

田 瑞,寇 谨,胡 啸,等.增温和降水变化对旱作农田土壤细菌群落结构和功能的影响 [J]. 中国环境科学, 2025,45(1):508-518.

Tian R, Kou J, Hu X, et al. Effects of warming and precipitation changes on the structure and function of soil bacterial communities in dry-crop farmland [J]. China Environmental Science, 2025,45(1):508-518.

增温和降水变化对旱作农田土壤细菌群落结构和功能的影响

田 瑞¹,寇 谨¹,胡 啸¹,张 鹏¹,雷 俊²,王鹤龄^{2**},吕晓东^{1,3*} (1.兰州交通大学环境与市政工程学院,甘肃 兰州 730070; 2.中国气象局兰州干旱气象研究所中国气象局干旱气候变化与减灾重点开放实验室,甘肃 兰州 730020; 3.祁连山中部亚高山生态系统野外科学观测研究站,甘肃 张掖 734000)

摘要: 设置对照(CK),增温(W),降水量增加(+P30),降水量减少(-P30),增温和降水量增加(W+P30)和增温和降水量减少(W-P30)6个处理,开展了增温和降水变化对旱作农田土壤细菌群落结构和功能影响的田间试验.采用宏基因组测序研究不同处理下土壤细菌群落的组成、多样性、网络结构和代谢功能特征.结果表明,W和W+P30处理显著增加了 α 变形菌纲的相对丰度,W+P30处理显著增加了绿弯菌门未定名属的相对丰度,W,+P30,W+P30和W-P30处理显著降低了放线菌门未定名属的相对丰度.+P30处理显著提高了 Shannon 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数,但 W-P30处理显著降低了细菌的 α 多样性指数.增温、降水变化及其交互对细菌群落 β 多样性的影响存在显著差异.W,+P30,W+P30和W-P30处理的复杂性和连接性高于CK,但-P30处理的相关参数低于CK.W,-P30和W+P30处理增加了连接节点的数量,但+P30和W-P30处理没有增加连接节点的数量.W处理显著增加了循环系统的相对丰度,+P30处理显著降低了外源物质降解和代谢的相对丰度,-P30处理显著降低了排泄系统的相对丰度,W+P30处理显著降低了核苷酸代谢的相对丰度.增温、降水变化(降水量增加或减少)及其交互作用对小麦田土壤细菌群落结构和代谢功能有显著影响.

关键词: 增温效应; 降水量变化; 旱作农田; 微生物群落

中图分类号: X172 文献标识码: A 文章编号: 1000-6923(2025)01-0508-11

Effects of warming and precipitation changes on the structure and function of soil bacterial communities in dry-crop farmland. TIAN Rui¹, KOU Jin¹, HU Xiao¹, ZHANG Peng¹, LEI Jun², WANG He-ling^{2**}, LYU Xiao-dong^{1,3*} (1.School of Environmental and Municipal Engineering, Lanzhou Jiaotong University, Lanzhou 730070, China; 2.Key Laboratory of Arid Climate Change and Disaster Reduction in Gansu Province, Lanzhou Institute of Arid Meteorology, China Meteorological Administration, Lanzhou 730020, China; 3.Observation Station of Subalpine Ecology Systems in the Middle Qilian Mountains, Zhangye 73400, China). *China Environmental Science*, 2025,45(1): 508-518

Abstract: In this study, Six treatments were established:a control (CK), warming (W), increased precipitation (+P30), decreased precipitation(-P30), increased warming and precipitation (W+P30), and increased warming and decreased precipitation (W-P30). Field experiments were conducted to investigate the effects of warming and precipitation changes on the structure and function of soil bacterial communities in dry-crop farmland. Macro-genome sequencing was employed to examine the composition, diversity, network structure and metabolic function characteristics of soil bacterial communities under varying treatments. The results demonstrated that the W and W+P30 treatments significantly elevated the relative abundance of Alphaproteobacteria, while the W+P30 treatment notably increased the relative abundance of *unclassified Chloroflexi*. Conversely, the W, +P30, W+P30, and W-P30 treatments significantly reduced the relative abundance of *unclassified Actinomycetia*. The +P30 treatment resulted in a significant increase in the Shannon, Simpson and Pielou indices, whereas the W-P30 treatment led to a significant reduction in the alpha diversity index of bacteria. Significant differences were observed in the effects of warming, precipitation changes and their interactions on the β -diversity of the bacterial community. The W, +P30, W+P30 and W-P30 treatments exhibited higher complexity and connectivity than the CK treatment. However, the -P30 treatment exhibited lower relevant parameters than CK. The W, -P30 and W+P30 treatments demonstrated an increase in the number of connectivity nodes, whereas the +P30 and W-P30 treatments did not exhibit this increase. The W treatment led to a notable increase in the relative abundance of the circulatory system, while the +P30 treatment resulted in a significantly decreased the relative abundance of xenobiotics biodegradation and metabolism. The -P30 treatment led to a considerable decrease in the relative abundance of the excretory system, and the W+P30 treatment caused a

收稿日期: 2024-05-13

基金项目: 中国气象局干旱气候变化与减灾重点开放实验室基金项目(IAM202102);国家自然科学基金项目(41775107);中国气象局创新发展专项(CXFZ2024J056)

* 责任作者, 副教授, xiaodonglyu@mail.lzjtu.cn, **研究员, wangheling1978@126.com

notable decrease in the relative abundance of nucleotide metabolism. It was observed that warming, precipitation changes (either an increase or decrease in precipitation) and their interaction had significant impact on the structure and metabolic functions of soil bacterial in wheat fields.

Key words: warming effect; precipitation changes; dry farmland; microbial community

土壤微生物由细菌、真菌、古菌和病毒等组成,其中细菌分布最广、数量最多,是陆地生态系统关键功能和过程的重要驱动者^[1-2].土壤微生物对未来全球气候变化的响应和适应一直是全球变化生态学的研究热点^[3-4].全球温升和降水增加/减少等气候变化因子将改变微生物环境适应力、微生物群落结构以及微生物种群间相互作用,从而影响到微生物群落的稳定性和恢复力^[5].IPCC 第六次评估报告指出,未来几十年,全球气温将升高 1.5℃(与工业化前水平相比)^[6].与此同时,全球降水模式也随之发生显著变化,将导致更多的极端高温、降水或干旱事件频发^[7].在此背景下,土壤微生物群落的结构和功能如何响应仍需探索.

来自森林和草地生态系统的试验证据表明,全球变化将直接或间接改变土壤微生物群落多样性、结构和功能^[8].增温能够重塑微生物多样性和改变物种相互作用,提高微生物网络复杂性和稳定性^[9].一般认为,降水变化影响土壤微生物群落的多样性和丰度,降低土壤微生物和酶活性^[10].目前研究大多集中于单个全球变化因子对土壤微生物群落多样性的影响,而增温和降水变化的组合往往会调控微生物多样性^[11].例如,增温降低了土壤微生物丰富度、均匀度和多样性,但这种减少可以被降水量减少所抵消,最终提高了土壤微生物多样性^[12].由于土壤微生物在农田生态系统生物地球化学循环、碳固存和植物健康生长等方面具有关键作用^[13],因此深入理解农田土壤微生物应对气候变化的规律和机理过程具有重要意义.增温对农田土壤微生物的研究已有报道,但降水改变以及增温和降水改变交互对微生物群落结构和功能影响的研究报道鲜见.黄河中游黄土高原是我国主要的旱地农业区,区内降水时空分布不均,年际变异大且潜在蒸发强烈,同时生态环境脆弱且稳定性较低^[14],是气候变化和人类活动最敏感的陆地生态系统之一.近年来,黄土高原西部气候变暖趋势和降水发生明显变化,温度增速为 0.34℃/10a,降水增加率为 7.7mm/10a^[15],导致生态系统中水、热、碳和微生物群落等发生非同步性演

变^[16],这将直接影响土壤微生物的生长和活性,进而影响土壤微生物群落的周转和功能^[17].有关增温、降水变化及其交互对旱作农田土壤细菌群落结构和功能的影响研究尚未见报道.

