

太湖微生物群落演替对沉水植物残体降解的响应

姚伟¹, 宋天顺¹, 宋娜^{2*}

1 南京工业大学 生物与制药工程学院, 江苏 南京

2 南京师范大学 海洋科学与工程学院, 江苏 南京

姚伟, 宋天顺, 宋娜. 太湖微生物群落演替对沉水植物残体降解的响应[J]. 微生物学报, 2025, 65(6): 2688-2704.

YAO Wei, SONG Tianshun, SONG Na. Response of microbial community succession to degradation of submerged plant residues in Taihu Lake[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2025, 65(6): 2688-2704.

摘要: 浅水湖泊沉积物中的有机质降解是调控碳循环与温室气体排放的关键过程, 但沉水植物残体降解过程对微生物群落长期演替的调控机制尚未明晰。【目的】探究在长时间尺度下沉水植物残体降解对微生物群落的驱动机制。【方法】通过4年的微宇宙模拟实验, 研究太湖沉积物中竹叶眼子菜(*Potamogeton wrightii*)残体降解的动态过程, 详细解析了有机质组分演变、胞外酶活性对微生物群落演替的动态影响。【结果】易降解有机质组分(labile organic matter pool, LP)的快速消耗伴随 β -葡萄糖苷酶活性激增, 而难降解有机质组分(recalcitrant organic matter pool, RP)累积与酚氧化酶活性滞后响应耦合。微生物群落呈现显著功能分异, 芽孢杆菌门(*Bacillota*)和担子菌门(*Basidiomycota*)分别主导细菌与真菌群落难降解有机质的降解, 揭示了木质素类聚合物降解的代谢分工。方差分解表明易降解有机质与难降解有机质都能独立解释微生物群落差异性, 凸显有机质的化学复杂度对功能类群的筛选作用。【结论】沉水植物残体降解显著驱动了微宇宙培养体系的微生物群落结构演替, 微生物群落组成与有机质组分呈现出协同变化的趋势, 并促进了具有不同生长策略的微生物生长。本研究阐明了沉水植物残体降解过程中微生物功能差异与有机质组分复杂度的动态互作规律, 为浅水湖泊碳稳定性评估及生态修复提供了理论依据。

关键词: 浅水湖泊; 沉积物; 沉水植物残体; 有机质降解; 微生物

资助项目: 国家自然科学基金(42377258)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42377258).

*Corresponding author. E-mail: nsong@njnu.edu.cn

Received: 2025-03-23; Accepted: 2025-05-06; Published online: 2025-05-22

Response of microbial community succession to degradation of submerged plant residues in Taihu Lake

YAO Wei¹, SONG Tianshun¹, SONG Na^{2*}

1 College of Biotechnology and Pharmaceutical Engineering, Nanjing Tech University, Nanjing, Jiangsu, China

2 College of Marine Science and Engineering, Nanjing Normal University, Nanjing, Jiangsu, China

Abstract: Organic matter degradation in shallow lake sediments is a key process in regulating the carbon cycle and greenhouse gas emissions, while the mechanism by which submerged plant residue degradation regulates the long-term succession of microbial communities has not yet been clarified. **[Objective]** To investigate the mechanisms of microbial community succession driven by submerged plant residue degradation on long time scales. **[Methods]** We investigated the degradation dynamics of *Potamogeton wrightii* residues in Taihu Lake sediments through a 4-year microcosmic simulation experiment and analyzed in detail the dynamic impacts of organic matter fraction evolution and extracellular enzyme activities on microbial community succession. **[Results]** The rapid consumption of labile organic matter pool was accompanied by a surge in β -glucosidase activity, while the accumulation of recalcitrant organic matter pool was coupled with a lagged response of phenol oxidase activity. Microbial communities showed significant functional differentiation, with *Bacillota* and *Basidiomycota* dominating the degradation of recalcitrant organic matter pool in bacterial and fungal communities, respectively, revealing the metabolic division of labor in the degradation of lignin-like polymers. Variance decomposition showed that both labile and recalcitrant organic matter pools independently explained microbial community variations, highlighting the role of chemical complexity of organic matter in screening functional taxa. **[Conclusion]** Degradation of submerged plant residues significantly drove microbial community structure succession in the microcosmic culture system, and microbial community composition and organic matter fractions showed synergistic changes. In addition, the degradation promoted the growth of microorganisms with different growth strategies. This study elucidates the dynamic interactions between microbial functional differences and organic matter pool complexity in the degradation of submerged plant residues, providing a theoretical basis for carbon stability assessment and ecological restoration of shallow lakes.

Keywords: shallow lakes; sediments; submerged plant residue; organic matter degradation; microorganisms

淡水湖泊沉积物作为水生生态系统中碳循环的关键角色, 其有机质降解过程在很大程度上影响着全球碳库的稳定以及温室气体排放的平衡^[1-3]。相较于深水湖泊, 浅水湖泊具有水力条件多变、富营养化程度高、生态系统类型

复杂以及沉积物-水界面物质交换频繁的特点, 这些特点使其成为研究有机物降解过程与微生物群落联系的理想对象^[4-5]。太湖(30°55'40"–31°32'58"N, 119°52'32"–120°36'10"E)是中国第三大淡水湖泊, 位于长江三角洲中部的江苏

省境内。其水域面积约 2 338 km²，南北长 68.5 km，东西平均长 34 km，平均水深约 1.9 m，最大水深约 3.4 m，是一个典型的浅水湖泊^[6]。太湖流域内水网密布，承担着重要的水文调节与生态服务功能。然而，由于富营养化与水生植物死亡后大量残体沉积于湖底的影响，太湖面临着沼泽化的迫切问题。据调查，太湖东部湖湾的情况尤其严重，东太湖已经有 42.8% 湖面成为沼泽，其沼泽化速率远快于湖泊的自然演化规律，严重威胁湖泊生态功能与供水安全^[7]。

沉水植物作为浅水湖泊生态系统的重要组成部分，其死亡后残体降解的时间差异性直接影响着微生物群落功能与碳储存^[2]。竹叶眼子菜 (*Potamogeton wrightii*) 作为太湖生态系统中的优势沉水植物，其在东太湖分布最为广泛，具有显著的生态代表性^[8]。竹叶眼子菜残体具有较高的纤维素含量与较低的木质素含量，这一特征使竹叶眼子菜残体中的易降解有机质组分能够在降解前期快速矿化，难降解有机质组分在后期才能大量累积^[2,9-10]，这为研究微生物群落对有机质组分动态的响应提供了理想模型。同时，东太湖的沼泽化问题与竹叶眼子菜残体的大量堆积密切相关，阐明竹叶眼子菜的降解过程对微生物群落的调控机制，是应对湖泊生态退化的关键问题^[11]。

近年来，沉积物中有机质降解对微生物群落的驱动机制的相关研究取得了诸多进展。Banerjee 等^[12]深入分析了微生物网络关联模式，证实了养分添加对微生物群落结构和功能具有显著影响。Sinsabaugh 等^[13]通过胞外酶活性和化学计量比进一步量化了微生物对养分的需求与限制程度，表明微生物群落在不同营养条件下的有着不同的代谢策略。Li 等^[14]基于微生物与胞外酶及养分的关联分析揭示了细菌和真菌在酶分泌和养分调节方面具有不同的优势。值得注意的是，长期实验已逐渐成为分析有机质与微生物相互作用的重要范式。如 Wang 等^[15]通过长达 9 年的田间实验证实了微生物关键类群

对植物残体化学复杂性演替的驱动作用。Shi 等^[16]基于半干旱地区一个典型的 160 年次生演替序列揭示了土壤活性有机碳组分与微生物群落在长期尺度上的联系。然而，浅水湖泊沉积物中植物残体降解的微生物调控机制仍然缺乏长时间尺度的持续动态跟踪，特别是对细菌-真菌功能分工的系统分析存在明显不足^[17-18]。

为此，本研究以太湖这一典型的浅水湖泊作为研究对象，通过 4 年长时间尺度的微宇宙室内模拟实验，追踪沉水植物(竹叶眼子菜)残体降解过程中有机质组分演变、胞外酶活性动态变化及微生物群落的演替规律，旨在揭示有机质降解对微生物群落演替的驱动机制。

1 材料与方法

1.1 样品采集

本研究于 2016 年 7 月采集太湖东部东太湖湖区(31°09'30"N, 120°35'30"E)的表层沉积物(0–10 cm)及上覆水。沉积物经均质化处理，剔除砾石与贝壳后，于 4 °C 暗保存；水样经 0.45 μm 滤膜过滤去除悬浮颗粒。同步采集优势沉水植物竹叶眼子菜，风干后粉碎过 100 目筛(粒径≤150 μm)备用。

1.2 试验设计

实验装置采用自制的高密度聚乙烯反应器，上口外直径 560 mm，下口外直径 440 mm，高 700 mm，容积约为 160 L。每个反应器中加入 100 kg 的太湖沉积物和 1 kg 的竹叶眼子菜粉末，充分混匀后注入过滤湖水构建模拟系统^[4,19]。实验设 1 个平行，实验周期 4 年(2016 年 7 月至 2020 年 9 月)。每 3–6 个月取 5 g 样品(表 1)，取样时充分混匀以取消空间异质性。取样后补充新鲜植物残体(沉积物湿重 1%)，并同步补充原位湖水以维持水位，模拟自然沉积过程。

本研究以易降解有机质组分(labile organic matter pool, LP)与难降解有机质组分(recalcitrant organic matter pool, RP)作为主要测定指标：其

表1 太湖12个沉积物样品的采样信息

Table 1 Sampling information of 12 sediment samples in Taihu Lake

样品名称 Sample name	采样时间 Sample time
SP1	2016-10-18
SP2	2017-04-16
SP3	2017-07-25
SP4	2018-01-21
SP5	2018-06-30
SP6	2018-12-07
SP7	2019-04-06
SP8	2019-07-05
SP9	2019-10-03
SP10	2020-03-01
SP11	2020-05-30
SP12	2020-09-07

