	614.314	3.115	0.492
	JL5	1 085.443	1 085.437	6.415	0.973
Double factor variance analysis					
Location		*	*	ns	ns
Layer		ns	ns	ns	ns
Location×layer		**	**	*	ns

\*:  $0.01 < P \leq 0.05$ ; \*\*:  $0.001 < P \leq 0.01$ ; ns: Insignificant.

表 2 两地古土壤原核生物群落  $\alpha$  多样性特征

Table 2 Effects of two places on alpha diversity of prokaryotic community in paleosol

Location	Layer	Chao1 index	ACE index	Shannon index	Simpson index
Renjiapo	RS1	727.224	668.041	3.474	0.608
	RS3	700.029	653.802	3.894	0.696
	RS5	597.391	478.744	0.865	0.148
Jiuzhoutai	JS1	1 118.873	1 151.324	6.653	0.968
	JS3	587.696	501.604	3.466	0.621
	JS5	823.526	819.169	4.405	0.725
Double factor variance analysis					
Location		*	**	**	**
Layer		**	**	**	**
Location×layer		*	*	*	*

\*:  $0.01 < P \leq 0.05$ ; \*\*:  $0.001 < P \leq 0.01$ .

此外, 地区和层位的差异对  $\alpha$  多样性有不同程度的影响, 其中, 地区差异对两地古土壤原核生物群落丰度和多样性具有极显著影响, 对黄土群落丰度影响表现出显著, 同一地区土壤原核生物群落容易产生较高的相似性。层位差异对两地古土壤原核生物群落的  $\alpha$  多样性表现出极显著影响, 而在黄土中影响不显著; 差异性检验(图 3)表明任家坡黄土原核生物群落丰度大于九州台, 多样性却小于九州台, 而九州台的古土壤原核生物群落丰度和多样性均大于任家坡, 并且两地古土壤的原核生物群落多样性也具有显著差异。研究表明气候变迁对不同地域的土壤原核生物群落具有较大的影响, 古土壤发育时期, 土壤微生物群落更加活跃, 其对气候变化的响应更为敏感, 群落更易分化出不同的结构和功能所致。

### 2.2.2 黄土-古土壤原核生物群落 $\beta$ 多样性

基于 Bray-Curtis 和 Weighted-Unifrac 距离的非度量多维尺度(NMDS)分析(stress 值为 0.1)可知, 同一地区土壤中原核生物群落  $\beta$  多样性组成具有较高的相似性(图 4A), 但九州台的 JL1、JL3 和任家坡的 RS5 三层位的群落组成与

各自序列中其他层位的差异较大, 而且这三层位的样点距离较近, 说明该三层土壤的原核生物群落组成可能也较为相似。

### 2.3 黄土-古土壤原核生物群落组成及结构的差异

#### 2.3.1 黄土-古土壤原核生物群落的组成及结构

两地 36 个土壤样本共获得 4 433 条 OTU 序列, 其中只有 6 个 OTU 为所有层位的土壤样本共有, 两地黄土-古土壤样本原核生物主要分布在 47 门 127 纲 271 目 411 科 689 属。其中九州台原核生物种类在门、纲、目和科上的数目皆少于任家坡, 而菌属种类大于任家坡。

在门水平, 任家坡和九州台分别检出 46 个和 39 个菌门。任家坡土壤中变形菌门(*Proteobacteria*)、GAL15、己科河菌门(*Rokubacteria*)是高丰度的优势菌门(相对丰度 >5%), 九州台土壤中变形菌门和放线菌门(*Actinobacteria*)为高丰度的优势菌门(相对丰度 >10%); 酸杆菌门(*Acidobacteria*)、芽单胞菌门(*Gemmatimonadetes*)、绿弯菌门(*Chloroflexi*)、拟杆菌门(*Bacteroidetes*)、广古菌门(*Euryarchaeota*)、奇古菌门(*Thaumarchaeota*)、浮霉菌门(*Planctomycetes*)

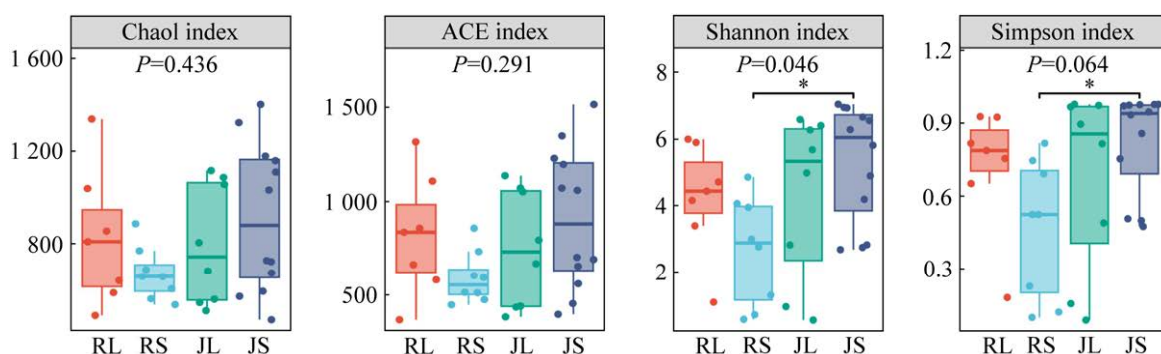


图 3 两地黄土-古土壤原核生物群落  $\alpha$  多样性差异检验 RL: 任家坡黄土; RS: 任家坡古土壤; JL: 九州台黄土; JS: 九州台古土壤

Figure 3 Difference test of alpha diversity of prokaryotic community in loess-paleosol between two places. RL: Loess in Renjiapo; RS: Paleosol in Renjiapo; JL: Loess in Jiuzhoutai; JS: Paleosol in Jiuzhoutai. \*:  $0.01 < P \leq 0.05$ .



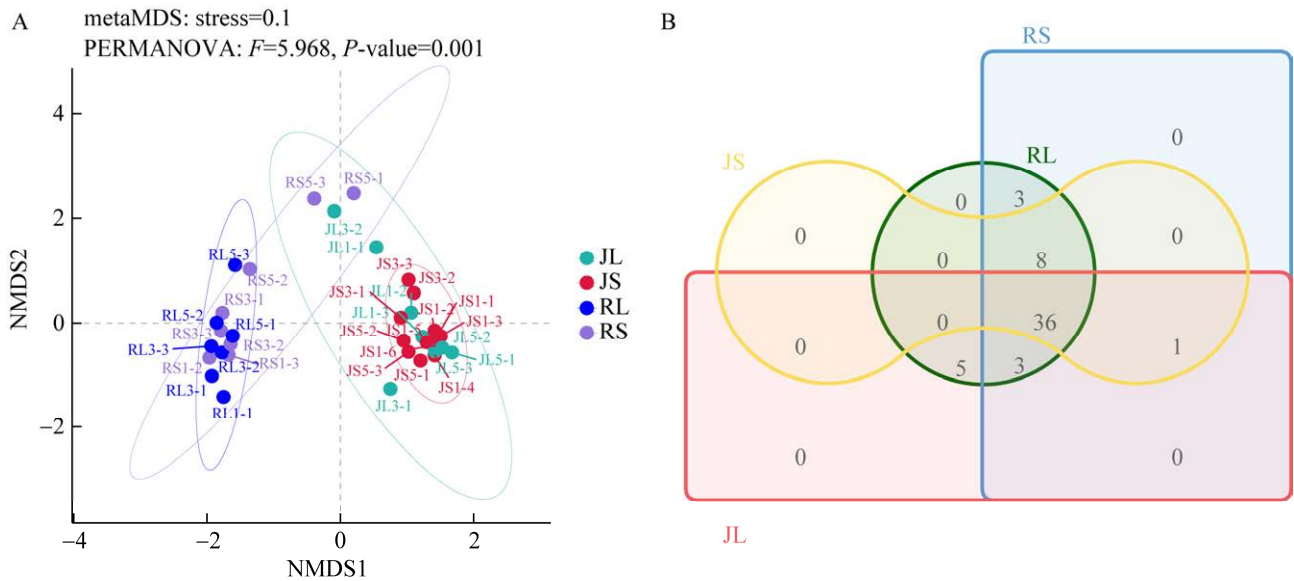


图 4 两地黄土-古土壤原核生物群落 NMDS 分析(A)和土壤原核生物群落功能种类 Venn 图(B) RL: 任家坡黄土; RS: 任家坡古土壤; JL: 九州台黄土; JS: 九州台古土壤

Figure 4 NMDS analysis of prokaryotic community in loess-paleosol in two places (A) and Venn diagram of functional species of soil prokaryotic community in two places (B). RL: Loess in Renjiapo; RS: Paleosol in Renjiapo; JL: Loess in Jiuzhoutai; JS: Paleosol in Jiuzhoutai.

为两地共有的优势菌门(相对丰度>1%)。此外,变形菌门在任家坡 RS5 层位相对丰度>90%,在九州台 JL1 和 JL3 层位相对丰度>70%。由于变形菌门的相对丰度高,使其在原核生物群落中占据了优势生态位,特异性最强,导致 $\beta$ 多样性检验中这3个层位的群落组成较相似但与其他层位的差异较大(图4A)。

由两地土壤的优势菌门差异检验可知(图5),GAL15和己科河菌门丰度在两地土壤中差异极显著,其中任家坡土壤丰度高,而且黄土中的丰度均高于古土壤,九州台土壤中丰度却很低(相对丰度低于0.1%)。放线菌门和拟杆菌门丰度在两地土壤中的差异也表现出极显著,九州台均高于任家坡。浮霉菌门丰度在两地的古土壤中差异显著,任家坡古土壤中较低。

### 2.3.2 原核生物群落组间差异 LefSe 分析

两地黄土原核生物的线性判别分析(linear

discriminant analysis, LDA) 效应大小(LDA effect size, LefSe)分析(LDA 阈值为 3.9)结果见图 6A,共有 46 个细菌和古菌类群具有显著差异。任家坡 RL1 层位差异类群最多,其主要分布在门水平的 *GAL15*、酸杆菌门和己科河菌门,纲水平的 *Subgroup\_6*、NC10,目水平的甲基溴化目(*Methylomirabiales*)、甲烷球菌目(*Methanomassiliicoccales*)和己科河菌目(*Rokubacteriales*),科水平的甲基溴化科(*Methylomirabilaceae*),以及属水平的 MIZ17 和一些未分类的物种;相比之下,任家坡 RL3 和 RL5 差异类群最少,均仅有 1 个,分别为纲水平的 TK10 和亚硝化球菌纲(*Nitrososphaeria*)下的未分类菌目。此外,九州台 JL1 层位有 5 个差异类群的 LDA 值大于 5,它们皆属于变形菌门下的 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、肠杆菌目(*Enterobacteriales*)、肠杆菌科(*Enterobacteriaceae*)和伍斯菌属(*Woeseia*)。