本研究以黄土高原西部旱地小麦田为研究对象,基于增温和降水改变田间控制试验,采用宏基因组学技术,探究增温、降水改变及其交互对旱地小麦田土壤细菌组成、多样性、结构及其代谢功能的影响,以期为深入理解旱作农田土壤微生物响应全球升温和降水改变机理提供理论认知.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验在中国气象局兰州干旱气象研究所定西半干旱气象与生态环境试验基地进行(104°37'E, 35°35'N,海拔 1920m).该基地位于甘肃省陇中黄土高原半干旱区,属温带大陆性气候.年平均气温 7.2℃,年平均降水量为 375.1mm,且分布不均匀,多集中于 7~9 月,潜在蒸发量高达 1400mm 以上.年日照时数为 2500h,无霜期年平均为 140d.土壤类型为黄绵土,0~10cm 土壤 pH 值为 8.01,有机质 18.57g/kg,全氮 1.24g/kg.该区域为黄土高原旱作农业区,属于典型雨养农业,主栽作物为一年一熟春小麦和马铃薯.

1.2 试验设计

试验采用裂区设计,以温度为主区,设定自然环境温度和增温(1.5±0.5)℃2 个水平.以降水变化为副区,设定自然降水、自然降水增加 30%和自然降水减少 30%3 个水平,副区内降水处理随机排列.试验共 6 个处理,分别为自然环境温度+自然降水,增温+自然降水,自然环境温度+降水增加 30%,自然环境温度+降水减少 30%,增温+降水增加 30%,增温+降水减少 30%,处理编号分别为 CK、W、+P30、-P30、W+P30、W-P30.每个小区面积为 4.0m²,重复 3 次,共 18 个小区.

1.3 增温和降水控制装置

野外实验采用开顶式气室(OTC)进行增温,该装置始建于 2011 年.开顶式气室结构为八面柱状开顶

结构,周围镶透光玻璃,边长 2.15m,底面积 22.3m²,高 2.4m.室内又被划分为 5 个等面积的小区,小区间采用宽 0.15m,深 2m 的水泥墙分割.同时,装有温湿度传感器,可实时采集开顶气室内作物冠层温湿度.

降水控制装置:采用固定框架卷轴式遮雨棚实现.降水时间和频次根据当地自然降雨时间和频次进行(表 1).试验过程中当降雨发生时,采用遮雨棚进行遮雨.利用雨量筒,准确记录降雨量.当降雨结束时,根据当次降雨量、灌溉面积和实验设定增减降水比例计算出各小区灌水量,尽可能快地完成人工喷洒补灌.

1.4 农田管理措施

试验春小麦在 2023 年 4 月 1 日播种,于 2023 年 7 月 20 日收获.试验春小麦品种选择当地主栽品种“酒春 10 号”.播种行距 0.15m,播种量为 225kg/hm²,一次性施肥:磷酸二铵 228kg/hm² 和尿素 138kg/hm².春小麦生产管理按照当地高产栽培技术规程进行,试验过程中各小区管理措施保持一致.

1.5 土壤样品采集与处理

表 1 2023 年小麦生长季降水量、降水时间和小区灌水量
Table 1 Precipitation, precipitation date and irrigation water amount in the plots during wheat growing season in 2023

日期	降雨量(mm)	自然降水量处理(L)	减水处理(L)	增水处理(L)
04-12	0.93	3.72	2.60	4.84
04-19	2.35	9.40	6.58	12.22
04-21	6.18	24.72	17.30	32.14
04-22	18.37	73.48	51.44	95.52
05-03	1.44	5.76	4.03	7.49
05-05	3.78	15.12	10.58	19.66
05-08	9.50	38.00	26.60	49.40
05-14	2.95	11.80	8.26	15.34
05-18	2.98	11.92	8.34	15.50
05-23	5.53	22.12	15.48	28.76
05-27	16.14	64.56	45.19	83.93
05-30	9.83	39.32	27.52	51.12
06-03	9.83	39.32	27.52	51.12
06-11	4.18	16.72	11.70	21.74
06-22	5.3	21.20	14.84	27.56
06-24	1.05	4.20	2.94	5.46
06-30	10.13	40.52	28.36	52.68
07-02	11.85	47.40	33.18	61.62
07-09	8.72	34.88	24.42	45.34
07-11	15.35	61.40	42.98	79.82

2023 年 7 月 16 日小麦成熟期采集田间土壤.采样前先清除试验小区土壤表面新鲜和半分解的凋

落物残体.在 3 个重复的不同区域内,用土钻按梅花状采集 3 个点(0~10cm 土层).将采集的土样混合均匀,并过 2mm 筛.取大约 10g 土样装入冻存管,暂放于液氮罐中,用于 DNA 提取.

1.6 土壤 DNA 提取和宏基因组测序

利用磁珠法强力土壤基因组 DNA 提取试剂盒(白垩纪纳磁美籍;CNA03190)进行样品 DNA 提取.完成 DNA 提取后,利用 Qubit Fluorometer 检测 DNA 浓度,利用 1.5%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 完整性,利用 Q-sep400 检测片段大小.由武汉爱基百客生物科技有限公司利用 Illumina NovaSeq 6000PE150 测序平台进行宏基因组测序.

在进行数据分析之前,对测序数据进行质量控制.去除含有接头的 Reads 和低质量的 Reads 后,得到高质量的 Clean Data.利用拼接软件 MEGAHIT(或 IDBA_UD)对其进行拼接组装,筛选 500bp 以上的 Contigs 进行统计.使用 Prodigal 软件对拼接的 Contigs 序列进行 ORF 预测,并将其翻译为氨基酸序列,获得样本基因预测结果.使用 bowtie2 软件,分别将每个样本的 clean reads 与非冗余基因集进行比对(95% identity),统计基因在对应样本中的丰度信息.

利用 DIAMOND 软件将 Unigenes 与从 NCBI 的 NR(Version: 2021.11)数据库中抽提出的细菌序列进行比对(blastp, $evalue \leq 1 \times 10^{-5}$).对于每一条序列的比对结果,选取 $evalue \leq \text{最小 } evalue * 10$ 的比对结果.采取 LCA 算法(应用于 MEGAN 软件的系统分类),将出现第一个分支前的分类级别,作为该序列的物种注释信息.使用 DIAMOND 软件将非冗余基因与各功能数据库进行比对,取 $e < 1 \times 10^{-5}$ 的注释,筛选具有最高序列相似性的蛋白,从而得到功能注释信息.对于每一条序列的比对结果,选取 score 最高的比对结果(one HSP > 60bits).从比对结果出发,统计不同功能层级的相对丰度.其中,KEGG 数据库划分为 5 个层级.