中, LP 代表微生物能够快速利用的碳源(如纤维素、半纤维素), 其动态反映碳循环的短期通量; RP (如木质素)的累积表征长期碳封存潜力^[20]。胞外酶活性用于量化微生物群落的代谢策略, 其中外切葡聚糖酶表征了微生物对植物残体中纤维素的水解能力, β -葡萄糖苷酶与纤维二糖等多糖的水解能力相关联, 二者共同反映了沉积物中易降解有机质(LP)在降解前期的矿化效率; 酚氧化酶主要用于催化木质素中酚类化合物进行氧化反应, 过氧化物酶通过 H_2O_2 催化木质素氧化, 二者协同降解复杂的芳香族化合物, 共同表征了微生物对难降解有机质的代谢潜力^[13]。

1.3 有机质组分测定

1.3.1 总有机碳(total organic carbon, TOC)测定

采用重铬酸钾外加热法测定 TOC 含量^[4]。称取 0.1–0.5 g 风干过筛沉积物样品, 加入 5 mL 0.8 mol/L 的 $K_2Cr_2O_7$ 与 5 mL 浓 H_2SO_4 , 于 170–180 °C 油浴中消解 5 min, 冷却后加邻菲罗啉指示剂 3–5 滴, 然后以 0.2 mol/L 的 $FeSO_4$ 滴定至棕红色, 并以此计算有机碳含量。

1.3.2 易降解有机质(LP)和难降解有机质(RP)的测定

参照 Rovira 等^[20]的分级提取法测定易降解有机质(LP)和难降解有机质(RP)的含量。其中, 易降解有机质 I (LP I, 主要为非纤维素多糖类物质): 取 0.5 g 风干过筛的沉积物样品, 加入 20 mL 2.5 mol/L 的 H_2SO_4 静置水解(105 °C、30 min), 4 000 r/min 离心 15 min 取上清液; 易降解有机质 II (LP II, 主要为纤维素类物质): 取 LP I 残留物经 2 mL 13 mol/L 的 H_2SO_4 室温过夜振荡水解后, 稀释至 1 mol/L 并于 105 °C 水解 3 h, 4 000 r/min 离心 15 min 取上清液, 残留物加 20 mL 蒸馏水再次离心, 合并上清液。难降解有机质(RP)为残余物。各组分碳含量通过元素分析仪(EuroVector 公司)测定。本研究将 LP I 和 LP II 统称为 LP。

1.4 胞外酶活性测定

1.4.1 外切葡聚糖酶(exoglucanase, Cex)活性测定

取 1.0 g 鲜重沉积物, 用 0.05 mol/L 的醋酸钠缓冲液(pH 5.0)稀释至 10 mL, 使用均质器制备悬浮液。取 1 mL 悬浮液到离心管中, 加入 1 mL 抑制剂和 1 mL 对硝基苯基- β -D-纤维二糖苷(*p*-nitrophenyl β -D-cellobioside, *p*NPC)。在 50 °C 下反应 30 min 后, 5 000 r/min 离心 20 min, 随后将上清液倒入 25 mL 比色管中, 加入 1 mL 浓度 2% 的碳酸钠(Na_2CO_3), 定容至 25 mL, 静置 20 min; 用分光光度计在 410 nm 处测量吸光度。以对硝基苯酚(*p*-nitrophenol, *p*NP)为标准物质, 绘制标准曲线^[4,21]。

1.4.2 β -葡萄糖苷酶(β -glucosidase, BG)活性测定

沉积物样品处理与 Cex 活性测定相同。在离心管中加入 1 mL 悬浮液和 1 mL *p*NPG, 在 50 °C 下反应 30 min 后, 5 000 r/min 离心 20 min。随后将上清液倒入 25 mL 比色管中, 加入 1 mL 浓度 2% 的碳酸钠(Na_2CO_3)溶液, 定容至 25 mL,

静置 20 min。用分光光度计在 410 nm 处测量吸光度。以 *p*NP 为标准物质，绘制标准曲线^[4,21]。

1.4.3 酚氧化酶(phenol oxidase, POX)活性测定

取 1 g 沉积物，稀释至 10 mL，调匀成悬浮液。在离心管中加入 2.0 mL 悬浮液。在每个离心管中加入 2.0 mL 0.01 mol/L 的 L-3,4-二羟基苯丙氨酸(L-3,4-dihydroxyphenylalanine, L-DOPA)溶液或 2.5 mL 蒸馏水(空白)，涡旋后在 20 °C 下振荡 1 h。随后在 5 °C、12 000 r/min 离心 5 min，上清液于 460 nm 比色：每隔 1 min 读数 1 次，读 6–10 次。酶活性由每 1 min 光密度的变化表示^[4,21]，如公式(1)所示。

$$\text{酶活}[\mu\text{mol}/(\text{h}\cdot\text{g})] = \frac{\Delta OD_{460}}{1.66 \mu\text{mol}^{-1} \times t \times m} \quad (1)$$

式中： ΔOD_{460} 为吸光度变化值，即每隔 1 min 读取的数值的平均变化量； $1.66 \mu\text{mol}^{-1}$ 为换算系数； t 为反应时间； m 为沉积物质量。

1.4.4 过氧化物酶(oxidase, POD)活性测定

沉积物样品处理与 POX 测定相同。在离心管中加入 2.0 mL 悬浮液。在每个离心管中加入 2.0 mL 0.01 mol/L 的 L-DOPA 溶液和 0.25 mL 0.3% 的 H_2O_2 或 2.5 mL 蒸馏水(空白)，涡旋后在 20 °C 下振荡 1 h。随后在 5 °C、12 000 r/min 离心 5 min，上清液于 460 nm 比色：每隔 1 min 读数 1 次，读 6–10 次。以每 1 min 光密度变化值表示酶活性大小^[4,21]，如公式(1)所示。

1.5 DNA 提取、高通量测序和数据分析

按照制造商的标准操作方案，使用 E.Z.N.A. Soil DNA 试剂盒(Omega Bio-Tek 公司)从沉积物样品中抽提基因组 DNA。沉积物样品 DNA 抽提后，验证其完整性。细菌 16S rRNA 基因使用引物 338F/806R 进行 PCR 扩增，真菌 ITS 使用引物 ITS1F/ITS2R 进行 PCR 扩增^[22-23]。参照电泳初步定量结果，将 PCR 产物用 QuantiFluorTM-ST 蓝色荧光定量系统(Promega 公司)进行检测定

量，于 Illumina MiSeq 平台(上海美吉生物医药科技有限公司)进行双端测序(2×300 bp)^[24-25]。

使用 fastp 软件^[26]对原始双端测序数据进行质控处理：过滤尾部质量值低于 20 的碱基，设置 50 bp 滑动窗口(窗口内平均质量小于 20 则截断)，剔除长度小于 50 bp 或含 N 碱基的序列。通过 FLASH 软件^[27]拼接双端序列，参数为最小 overlap 长度 10 bp、最大错配率 0.2。基于 barcode (错配数=0)和引物(最大错配数=2)区分样本并校正序列方向。利用 UPARSE 软件^[28](v7.0.1090)进行相似度 97% 的操作分类单元(operational taxonomic unit, OTU)聚类并去除嵌合序列。使用 RDP classifier^[29]进行分类学分析，结合 Silva 138 (细菌)和 UNITE 8.0 (真菌)数据库进行物种注释(置信阈值 70%)。剔除叶绿体、线粒体及低丰度 OTU (仅保留在 3 个样本中的序列数均 ≥ 5 且序列数总和 ≥ 20 的 OTU)。

1.6 统计分析

使用 Excel 2016 软件对试验原始数据进行初步整理与统计。微生物群落 α 多样性指数(Shannon 指数、Chao 指数)通过 mothur 软件^[30](v1.30.2)计算，并采用 Wilcoxon 秩和检验进行 α 多样性的组间差异分析($P < 0.05$)。利用 R 语言(v3.3.1) vegan 包(v2.4.3)，基于 Bray-Curtis 距离矩阵算法进行主坐标分析(principal coordinates analysis, PCoA)，并结合 PERMANOVA 非参数检验分析样本组间微生物群落结构差异是否显著。用线性判别分析效应量(linear discriminant analysis effect size, LEfSe)分析^[31](LDA > 2 ， $P < 0.05$)确定不同组间丰度显著差异的微生物类群。使用基于距离的冗余分析(distance-based redundancy analysis, db-RDA)调查沉积物环境因子对沉积物微生物群落结构的影响。线性回归分析用于评估 db-RDA 分析中确定的主要环境因子对微生物 α 多样性指数的影响。其他数据图使用 Origin 2023 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 有机质组分的动态变化与胞外酶活性特征

在 4 年的微生物长期驯化实验中, 不同驯化时间的沉积物中有机质组分含量变化如图 1 所示。TOC 含量呈现阶段性波动特征; LP 的含量随微生物驯化时间总体呈负相关关系; RP 表现出显著的累积现象, 其含量与驯化时间呈显著正相关。在驯化 100 d 后, 沉积物中的 LP 和 RP 的含量分别为 27.8 mg/g 和 9.5 mg/g, LP 含量约为 RP 的 2.9 倍。1 520 d 最后一次取样的 LP 和 RP 的含量分别为 8.5 mg/g 和 25.1 mg/g, LP 含量约为 RP 的 1/3。这表明沉水植物残体的有机质组分前期以 LP 为主, 经过长时间的驯化实验后, 大部分的 LP 被降解, 其中部分产物经过微生物代谢作用转化为 RP, 最终使得沉积物中的 RP 显著增加。

此外, 在微生物驯化实验过程中, 外切葡聚糖酶、 β -葡萄糖苷酶、酚氧化酶与过氧化物酶的酶活性均与驯化时间呈现显著的正相关关系

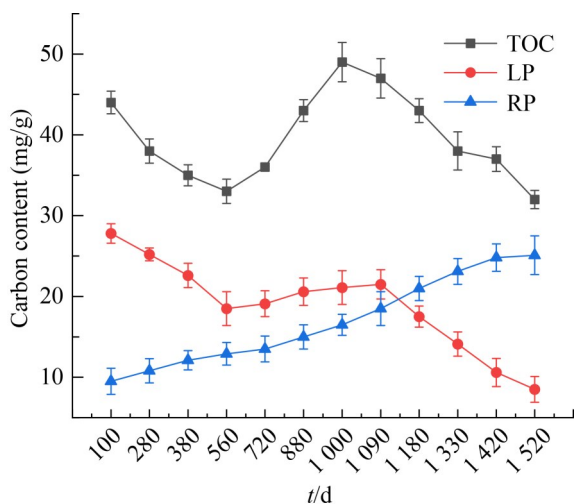


图1 太湖沉积物中TOC、LP与RP含量在4年间的动态变化

Figure 1 Dynamics of TOC, LP and RP contents in Taihu Lake sediment over 4 years.