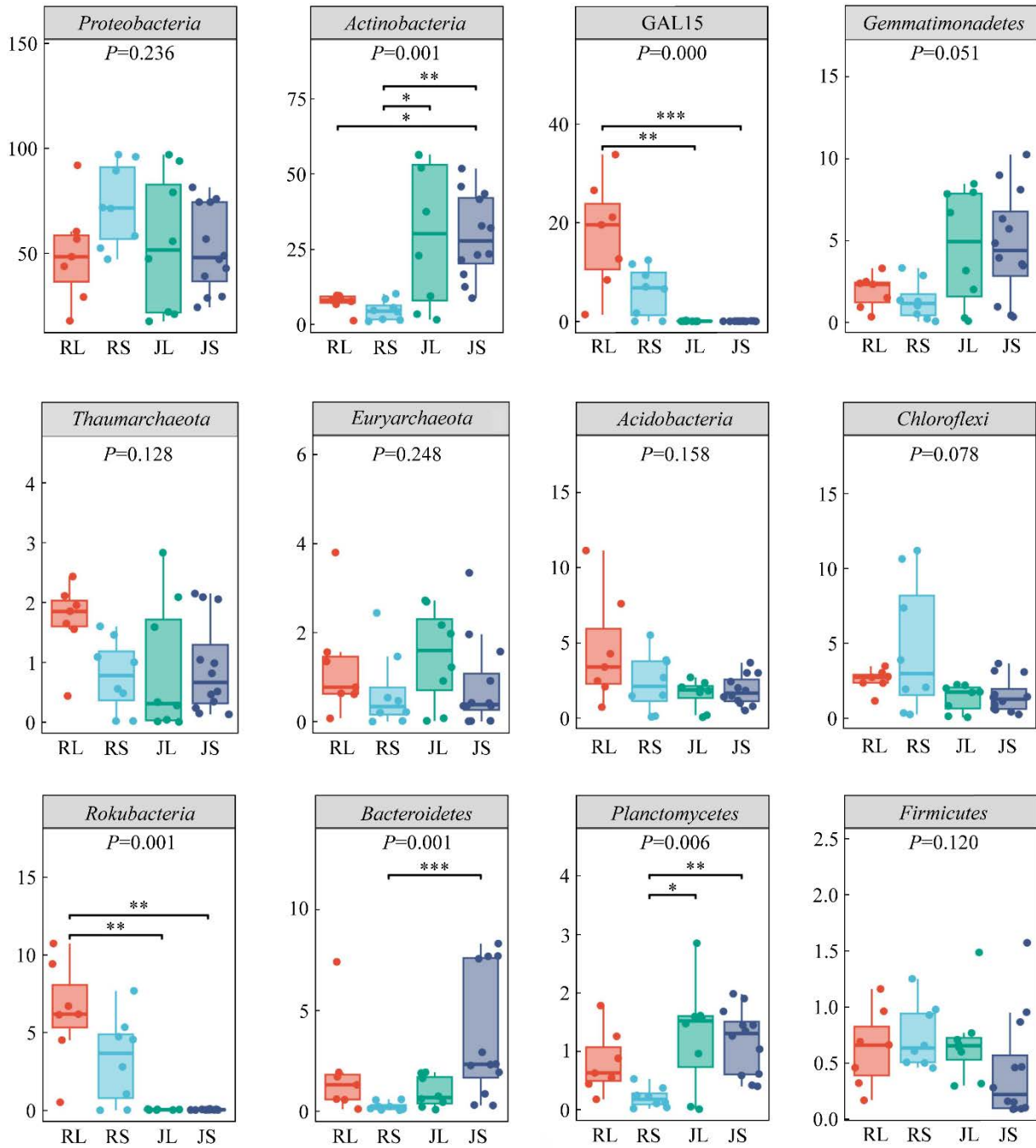
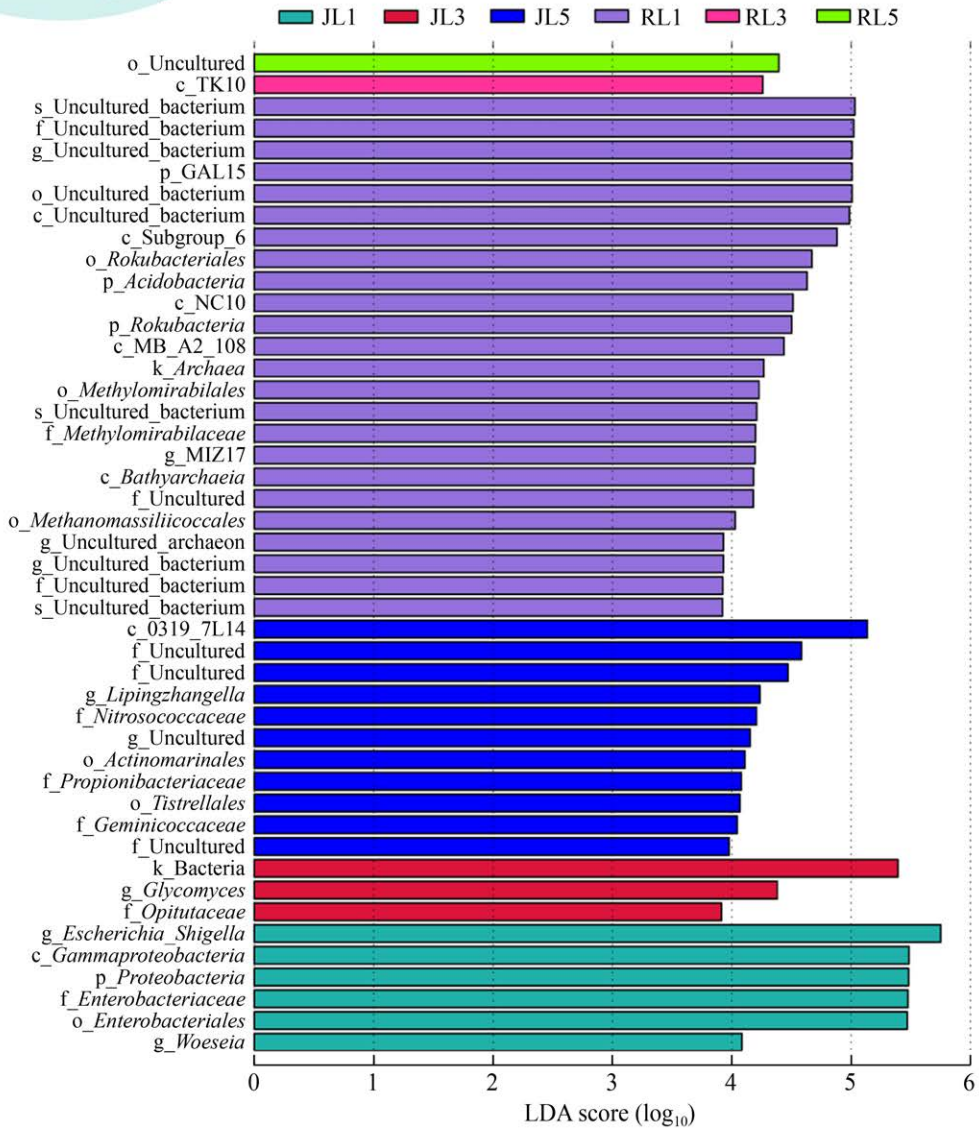
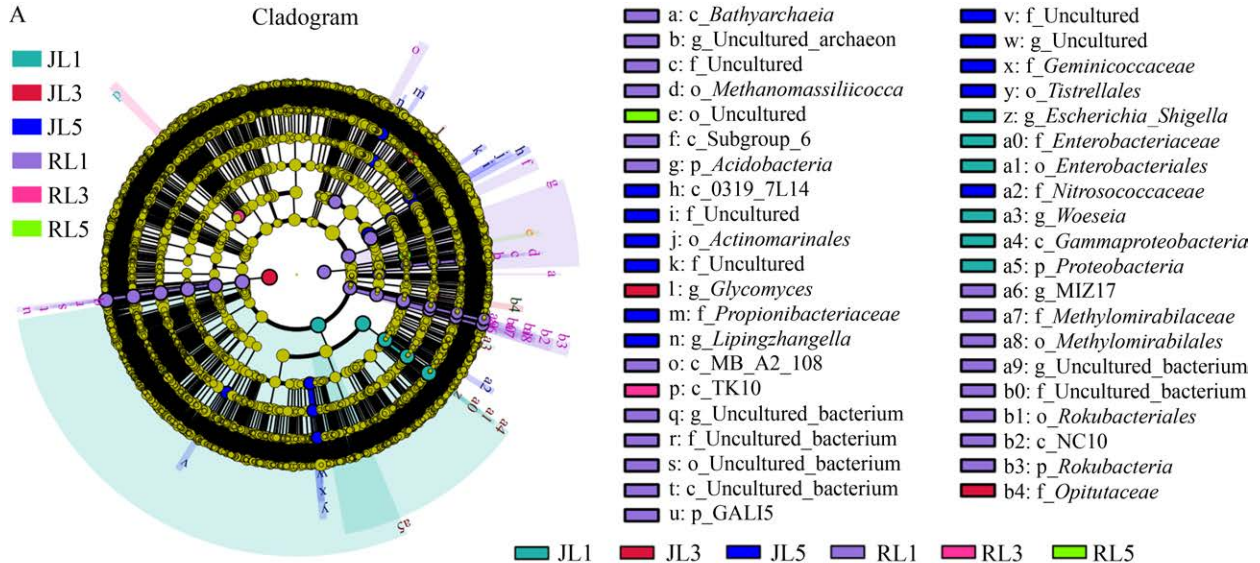


图 5 两地黄土-古土壤原核生物优势菌门差异分析 RL: 任家坡黄土; RS: 任家坡古土壤; JL: 九州台黄土; JS: 九州台古土壤

Figure 5 Analysis on the difference of dominant prokaryotes in loess-paleosol between the two places. RL: Loess in Renjiapo; RS: Paleosol in Renjiapo; JL: Loess in Jiuzhoutai; JS: Paleosol in Jiuzhoutai. \*: 0.01<math>P</math>≤0.05; \*\*: 0.001<math>P</math>≤0.01; \*\*\*:





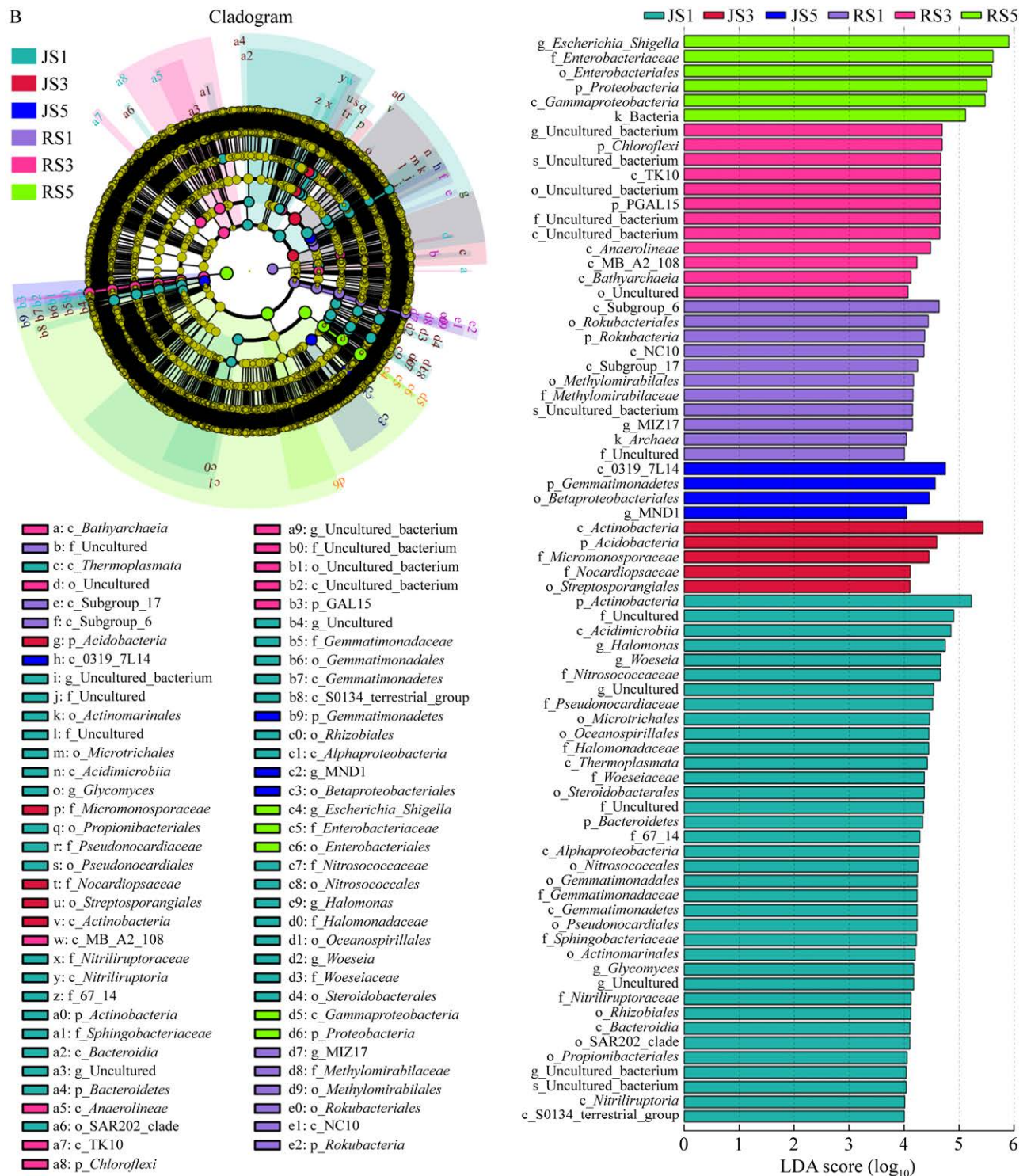


图 6 两地黄土原核生物群落的 LEfSe 差异分析(A)和两地古土壤原核生物群落的 LEfSe 差异分析(B)  
 RL: 任家坡黄土; RS: 任家坡古土壤; JL: 九州台黄土; JS: 九州台古土壤

Figure 6 LEfSe difference analysis of prokaryotic community in loess between two places (A) and LEfSe difference analysis of prokaryotic community in paleosol between two places (B). RL: Loess in Renjiapo; RS: Paleosol in Renjiapo; JL: Loess in Jiuzhoutai; JS: Paleosol in Jiuzhoutai.

两地古土壤原核生物共有 74 个细菌和古菌类群具有显著差异(LDA 阈值为 4, 图 6B), 其中九州台 JS1 层位差异类群最多, 其主要分布在门水平的拟杆菌门和放线菌门, 纲水平的酸微菌纲(*Acidimicrobilia*)、 $\alpha$ -变形菌纲(*Alphaproteobacteria*)、芽单胞菌纲(*Gemmatimonadetes*)、拟杆菌纲(*Bacteroidia*)和不整囊菌纲(*Nitriliruptoria*), 目水平的 *Microtrichales*、海洋螺菌目(*Oceanospirillales*)、亚硝化球菌目(*Nitrosococcales*)、芽单胞菌目(*Gemmatimonadales*)、假诺卡氏菌目(*Pseudonocardiales*)、放线菌目(*Actinomarinales*)、类固醇杆菌目(*Steroidobacterales*)、根瘤菌目(*Rhizobiales*)和丙酸杆菌目(*Propionibacteriales*), 科水平的亚硝化球菌科(*Nitrosococcaceae*)、盐单胞菌科(*Halomonadaceae*)、伍斯菌科(*Woeseiaceae*)、芽单胞菌科(*Gemmatimonadaceae*)、鞘脂杆菌科(*Sphingobacteriaceae*)和腈基降解菌科(*Nitriliruptoraceae*), 以及属水平的盐单胞菌属(*Halomonas*)、伍斯菌属(*Woeseia*)、糖霉菌属(*Glycomyces*)和一些未分类的物种; 相比之下, 九州台 JS5 差异类群最少, 为芽单胞菌门、0319\_7L14 菌纲、 $\beta$ -变形菌目(*Betaproteobacteriales*)和 MND1 菌属。此外, 任家坡 RS5 层位所有差异类群的 LDA 值均大于 5, 为变形菌门、 $\gamma$ -变形菌纲(*Gammaproteobacteria*)、肠杆菌目(*Enterobacteriales*)、肠杆菌科(*Enterobacteriaceae*)和埃希氏杆菌属-志贺氏杆菌(*Escherichia-Shigella*)。

上述研究结果表明, 在暖湿气候下发育的古土壤微生物群落竞争性更强、差异种更多。此外, 任家坡 RL1 和九州台 JS1 层位土壤原核生物群落分化出的差异类群数量最多, 使其  $\alpha$  多样性最大; 任家坡 RS5 和九州台 JL1、JL3 层位 LDA 值大于 5 的差异类群占比较大

(>30%), 而且均属于变形菌门, 因此其  $\beta$  多样性差异显著。

## 2.4 黄土-古土壤原核生物群落功能预测分析

基于 FAPROTAX 方法进行原核生物群落的功能预测(图 4B), 任家坡和九州台分别获得 56 种和 53 种功能。任家坡黄土、古土壤分别检出 55 种和 51 种功能, 有 50 种功能是二者共有的, 而且黄土比古土壤具有更丰富的硫元素循环功能。九州台黄土和古土壤均检出 45 种功能, 其中有 37 种功能是二者共有, 古土壤比黄土具有较丰富的碳、氢、硫、氮元素转化功能。两地相比, 任家坡古土壤除了具有九州台古土壤所有功能外, 还另有氢营养甲烷生成、甲烷生成、 $H_2$  还原甲基化合物的甲烷生成、氯酸盐还原、芳香烃降解和厌氧氨氧化功能, 即具有更多样的碳、氢、氯、氮元素循环功能。在两地的黄土中, 有 44 种功能为共有, 但任家坡比九州台多 11 种功能。总体上, 土壤原核生物群落的功能多样性在任家坡古土壤中最大, 九州台黄土中最小。

为探索两地黄土-古土壤功能丰度的差异, 将两地同一层位原核生物群落功能丰度进行 Kruskal-Wallis 检验(表 3), 结果表明 S1 层位检出的差异功能数量最多, 氢营养甲烷生成、甲烷生成和  $H_2$  还原甲基化合物的甲烷生成这 3 种功能的差异极显著( $P < 0.01$ ): 这 3 种功能在任家坡丰度较高, 但在九州台黄土-古土壤中均未出现  $H_2$  还原甲基化合物的甲烷生成功能, 另外 2 种功能仅在九州台黄土 JL1 层位中以极低丰度存在。化能异养、发酵和硝酸盐还原功能在两地的 L5、S1 和 S5 层位差异显著( $P < 0.05$ ), 其丰度均表现为任家坡大于九州台。好氧化能异养、碳氢化合物降解、硝化作用和好氧氨氧化在两地的 L5、S1 和 S5 层位差异显著( $P < 0.05$ ),

表 3 两地同一层位功能丰度差异 Kruskal-Wallis 检验

Table 3 Kruskal-Wallis test of functional abundance difference in the same layer between the two places

Layer function	L1	L3	L5	S1	S3	S5
Chemoheterotrophy	ns	ns	0.049 5*	0.045 5*	ns	0.049 5*
Fermentation	ns	ns	0.049 5*	0.045 5*	ns	0.049 5*
Nitrate reduction	ns	ns	0.049 5*	0.045 5*	ns	0.049 5*
Aerobic chemoheterotrophy	ns	ns	0.049 5*	0.045 5*	ns	0.049 5*
Hydrocarbon degradation	ns	ns	0.049 5*	0.045 5*	0.049 5*	0.049 5*
Nitrification	ns	ns	ns	0.045 5*	ns	0.049 5*
Aerobic ammonia oxidation	ns	ns	0.049 5*	0.045 5*	ns	0.049 5*
Methylotrophy	ns	ns	0.046 3*	0.039 2*	0.049 5*	ns
Hydrogenotrophic methanogenesis	ns	0.075 6	0.036 9*	0.008 8**	0.036 9*	ns
Methanogenesis	ns	0.075 6	0.036 9*	0.008 8**	0.036 9*	ns
Methanogenesis by reduction of methyl compounds with H <sub>2</sub>	0.052 8	0.075 6	0.036 9*	0.008 8**	0.036 9*	ns
Phototrophy	ns	ns	ns	0.044 2*	0.049 5*	0.049 5*
Photoautotrophy	ns	ns	ns	0.044 2*	0.049 5*	0.049 5*
Aromatic compound degradation	ns	ns	ns	0.044 2*	ns	ns
Aerobic nitrite oxidation	ns	ns	ns	ns	ns	0.036 9*
Anoxygenic photoautotrophy S oxidizing	ns	ns	0.046 3*	0.045 5*	ns	ns
Anoxygenic photoautotrophy	ns	ns	0.046 3*	0.045 5*	ns	ns
Cyanobacteria	ns	ns	0.046 3*	ns	ns	0.049 5*
Oxygenic photoautotrophy	ns	ns	0.046 3*	ns	ns	0.049 5*
Chitinolysis	0.052 8	ns	ns	ns	0.046 3*	ns
Methanol oxidation	ns	ns	ns	0.039 2*	ns	0.049 5*
Cellulolysis	ns	ns	0.043 1*	ns	ns	0.036 9*
Xylanolysis	ns	ns	0.025 3*	ns	ns	0.036 9*
Dark hydrogen oxidation	ns	0.075 6	ns	ns	ns	ns
Respiration of sulfur compounds	0.052 8	0.075 6	ns	ns	ns	ns
Sulfate respiration	0.052 8	ns	ns	ns	ns	ns
Anammox	0.052 8	ns	ns	ns	ns	ns

\*:  $0.01 < P \leq 0.05$ ; \*\*:  $0.001 < P \leq 0.01$ ; ns: Insignificant.