1.7 数据处理与分析

采用 Excel 2021 软件进行数据整理,IBM SPSS Statistics 27 软件进行增温、降水改变及其交互作用下处理间单因素 ANOVA 检验和多变量线性模型分析,采用 Origin 2024 软件绘图.利用 R 语言进行细菌 α 多样性、 β 多样性和共现网络分析和绘图.不同处理下土壤微生物群落代谢功能之间的差异检验柱状

图(Stamp 分析)于在线平台绘制(<http://cloudtutu.com.cn/>).

2 结果与分析

2.1 增温和降水变化下土壤细菌群落组成

在纲水平上,小麦田土壤细菌类群共有 243 个. 相对丰度排在前 10 的类群分别为放线菌纲(Actinomycetia)、酸杆菌门未定名纲(Acidobacteria; unclassified)、 α 变形菌纲(Alphaproteobacteria)、绿弯菌门未定名纲(Chloroflexi; unclassified)、嗜热油菌纲(Thermoleophilia)、芽单胞菌门未定名纲(Gemmatimonadetes; unclassified)、 β 变形菌纲(Betaproteobacteria)、 γ 变形菌纲(Gammaproteobacteria)、放线菌门未定名纲(Actinobacteria; unclassified)和 δ 变形菌纲(Deltaproteobacteria).其中,放线菌纲、酸杆菌门未定名纲和 α 变形菌纲为主要优势类群,相对丰度分别为 16.11%~20.46%、10.55%~16.95%和 9.32%~12.58% (图 1).-P30 处理对纲水平的细菌类群无显著影响.与 CK 相比,W 和 W+P30 处理显著增加了 α 变形菌纲和 γ 变形菌纲的相对丰度,但+P30 和 W-P30 处理对该类群无显著影响;W、+P30、W+P30 和 W-P30 处理显著降低了嗜热油菌纲、放线菌门未定名纲和红螺菌纲(Rubrobacteria)的相对丰度;W、+P30 和 W-P30 处理显著增加了 δ 变形菌纲的相对丰度,但 W+P30 处理对该类群无显著影响;W+P30 处理显著提高了噬纤维菌纲(Cytophagia)

的相对丰度,但 W、+P30 和 W-P30 处理对该类群无显著影响;+P30 和 W-P30 处理显著提高了芽单胞菌纲(Gemmatimonadetes)的相对丰度,但 W 和 W+P30 处理对该类群无显著影响(表 2).

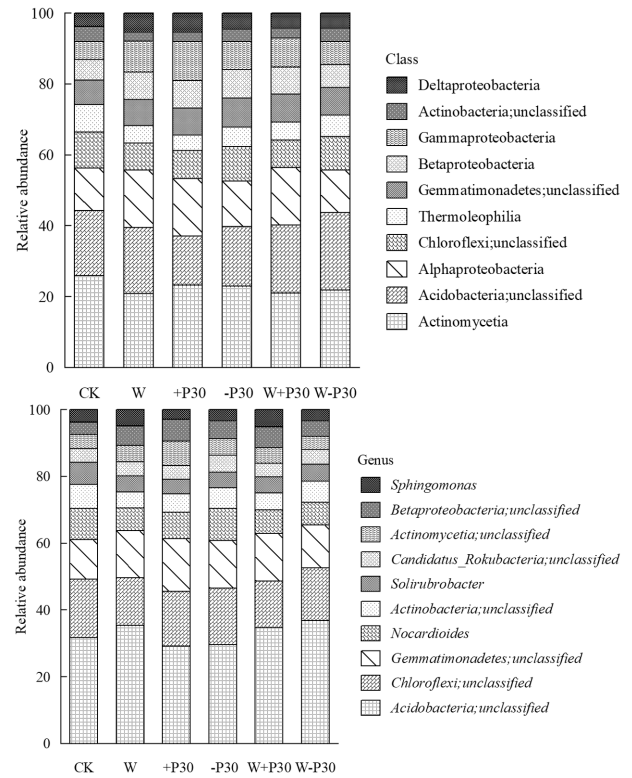


图 1 细菌纲、属水平优势类群相对丰度(前 10)百分比堆积柱状图

Fig.1 Percentage stacked histogram of relative abundance (top 10) of dominant taxa at the level of bacterial phyla and genera

表 2 小麦田土壤纲、属水平上细菌类群相对丰度的差异(>1%)

Table 2 Differences in relative abundance of bacterial taxa at the level of soil phyla and genera in wheat fields (>1%)

分类	类群	CK	W	+P30	-P30	W+P30	W-P30
纲	Alphaproteobacteria	9.69	11.97*	11.11	9.97	12.00*	10.29
	Thermoleophilia	5.58	3.74**	3.81**	4.98	3.69**	4.01*
	Gammaproteobacteria	4.21	7.25*	6.52	4.73	6.85*	6.36
	Actinobacteria; unclassified	3.06	2.12**	2.20*	2.90	1.97**	2.24*
	Deltaproteobacteria	3.13	3.86*	3.98**	3.41	3.49	3.87*
	Cytophagia	1.83	3.00	2.97	2.83	3.20*	2.31
	Rubrobacteria	1.69	1.14**	1.17**	1.60	1.04**	1.22*
	Gemmatimonadetes	1.33	1.65	1.78*	1.42	1.72	1.74*
	Chloroflexi; unclassified	8.28	7.06	7.43	8.16	6.48*	7.12
	Actinobacteria; unclassified	3.38	2.36**	2.45*	3.21	2.19**	2.49*
属	Solirubrobacter	2.98	2.09**	2.08**	2.63	2.06**	2.14*
	Gaiella	1.50	1.07*	1.04*	1.43	0.97**	1.09*
	Steroidobacter	1.15	1.85**	1.41	1.10	1.64*	1.41
	Conexibacter	1.20	0.81**	0.82**	1.10	0.79**	0.87*
	Mesorhizobium	1.10	1.63*	1.20	1.08	1.55*	1.08

注:加粗数据表示细菌纲、属水平类群具有显著差异,“*”表示显著性<0.05,“**”表示显著性<0.01.

在属水平上,小麦田土壤细菌类群共有 2938 个. 相对丰度排在前 10 的类群分别为酸杆菌门未定名属(*Acidobacteria; unclassified*)、绿弯菌门未定名属(*Chloroflexi; unclassified*)、芽单胞菌门未定名属(*Gemmatimonadetes; unclassified*)、类诺卡氏菌属(*Nocardioides*)、放线菌门未定名属(*Actinobacteria; unclassified*)、土壤红杆菌属(*Solirubrobacter*)、念珠菌门未定名属(*Candidatus_Rokubacteria; unclassified*)、放线菌纲未定名属(*Actinomycetia; unclassified*)、β变形菌纲未定名属(*Betaproteobacteria; unclassified*)和鞘氨醇单胞菌属(*Sphingomonas*). 其中, 酸杆菌门未定名属、绿弯菌门未定名属和芽单胞菌门

未定名属为主要优势类群, 相对丰度分别为 11.87%~18.68%、6.52%~8.79%和 5.98%~6.82%(图 1). -P30 处理对属水平的细菌类群无显著影响. 与 CK 相比, W+P30 处理显著增加了绿弯菌门未定名属的相对丰度, 但 W、+P30 和 W-P30 处理对该类群无显著影响; W、+P30、W+P30 和 W-P30 处理显著降低了放线菌门未定名属、土壤红杆菌属、*Gaiella* 属和伍氏束缚菌属(*Conexibacter*)的相对丰度; W 和 W+P30 处理显著增加了黄色类固醇杆菌属(*Steroidobacter*)和慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)的相对丰度, 但+P30 和 W-P30 处理对该类群无显著影响(表 2).