(图 2)。其中, β -葡萄糖苷酶的活性变化趋势最为显著, 表明微生物主要通过通过对多糖类物质的水解获取能量^[32]。过氧化物酶的活性变化趋势反映了微生物对木质素和芳香族化合物的分解作用在逐步增强。外切葡聚糖酶以及酚氧化酶活性的增长幅度相对较小, 这是因为它们主要作用于结构复杂的纤维素和酚类化合物以及酶促反应的限制^[33]。

2.2 微生物群落多样性与结构差异

2.2.1 微生物群落多样性

通过对样品的多样性指数计算(图 3)发现, 驯化 4 年后细菌与真菌群落的多样性(Shannon 指数)明显低于前 3 年。前 3 年细菌多样性从 $6.079\ 50 \pm 0.147\ 75$ 逐渐变化至 $6.146\ 10 \pm 0.278\ 09$, 4 年后骤降至 $5.058\ 60 \pm 0.719\ 75$; 真菌多样性从 $4.158\ 90 \pm 0.975\ 18$ 逐渐变化至 $4.262\ 80 \pm 0.185\ 87$, 4 年后骤降至 $2.155\ 60 \pm 0.495\ 05$ 。细菌与真菌群落的物种丰富度(Chao 指数)均存在显著组间差异($P < 0.05$), 样本间物种数量存在显著变化。其中, 细菌丰富度从初始值 $1\ 577.800 \pm 60.917$ 逐步升至 $1\ 689.400 \pm 33.534$, 最后骤降至 $1\ 504.400 \pm$

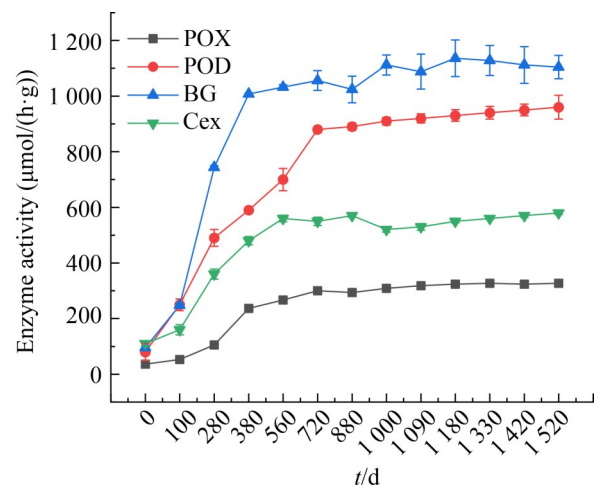


图2 太湖沉积物中胞外酶活性(POX、POD、BG、Cex)在4年间的动态变化

Figure 2 Dynamics of extracellular enzyme activities (POX, POD, BG, Cex) in Taihu Lake sediments over 4 years.

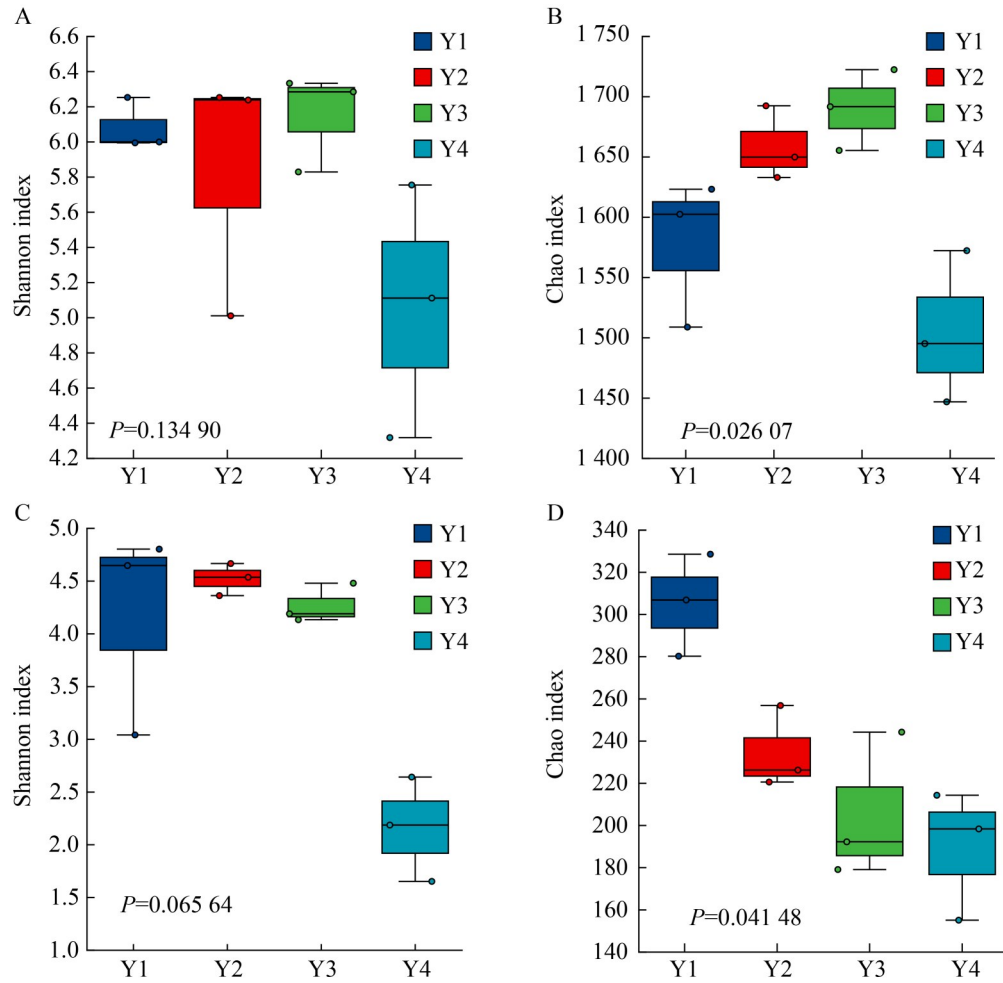


图3 太湖沉积物中细菌与真菌群落的 α 多样性(Shannon、Chao指数)随时间变化情况。A: 细菌Shannon指数; B: 细菌Chao指数; C: 真菌Shannon指数; D: 真菌Chao指数。横坐标为驯化实验的第1-4年(Y1-Y4), 箱式图中的横线表示中间值。

Figure 3 Temporal variations in alpha diversity (Shannon index and Chao index) of bacterial and fungal communities in Taihu Lake sediments. A: Bacterial Shannon index; B: Bacterial Chao index; C: Fungal Shannon index; D: Fungal Chao index. The horizontal coordinates are for the first to the fourth year (Y1-Y4) of the domestication experiment, and the horizontal lines in the box plots indicate intermediate values.

63.259; 而真菌驯化1年后丰富度最高(304.990 ± 24.208), 随后逐年递减至 189.02 ± 30.64 。这表明长时间尺度的植物残体降解引起微生物群落在多样性和丰富度方面的响应更明显。

2.2.2 微生物群落结构

细菌群落中的主要优势菌门为芽孢杆菌门(*Bacillota*)、假单胞菌门(*Pseudomonadota*)、绿屈挠菌门(*Chloroflexota*)、酸杆菌门(*Acidobacteriota*)和

脱硫杆菌门(*Desulfobacterota*)。微生物相对丰度的分布规律揭示了长期驯化的微生物群落组成存在差异, 这种差异主要体现在优势菌群的相对比例变化上。在驯化1年后假单胞菌门的丰度占比最高(28%), 然后依次为绿屈挠菌门(14%)、酸杆菌门(13%)和脱硫杆菌门(9%), 芽孢杆菌门最少, 只有6%。微生物经过4年的驯化后, 芽孢杆菌门的丰度占比增长至46%, 而

假单胞菌门降低至 10% (图 4A)。其中, 芽孢杆菌门和假单胞菌门在 4 年驯化期间均存在显著性差异(图 5A)。真菌群落组成则以 unclassified_

k_fungi、担子菌门(*Basidiomycota*)和子囊菌门(*Ascomycota*)为主要优势菌门。未分类真菌在驯化前 3 年占据群落的主导地位, 驯化 4 年后其