其丰度均为九州台大于任家坡。光营养和光能自养功能在两地的古土壤层 S1、S3 和 S5 中差异显著( $P \leq 0.05$ ), 其丰度均为任家坡小于九州台。

## 2.5 土壤原核生物群落功能微生物分析

为探究两地土壤中功能差异的原因, 将两地原核生物群落功能丰度与菌门的相对丰度进行 Pearson 相关性分析(图 7), 结果表明, 生命产能功能(energy-source)中化能异养和发酵在所有土壤样中均有极高丰度, 而且与变形菌门、

厚壁菌门(*Firmicutes*)呈极显著正相关, 与同力菌门(*Synergistetes*)呈显著正相关。有研究表明, 此三菌门主导着各类有机质的分解与合成, 可配合植被稳定共生, 进行养分循环及吸收光能为微生物的生命活动产能<sup>[31-32]</sup>。有氧光合自养、自养型、光异养、好氧\_厌氧\_光合作用功能与蓝藻菌门(*Cyanobacteria*)呈极显著正相关, 该功能菌门通过固定土壤环境中的 CO<sub>2</sub> 和高效利用有机质为生命活动赋能<sup>[33]</sup>。



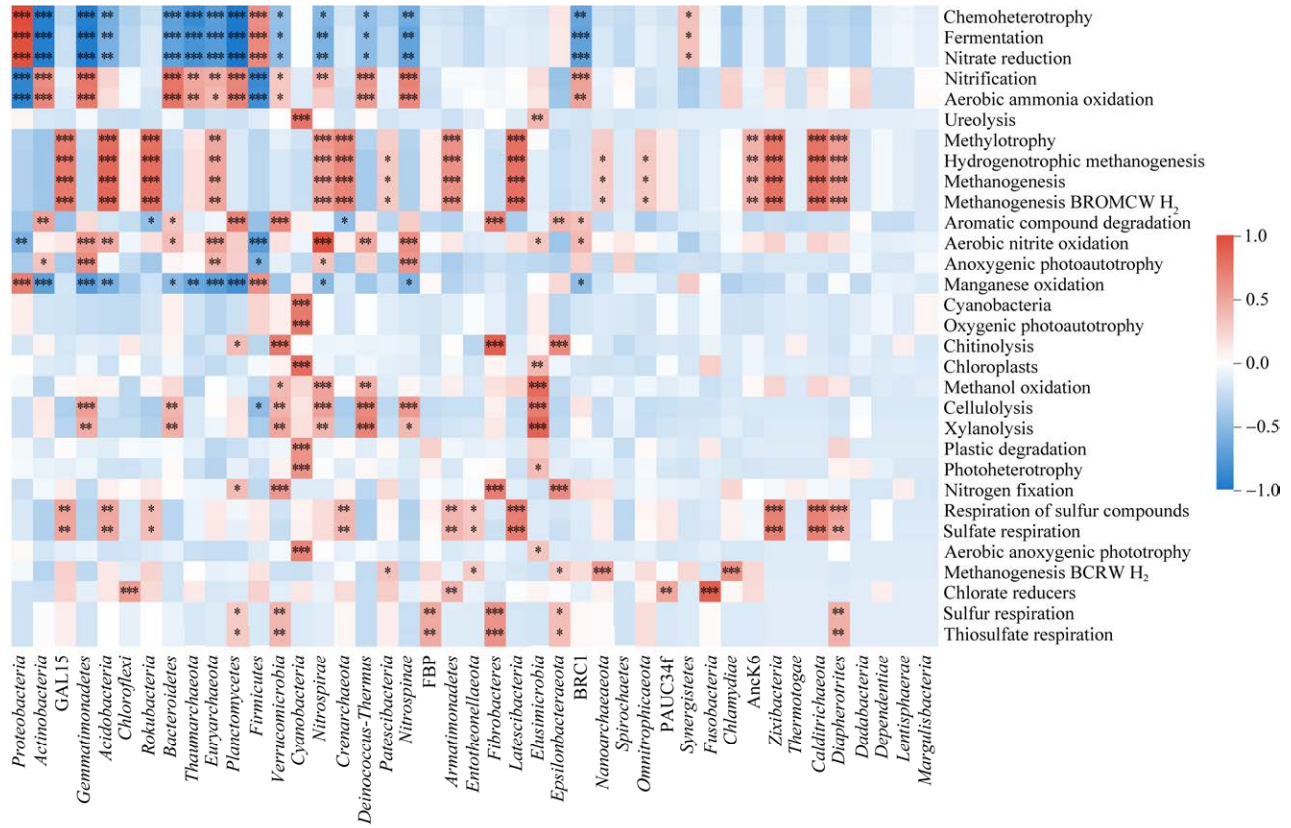


图 7 土壤原核生物群落功能丰度与菌门相对丰度相关关系

Figure 7 Correlation between functional abundance of soil prokaryotic community and relative abundance of phylum. Methanogenesis BROMCW H<sub>2</sub>: Methanogenesis by reduction of methyl compounds with H<sub>2</sub>; Methanogenesis BCRW H<sub>2</sub>: Methanogenesis by CO<sub>2</sub> reduction with H<sub>2</sub>. \*: 0.01 < P ≤ 0.05; \*\*: 0.001 < P ≤ 0.01; \*\*\*: P ≤ 0.001.

碳氢循环(C-H-cycle)功能中, H<sub>2</sub> 还原甲基化合物的甲烷生成、氢营养甲烷生成和甲烷生成这3种功能在任家坡黄土-古土壤中均具有较高丰度, 但这3种功能在九州台土壤中几乎没有表达。有研究表明, GAL15 和己科河菌门丰度的增高, 可促进碳功能与碳周转能力<sup>[34]</sup>, 此二菌门与酸杆菌门、广古菌门、硝化螺旋菌门(*Nitrospirae*)、蓝藻菌门等负责甲烷生成的细菌和古菌在任家坡土壤中丰度明显较高, 因此使其具有更丰富的碳循环功能<sup>[35-37]</sup>。此外, 纤维素分解和木聚糖分解由芽单胞菌门、厚壁菌门、拟杆菌门、疣微菌门(*Verrucomicrobia*)、硝化螺

旋菌门和异常球菌-栖热菌门(*Deinococcus-Thermus*)主导, 厚壁菌门、拟杆菌门和放线菌门下的放线菌纲是承担这2种功能的关键类群, 而九州台土壤中此三类菌门的丰度明显高于任家坡, 进而导致这2种功能在九州台要强于任家坡<sup>[35-37]</sup>。

氮循环(N-cycle)功能中, 硝化作用、好氧氨氧化、好氧亚硝酸盐氧化功能菌门是放线菌门、酸杆菌门、奇古菌门、浮霉菌门、疣微菌门、硝化螺旋菌门等, 其共同完成各类氮循环功能<sup>[38-41]</sup>。变形菌门是主导硝酸盐还原、硝化作用等氮循环功能的关键类群, 本研究中土壤

氮循环强度与变形菌门的丰度也表现为显著正相关, 与前人研究结果<sup>[33]</sup>一致。

锰循环(Mn-cycle)功能中, 锰氧化功能菌门是变形菌门和厚壁菌门<sup>[42]</sup>, 在中性或偏碱性的环境中更利于细菌利用锰元素进行生化反应<sup>[43]</sup>, 本研究中锰氧化功能丰度与土壤 pH 表现出显著正相关, 说明土壤 pH 是锰元素循环的控制因素。铁循环(Fe-cycle)中铁呼吸功能仅在任家坡黄土 RL1 层位检测出, 该层位中高丰度的酸杆菌门对铁元素循环起到了重要作用<sup>[44]</sup>。硫循环(S-cycle)中硫酸盐呼吸和含硫化物呼吸作用功能菌门主要是 GAL15、酸杆菌门、己科河菌门、泉古菌门(*Crenarchaeota*), GAL15 和己科河菌门等在酸杆菌门作用下产生酸性条件, 协同完成硫元素循环功能<sup>[45]</sup>。氯循环(Cl-cycle)中氯酸盐还原功能微生物是变形菌门下的脱氯单胞菌属(*Dechloromonas*) (由 FAPROTAX 测出)、绿弯菌门、装甲菌门(*Armatimonadetes*)及一些低丰度菌门, 脱氯单胞菌属是该功能的关键类群<sup>[46]</sup>, 其丰度高低决定了土壤中氯循环强弱。

## 2.6 原核生物群落功能与土壤理化因子的关系

Mantel test 分析表明(图 8), 在气候代用指标与土壤理化因子的关系中, MS 在任家坡古土壤中与  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  呈极显著正相关, 与  $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$  呈极显著负相关; 在九州台古土壤中和 pH、TN 呈显著负相关。 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$  在任家坡和九州台黄土-古土壤中基本都呈现极显著负相关。在任家坡黄土-古土壤中 Rb/Sr 与 SWC、 $\delta^{15}\text{N}$  呈正相关, 与 pH、 $\delta^{13}\text{C}$  呈负相关。SWC 在任家坡古土壤中与 pH、 $\delta^{13}\text{C}$  呈极显著负相关, 与  $\delta^{15}\text{N}$  呈极显著正相关, 但在九州台黄土中其相关性规律与之相反。

土壤理化因子与功能特征关系表现为任家

坡黄土中生命产能、碳氢、氮、锰元素循环功能均与  $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、SOC 和 TN 呈显著正相关或极显著正相关(Mantel's  $P \leq 0.05$  或 0.01), 这 4 类功能在任家坡黄土中丰度最高, 表明 SOC 和 TN 是表征和影响任家坡黄土微生物群落和功能稳定的关键环境因子。其中, 主导碳氢硫元素循环的 GAL15、己科河菌门和酸杆菌门丰度最高, 而且均与 TN、SOC 呈显著或极显著正相关, 这 3 类关键功能微生物对 TN、SOC 的高效利用, 进而主导其元素循环功能。

任家坡古土壤中生命产能、碳氢、氮和锰元素循环功能均与  $\delta^{13}\text{C}$ 、SWC、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$  显著正相关或极显著正相关, 说明 SWC 和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  是其古土壤微生物群落和功能稳定的关键环境因子。此外, 任家坡古土壤中 TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$  含量都要高于黄土, 主导氮循环的关键类群变形菌门也具有较高丰度(>55%), 这些共同导致任家坡古土壤原核生物群落具有最强的氮循环功能。任家坡古土壤中锰元素循环功能与  $\text{CaCO}_3$ 、Rb/Sr、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$  呈显著正相关或极显著正相关, 两地古土壤中铁锰元素循环功能都要强于黄土, 证明古土壤发育的暖湿气候增强了原核生物群落进行铁锰类金属元素的反应。