2.2 增温和降水变化下土壤细菌群落多样性分析

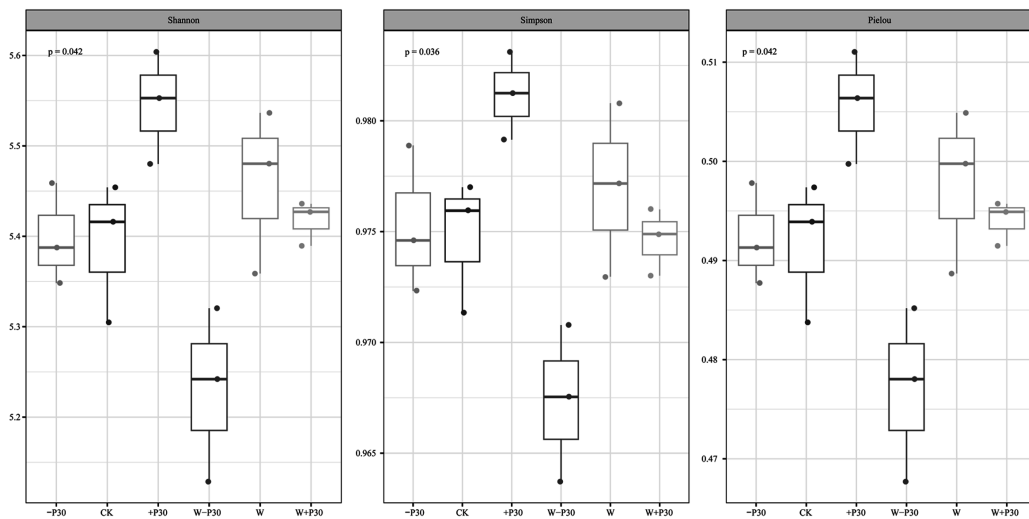


图 2 增温和降水变化下土壤细菌 α 多样性指数箱线图

Fig.2 Box line plot of soil bacterial α-diversity index under warming and precipitation changes

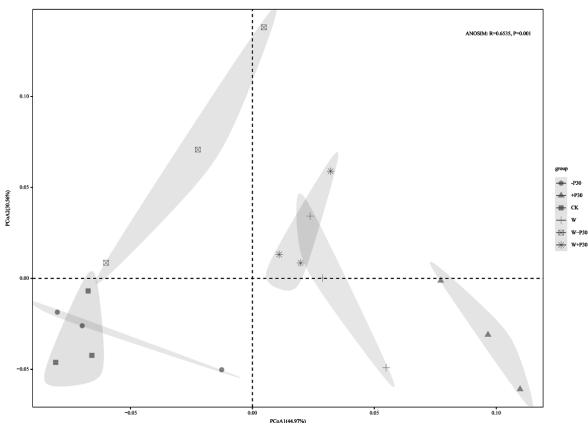


图 3 增温和降水变化下土壤细菌群落 PCoA 分析图

Fig.3 PCoA analysis of soil bacterial communities under warming and precipitation changes

据 Kruskal-Wallis 秩和检验可知, +P30 处理的 Shannon 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数显著高于 CK, 但 W-P30 处理的 Shannon 指数、Simpson 指数和 Pielou 指数显著低于 CK. 而 -P30、W、W+P30 处理的 α 多样性指数与 CK 之间无显著差异(图 2). 根据 PERMANOVA 分析可知, 增温对细菌群落 α 多样性无显著影响, 但降水变化、增温和降水变化交互对细菌群落 α 多样性的影响存在显著差异($R^2=0.120, P=0.051; R^2=0.388, P=0.010; R^2=0.213, P=0.026$).

2.2.2 增温和降水变化下细菌 β 多样性分析 基于 Bray-Curtis 距离的主坐标分析(PCoA), 分析不同处理下细菌群落 β 多样性的差异(图 3). 图中横纵坐标为前两个主成分(PCoA1 和 PCoA2), 解释率分别为 44.97%和 30.56%. ANOSIM 检验显示, 组间差异

2.2.1 增温和降水变化下细菌 α 多样性分析 根

大于组内差异,且组间差异具有显著性($R=0.6535$, $P=0.001$).W、+P30 和 W+P30 处理与 CK 之间的分离距离较远,而-P30 和 W-P30 处理和与 CK 之间的分离距离比较近.此外,根据 PERMANOVA 分析可知,增温、降水变化及其交互作用对细菌群落 β 多样性的影响存在显著差异($R^2=0.146$, $P=0.001$; $R^2=0.332$, $P=0.001$; $R^2=0.251$, $P=0.001$).

2.3 增温和降水变化下土壤细菌网络结构分析

2.3.1 增温和降水变化下细菌共现网络分析 增温和降水变化下小麦田土壤细菌群落共现网络有较为明显的差异(表 3 和图 4).W 处理的复杂性、平均度、连接性和完整性高于 CK,-P30 处理的复杂性、平均度、连接性和完整性均低于 CK,而 W-P30 处理的复杂性、平均度、连接性和完整性略高于 CK.+P30 和 W+P30 处理的复杂性、平均度、连接性和完整性高于 CK,其中 W+P30 处理与 CK 的差异最为明显.此外,W、+P30 处理的模块性与 CK 差异不太明显,-P30 和 W-P30 处理的模块性高于 CK,其中 W-P30 处理差异最为明显,但 W+P30 处理的模块性明显低于 CK.

2.3.2 增温和降水变化下细菌关键类群 在网络模块的基础上衍生出了两个重要的节点特征,即模块内连通度(Z_i)和模块间连通度(P_i).通过计算 Z_i 和 P_i 获得关键类群(表 4).其中,+P30 和 W-P30 处理并没有关键类群,CK 有 1 个关键类群,属于变形菌门(Proteobacteria);W 处理有 2 个关键类群,分别属于变

形菌门和绿弯菌门;-P30 处理有 7 个关键类群,分别属于放线菌门放线菌纲(Actinobacteria; Actinomycetia)、放线菌门嗜热油菌纲(Actinobacteria; Thermoleophilia)、芽单胞菌门(Gemmatimonadetes)、芽单胞菌门未定名纲(Gemmatimonadetes; NA)、芽单胞菌门芽单胞菌纲(Gemmatimonadetes; Gemmatimonadetes)、变形菌门和硝化螺旋菌门(Nitrospirae);W+P30 处理 1 个关键类群,属于硝化螺旋菌门(表 4 和图 5).此外,根据 Z_i 和 P_i 大小,将节点属性分为 4 种类型(图 5).其中,W、-P30 和 W+P30 处理增加了连接节点的数量,但+P30 和 W-P30 处理没有增加连接节点的数量.