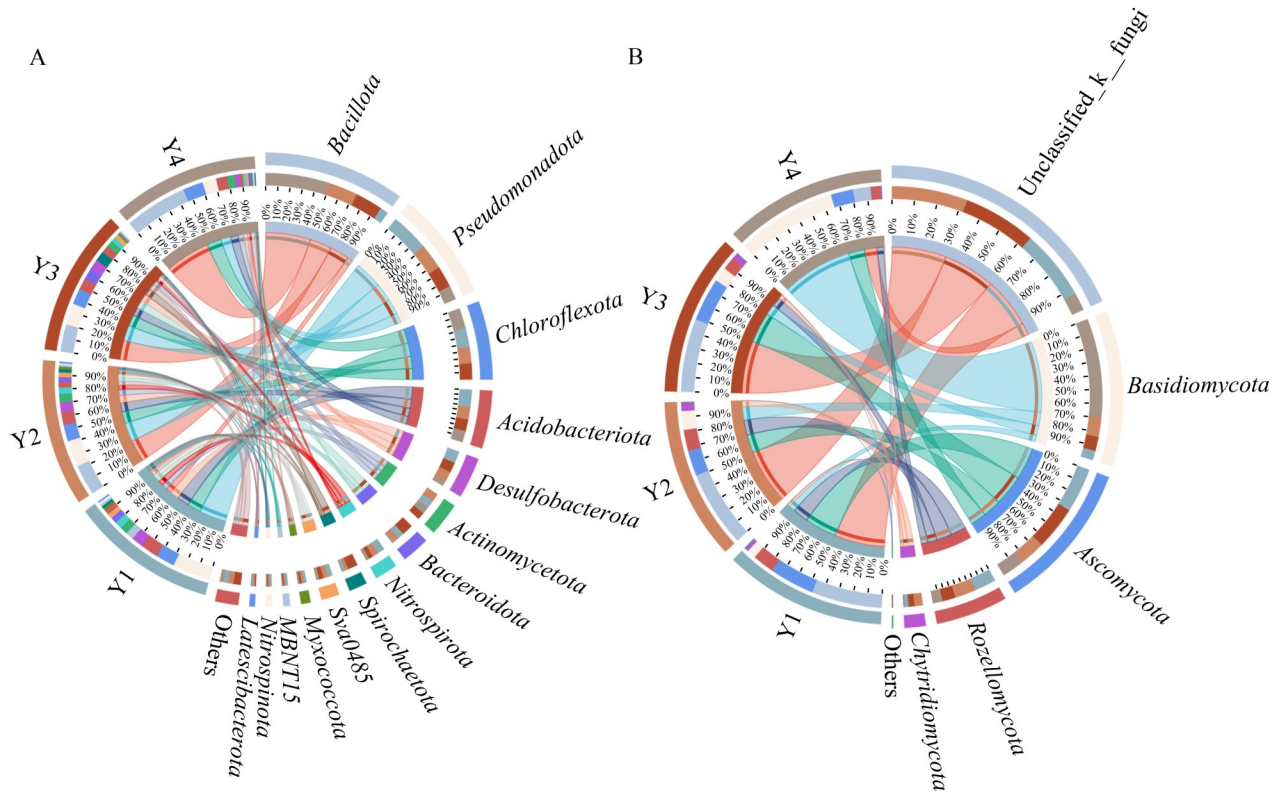


图4 太湖沉积物细菌(A)与真菌(B)群落的门水平物种组成与驯化时间的关系

Figure 4 Relationship between the species composition of bacterial (A) and fungal (B) communities at the phylum level and the time of domestication in Taihu Lake sediments.

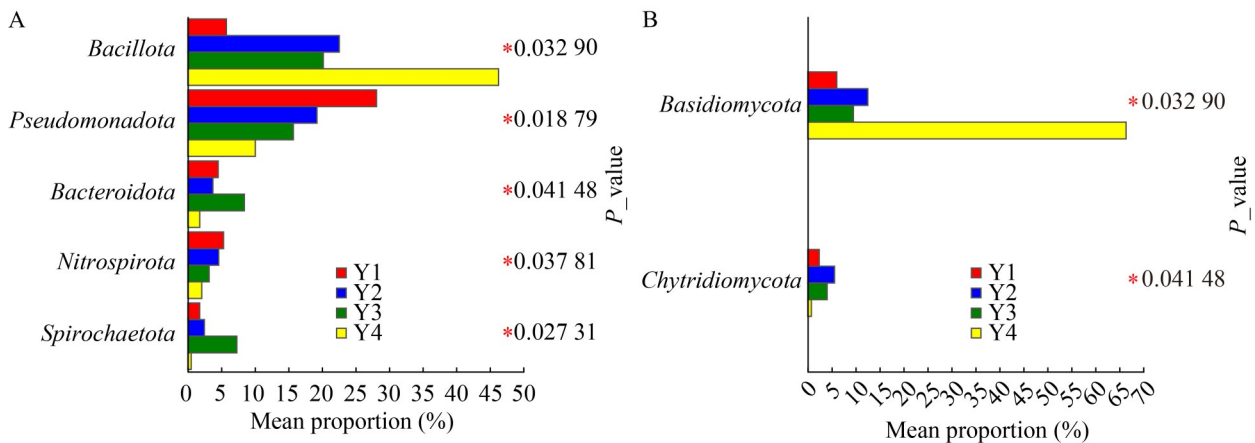


图5 太湖沉积物细菌(A)与真菌(B)群落的门水平物种组成差异显著性分析

Figure 5 Significance analysis of the difference in species composition at the phylum level between bacterial (A) and fungal (B) communities in Taihu Lake sediments. * $P < 0.05$.

丰度占比骤降至 12%；担子菌门的丰度占比则从驯化 1 年后的 6% 激增至驯化 4 年后的 66%，在驯化 4 年后的真菌群落中占据主导地位；子囊菌门 4 年间的丰度则呈小幅度波动变化(图 4B)。其中，担子菌门在 4 年驯化期间均存在显著性差异(图 5B)。

从属分类水平来看，细菌与真菌群落在驯化 1 年后的第一优势菌属分别为热脱硫弧菌纲未分类属(*norank_f_norank_o_norank_c_Thermodesulfovibrionia*)和赤霉菌属(*Gibberella*)。在经过为期 4 年的驯化实验后，微生物群落结构发生了显著变化，毛球菌属(*Trichococcus*)和节担菌属(*Wallemia*)的含量显著增加，分别成为

了细菌与真菌群落的第一优势菌属(图 6)。

2.3 环境因子对微生物群落的驱动机制

2.3.1 微生物多样性对不同有机质组分的响应

通过线性回归分析(图 7)发现，太湖沉积物的细菌群落 α 多样性(Shannon 指数、Chao 指数)及 β 多样性(PCoA 主坐标)与不同有机质组分存在相关性。LP 含量与 Shannon 指数、Chao 指数以及 PCoA 分析均呈显著正相关关系；RP 含量与 Shannon 指数、Chao 指数及 PCoA 分析呈负相关，且 RP 含量与 α 多样性(Shannon 指数、Chao 指数)相关性不显著；TOC 含量与 Shannon 指数、Chao 指数及 PCoA 分析均呈正相关，且

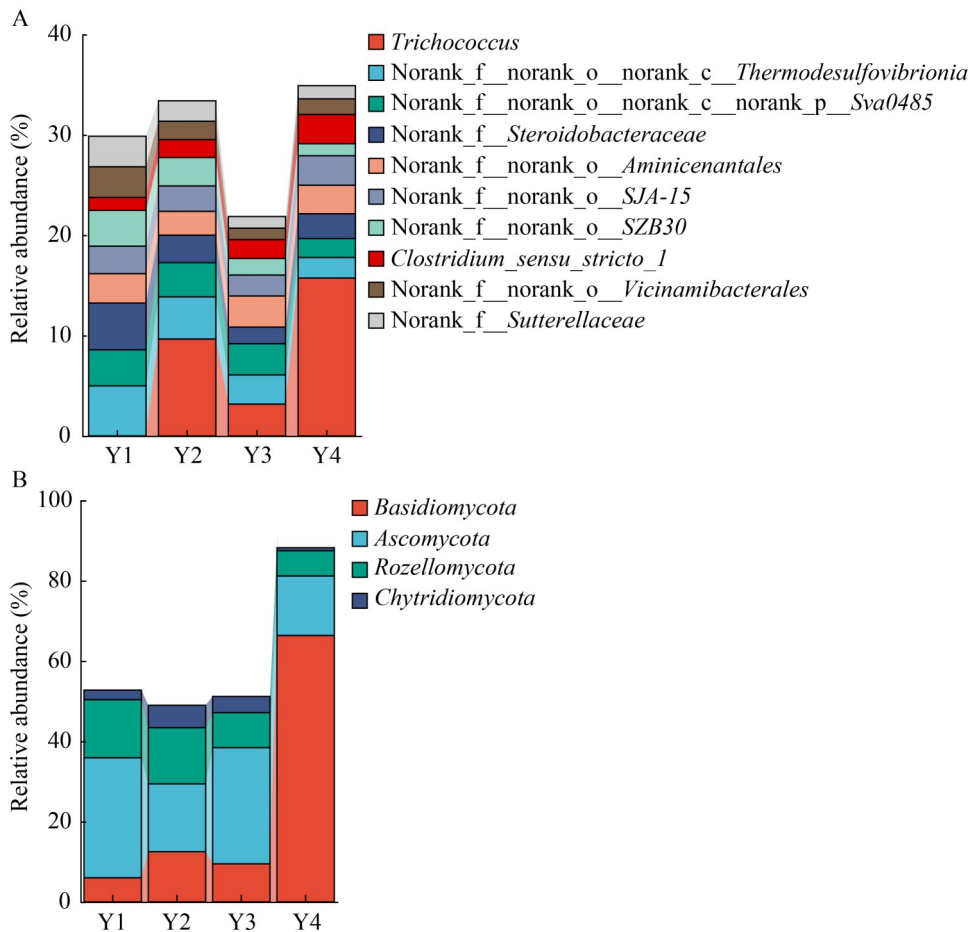


图6 太湖沉积物细菌(A)与真菌(B)群落的属水平物种组成的时间动态分析

Figure 6 Temporal dynamics of genus-level species composition of bacterial (A) and fungal (B) communities in Taihu Lake sediments.