九州台黄土中生命产能和氮循环功能均与 Rb/Sr、SOC、TN 和  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  呈显著正相关; 碳氢循环仅与  $\delta^{13}\text{C}$  呈显著相关, 这也证明了九州台黄土中碳循环功能相对较弱; 硫循环与  $\delta^{13}\text{C}$  和  $\text{CaCO}_3$  呈显著正相关。九州台古土壤中生命产能和碳氢氮元素循环功能均与 pH、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$  呈显著正相关, 此外, 生命产能功能还与 SOC 显著相关, 碳氢循环还与 SOC、TN 显著正相关, 锰铁元素循环与 Rb/Sr、TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$  显著正相关。相比之下, 九州台黄土-古土壤序列中的元素循环明显弱于任家坡。

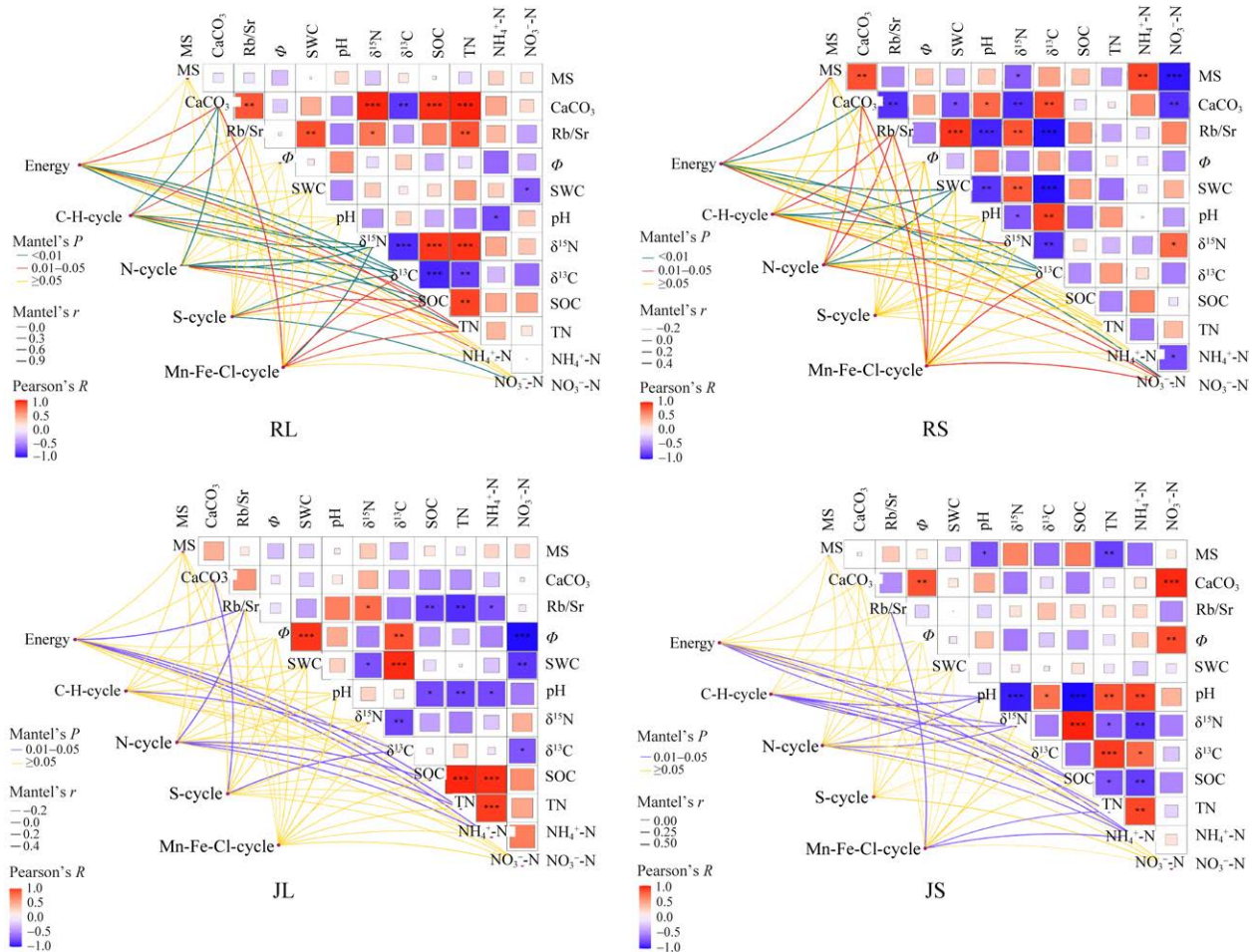


图 8 两地黄土-古土壤原核生物群落功能与理化因子的 Mantel 检验 RL: 任家坡黄土; RS: 任家坡古土壤; JL: 九州台黄土; JS: 九州台古土壤

Figure 8 Mantel test of prokaryotic community function and physical and chemical factors in loess-paleosol in two places. RL: Loess in Renjiapo; RS: Paleosol in Renjiapo; JL: Loess in Jiuzhoutai; JS: Paleosol in Jiuzhoutai. \*:  $0.01 < P \leq 0.05$ ; \*\*:  $0.001 < P \leq 0.01$ ; \*\*\*:  $P \leq 0.001$ .

### 3 讨论

#### 3.1 古气候替代指标蕴含的气候特征

Rb/Sr、 $\text{CaCO}_3$ 、MS 和粒度作为黄土-古土壤序列中最常用的古气候代用指标，其变化及差异特征可以很好地推测历史时期的气候变迁<sup>[8]</sup>。本研究通过对两地黄土-古土壤理化因子差异对比分析发现，在古土壤发育阶段气候较为暖湿，黄土发育阶段气候较为干冷；在同一

时期，九州台较任家坡更为干冷。受该气候模式影响，九州台  $\text{CaCO}_3$  含量很高，在黄土和古土壤中变化差异较小且表现为古土壤略大于黄土 ( $\text{JS} > \text{JL}$ )，这是由于九州台位于黄土高原西北部，积累了更多从沙漠、戈壁区随风尘搬运沉积而来的原生碳酸盐<sup>[12]</sup>，同时有研究表明，古土壤 S2、S3、S4、S5 沉积时期，夏季风难以抵达黄土高原西北内部<sup>[47]</sup>，所以九州台受到东亚冬季风的作用更加强烈，降水量小，土壤中

保留了较多的  $\text{CaCO}_3$ 。此外,九州台 S3 层位的  $\text{CaCO}_3$  含量明显增大,而该层位 MS 和 Rb/Sr 值与其他古土壤层相比也较小,进一步支持了这一结果。九州台由 L1 到 S5, TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和  $\delta^{13}\text{C}$  总体上呈增加趋势,这可能由于地表植被条件的差异,导致  $\delta^{13}\text{C}$  的富集和 TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$  营养物质的增多,同时也为九州台黄土  $\alpha$  多样性能在更久远年代的 L5 地层中变大提供了环境支持。

### 3.2 气候变化对土壤营养物质及原核生物群落结构的影响

气候暖湿和冷干之间的转变,深刻影响着地表植被、土壤微生物和土壤理化因子三者之间的互作关系<sup>[48]</sup>。如图 9 所示,整体上两地的古气候代用指标(Rb/Sr、MS)与土壤营养物质(TN、SWC、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、SOC)的变化规律一致,皆表现为古土壤>黄土(RS>RL 和 JS>JL),这说明在古土壤发育的暖湿时期,地表植被更加繁盛, TN、SOC 等营养物质在土壤中积累更多。由于绝大多数的土壤微生物依靠分解有机质来获取养分和生命产能<sup>[49]</sup>,所以土壤微生物群落结构受到土壤养分含量的影响<sup>[50]</sup>,并随之而改变。本研究发现任家坡土壤中 TN、SOC、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$  等物质是影响土壤原核生物群落结构稳定的重要因素,较高的碳氮营养底物和暖湿适宜气候,更利于微生物的生长繁殖<sup>[51-53]</sup>,这也是导致两地古土壤中原核生物群落功能种类和丰度均高于黄土的原因。此外,任家坡和九州台地处黄土高原,其土壤细菌群落优势菌门组成较为相似,主要为变形菌门、放线菌门、GAL15、酸杆菌门、己科河菌门、绿弯菌门、拟杆菌门、芽单胞菌门等,这与许多干旱区土壤细菌群落组成一致<sup>[53-55]</sup>。然而,同时期任家坡的气候较九州台更为温暖,这导致酸杆菌门、泉古菌门、绿弯菌门这类具有嗜热嗜温特性的菌门丰度比九州台更高;九州台比任家坡更干旱,使得放线菌

门、厚壁菌门、芽单胞菌门、广古菌门、异常球菌-栖热菌门这类耐旱、适宜极端环境中生存的菌门丰度更高<sup>[56-58]</sup>。差异种数目和高贡献度差异种(LDA 值>5)占比是原核生物群落结构多样性差异的具体体现,LEfSe 分析中九州台土壤原核生物群落结构多样性更高,产生这一现象的原因可能是九州台气候较任家坡更为干冷,生物群落需要进化出更高的多样性来适应恶劣环境<sup>[59]</sup>。此外,九州台  $\text{CaCO}_3$  和 Rb/Sr 这 2 个古气候代用指标的整体趋势较任家坡更为平缓,说明九州台温度、降水、季风强度等气候因子的变迁是渐变型<sup>[46]</sup>,这为九州台原核生物群落高多样性的维持和演化提供了环境支持。

### 3.3 土壤原核生物群落与功能的差异及其对气候变迁的响应

气候变化会改变黄土-古土壤发育过程中的化学风化和成壤改造作用,深刻影响着土壤生物地球化学环境<sup>[14-15]</sup>,而土壤生境的细微变化会直接或间接地对土壤原核生物群落结构和多样性产生显著改变,进而在整体群落功能上产生差异<sup>[60-61]</sup>。本研究通过 FAPROTAX 数据库预测了每个层位土壤中原核生物群落功能的种类及丰度,并将这些功能分为生命产能<sup>[62]</sup>、碳氢循环、氮循环、锰循环、硫循环、铁循环和氯循环 7 类,发现气候变化会对土壤原核生物群落结构和多样性产生影响,进而驱使了群落功能的种类和丰度对气候变化的适应和响应。任家坡古土壤发育时期,土壤环境最温暖湿润,其原核生物群落检测出最多的功能种类。其中生命产能、碳氢、氮、锰元素循环功能均与含水率和  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  呈显著或极显著相关,说明二者决定着土壤原核生物群落结构和生命活动的稳定,而且高含水率和高碳、氮等营养物质影响了功能微生物的种类和丰度<sup>[3]</sup>,为其分化出更多样的功能种类,为群落具有更旺盛的生命活动