表 3 增温和降水变化下土壤细菌共现网络拓扑参数

Table 3 Topological parameters of soil bacterial co-occurrence networks under warming and precipitation changes

拓扑参数	CK	W	+P30	-P30	W+P30	W-P30
节点数	147	147	150	147	152	150
边数	833	996	1037	572	1762	898
边数/节点数	5.667	6.776	6.913	3.891	11.592	5.987
平均度	11.333	13.551	13.827	7.782	23.184	11.973
连接性	0.078	0.093	0.093	0.053	0.154	0.080
图密度	0.039	0.046	0.046	0.027	0.077	0.040
模块化	0.628	0.625	0.629	0.687	0.476	0.730
平均聚类系数	0.218	0.216	0.249	0.199	0.203	0.239
平均路径长度	2.071	1.991	2.018	2.630	2.287	2.357

注:边数/节点数、图密度和模块化分别表示网络的复杂性、完整性和模块性.平均聚类系数给出关于一个节点聚类或抱团的总体迹象;平均路径长度是指所有节点对之间的平均图距离.

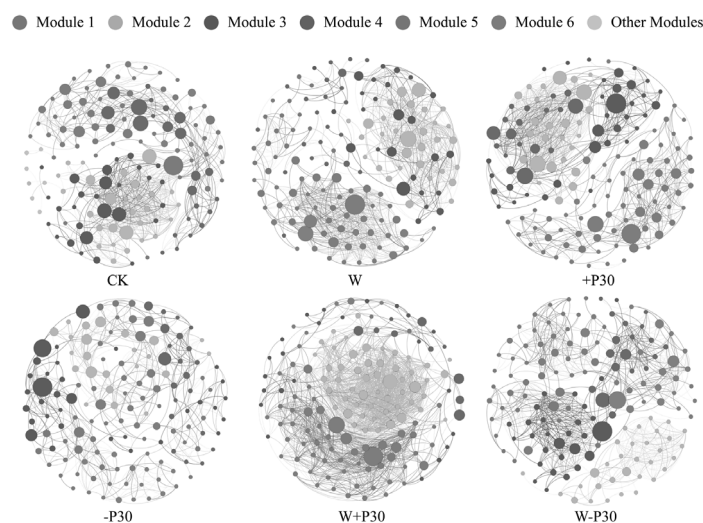


图 4 增温和降水变化下小麦田土壤细菌群落结构网络图

Fig.4 Network diagram of soil bacterial community structure in wheat fields under warming and precipitation changes

不同灰度代表微生物群属于不同的模块类型,节点大小与细菌相对丰度成正比

表 4 细菌共现网络中关键物种相关参数及分类

Table 4 Parameters and classification related to key species in the bacterial co-occurrence network

处理	Zi	Pi	节点属性	纲	目	属
CK	2.802	0.430	模块中心点	Gammaproteobacteria	NA	NA
W	0.756	0.655	连接节点	/	/	/
	1.128	0.643	连接节点	/	/	/
+P30	—	—	外围节点	—	—	—
	0.657	0.711	连接节点	Actinomycetia		
	1.349	0.707	连接节点	NA	NA	NA
	1.234	0.689	连接节点	/	/	/
-P30	1.400	0.640	连接节点	Thermoleophilia	Solirubrobacterales	NA
	-1.129	0.634	连接节点	Nitrospira	Nitrospirales	<i>Nitrospira</i>
	0.497	0.626	连接节点	Alphaproteobacteria	Sphingomonadales	<i>Sphingosinicella</i>
	0.195	0.626	连接节点	Gemmatimonadetes	Gemmatimonadales	<i>Gemmatirosa</i>
	-1.761	0.647	连接节点	/	/	/
W+P30	—	—	外围节点	—	—	—

注:Zi>2.5或Pi>0.62的节点通常被认为是关键类群.其中,“—”表示该处理没有关键类群;“/”表示该类群未分类到该水平;“NA”表示该分类水平未定名.

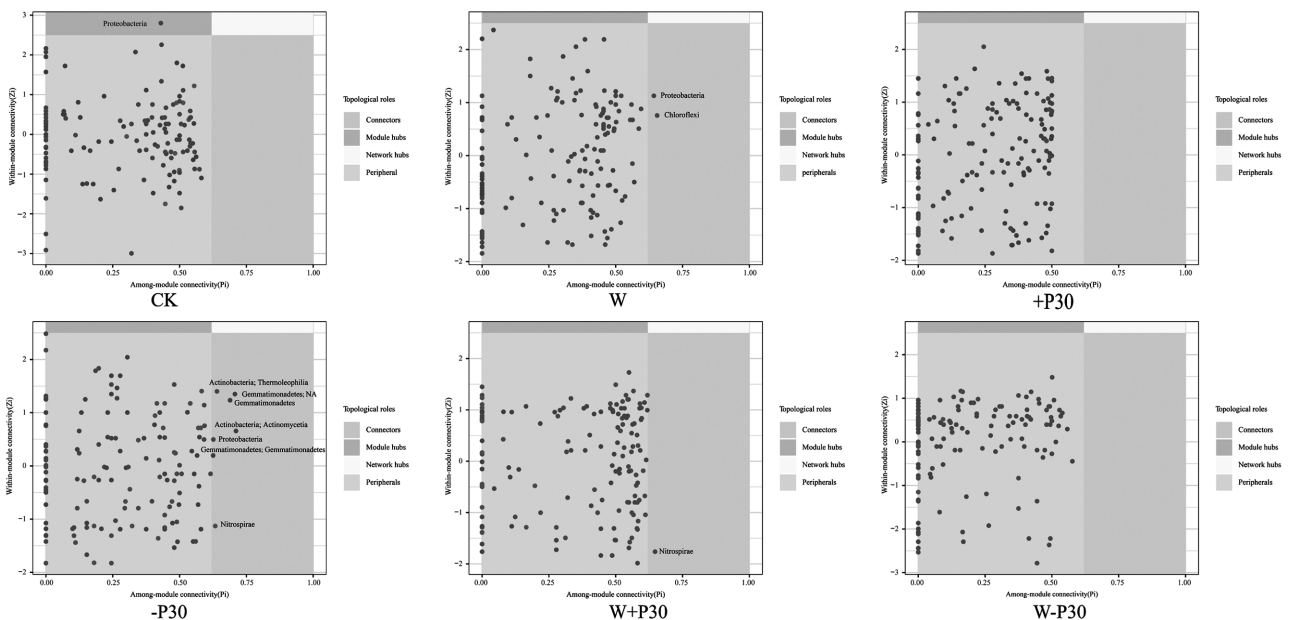


图 5 增温和降水变化下小麦田土壤细菌群落网络 Zi-Pi 散点图

Fig.5 Zi-Pi scatter plot of soil bacterial community network in wheat field under temperature increase and precipitation change

横坐标为模块间连通度;纵坐标为模块内连通度.不同灰度的点代表不同属性的节点.依据节点的拓扑特征可将节点属性分为 4 种类型,包括:Module hubs(模块中心点,在模块内部具有高连通度的节点,Zi > 2.5 且 Pi < 0.62),Connectors(连接节点,在两个模块之间具有高连通度的节点,Zi < 2.5 且 Pi > 0.62),Network hubs(网络中心点,在整个网络中具有高连通度的节点,Zi > 2.5 且 Pi > 0.62)以及 Peripherals(外围节点,在模块内部和模块之间均不具有高连通度的节点,Zi < 2.5 且 Pi < 0.62)