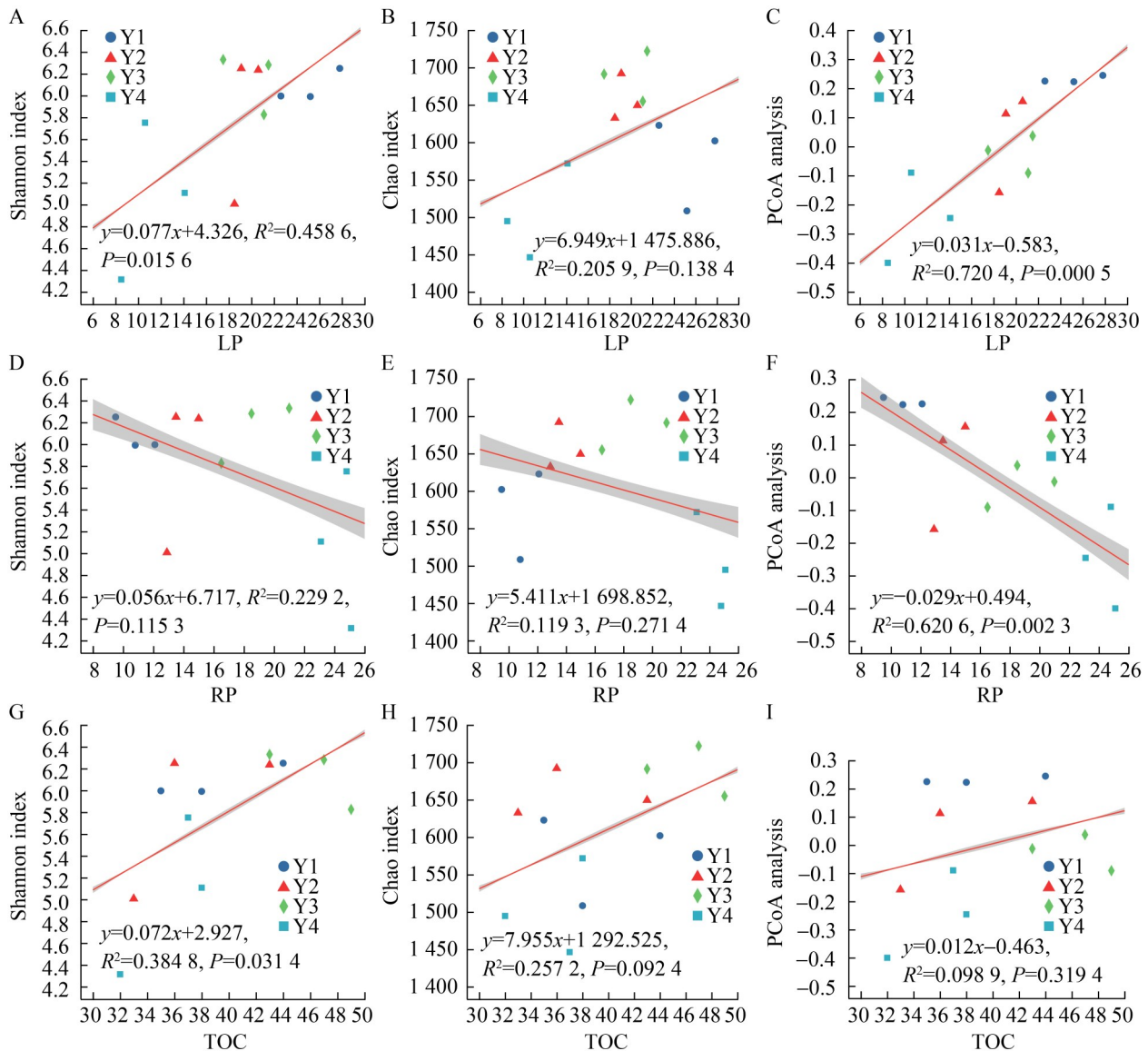


图7 太湖沉积物细菌群落的有机质组分(LP、RP、TOC)与微生物群落多样性(Shannon指数、Chao指数、PCoA分析)的线性回归模型。A: LP与Shannon指数; B: LP与Chao指数; C: LP与PCoA分析; D: RP与Shannon指数; E: RP与Chao指数; F: RP与PCoA分析; G: TOC与Shannon指数; H: TOC与Chao指数; I: TOC与PCoA分析。

Figure 7 Linear regression models of organic matter fractions (LP, RP, TOC) and microbial community diversity (Shannon index, Chao index, PCoA analysis) of bacterial communities in Taihu Lake sediment. A: LP with Shannon index; B: LP with Chao index; C: LP with PCoA analysis; D: RP with Shannon index; E: RP with Chao index; F: RP with PCoA analysis; G: TOC with Shannon index; H: TOC with Chao index; I: TOC with PCoA analysis.

TOC含量与β多样性(PCoA主坐标)的相关性不显著。此外,细菌群落中α多样性及β多样性与LP含量的相关性解释度均显著高于RP含量

及TOC含量的解释度。这表明LP含量主要介导了细菌群落的丰富度和多样性的变化以及样品时间差异性的产生。

不同有机质组分对真菌群落的 α 多样性以及 PCoA 分析的影响均呈现出了非对称性特征(图 8)。LP 含量与 Shannon 指数、Chao 指数呈现显著正相关关系, 但与 PCoA 主坐标轴显著负相关;

RP 含量与 Shannon 指数、Chao 指数显著负相关, 与 PCoA 主坐标轴显著正相关; TOC 含量与 Shannon 指数正相关, 与 Chao 指数、PCoA 主坐标轴负相关, 且相关性均不显著。同时,

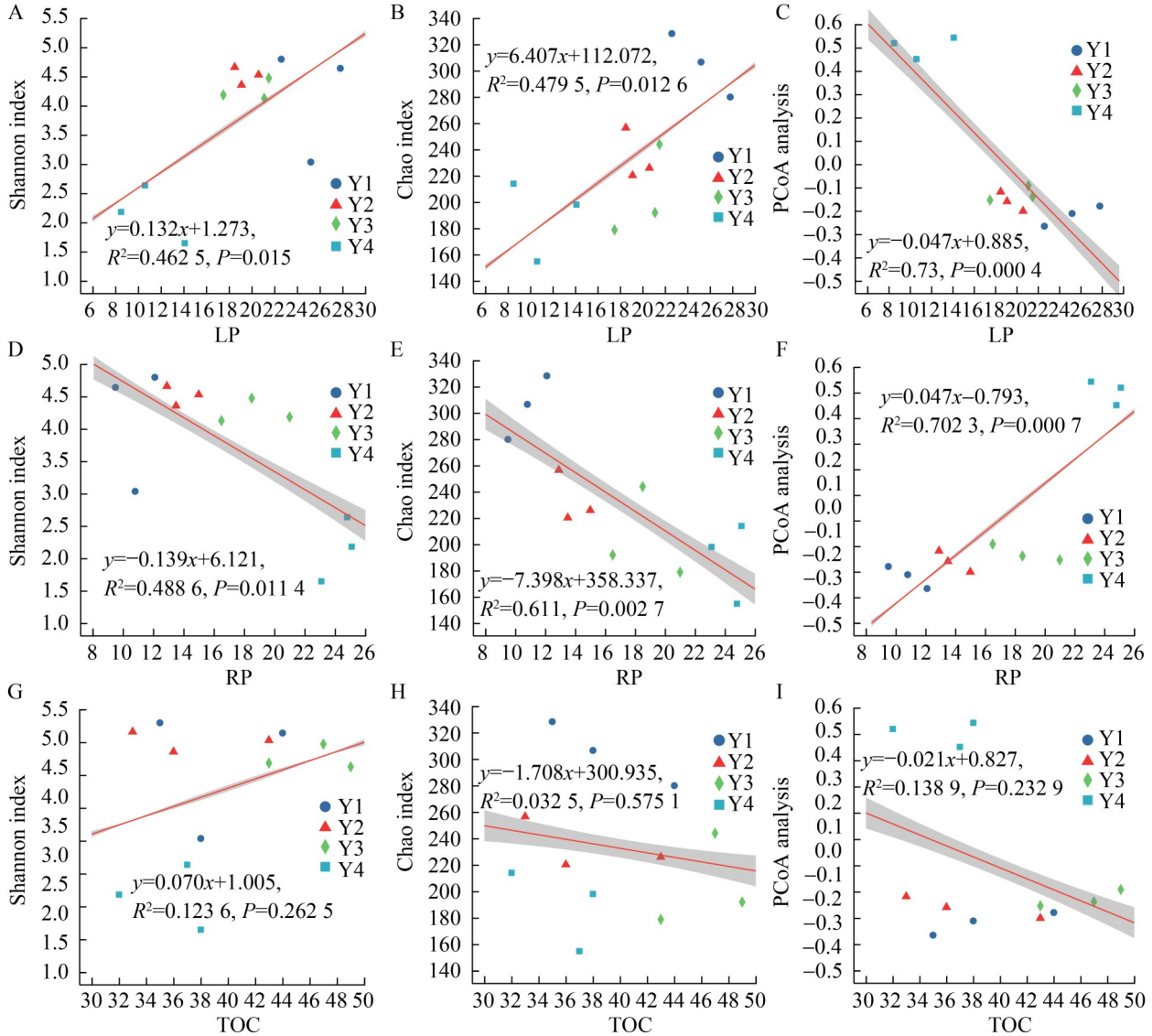


图8 太湖沉积物真菌群落的有机质组分(LP、RP、TOC)与微生物群落多样性(Shannon、Chao指数、PCoA分析)的线性回归模型。A: LP与Shannon指数; B: LP与Chao指数; C: LP与PCoA分析; D: RP与Shannon指数; E: RP与Chao指数; F: RP与PCoA分析; G: TOC与Shannon指数; H: TOC与Chao指数; I: TOC与PCoA分析。

Figure 8 Linear regression models of organic matter fractions (LP, RP, TOC) and microbial community diversity (Shannon index, Chao index, PCoA analysis) of fungal communities in Taihu Lake sediment. A: LP with Shannon index; B: LP with Chao index; C: LP with PCoA analysis; D: RP with Shannon index; E: RP with Chao index; F: RP with PCoA analysis; G: TOC with Shannon index; H: TOC with Chao index; I: TOC with PCoA analysis.