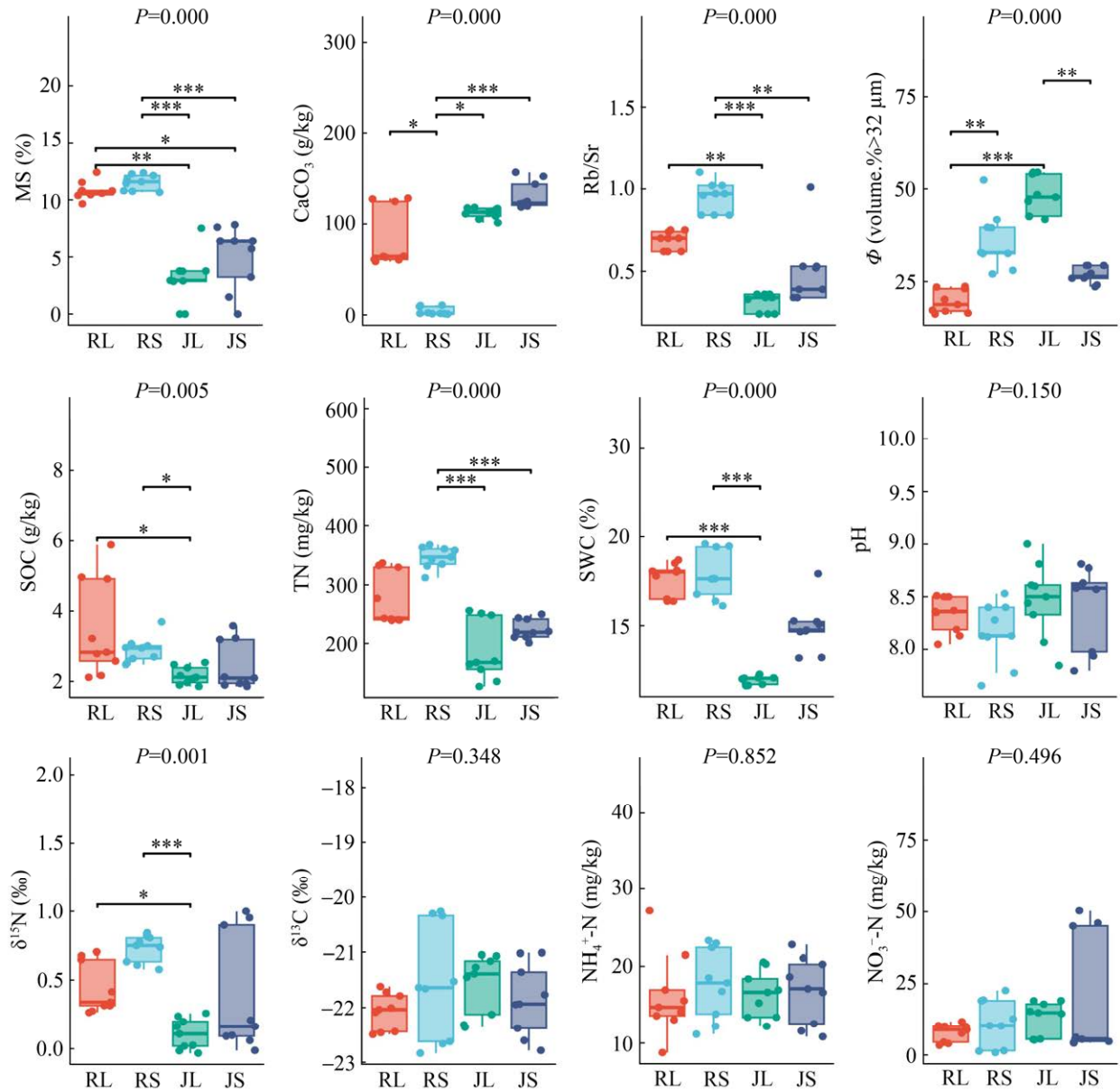


图9 两地黄土-古土壤理化因子差异检验 RL: 任家坡黄土; RS: 任家坡古土壤; JL: 九州台黄土; JS: 九州台古土壤

Figure 9 Test on the difference of physical and chemical factors between loess and paleosol in two places. RL: Loess in Renjiapo; RS: Paleosol in Renjiapo; JL: Loess in Jiuzhoutai; JS: Paleosol in Jiuzhoutai. \*:  $0.01 < P \leq 0.05$ ; \*\*:  $0.001 < P \leq 0.01$ ; \*\*\*:  $P \leq 0.001$ .

提供了支持。此外,变形菌门作为两地黄土-古土壤中第一优势菌门,其承担着大多数群落功能。该菌门在任家坡古土壤中丰度最高,并且在高TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 等含氮物质的支持下,伴随着高

丰度的己科河菌门、放线菌门、浮霉菌门等优势菌门,使得任家坡古土壤中氮循环功能最强,这也导致了 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 的明显富集。此外,土壤养分和水分含量对微生物生长繁殖具有正向

促进作用<sup>[63]</sup>,这也使得变形菌门可在任家坡古土壤中分化出可利用氯、铁的功能微生物,进行氯、铁元素循环,体现出群落功能多样性。九州台黄土-古土壤中原核生物群落具有更高的多样性,在 LEfSe 分析中,虽然其中检测出的差异种数目也最多,但各元素循环功能种类和丰度均低于任家坡,这是由于九州台较任家坡地理位置更偏西北,受到来自西伯利亚的东亚冬季风影响更强烈,其土壤原核生物群落需要更高的物种多样性来抵抗极端环境,因此耐寒耐旱物种相对丰度增大。当气候更加极端时,如在最干冷的九州台黄土中,原核生物群落需要更多样的物种协同维持群落生存和稳定,生命产能功能在此时丰度最高,但群落功能多样性最低。

## 4 结论

在同一历史时期,任家坡比九州台气候更加温暖湿润,并且九州台的冷暖转变属于渐变型。由于气候的差异,九州台黄土-古土壤序列中的元素循环明显弱于任家坡,后者古土壤中生命产能、氮循环、锰循环和铁循环功能丰度最高,黄土中碳循环和硫循环功能丰度最高,氯循环功能仅存在于任家坡土壤中,而且丰度很低,这些循环引起  $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$  不同程度富集。功能差异与两地土壤微生物群落结构和功能微生物有关,而群落各生态功能的正常进行,依赖于土壤环境因子的调控,任家坡微生物群落和功能稳定的关键环境因子是 SOC、SWC、TN 和  $\text{NO}_3^- \text{-N}$ ,而 TN、SOC、pH 和  $\text{NH}_4^+ \text{-N}$  是影响九州台微生物群落和功能稳定的关键环境因子。温湿期微生物群落可分化出更多的功能种类,其群落生命活动更加旺盛,而干冷期微生物群落通过提高物种多样性来完成主要的生命活动功能,维持群落的生存和稳定来适应环境胁迫。本研究不仅从微生物群落功能变化的视

角加深对古气候环境形成过程的理解,也可为认识气候变化对土壤生态环境及其生物地球化学作用演化过程提供重要依据。

## 作者贡献声明

刘秀花: 论文思想、框架指导,撰写与修改;孙钰涵: 数据分析,图片绘制,初稿撰写与修改;卢杰: 样品采集,数据整理;刘小康: 数据管理、调查;马延东: 论文修改;贺屹: 实验安排、调查;胡安焱: 数据整理。

## 参考文献

- [1] 杨宇哲, 岳大鹏, 赵景波, 王晓宁, 刘怡婷, 刘蓉. 陕西横山地区  $L_3$  黄土与  $S_3$  古土壤元素地球化学特征与环境变化[J]. 地理科学进展, 2023, 42(2): 364-379. YANG YZ, YUE DP, ZHAO JB, WANG XN, LIU YT, LIU R. Characteristics of geochemical weathering of  $L_3$  and  $S_3$  loess-paleosol section in the Hengshan area, Shaanxi Province[J]. Progress in Geography, 2023, 42(2): 364-379 (in Chinese).
- [2] 赵彩萍. 关中盆地中部黄土-古土壤序列记录的全新世气候变化研究[D]. 西安: 陕西师范大学硕士学位论文, 2012. ZHAO CP. Study on Holocene climate change recorded by loess-paleosol sequence in central Guanzhong Basin[D]. Xi'an: Master's Thesis of Shaanxi Normal University, 2012 (in Chinese).
- [3] AN ZS. The history and variability of the East Asian paleomonsoon climate[J]. Quaternary Science Reviews, 2000, 19(1/2/3/4/5): 171-187.
- [4] 卢杰. 黄土-古土壤微生物特征及其对气候变化的响应[D]. 西安: 长安大学硕士学位论文, 2022. LU J. Microbial characteristics of loess-paleosol and its response to climate change[D]. Xi'an: Master's Thesis of Chang'an University, 2022 (in Chinese).
- [5] 吕一凡, 张春霞, 付扬, 吴海斌, 郝青振, 乔彦松, 郭正堂. 最近 880 ka 以来黄土-古土壤序列粘土矿物和粘粒地球化学特征及东亚夏季风演化[J]. 第四纪研究, 2022, 42(4): 921-938. LÜ YF, ZHANG CX, FU Y, WU HB, HAO QZ, QIAO YS, GUO ZT. Clay mineralogical and geochemical record from a loess-paleosol sequence in Chinese loess-plateau during the past 880 ka and the implication on the East Asian summer monsoon[J]. Quaternary Sciences, 2022, 42(4): 921-938 (in Chinese).