2.4 增温和降水变化下土壤细菌群落代谢功能

本研究小麦田土壤微生物群落的 KEGG 代谢通路第一层级共有 6 大代谢通路,分别为细胞过程(Cellular Processes)、环境信息处理(Environmental Information Processing)、遗传信息处理(Genetic Information Processing)、人类疾病(Human Diseases)、新陈代谢(Metabolism)和有有机体系统(Organismal

Systems),第二层子功能共有 45 种,其中一些细菌的代谢功能丰度在不同处理下存在显著差异(如图 6).与 CK 相比,W 处理显著增加了循环系统(Circulatory system)、耐药性(抗肿瘤)(Drug resistance:antineoplastic)、环境适应(Environmental adaptation)的相对丰度,+P30 处理显著降低了外源物质降解和代谢(Xenobiotics biodegradation and metabolism)与神经系

统(Nervous system)的相对丰度,但显著降低了环境适应的相对丰度;-P30 处理显著增加了排泄系统(Excretory system)的相对丰度;W+P30 处理显著降低了核苷酸代谢(Nucleotide metabolism)、但显著增加了

寄生虫传染病(Infectious disease: parasitic)、特定类型癌症(Cancer: specific types)、环境适应、细胞运动(Cell motility)和信号转导(Signal transduction)的相对丰度;W-P30 处理显著增加了循环系统的相对丰度。

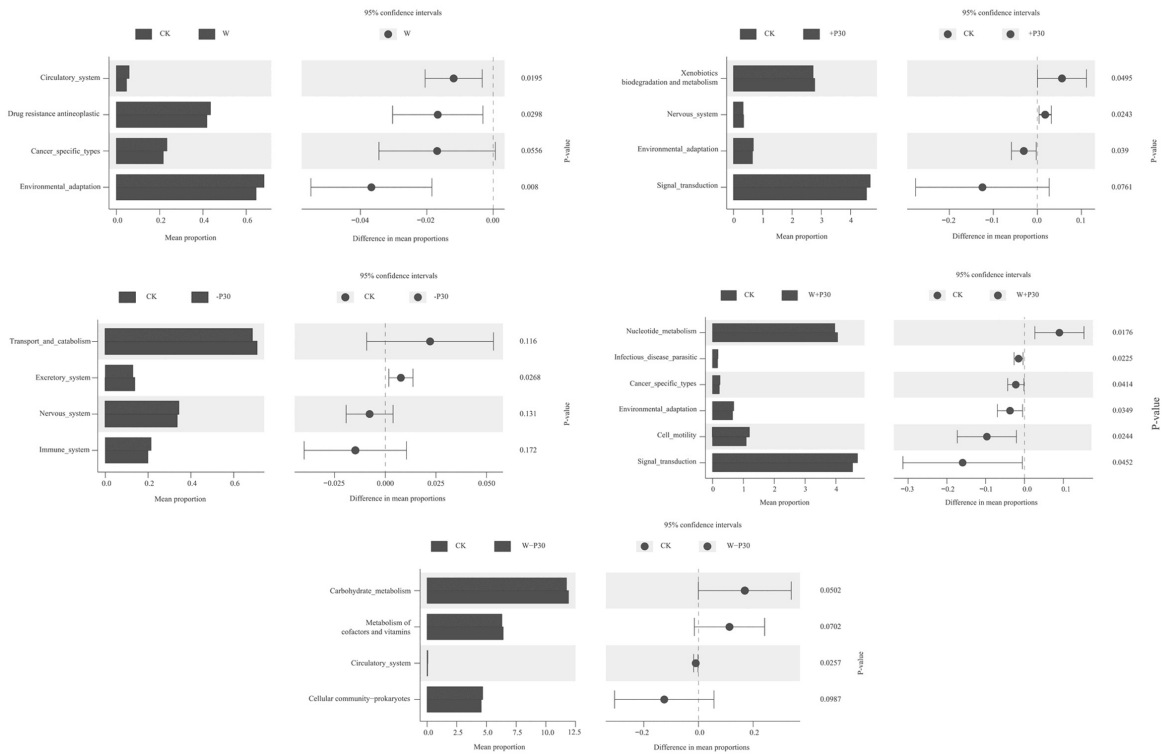


图 6 不同处理下土壤微生物群落代谢功能丰度的差异检验

Fig.6 Histogram of test of variance of metabolic function abundance of soil microbial community under different treatments

3 讨论

3.1 增温和降水变化对土壤细菌群落组成的单独和交互影响

增温和增水显著改变了旱作农田土壤细菌群落组成.本研究发现,增温、增水显著增加了δ变形菌纲的相对丰度,但降低了嗜热油菌纲相对丰度,而对噬纤维菌纲相对丰度无显著影响.该研究结论与李怡佳等^[18]一致,即增温、增水对农田土壤细菌群落组成的影响存在增加、降低和无影响 3 种效应.但是 Habetwold 等^[19]研究表明升温显著降低了农田土壤中δ变形菌纲的相对丰度,提高了嗜热油菌纲相对丰度,这可能是由于试验增温幅度、添加尿素含量以及气候条件等不同导致的差异.相比于增温、增水,减水并未改变土壤细菌群落组成,说明旱作农田土壤细菌群落组成对降水量减少有很强的耐受性.这可

能是由于旱作农田土壤细菌群落长期处于半干旱地区,导致其对于干旱有一定的适应力,而长期频繁的干湿循环胁迫可能是细菌群落具有巨大耐旱潜力的原因之一^[20].

增温和降水变化交互显著改变了旱作农田土壤微生物群落组成.本研究发现,增温、增水显著增加了δ变形菌纲的相对丰度,而两者交互对该类群的相对丰度无显著影响,这说明增温、增水相互抵消了对δ变形菌纲相对丰度的影响;增温、增水对噬纤维菌纲的相对丰度无显著影响,而两者交互显著增加了该类群的相对丰度,这说明了增温、增水相互促进了对噬纤维菌纲相对丰度的影响;增温、增水及其交互都显著降低了土壤红杆菌属的相对丰度.此外,增温、减水对芽单胞菌纲的相对丰度无显著影响,而两者交互显著提高了该类群的相对丰度,这说明增温、减水相互促进了对芽单胞菌纲相对丰度的影响;增

温、减水及其交互显著降低了土壤红杆菌属的相对丰度.该研究结论与马星宇^[21]一致,即农田土壤细菌群落组成增温和降水变化的交互效应存在叠加、拮抗和协同作用.

