

DOI: 10.13758/j.cnki.tr.2022.05.015

赵晓蕊, 吴华勇, 张甘霖. 典型网纹红土结构土壤细菌群落及其生态网络特征. 土壤, 2022, 54(5): 986–992.

典型网纹红土结构土壤细菌群落及其生态网络特征^①

赵晓蕊^{1,2}, 吴华勇^{1,2}, 张甘霖^{1,2,3*}

(1 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008; 2 中国科学院大学, 北京 100049; 3 中国科学院流域地理学重点实验室(中国科学院南京地理与湖泊研究所), 南京 210008)

摘要: 我国亚热带地区均质红土剖面下部的网纹红土通常被认为是第四纪古气候和古环境变化的记录载体。迄今为止, 对土壤细菌群落在土壤结构体尺度上的分异特征及其影响因素了解甚少。作为红壤关键带地下结构的重要组成部分, 网纹红土独特的红-白相间的土体结构可能引起土壤细菌群落在其上的差异分布。阐明网纹红土结构土壤细菌群落特征对探索红壤关键带深部生态系统的生物多样性和多功能性具有重要的生态学意义。本研究以典型网纹红土结构体为研究对象, 将其拆分为红色基质和白色网纹两部分, 利用 16S rRNA 高通量测序分析红/白部分细菌群落与细菌生态网络的特征。结果显示, 网纹结构体红/白部分细菌群落组成差异显著, 红色基质部分放线菌门和厚壁菌门等细菌显著富集; 白色网纹部分酸杆菌门、硝化螺旋菌门等细菌的相对丰度更高。网络分析结果表明, 白色网纹部分的细菌网络节点和连线较多, 聚类系数较低, 说明白色网纹部分细菌之间相互作用关系更复杂。典范对应分析表明, 网纹结构体环境异质性造成了细菌群落组成在网纹红白部分的差异分布。其中, 质地是决定细菌群落及其生态网络差异最重要的环境因子。此外, 在网纹的红色基质部分, 矿质养分的含量也与细菌群落的组成密切相关。

关键词: 红壤关键带; 网纹红土结构; 土壤细菌群落; 细菌生态网络; 影响因素

中图分类号: S154.36 **文献标志码:** A

Characteristics of Bacterial Communities and Their Co-occurrence Networks in a Typical Plinthic Horizon

ZHAO Xiaorui^{1,2}, WU Huayong^{1,2}, ZHANG Ganlin^{1,2,3*}

(1 State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 Key Laboratory of Watershed Geographic Sciences, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

Abstract: Plinthite horizon (net-like soil horizon), as a part of the Quaternary red paleosols, is believed to be an important record of the Quaternary paleoclimate and paleo-environment changes of subtropical areas in China. As an important part of the subsurface structure of red soil critical zone, plinthite horizon can harbor various bacterial communities, which may play key roles in mineral weathering and soil formation processes. Previous studies usually took the entire soil layer or genetic horizon as a single sample, while the intra-horizon differentiation of bacterial communities and co-occurrence network remain largely unknown. It is hypothesized that the plinthite horizon may affect the distribution of bacterial communities in the red matrix and white veins. Clarifying the characteristics of soil bacterial communities in plinthite horizon and its impact factors would help for exploring the biodiversity and understanding the multi-functionality of red soil ecosystems. By using the high throughput sequencing processes, the plinthite structure were here divided into two parts and the bacterial communities and their ecological networks under red matrix and white veins were analyzed. Results demonstrate that there is difference of bacterial composition between red matrix and white veins. Relative abundance of the phylum of Actinobacteria and Bacteroidetes are significantly higher in the red matrix of the plinthite horizon, while the relative abundance of Acidobacteria and Nitrospirae are significantly higher in the white veins. Bacterial ecological network and its topological features are also different between the red matrix and white veins in the plinthite horizon. Co-occurrence network (CoNet) analysis demonstrate that the ecological network of white

①基金项目: 国家自然科学基金项目(41571130051, 41771251)和中国科学院科技服务网络计划项目(KFJ-STZ-ZDTP-039)资助。

* 通讯作者(glzhang@issas.ac.cn)

作者简介: 赵晓蕊(1986—), 女, 辽宁锦州人, 博士研究生, 主要从事红壤关键带土壤微生物生态研究。E-mail: xrzhao@issas.ac.cn

veins contains more edges and has a lower network's clustering coefficient value. CCA analysis demonstrate that bacterial community composition and biodiversity in the plinthite horizon are caused by the environmental heterogeneity between the red matrix and white veins. Major element contents and particle size distribution are mainly impact factors that shape bacterial communities in the red matrix of the plinthite horizon.