- [6] CHANG C-P. East Asian Monsoon[M]. Singapore: World Scientific, 2004.
- [7] 毛沛妮, 庞奖励, 黄春长, 查小春, 周亚利, 郭永强, 胡慧, 刘涛. 汉江上游黄土常量元素地球化学特征及区域对比[J]. 地理学报, 2017, 72(2): 279-291.  
MAO PN, PANG JL, HUANG CC, ZHA XC, ZHOU YL, GUO YQ, HU H, LIU T. Chemical weathering characteristics and regional comparative study of the loess deposits in the upper Hanjiang River[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2017, 72(2): 279-291 (in Chinese).
- [8] 王丽艳, 李广雪. 古气候替代性指标的研究现状及应用[J]. 海洋地质与第四纪地质, 2016, 36(4): 153-161.  
WANG LY, LI GX. Research status and application of paleoclimatic proxies[J]. *Marine Geology & Quaternary Geology*, 2016, 36(4): 153-161 (in Chinese).
- [9] BALSAM W, JI JF, CHEN J. Climatic interpretation of the Luochuan and Lingtai loess sections, China, based on changing iron oxide mineralogy and magnetic susceptibility[J]. *Earth and Planetary Science Letters*, 2004, 223(3/4): 335-348.
- [10] 安芷生, Porter S, Kukla G, 肖举乐. 最近 13 万年黄土高原季风变迁的磁化率证据[J]. 科学通报, 1990, 35(7): 529-532.  
AN ZS, PORTER S, KUKLA G, XIAO JL. Magnetic susceptibility evidence of monsoon changes on the loess plateau over the last 130 000 years[J]. *Chinese Science Bulletin*, 1990, 35(7): 529-532 (in Chinese).
- [11] 孙东怀, 鹿化煜, David Rea, 孙有斌, 吴胜光. 中国黄土粒度的双峰分布及其古气候意义[J]. 沉积学报, 2000, 18(3): 327-335.  
SUN DH, LU HY, REA D, SUN YB, WU SG. Bimode grain-size distribution of Chinese loess and its paleoclimate implication[J]. *Acta Sedimentologica Sinica*, 2000, 18(3): 327-335 (in Chinese).
- [12] 孙玉兵, 谢巧勤. 黄土高原风尘序列的碳酸盐成因及其风化过程[J]. 矿物岩石地球化学通报, 2007, 26(2): 170-175.  
SUN YB, XIE QQ. Genesis of the carbonate in the loess-paleosol-red clay sequence of the Chinese Loess Plateau and its weathering phases[J]. *Bulletin of Mineralogy, Petrology and Geochemistry*, 2007, 26(2): 170-175 (in Chinese).
- [13] 赵景波. 黄土地层中的  $\text{CaCO}_3$  与环境[J]. 沉积学报, 1993, 11(1): 136-142.  
ZHAO JB.  $\text{CaCO}_3$  and sedimentary environment of loess strata[J]. *Acta Sedimentologica Sinica*, 1993, 11(1): 136-142 (in Chinese).
- [14] 李徐生, 韩志勇, 杨守业, 陈英勇, 王永波, 杨达源. 镇江下蜀土剖面的化学风化强度与元素迁移特征[J]. 地理学报, 2007, 62(11): 1174-1184.  
LI XS, HAN ZY, YANG SY, CHEN YY, WANG YB, YANG DY. Chemical weathering intensity and element migration features of the Xiashu loess profile in Zhenjiang[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2007, 62(11): 1174-1184 (in Chinese).
- [15] 李绪龙, 张霞, 林春明, 黄舒雅, 李鑫. 常用化学风化指标综述: 应用与展望[J]. 高校地质学报, 2022, 28(1): 51-63.  
LI XL, ZHANG X, LIN CM, HUANG SY, LI X. Overview of the application and prospect of common chemical weathering indices[J]. *Geological Journal of China Universities*, 2022, 28(1): 51-63 (in Chinese).
- [16] 刘晶晶, 李金花, 季燕, 靳三玲, 王旭, 刁兆岩, 关潇. 辉河湿地河岸带土壤微生物群落组成与土壤理化关系[J]. 草地学报, 2023, 31(5): 1393-1405.  
LIU JJ, LI JH, JI Y, JIN SL, WANG X, DIAO ZY, GUAN X. Relationship between soil microbial community composition and soil physicochemical properties in riparian zone of Huihe Wetland[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(5): 1393-1405 (in Chinese).
- [17] LEJON DPH, CHAUSSOD R, RANGER J, RANJARD L. Microbial community structure and density under different tree species in an acid forest soil (Morvan, France)[J]. *Microbial Ecology*, 2005, 50(4): 614-625.
- [18] GREENWAY M, JENKINS G, POLSON C. Macrophyte zonation in stormwater wetlands: getting it right! A case study from subtropical Australia[J]. *Water Science and Technology: a Journal of the International Association on Water Pollution Research*, 2007, 56(3): 223-231.
- [19] 季淮, 韩建刚, 李萍萍, 朱咏莉, 郭俨辉, 郝达平, 崔皓. 洪泽湖湿地植被类型对土壤有机碳粒径分布及微生物群落结构特征的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(1): 141-150.  
JI H, HAN JG, LI PP, ZHU YL, GUO YH, HAO DP, CUI H. Effects of different vegetation types on soil organic carbon particle size distribution and microbial community structure in Hongze Lake Wetland[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2021, 45(1): 141-150 (in Chinese).
- [20] 韩晓丽, 黄春国, 张芸香, 郭晋平. 文峪河上游河岸带不同植被类型土壤 nirS 反硝化菌群结构及功能[J]. 生态学报, 2020, 40(6): 1977-1989.  
HAN XL, HUANG CG, ZHANG YX, GUO JP. nirS-type denitrifiers community composition and function in different riparian vegetation types in upper Wenyuhe Watershed[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(6): 1977-1989 (in Chinese).
- [21] 潘雪莲, 黄晟, 方昊, 徐军, 郭晓峰, 陈咏, 崔益斌.

- 黄土高原土壤中细菌群落结构多样性的 PCR-DGGE 分析[J]. 生态与农村环境学报, 2009, 25(3): 39-43, 48.
- PAN XL, HUANG S, FANG H, XU J, GUO XF, CHEN Y, CUI YB. Diversity of bacterial community structure in soils of Loess Plateau[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2009, 25(3): 39-43, 48 (in Chinese).
- [22] 彭先芝. 黄土剖面中微生物与有机质的古气候记录: 趋磁细菌对磁化率的贡献及其特征生物标志物研究[D]. 广州: 中国科学院广州地球化学研究所博士学位论文, 2000.
- PENG XZ. Paleoclimatic information recorded by microbes and organic matter in Chinese loess: studies on the contributions to the magnetic susceptibility of magnetotactic bacteria and the characteristic biomarkers[D]. Guangzhou: Doctoral Dissertation of Guangzhou Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, 2000 (in Chinese).
- [23] 何帅帅. 干湿环境下黄土地层微生物特征及其地球化学响应[D]. 西安: 长安大学硕士学位论文, 2020.
- HE SS. Microbial characteristics and geochemical response of loess under dry and wet environment[D]. Xi'an: Master's Thesis of Chang'an University, 2020 (in Chinese).
- [24] 喻言, 刘浩, 匡崇婷, 巩梦梦, 董雷, 曹慧. 不同园地土壤细菌亚群的结构与功能分异[J]. 土壤, 2023, 55(5): 1035-1043.
- YU Y, LIU H, KUANG CT, GONG MM, DONG L, CAO H. Structural and functional differentiation of soil bacterial sub-communities under different gardens[J]. Soils, 2023, 55(5): 1035-1043 (in Chinese).
- [25] 刘永红, 房保柱, 高磊, 李丽, 王爽, 蒋宏忱, 李文均. 巴里坤盐湖退化区土壤微生物群落结构及生态功能分析[J]. 微生物学报, 2022, 62(6): 2053-2073.
- LIU YH, FANG BZ, GAO L, LI L, WANG S, JIANG HC, LI WJ. Community structure and ecological functions of soil microorganisms in the degraded area of Barkol Lake[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2022, 62(6): 2053-2073 (in Chinese).
- [26] 钟融, 王培如, 孙培杰, 林文, 任爱霞, 任永康, 孙敏, 高志强. 长年耕作对北方旱作麦田土壤细菌群落结构及理化性质的影响[J]. 环境科学, 2023, 44(10): 5800-5812.
- ZHONG R, WANG PR, SUN PJ, LIN W, REN AX, REN YK, SUN M, GAO ZQ. Effects of long-term tillage on soil bacterial community structure and physicochemical properties of dryland wheat fields in northern China[J]. Environmental Science, 2023, 44(10): 5800-5812 (in Chinese).
- [27] SUN YB, AN ZS, CLEMENS SC, BLOEMENDAL J, VANDENBERGHE J. Seven million years of wind and precipitation variability on the Chinese Loess Plateau[J]. Earth and Planetary Science Letters, 2010, 297, 525-535.
- [28] 毛学刚, 刘秀铭, 赵景波, 王练. 黄土高原西部上新统风成红粘土的微形态特征及其古环境意义[J]. 第四纪研究, 2023, 43(5): 1172-1185.
- MAO XG, LIU XM, ZHAO JB, WANG L. Micromorphology of Pliocene aeolian red clay in western Chinese Loess Plateau and its paleoenvironmental implication[J]. Quaternary Sciences, 2023, 43(5): 1172-1185 (in Chinese).
- [29] 苟思懿. 晚第四纪中国北方黄土沉积模式及西风-东亚夏季气候变化集成研究[D]. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2023.
- GOU SY. The review of loess sedimentary patterns and westerlies-monsoonal climatic changes in Northern China during late Quaternary[D]. Lanzhou: Master's Thesis of Lanzhou University, 2023 (in Chinese).
- [30] 邵天杰. 西安东郊黄土含水条件与控制因素研究[D]. 西安: 陕西师范大学硕士学位论文, 2009.
- SHAO TJ. Study on water-bearing conditions and controlling factors of loess in the eastern suburb of Xi'an[D]. Xi'an: Master's Thesis of Shaanxi Normal University, 2009 (in Chinese).
- [31] 徐扬, 张冠初, 丁红, 秦斐斐, 张智猛, 戴良香. 土壤类型对花生根际土壤细菌群落多样性和产量的影响[J]. 生物技术通报, 2022, 38(6): 221-234.
- XU Y, ZHANG GC, DING H, QIN FF, ZHANG ZM, DAI LX. Effects of soil types on bacterial community diversity on the rhizosphere soil of *Arachis hypogaea* and yield[J]. Biotechnology Bulletin, 2022, 38(6): 221-234 (in Chinese).
- [32] 刘亚军, 汪成钵, 章涛, 叶翠, 储小东, 廖文成, 李荣富, 吴永明. 万年县古稻原产区细菌多样性分析及功能预测[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2023. DOI: 10.12357/cjea.20230448.
- LIU YJ, WANG CB, ZHANGT, YE C, CHU XD, LIAO WC, LI RF, WU YM. Bacterial diversity exploring and functional prediction in ancient rice original-producing regions of Wannian County, China[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2023. DOI: 10.12357/cjea.20230448 (in Chinese).
- [33] 马欣, 罗珠珠, 张耀全, 刘家鹤, 牛伊宁, 蔡立群. 黄土高原雨养区不同种植年限紫花苜蓿土壤细菌群落特征与生态功能预测[J]. 草业学报, 2021, 30(3): 54-67.
- MA X, LUO ZZ, ZHANG YQ, LIU JH, NIU YN, CAI LQ. Distribution characteristics and ecological function predictions of soil bacterial communities in rainfed alfalfa fields on the Loess Plateau[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(3): 54-67 (in Chinese).