真菌群落中 α 多样性与 RP 含量的相关性解释度高于 LP 含量与 TOC 含量。这表明真菌群落主要通过 RP 的累积来影响群落的丰富度与多样性。

2.3.2 微生物群落结构对不同有机质组分的响应

通过相关性热图分析(图 9)发现, 沉积物中的微生物群落受到 LP 和 RP 的共同影响。在细菌群落中, 芽孢杆菌门与 RP 含量呈显著正相关, 与 LP 含量则呈显著负相关; 与之相反, 硝化螺菌门(*Nitrospirota*)和假单胞菌门与 LP 含量呈显著正相关, 与 RP 含量呈负相关。这表明芽孢杆菌门的功能主要作用于 RP 组分的后期转化过程, 而硝化螺菌门和假单胞菌门的功能集中于 LP 组分的快速矿化过程^[34], 二者共同作用决定了沉积物中有机质的稳定性与矿化效率(图 9A)。在真菌群落中, 担子菌门和子囊菌门与

LP 含量呈负相关, 罗兹菌门(*Rozellomycota*)与 LP 含量呈正相关。这表明担子菌门与子囊菌门的主要作用是降解木质素等难降解组分^[35], 而罗兹菌门可能在前期的 LP 矿化中发挥一定作用(图 9B)。

基于 Bray-Curtis 距离的 dbRDA 分析进一步验证了这一微生物群落结构差异规律(图 10)。细菌与真菌群落不同驯化时间的群落结构均呈现出显著差异, 随着时间推移, 不同组间的差异不断增大(图 10)。这表明长时间尺度的植物残体降解导致了微生物群落发生了显著变化, 证实了植物残体的降解过程是驱动微生物群落功能菌群演替的重要因素。

2.3.3 环境驱动因子的方差分解分析 (variance partitioning analysis, VPA) 解析

通过 VPA 量化了太湖沉积物细菌群落产生差异性的环境驱动因素。RP 可以独立解释细菌

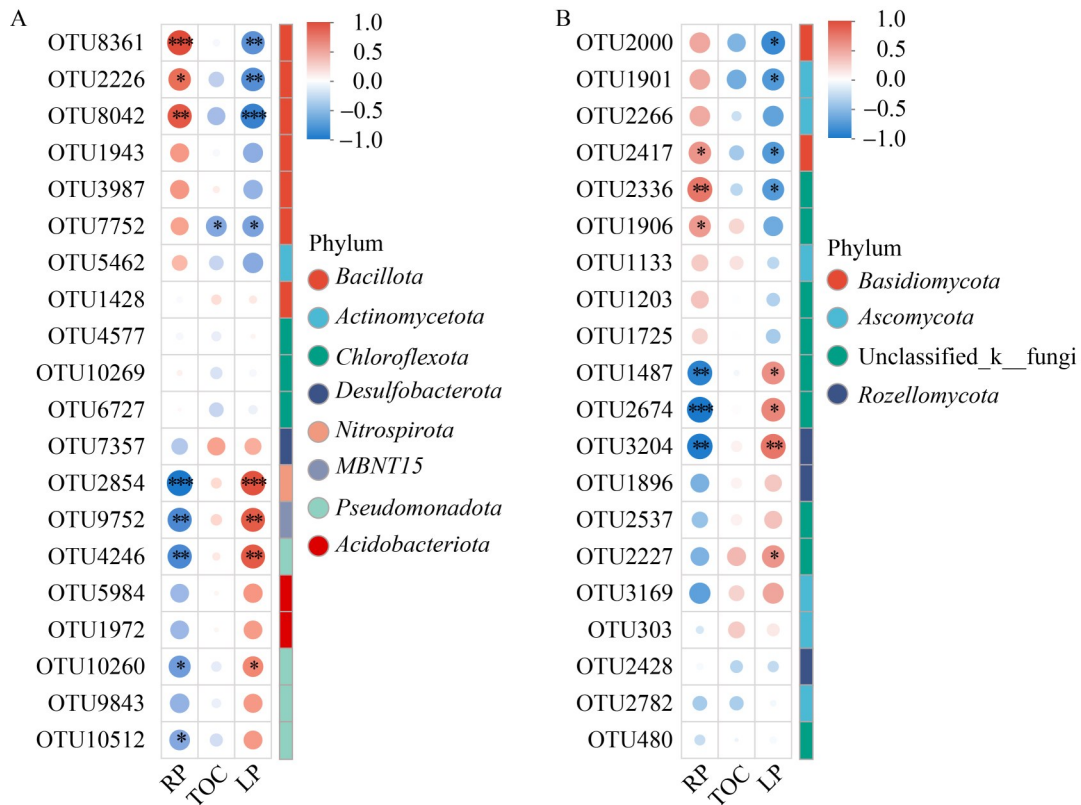


图9 太湖沉积物中细菌(A)与真菌(B)群落的门水平OTU Spearman秩相关热图

Figure 9 Spearman's rank correlation heatmap of phylum-level OTUs for bacterial (A) and fungal (B) communities in Taihu Lake sediments. *: 0.01 $P \leq 0.05$; **: 0.001 $P \leq 0.01$; ***:

群落产生差异性的 27.939 5%，证明沉积物中如木质素类等结构复杂的有机质组分，对芽孢杆菌门等功能菌群有明显选择作用。LP 独立解释群落差异性的 26.562 0%，反映了在植物残体降解前期 LP 对假单胞菌门等能分解糖类的功能菌群有较强促进作用，TOC 独立解释群落差异性

的 12.009 0%，说明总有机碳能够通过提供碳源间接影响菌群结构。LP 与 RP 的负交互作用 (-34.776 6%) 表明两者存在显著的拮抗关系 (图 11A)。

真菌群落的 VPA 分析显示，RP 独立解释群落差异性 26.499 0%，揭示了 RP 通过木质素类

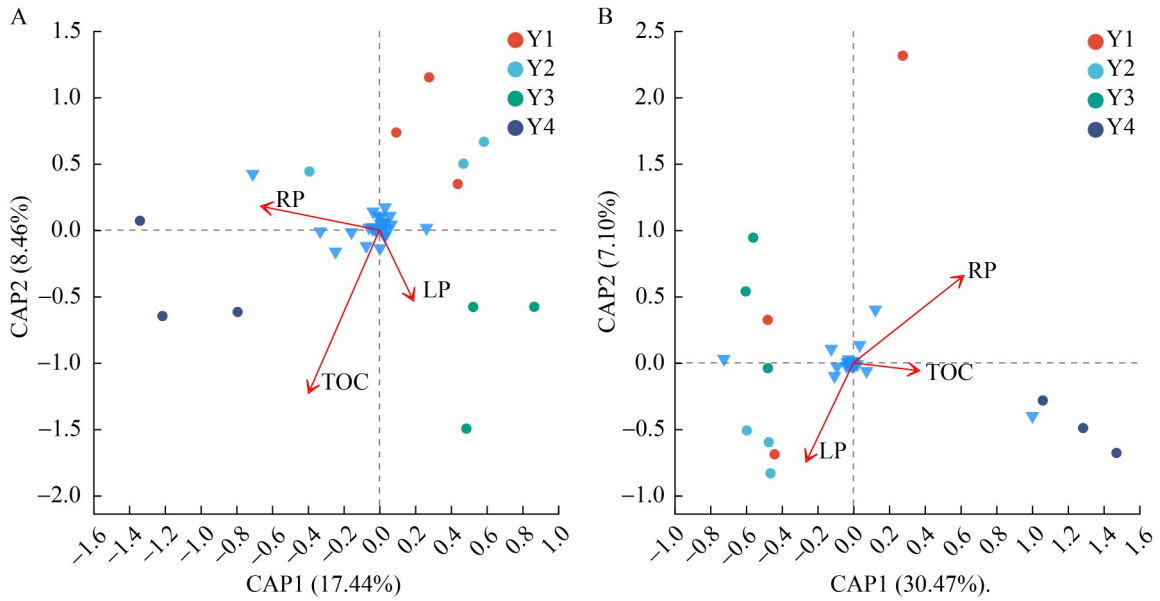


图10 太湖沉积物中细菌(A)与真菌(B)群落结构的环境驱动机制

Figure 10 Environmental drivers of bacterial (A) and fungal (B) community structure in Taihu Lake sediments.