3.2 增温和降水变化对土壤细菌群落多样性的单独和交互影响

增温和增水对旱作农田土壤细菌群落多样性有显著影响.本研究中,增温对土壤细菌群落 α 多样性无显著影响,而对 β 多样性有显著影响;增水显著提高了土壤细菌群落 α 多样性且对 β 多样性有显著影响.Shen 等^[22]研究表明稻田土壤细菌的 α 多样性在变暖与对照土壤之间没有差异,而增温引起细菌群落结构变化差异显著($P=0.001$).但也有研究表明增温对小麦成熟期土壤细菌多样性无显著影响^[23],其原因可能是:(1)气候类型不同.半干旱区旱地小麦成熟期在7月中旬,雨热同季,强烈的雨热条件差异可能使得土壤细菌在适应和生存策略上不同,从而影响土壤细菌的多样性;(2)种植方式不同.不同的种植方式会影响土壤中的微生物群落结构.轮作有助于调节土壤中的养分平衡,可能影响土壤细菌的生存环境和多样性.而单作模式下,土壤养分的变化相对较为单一,可能对细菌多样性的影响也不同.此外,Hu 等^[24]研究表明降水量增加对细菌群落多样性无显著影响,与本研究结果相反.这可能是因为该研究地区超过80%降水量主要集中在4~9月的生长季节,导致该研究土壤微生物群落对降水量增加有很强的耐受性.与增温、增水相比,减水对土壤细菌群落多样性无显著影响.Zhang 等^[25]研究结果也表明细菌丰富度、辛普森指数和 β 多样性不受降水量减少的影响.因此,农田土壤细菌群落多样性对温度升高和降水量增加很敏感,但对降水量减少有很强的耐受性.

增温和降水变化交互对旱作农田土壤细菌群落多样性有显著影响.本研究中,增温和增水对土壤细菌 α 多样性无显著影响,但对 β 多样性有显著影响;增温和减水显著降低了土壤细菌 α 多样性,但对 β 多样性无显著影响.Hu 等^[26]研究发现增温和降水量增加对细菌多样性无显著影响,但使得细菌群落结构发生显著变化.但也有研究发现增温和增水显著降低了土壤细菌 α 多样性,且对 β 多样性有显著影响^[27],这可能是由于气候条件和生态系统不同所导致的.

此外,有研究也表明增温和减水导致土壤细菌 α 多样性减少且对细菌群落结构无显著影响^[28].因此,农田土壤细菌群落多样性对增温和降水变化比较敏感,且受到气温升高和降水量减少的不利影响.

3.3 增温和降水变化对土壤细菌群落网络结构的单独和交互影响

通过构建细菌共发生网络,以探究增温和降水变化对土壤微生物相互作用的潜在影响.增温、降水变化使得旱作农田土壤细菌网络结构发生变化.本研究中增温、增水增强了旱作农田土壤细菌类群之间的相互作用,使得细菌的网络结构更为复杂,且温度升高增加了细菌关键物种数量;但降水量减少降低了细菌共现网络的复杂性,且增加土壤细菌关键物种数量.Xing 等^[29]研究也发现稻田土壤细菌网络的复杂性在增温时显著增加,Tian 等^[30]研究还发现气候变暖会增加细菌关键物种数量.此外,有研究结果也表示降水量增加使得细菌共现网络更加稳定,但降水量减少使得细菌共现网络稳定性降低,且增加了细菌关键物种数量^[31].这说明土壤细菌网络结构对增温、降水变化的响应受其他因素(作物类型和生态系统等)的影响较小.

增温和降水变化交互引起旱作农田土壤细菌网络结构发生改变.本研究中增温和降水变化均增强了土壤细菌共现网络的复杂性,但增温和减水并未增加细菌关键物种数量.而有研究表明增温和减水增加了细菌关键物种数量^[32].这可能是由于海拔高度会影响细菌关键物种数量,高海拔地区(3215m)的细菌关键物种数量会增加^[32].此外,降水量变化的幅度不同也可能影响细菌关键类群的增温效应.

3.4 增温和降水变化对土壤细菌群落代谢功能的单独和交互影响

增温、降水变化对土壤细菌群落代谢功能丰度有显著影响.本研究表明增温显著增加了细菌的有机体系统和人类疾病功能丰度,说明增温对土壤细菌群落代谢功能有促进作用,有利于微生物进行分解代谢.这可能是由于土壤细菌群落结构对增温响应迅速,进而对细菌代谢造成影响^[33].有研究表明增温会促进土壤有机质的分解^[34],但也有研究结论预示在短期变暖条件下微生物C合成代谢潜力的加速,而不是分解代谢^[35].因此,在气候变暖条件下微生物代谢功能的变化还需进一步研究.增水显著降低了

细菌的新陈代谢功能丰度,这说明降水量增加对土壤细菌群落代谢功能有抑制作用,有助于微生物维持土壤碳储量,该研究结论与 Li 等^[36]一致.减水显著降低了有机体系统的相对丰度,这说明降水量减少对土壤细菌群落代谢功能有抑制作用,有利于微生物进行土壤碳储存.

增温和降水变化交互对土壤细菌群落代谢功能丰度有显著影响.本研究表明增温和增水显著降低了新陈代谢的功能丰度,但显著增加了人类疾病、有机体系统、细胞过程以及环境信息处理的功能丰度.这说明相比于增温、降水量增加对土壤细菌群落代谢功能的影响,增温和降水量增加交互对其影响更为复杂,值得深入探究.而增温和减水显著增加了有机体系统的相对丰度,这说明增温和降水量减少对土壤细菌群落代谢功能有促进作用,有利于微生物进行分解代谢.

4 结论

4.1 增温(1.5 ± 0.5) $^{\circ}\text{C}$ 、降水量增加 30%与增温和降水变化交互(增温+降水量增加 30%、增温+降水量减少 30%)改变细菌群落的组成.其中,纲水平的优势细菌主要是放线菌、酸杆菌与 α 变形菌;属水平的优势细菌主要是酸杆菌、绿弯菌和芽单胞菌.

4.2 增温对细菌群落 α 多样性无显著影响,降水量增加显著增加了细菌群落 α 多样性,增温和降水量减少交互显著降低了土壤细菌 α 多样性.

4.3 增温、降水量增加与增温和降水增加/减少交互促进了土壤细菌类群之间的相互作用,使得细菌共现网络更为复杂,但降水量减少 30%降低了细菌共现网络的复杂性.

4.4 增温、增温和降水量减少交互对土壤细菌群落代谢功能丰度有促进作用,而降水变化(降水量增加 30%和减少 30%)对土壤细菌群落代谢功能丰度有抑制作用.

参考文献:

- [1] Coban O, Deyn G B, Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands [J]. *Science*, 2022,375(6584):abe0725.
- [2] Noah F. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017,15(10): 579-590.
- [3] 裴 振,孔 强,郭笃发.盐生植被演替对土壤微生物碳源代谢活性

的影响 [J]. *中国环境科学*, 2017,37(1):373-380.

Pei Z, Kong Q, Guo D F. Effect of succession of halophytic vegetation on soil microbial carbon metabolic activity [J]. *China Environment Science*, 2017,37(1):373-380.

- [4] 叶鑫彤,胡 扬,刘 巧,等.海洋型冰川表碛与退缩区土壤微生物群落特征——以阿扎冰川和米堆冰川为例 [J]. *中国环境科学*, 2024, 44(9):5108-5121.

Ye X T, Hu Y, Liu Q, et al. Characteristics of soil microbial communities in typical temperate glacial debris and Retreat Zones: A case study of the Azha and Midui Glaciers [J]. *China Environmental Science*, 2024,44(9):5108-5121.