- [34] BUTTERFIELD CN, LI Z, ANDEER PF, SPAULDING S, THOMAS BC, SINGH A, HETTICH RL, SUTTLE KB, PROBST AJ, TRINGE SG, NORTHEN T, PAN CL, BANFIELD JF. Proteogenomic analyses indicate bacterial methylotrophy and archaeal heterotrophy are prevalent below the grass root zone[J]. *PeerJ*, 2016, 4: e2687.
- [35] 王光华, 刘俊杰, 于镇华, 王新珍, 金剑, 刘晓冰. 土壤酸杆菌门细菌生态学研究进展[J]. *生物技术通报*, 2016, 32(2): 14-20.  
WANG GH, LIU JJ, YU ZH, WANG XZ, JIN J, LIU XB. Research progress of *Acidobacteria* ecology in soils[J]. *Biotechnology Bulletin*, 2016, 32(2): 14-20 (in Chinese).
- [36] GAVANDE PV, BASAK A, SEN S, LEPCHA K, MURMU N, RAI V, MAZUMDAR D, SAHA SP, DAS V, GHOSH S. Functional characterization of thermotolerant microbial consortium for lignocellulolytic enzymes with central role of *Firmicutes* in rice straw depolymerization[J]. *Scientific Reports*, 2021, 11: 3032.
- [37] 刘艳娇, 刘庆, 贺合亮, 赵文强, 寇涌苹. 亚高山粗枝云杉人工林土壤原核微生物群落结构与功能变化[J]. *应用生态学报*, 2023(12): 3279-3290.  
LIU YJ, LIU Q, HE HL, ZHAO WQ, KOU YP. Changes in structure and function of soil prokaryotic communities in subalpine *Picea asperata* plantations[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023(12): 3279-3290.
- [38] 任敏. 塔里木盆地微生物群落结构及其在碳氮元素循环中的作用[D]. 武汉: 华中农业大学博士学位论文, 2018.  
REN M. Microbial communities in the Tarim Basin soil: diversity and their roles in carbon and nitrogen cycle[D]. Wuhan: Doctoral Dissertation of Huazhong Agricultural University, 2018 (in Chinese).
- [39] DELMONT TO, QUINCE C, SHAIKER A, ESEN ÖC, LEE ST, RAPPÉ MS, McLELLAN SL, LÜCKER S, EREN AM. Nitrogen-fixing populations of *Planctomycetes* and *Proteobacteria* are abundant in surface ocean metagenomes[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3: 804-813.
- [40] 朱秀秀, 彭成林, 倡国涵, 沙爱华, 袁家富, 赵书军, 徐大兵. 稻虾共作模式对稻田土壤细菌群落结构与多样性的影响[J]. *土壤通报*, 2021, 52(5): 1121-1128.  
ZHU XX, PENG CL, SI GH, SHA AH, YUAN JF, ZHAO SJ, XU DB. Effect of rice-crayfish integrated system on soil bacterial community structure and diversity in paddy field[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2021, 52(5): 1121-1128 (in Chinese).
- [41] KRISTENSEN JM, SINGLETON C, CLEGG LA, PETRIGLIERI F, NIELSEN PH. High diversity and functional potential of undescribed “*Acidobacteriota*” in Danish wastewater treatment plants[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 643950.
- [42] 赵立凯, 周丽英, 李格, 张方, 李天昕. 矿区土壤与地下水中铁锰菌群分布规律及成因解析[J]. *环境化学*, 2021, 40(5): 1464-1479.  
ZHAO LK, ZHOU LY, LI G, ZHANG F, LI TX. Distribution and genetic analysis of iron and manganese microbial community in soil and groundwater of mining area[J]. *Environmental Chemistry*, 2021, 40(5): 1464-1479 (in Chinese).
- [43] CRERAR DA, BARNES HL. Deposition of deep-sea manganese nodules[J]. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*, 1974, 38(2): 279-300.
- [44] GAO XN, WU ZL, LIU R, WU JY, ZENG QY, QI YW. Rhizosphere bacterial community characteristics over different years of sugarcane ratooning in consecutive monoculture[J]. *BioMed Research International*, 2019, 2019: 4943150.
- [45] WESSÉN E, HALLIN S, PHILIPPOT L. Differential responses of bacterial and archaeal groups at high taxonomical ranks to soil management[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(10): 1759-1765.
- [46] 吕燕, 李秀颖, 王晶晶, 金慧娟, 崔逸儒, 杨毅, 严俊. 一株脱卤单胞菌属有机卤呼吸细菌的分离纯化与基础特征[J]. *微生物学报*, 2021, 61(4): 1016-1029.  
LÜ Y, LI XY, WANG JJ, JIN HJ, CUI YR, YANG Y, YAN J. Isolation and basic characterization of a novel organohalide-respiring bacterium within the genus *Dehalogenimonas*[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2021, 61(4): 1016-1029 (in Chinese).
- [47] 苗甜, 金雅琪, 王磊, 吴高阳, 陈忠. 黄土碳酸盐古气候意义及其研究展望[J]. *盐湖研究*, 2021, 29(4): 90-99.  
MIAO T, JIN YQ, WANG L, WU GY, CHEN Z. Research progress on the paleoclimate significance of loess carbonate[J]. *Journal of Salt Lake Research*, 2021, 29(4): 90-99 (in Chinese).
- [48] WANG C, XIAO R, GUO YT, WANG Q, CUI Y, XIU YJ, MA ZW, ZHANG MX. Changes in soil microbial community composition during *Phragmites australis* straw decomposition in salt marshes with freshwater pumping[J]. *The Science of the Total Environment*, 2021, 762: 143996.
- [49] TIAN J, HE NP, HALE L, NIU SL, YU GR, LIU Y, BLAGODATSKAYA E, KUZYAKOV Y, GAO Q, ZHOU JZ. Soil organic matter availability and climate drive latitudinal patterns in bacterial diversity from tropical to cold temperate forests[J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 61-70.

- [50] 赵帆, 赵密珍, 王钰, 关玲, 庞夫花. 基于高通量测序研究草莓根际微生物群落结构和多样性[J]. 土壤, 2019, 51(1): 51-60.  
ZHAO F, ZHAO MZ, WANG Y, GUAN L, PANG FH. Microbial community structures and diversities in strawberry rhizosphere soils based on high-throughput sequencing[J]. Soils, 2019, 51(1): 51-60 (in Chinese).
- [51] 刘文静, 张建伟, 邱崇文, 包远远, 冯有智, 林先贵. 水旱轮作对土壤微生物群落构建过程的影响机制[J]. 土壤, 2020, 52(4): 710-717.  
LIU WJ, ZHANG JW, QIU CW, BAO YY, FENG YZ, LIN XG. Study on community assembly processes under paddy-upland rotation[J]. Soils, 2020, 52(4): 710-717 (in Chinese).
- [52] LI F, CHEN L, ZHANG JB, YIN J, HUANG SM. Bacterial community structure after long-term organic and inorganic fertilization reveals important associations between soil nutrients and specific taxa involved in nutrient transformations[J]. Frontiers in Microbiology, 2017, 8: 187.
- [53] SCHIMEL JP, GULLEDGE JM, CLEIN-CURLEY JS, LINDSTROM JE, BRADDOCK JF. Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga[J]. Soil Biology and Biochemistry, 1999, 31(6): 831-838.
- [54] 魏鹏, 安沙舟, 董乙强, 孙宗玖, 别尔达吾列提·希哈依, 李超. 基于高通量测序的准噶尔盆地荒漠土壤细菌多样性及群落结构特征[J]. 草业学报, 2020, 29(5): 182-190.  
WEI P, AN SZ, DONG YQ, SUN ZJ, XIHAYI B, LI C. A high-throughput sequencing evaluation of bacterial diversity and community structure of the desert soil in the Junggar Basin[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(5): 182-190 (in Chinese).
- [55] 王安林, 马瑞, 马彦军, 刘腾, 田永胜, 董正虎, 柴巧弟. 复合型治沙措施对土壤细菌群落结构及功能的影响[J]. 草业学报, 2023, 33(3): 46.  
WANG AL, MA R, MA YJ, LIU T, TIAN YS, DONG ZH, CHAI QD. Effects of compound sand control measures on soil bacterial community structure and function[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 33(3): 46 (in Chinese).
- [56] 李善家, 王福祥, 从文倩, 魏明, 王军强, 崔莉娟, 王子濠. 河西走廊荒漠土壤微生物群落结构及环境影响[J]. 土壤学报, 2022, 59(6): 1718-1728.  
LI SJ, WANG FX, CONG WQ, WEI M, WANG JQ, CUI LJ, WANG ZH. Microbial community structure and environmental response of desert soil in Hexi corridor[J]. Acta Pedologica Sinica, 2022, 59(6): 1718-1728 (in Chinese).
- [57] 宋兆齐, 王莉, 刘秀花, 梁峰. 云南和西藏四处热泉中的厚壁菌门多样性[J]. 生物技术, 2015, 25(5): 481-486, 436.  
SONG ZQ, WANG L, LIU XH, LIANG F. Diversities of *Firmicutes* in four hot springs in Yunnan and Xizang[J]. Biotechnology, 2015, 25(5): 481-486, 436 (in Chinese).
- [58] 赵定蓉, 陆梅, 赵旭燕, 闪昇阳, 孙官发, 孙煜佳, 刘国庆, 郭础鸟, 陈志明. 土壤细菌群落对纳帕海高原湿地退化的响应[J]. 浙江农林大学学报, 2023, 40(6): 1-13.  
ZHAO DR, LU M, ZHAO XY, SHAN SY, SUN GF, SUN YJ, LIU GQ, GUO CN, CHEN ZM. Response of soil bacterial community to wetland degradation in the Napahai Plateau[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2023, 40(6): 1-13 (in Chinese).
- [59] SHU WS, HUANG LN. Microbial diversity in extreme environments[J]. Nature Reviews Microbiology, 2022, 20: 219-235.
- [60] 李媛媛, 徐婷婷, 艾喆, 魏庐璐, 马飞. 不同海拔鬼箭锦鸡儿根际和非根际土壤细菌群落多样性及 PICRUSt 功能预测[J]. 环境科学, 2023, 44(4): 2304-2314.  
LI YY, XU TT, AI Z, WEI LL, MA F. Diversity and predictive functional of *Caragana jubata* bacterial community in rhizosphere and non-rhizosphere soil at different altitudes[J]. Environmental Science, 2023, 44(4): 2304-2314 (in Chinese).
- [61] 孙良杰, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 何亚婷, 刘欣超, 贾军强, 曹丛丛. 全球变化对草地土壤微生物群落多样性的影响研究进展[J]. 地理科学进展, 2012, 31(12): 1715-1723.  
SUN LJ, QI YC, DONG YS, PENG Q, HE YT, LIU XC, JIA JQ, CAO CC. Research progresses on the effects of global change on microbial community diversity of grassland soils[J]. Progress in Geography, 2012, 31(12): 1715-1723 (in Chinese).
- [62] MUNEER MA, HOU W, LI J, HUANG XM, UR REHMAN KAYANI M, CAI YY, YANG WH, WU LQ, JI BM, ZHENG CY. Soil pH: a key edaphic factor regulating distribution and functions of bacterial community along vertical soil profiles in red soil of pomelo orchard[J]. BMC Microbiology, 2022, 22(1): 38.
- [63] 孔涛, 吴祥云, 赵雪淞, 刘民, 黄静, 张丹. 浑河上游河岸带土壤微生物数量及酶活性特征[J]. 水土保持通报, 2014, 34(1): 123-128.  
KONG T, WU XY, ZHAO XS, LIU M, HUANG J, ZHANG D. Soil microbial quantity and soil enzyme activity characteristics of riparian zone in upper reaches of Hunhe River[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2014, 34(1): 123-128 (in Chinese).