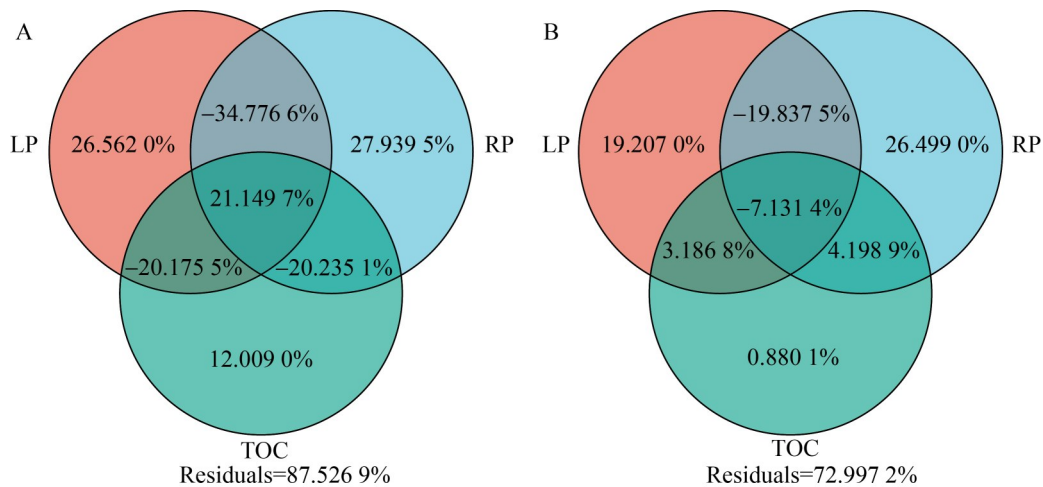


图11 太湖沉积物细菌(A)与真菌(B)群落的环境驱动因子的VPA解析

Figure 11 Variance partitioning analysis (VPA) of environmental drivers shaping bacterial (A) and fungal (B) community structures in sediments of Taihu Lake.

等难降解成分对真菌功能菌群如担子菌门有很强的筛选作用。LP 独立解释群落差异性 19.207 0%，但 LP 和 RP 对细菌群落差异性的产生呈负交互作用(-19.837 5%)，说明 LP 的高可利用性可能会抑制真菌对 RP 的代谢投入量。TOC 独立解释群落差异性 0.880 1%，表明了总有机碳对真菌群落的直接影响比较小(图 11B)。

3 讨论

3.1 有机质组分与酶活性的动态耦合

本研究通过长达 4 年的微宇宙模拟实验，旨在揭示太湖沉积物中沉水植物残体的降解过程对微生物群落演替的驱动机制。研究显示，竹叶眼子菜残体长期降解过程中的有机质组分构成随微生物群落驯化时间的变化同步发生改变(图 1)，总体上驯化前期(驯化 3 年)有机质以可利用性高的 LP 为主，驯化后期(驯化 4 年以上)有机质以 RP 为主。这表明微生物会优先代谢可利用性高的物质从而能够最大化地获取能量^[36]。同时，微生物分泌的胞外酶用于分解复杂物质以提供必要的碳源和养分，其与沉积物中植物残体的降解过程密切相关(图 2)。LP 含量在微生物驯化前 3 年的下降趋势与 β -葡萄糖苷酶活性的增长趋势相耦合，这一现象与 LP 中多糖类物质的水解需求相符合^[37]。同理，RP 在驯化后期大量累积可能是因为 RP 的化学复杂度导致外切葡聚糖酶和酚氧化酶的活性受限，使纤维素与酚类物质无法得到有效分解，同时微生物残体的长期累积使得碳库的稳定性增加，并通过微生物碳泵促进沉积物中的长期碳封存^[38]。此外，过氧化物酶的活性变化进一步印证了沉积物中 LP 减少和 RP 增加这一趋势，微生物在驯化后期大量分泌过氧化物酶强化对芳香族化合物的分解作用^[39]。这一动态耦合机制表明，植物残体降解过程不仅能够调控碳循环效率，还能通过对胞外酶活性的调控作用指导微生物群落的代谢策略。

3.2 微生物群落演替的阶段特征

本研究采集的沉积物的初始微生物群落多样性(Shannon 指数)较高，随着植物残体的降解群落多样性降低(图 3)，不同组间差异逐渐变大，驯化 3 年后微生物群落结构发生明显分离，加速了微生物群落的演替(图 4、图 10)。微生物多样性的动态变化过程与有机质组分的响应揭示了有机质组分的可利用性对群落结构有着双重调节作用：微生物群落驯化前期 LP 通过快速矿化提供了多种碳源，使得群落的物种多样性与丰富度增加；后期 LP 减少，RP 大量积累，由于 RP 复杂的化学结构使得微生物无法快速分解产生养分，最终导致细菌群落多样性降低^[40](图 7、图 8)。

已有研究表明，湖泊生态系统的沉积物中水生植物残体降解主要在厌氧环境下进行，即厌氧菌主导了植物残体的降解^[2,41]。在驯化前期，假单胞菌门和子囊菌门主导的群落通过分泌 β -葡萄糖苷酶和外切葡聚糖酶来快速分解 LP (图 4)。假单胞菌门中假单胞菌属等携带丰富的糖苷水解酶基因，直接参与纤维素和多糖的降解^[37]；而子囊菌门中的赤霉菌属等则通过分泌 β -葡萄糖苷酶和外切葡聚糖酶加速 LP 的矿化^[35]。随着 LP 的消耗，芽孢杆菌门和担子菌门逐渐在微生物群落中占据优势(图 4)，其丰度与 RP 累积密切相关。芽孢杆菌门中的梭状芽孢杆菌属等富集了编码纤维素酶和木质素过氧化物酶的基因簇，其通过厌氧发酵途径降解纤维素-木质素复合体^[42]；而担子菌门中的节担菌属等则通过氧化断裂木质素芳香环结构实现 RP 的逐步分解，从而推动碳循环的“顽固性瓶颈”突破^[43]。

3.3 环境因子的驱动机制

3.3.1 LP 与 RP 的拮抗作用机制

环境因子驱动的 VPA 分析结果显示，RP 独立解释细菌和真菌群落变化差异的比例高于 LP 以及 TOC (图 11)，表明在筛选功能菌群时有机

质组分的化学复杂程度比碳源总量更重要^[44]。RP 和 LP 之间负交互效应揭示了二者存在显著的拮抗作用。在资源竞争方面,在具有高可利用性 LP 的降解过程中,微生物群落优先分配代谢资源至纤维素降解酶,并对木质素降解酶的合成进行抑制,导致大部分 RP 累积在沉积物中^[39]。另一方面,RP 的化学复杂性可能通过木质素氧化中间产物(如酚类物质)抑制部分酶的活性,从而减缓 LP 的进一步分解^[33]。

3.3.2 功能基因与有机质降解的关联

微生物功能基因的表达差异是驱动有机质降解的关键因素。其中,芽孢杆菌门中的束毛球菌属通过厌氧发酵途径将纤维素转化为短链脂肪酸,其基因组中富集的纤维小体基因簇显著提高了底物结合效率^[42];而担子菌门的原木平革菌属则依赖木质素修饰基因(如漆酶基因)的转录激活,催化木质素的氧化解聚^[43]。这些功能基因的表达与有机质组分的动态变化高度匹配,进一步证实了微生物代谢策略的环境适应性。

4 结论

本研究发现水生植物残体——竹叶眼子菜的降解过程存在显著的时间差异性,其动态变化主要受微生物代谢偏好以及有机质组分的拮抗作用共同调控,这一现象驱动微生物群落发生阶段性演替。在植物残体降解过程中,微生物群落与有机质组分及含量协同变化,共同影响微生物群落的演替方向。本研究通过长时间尺度的微宇宙模拟实验,表征了太湖沉积物中微生物群落演替对沉水植物降解过程的响应机制,为浅水湖泊生态修复以及应对湖泊退化问题提供了理论指导。

作者贡献声明

姚伟:实验操作,数据收集,数据分析,撰写文章,修改文章;宋天顺:提供技术支持,参与论文讨论,审阅文章;宋娜:提出概念,

研究设计,获取基金,监督管理,审阅文章。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] GUDASZ C, BASTVIKEN D, STEGER K, PREMKE K, SOBEK S, TRANVIK LJ. Temperature-controlled organic carbon mineralization in lake sediments[J]. *Nature*, 2010, 466(7305): 478-481.
- [2] 刘新,黄庆慧,江和龙,宋娜. 浅水湖泊沉积物中水生植物残体降解过程及微生物群落变化[J]. *生态环境学报*, 2016, 25(3): 489-495.
LIU X, HUANG QH, JIANG HL, SONG N. The decomposition processes of aquatic plant residue and the change of microbial community structure in a Shallow Lake sediment[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2016, 25(3): 489-495 (in Chinese).
- [3] 徐思南,吴自军,张喜林,孙伟香,耿威,曹红,翟滨,孙治雷. 海洋沉积物碳循环过程数值模型的研究进展[J]. *地球科学*, 2024, 49(4): 1431-1447.
XU SN, WU ZJ, ZHANG XL, SUN WX, GENG W, CAO H, ZHAI B, SUN ZL. Advances in Numerical Modelling of Carbon Cycling Processes in Marine Sediments[J]. *Earth Science*, 2024, 49(4): 1431-1447 (in Chinese).
- [4] SONG N, YAN ZS, CAI HY, JIANG HL. 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.
- [5] 秦伯强. 浅水湖泊湖沼学与太湖富营养化控制研究[J]. *湖泊科学*, 2020, 32(5): 1229-1243.
QIN BQ. Shallow lake limnology and control of eutrophication in Lake Taihu[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2020, 32(5): 1229-1243 (in Chinese).
- [6] HU WP, JØRGENSEN SE, ZHANG FB. A vertical-compressed three-dimensional ecological model in Lake Taihu, China[J]. *Ecological Modelling*, 2006, 190(3-4): 367-398.
- [7] CHENG LJ, XUE B, ZAWISZA E, YAO SC, LIU JL, LI LL. Effects of environmental change on subfossil Cladocera in the subtropical shallow freshwater East Taihu Lake, China[J]. *Catena*, 2020, 188: 104446.
- [8] 耿荣妹,胡小贞,许秋瑾,冯胜,薛彦君. 太湖东岸湖滨带水生植物特征及影响因素分析[J]. *环境科学与技术*, 2016, 39(12): 17-23.
GENG RM, HU XZ, XU QJ, FENG S, XUE YJ. The features of aquatic macrophytes and its influent factors of lakeside zone in the east of Lake Taihu[J]. *Environmental Science & Technology*, 2016, 39(12): 17-23 (in Chinese).
- [9] LIANG C, SCHIMMEL JP, JASTROW JD. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.