- [5] Abs E, Chase A B, Allison S D. How do soil microbes shape ecosystem biogeochemistry in the context of global change? [J]. *Environmental Microbiology*, 2023,25(4):780-785.

- [6] Masson D V, Zhai P, Pörtner H O, et al. Global Warming of 1.5C: IPCC special report on impacts of global warming of 1.5C above pre-industrial levels in context of strengthening response to climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [M]. Cambridge University Press, 2022:4-5.

- [7] Lian X, Zhao W, Gentine P. Recent global decline in rainfall interception loss due to altered rainfall regimes [J]. *Nature Communications*, 2022,13(1):7642.

- [8] Zhou Z H, Wang C K, Luo Y Q. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality [J]. *Nature Communications*, 2020,11(1):3072.

- [9] Yuan M M, GUO X, Wu L W, et al. Climate warming enhances microbial network complexity and stability [J]. *Nature Climate Change*, 2021,11(4):343-348.

- [10] Xiao W, Chen X, Jing X, et al. A meta-analysis of soil extracellular enzyme activities in response to global change [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018,123:21-32.

- [11] Yang Y, Li T, Wang Y Q, et al. Negative effects of multiple global change factors on soil microbial diversity [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021,156:108229.

- [12] SHEIK C S, BEASLEY W H, ELSHAHED M S, et al. Effect of warming and drought on grassland microbial communities [J]. *The ISME Journal*, 2011,5(10):1692-700.

- [13] Mukhtar H, Wunderlich R F, Muzaffar A, et al. Soil microbiome feedback to climate change and options for mitigation [J]. *Science of The Total Environment*, 2023,882:163412.

- [14] 山 仑,邓西平,康绍忠.我国半干旱地区农业用水现状及发展方向 [M]. *水利学报*, 2002:27-31.

Shan L, Deng X P, Kang S Z. Current situation and perspective of agricultural water used in semiarid area of China [M]. *Journal of Hydraulic Engineering*. 2002:27-31.

- [15] Zhang Q, Yang J H, Wang W, et al. Climatic warming and humidification in the arid region of Northwest China: multi-scale characteristics and impacts on ecological vegetation [J]. *Journal of Meteorological Research*, 2021,35(1):113-127.

- [16] 杨 阳,王宝荣,窦艳星,等.植物源和微生物源土壤有机碳转化与稳定研究进展 [M]. *应用生态学报*, 2024:111-123.

Yang Y, Wang B R, Dou Y X, et al. Advances in the research of transformation and stabilization of soil organic carbon from plant and

- microbe [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024,35(1):111-123.
- [17] Wu H W, Cui H L, Fu C X, et al. Unveiling the crucial role of soil microorganisms in carbon cycling: A review [J]. *Science of the Total Environment*, 2024,909:168627.
- [18] 李怡佳,马俊伟,李玉倩,等.土壤微生物群落对全球气候变化响应的研究进展 [M]. *微生物学通报*, 2023:1700-1719.
- Li Y J, Ma J W, Li Y Q, et al. Responses of soil microbial community to global climate change: a review [J]. *Microbiology China*, 2023,50(4):1700-1719.
- [19] Habtewold J Z, Helgason B L, Yanni S F, et al. Warming effects on the structure of bacterial and fungal communities in diverse soils [J]. *Applied Soil Ecology*, 2021,163:103973.
- [20] Ou Y Y, Li X Y. Effect of repeated drying-rewetting cycles on soil extracellular enzyme activities and microbial community composition in arid and semi-arid ecosystems [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2020,98:103187.
- [21] 马星宇.我国典型草原和森林土壤微生物对多因子扰动的响应 [D]. 北京:清华大学, 2018.
- Ma X Y. Response traits of soil microbial communities to multi-factor environmental disturbances in the typical grassland and forest of China [D]. Beijing: Tsinghua University, 2018.
- [22] Shen Y Y, Xu L, Guo H, et al. Mitigating the adverse effect of warming on rice canopy and rhizosphere microbial community by nitrogen application: An approach to counteract future climate change for rice [J]. *Science of the Total Environment*, 2023,905:167151.
- [23] 刘远,张辉,熊明华,等.气候变化对土壤微生物多样性及其功能的影响 [J]. *中国环境科学*, 2016:3793-3799.
- Liu Y, Zhang H, Xiong M H, et al. Effect of climate change on soil microbial diversity and function [J]. *China Environmental Science*, 2016:3793-3799.
- [24] Hu Y, Wang S, Niu B, et al. Effect of increasing precipitation and warming on microbial community in Tibetan alpine steppe [J]. *Environ Res*, 2020,189:109917.
- [25] Zhang K P, Shi Y, Jing X, et al. Effects of short-term warming and altered precipitation on soil microbial communities in Alpine Grassland of the Tibetan Plateau [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7:1032.
- [26] Hu Y L, Ganjurjav H, Hu G Z, et al. Seasonal patterns of soil microbial community response to warming and increased precipitation in a semiarid steppe [J]. *Applied Soil Ecology*, 2023,18:104712.
- [27] Wei X T, Han B, Wu B, et al. Stronger effects of simultaneous warming and precipitation increase than the individual factor on soil bacterial community composition and assembly processes in an alpine grassland [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2023,14:1237850.
- [28] Cowan D A, Lebre P H, Amon C E R, et al. Biogeographical survey of soil microbiomes across sub-Saharan Africa: structure, drivers, and predicted climate-driven changes [J]. *Microbiome*, 2022,10(1):131.
- [29] Xing X Y, Xu H F, Wang D, et al. Nitrogen use aggravates bacterial diversity and network complexity responses to temperature [J]. *Scientific Reports*, 2022,12(1):13989.
- [30] Tian B L, Zhu M K, Pei Y C, et al. Climate warming alters the soil microbial association network and role of keystone taxa in determining wheat quality in the field [J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2022,326:107817.
- [31] Jia M Q, Gao Z W, Gu H J, et al. Effects of precipitation change and nitrogen addition on the composition, diversity, and molecular ecological network of soil bacterial communities in a desert steppe [J]. *PLOS ONE*, 2021,16(3):e0248194.
- [32] 肖博文.气候变化下高寒草地土壤微生物群落结构变化及季节动态 [D]. 兰州:兰州大学, 2022.
- Xiao B W. Changes in soil microbial community structure and its seasonal dynamics in an alpine grassland under climate change [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2022.
- [33] Wan P X, Zhang F, Zhang K P, et al. Soil warming decreases carbon availability and reduces metabolic functions of bacteria [J]. *CATENA*, 2023,223:106913.
- [34] Su R L, Wu X, Hu J L, et al. Warming promotes the decomposition of oligotrophic bacterial-driven organic matter in paddy soil [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2023,186:109156.
- [35] Zhong Z K, Wang X, Yang G H, et al. Short-term warming-induced increase in non-microbial carbon emissions from semiarid abandoned farmland soils [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2023,47:e02676.
- [36] Li Z Z, Guo X, Ma Y, et al. The hidden risk: Changes in functional potentials of microbial keystone taxa under global climate change jeopardizing soil carbon storage in alpine grasslands [J]. *Environment International*, 2024,185:108516.

作者简介: 田瑞(1999-),女,甘肃镇原人,兰州交通大学环境与市政工程学院硕士研究生,研究方向为全球气候变化微生物生态学.2936647404@qq.com.