- [10] KOYAMA M, YAMAMOTO S, ISHIKAWA K, BAN S, TODA T. Anaerobic digestion of submerged macrophytes: chemical composition and anaerobic digestibility[J]. *Ecological Engineering*, 2014, 69: 304-309.
- [11] 徐达, 金伟, 尉艺, 王春柳, 朱伯淞, 化柯, 周攀, 刘新. 沉水植物残体堆积量对沉积物理化性质的影响: 以马来眼子菜为例[J]. *中国环境科学*, 2023, 43(3): 1360-1367.
- XU D, JIN W, WEI Y, WANG CL, ZHU BS, HUA K, ZHOU P, LIU X. The influence of the accumulation of submerged plant residues on the physicochemical properties of sediments: a case study of Malayan cabbage[J]. *China Environmental Science*, 2023, 43(3): 1360-1367 (in Chinese).
- [12] BANERJEE S, KIRKBY CA, SCHMUTTER D, BISSETT A, KIRKEGAARD JA, RICHARDSON AE. Network analysis reveals functional redundancy and keystone taxa amongst bacterial and fungal communities during organic matter decomposition in an arable soil[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 97: 188-198.
- [13] SINSABAUGH RL, HILL BH, FOLLSTAD SHAH JJ. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. *Nature*, 2009, 462(7274): 795-798.
- [14] LI XD, SU LB, JING M, WANG KQ, SONG CG, SONG YL. Nitrogen addition restricts key soil ecological enzymes and nutrients by reducing microbial abundance and diversity[J]. *Scientific Reports*, 2025, 15: 5560.
- [15] WANG XY, LIANG C, MAO JD, JIANG YJ, BIAN Q, LIANG YT, CHEN Y, SUN B. Microbial keystone taxa drive succession of plant residue chemistry[J]. *The ISME Journal*, 2023, 17(5): 748-757.
- [16] SHI JW, YANG L, LIAO Y, LI JW, JIAO S, SHANGGUAN ZP, DENG L. Soil labile organic carbon fractions mediate microbial community assembly processes during long-term vegetation succession in a semiarid region[J]. *iMeta*, 2023, 2(4): e142.
- [17] LEHMANN J, KLEBER M. The contentious nature of soil organic matter[J]. *Nature*, 2015, 528(7580): 60-68.
- [18] WANG CQ, KUZYAKOV Y. Mechanisms and implications of bacterial-fungal competition for soil resources[J]. *The ISME Journal*, 2024, 18(1): wrac073.
- [19] LI ZC, LI X, WANG X, MA J, XU J, XU XG, HAN RM, ZHOU YW, YAN XC, WANG GX. Isotopic evidence revealing spatial heterogeneity for source and composition of sedimentary organic matters in Taihu Lake, China[J]. *Ecological Indicators*, 2020, 109: 105854.
- [20] ROVIRA P, VALLEJO VR. Labile and recalcitrant pools of carbon and nitrogen in organic matter decomposing at different depths in soil: an acid hydrolysis approach[J]. *Geoderma*, 2002, 107(1-2): 109-141.
- [21] KOURTEV PS, EHRENFELD JG, HUANG WZ. Enzyme activities during litter decomposition of two exotic and two native plant species in hardwood forests of New Jersey[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1207-1218.
- [22] CAPORASO JG, LAUBER CL, WALTERS WA, BERGLYONS D, LOZUPONE CA, TURNBAUGH PJ, FIERER N, KNIGHT R. Global patterns of 16S rRNA diversity at a depth of millions of sequences per sample[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108 (supplement_1): 4516-4522.
- [23] GARDES M, BRUNS TD. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts[J]. *Molecular Ecology*, 1993, 2(2): 113-118.
- [24] REN Y, YU G, SHI CP, LIU LM, GUO Q, HAN C, ZHANG D, ZHANG L, LIU BX, GAO H, ZENG J, ZHOU Y, QIU YH, WEI J, LUO YC, ZHU FJ, LI XJ, WU Q, LI B, FU WY, et al. Majorbio cloud: a one-stop, comprehensive bioinformatic platform for multiomics analyses[J]. *iMeta*, 2022, 1(2): e12.
- [25] HAN C, SHI CP, LIU LM, HAN JC, YANG QQ, WANG Y, LI XD, FU WY, GAO H, HUANG HS, ZHANG XL, YU KG. Majorbio Cloud 2024: update single-cell and multiomics workflows[J]. *iMeta*, 2024, 3(4): e217.
- [26] CHEN SF, ZHOU YQ, CHEN YR, GU J. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor[J]. *Bioinformatics*, 2018, 34(17): i884-i890.
- [27] MAGOČ T, SALZBERG SL. FLASH: fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(21): 2957-2963.
- [28] EDGAR RC. UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads[J]. *Nature Methods*, 2013, 10(10): 996-998.
- [29] WANG Q, GARRITY GM, TIEDJE JM, COLE JR. Naive Bayesian classifier for rapid assignment of rRNA sequences into the new bacterial taxonomy[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(16): 5261-5267.
- [30] SCHLOSS PD, WESTCOTT SL, RYABIN T, HALL JR, HARTMANN M, HOLLISTER EB, LESNIEWSKI RA, OAKLEY BB, PARKS DH, ROBINSON CJ, SAHL JW, STRES B, THALLINGER GG, VAN HORN DJ, WEBER CF. Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2009, 75(23): 7537-7541.
- [31] SEGATA N, IZARD J, WALDRON L, GEVERS D, MIROPOLSKY L, GARRETT WS, HUTTENHOWER C. Metagenomic biomarker discovery and explanation[J]. *Genome Biology*, 2011, 12(6): R60.
- [32] 章磊, 徐祎萌, 白美霞, 周燕, 秦华, 徐秋芳, 陈俊辉. 生物质炭配施有机物料对红壤碳组分及酶生态化学计量特征的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2024, 41(3): 506-516.
- ZHANG L, XU YM, BAI MX, ZHOU Y, QIN H, XU QF, CHEN JH. Effects of biochar combined with organic amendments on carbon composition and eco-enzymatic stoichiometry of red soil[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2024, 41(3): 506-516 (in Chinese).
- [33] KIM JI, YANG YR, KANG H. Fluorometric assay for phenol oxidase activity in soils and its controlling variables[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 195: 105240.
- [34] YANG ZC, ZHOU Q, SUN HM, JIA LX, ZHAO L, WU WZ. Metagenomic analyses of microbial structure and metabolic pathway in solid-phase denitrification systems

- for advanced nitrogen removal of wastewater treatment plant effluent: a pilot-scale study[J]. *Water Research*, 2021, 196: 117067.
- [35] MANICI LM, CAPUTO F, de SABATA D, FORNASIER F. The enzyme patterns of *Ascomycota* and *Basidiomycota* fungi reveal their different functions in soil[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 196: 105323.
- [36] ZHALNINA K, LOUIE KB, HAO Z, MANSOORI N, DA ROCHA UN, SHI SJ, CHO H, KARAOZ U, LOQUÉ D, BOWEN BP, FIRESTONE MK, NORTHEN TR, BRODIE EL. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(4): 470-480.
- [37] FERNANDES CG, SAWANT SC, MULE TA, KHADYE VS, LALI AM, ODANETH AA. Enhancing cellulases through synergistic β -glucosidases for intensifying cellulose hydrolysis[J]. *Process Biochemistry*, 2022, 120: 202-212.
- [38] ZHANG ZX, HAO M, YU QH, DUN XJ, XU JW, GAO P. The effect of thinning intensity on the soil carbon pool mediated by soil microbial communities and necromass carbon in coastal zone protected forests[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 881: 163492.
- [39] CHEN RR, SENBAYRAM M, BLAGODATSKY S, MYACHINA O, DITTERT K, LIN XG, BLAGODATSKAYA E, KUZYAKOV Y. Soil C and N availability determine the priming effect: microbial N mining and stoichiometric decomposition theories[J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(7): 2356-2367.
- [40] SONG N, JIANG HL. Coordinated photodegradation and biodegradation of organic matter from macrophyte litter in shallow lake water: dual role of solar irradiation[J]. *Water Research*, 2020, 172: 115516.
- [41] DE 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.
- [42] SUBIRATS J, SHARPE H, TOPP E. Fate of *Clostridia* and other spore-forming *Firmicute* bacteria during feedstock anaerobic digestion and aerobic composting[J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, 309: 114643.
- [43] HE MQ, CAO B, LIU F, BOEKHOUT T, DENCHEV TT, SCHOUTTETEN N, DENCHEV CM, KEMLER M, GORJÓN SP, BEGEROW D, VALENZUELA R, DAVOODIAN N, NISKANEN T, VIZZINI A, REDHEAD SA, RAMÍREZ-CRUZ V, PAPP V, DUDKA VA, DUTTA AK, GARCÍA-SANDOVAL R, et al. Phylogenomics, divergence times and notes of orders in *Basidiomycota*[J]. *Fungal Diversity*, 2024, 126(1): 127-406.
- [44] MATANGE K, RAJAEI V, CAPERA-ARAGONES P, COSTNER JT, ROBERTSON A, KIM JS, PETROV AS, BOWMAN JC, WILLIAMS LD, FRENKEL-PINTER M. Evolution of complex chemical mixtures reveals combinatorial compression and population synchronicity[J]. *Nature Chemistry*, 2025, 17(4): 590-597.