Key words: Red soil critical zone; Plinthite horizon; Bacterial community; Co-occurrence network; Impact factors

土壤微生物是驱动陆地表层生态系统即关键带(Earth's critical zone)系统生物地球化学循环的引擎,是陆地生态系统的重要组成部分^[1]。土壤微生物调控土壤中的物质周转与养分传递,影响地表植物多样性与作物生产,驱动着陆地生态系统诸多生物地球化学过程^[2-3]。然而,关于土壤微生物群落特征的研究大多集中在近地表环境,如表层土壤或耕作层土壤,对于深层土壤微生物的认识仍较少^[4]。研究表明,尽管深层土壤中的氧气和养分含量都极为有限,但在该区域仍生活着大量而多样的微生物群落^[5-6]。此外,深层土壤中的微生物大多具有铁还原或硫酸盐还原等独特的代谢功能,在矿物风化与土壤形成等过程中发挥重要作用^[7]。阐明深层土壤中微生物群落特征及其影响因素,对深入探索陆地表层生态系统的生物多样性以及生态系统服务的多功能性具有重要的生态学意义。

环境异质性显著影响土壤微生物的组成与多样性等群落特征。成土环境和成土过程通常会使土壤内部产生差异化的微环境,并导致土体土壤理化属性如质地、孔隙以及矿质养分的异质性,这些差异将进一步影响土壤微生物群落的组成与分布。研究表明,即便是土壤环境中相隔仅几毫米的微距离,土壤的理化属性以及土壤微生物的相对丰度和组成等群落特征也大不相同^[8-9]。此外,物种之间的相互作用也会影响土壤微生物群落特征。土壤中的微生物不能孤立生活,而总是与其他微生物发生着共生、寄生、捕食或是竞争等多种相互作用,从而构成复杂的微生物生态网络,这些物种之间的相互作用关系会对群落的物种组成和结构产生不同影响,并最终影响土壤微生物所行使的生态学功能。事实上,大多数生态学功能如养分循环或污染物降解等过程都无法由单一物种完成,而是多个物种之间相互作用关系的结果。因此,探究不同土壤环境中物种之间的相互作用关系,为更好地理解复杂生态学过程和生态系统的服务功能提供了科学依据^[10]。基于高通量测序技术,利用网络分析的方法可以间接揭示微生物群落物种之间潜在的相互作用关系。目前,网络分析方法已被成功应用于挖掘土壤、湖泊、地下水和活性污泥等生态系统中微生物的相互作用模式研究^[11-12]。

广泛分布于我国南方亚热带地区的网纹红土是红壤关键带地下部的典型结构之一,一般出现在均质红土剖面的下方,红砂岩(基岩)的上方,是第四纪红色风化壳的重要组成部分。作为第四纪古气候和古环境条件下的特殊产物,网纹红土中包含着重要的环境变化信息,在全球环境变化的研究中具有极高的研究价值^[13]。在历史气候与复杂的成土过程的综合作用下,较为强烈的氧化还原和风化淋溶过程不断发生,土体中铁的非均质迁移和淋失以及脱硅富铝化的持续进行,形成了在野外易于辨认的红白相间的网纹土体结构^[14]。网纹红土的形成和发育过程记录了环境的变化信息,对网纹红土结构的沉积学、环境学和生态学等特征进行解读可以为第四纪环境的研究提供重要的科学依据。近年来,研究人员从不同角度对网纹红土做了大量的科学研究,包括分析其物质来源以解析网纹的成因、形成年代和古气候指示意义等方面,但并未有对网纹红土结构的土壤生态学特别是土壤微生物学方面的相关研究。而由于风化和成土过程导致的网纹层独特的红白土体很可能会形成独特的微环境,并进一步形成差异化的生态位,从而影响其上微生物群落的组成以及微生物生态网络。

为揭示独特的红白相间的网纹土体结构内微生物群落组成、多样性及生态网络特征,本文以网纹红土结构体为研究对象,按照土体颜色将网纹结构体拆分成红色基质和白色网纹两部分,利用微生物16S rRNA高通量测序技术研究网纹红土结构体红/白部分细菌群落的组成与多样性等特征。基于测序所获取的数据集,利用CoNet(Co-occurrence network)网络构建方法挖掘红/白部分细菌间的相互作用关系,并结合网纹土体的理化属性探讨网纹结构体细菌群落特征的影响因素。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与样品采集

研究区位于江西省鹰潭市的红壤关键带观测平台(red soil critical zone observatory, RSCZO)。红壤关键带观测平台设于鹰潭市余江县刘家站垦殖场的孙家小流域(116°53' E, 28°14' N),流域总面积 51.25 hm²,

流域内地势平坦,坡度在 3~5°,海拔在 41~55 m,主要地貌类型为低山丘陵。研究区气候类型为中亚热带季风湿润气候,年平均温度 17.5℃,年平均降水量约 1 795 mm。基于本研究的研究目的,在流域内选择了一个典型样点,该样点的土地利用方式为水稻田。红壤关键带位置以及样点位置如图 1 所示。

利用液压旋转钻机取样。该样点网纹土体的深度范围为 1.4~5.0 m。将网纹样品等间距(20 cm)分割,放入自封袋置于便携式冰箱带回实验室。采样时间为 2016 年 4 月,本研究共采集网纹样品 18 段。在实验室无菌的环境中,利用灭菌的塑料镊子小心将成段网纹样品的红色基质部分和白色网纹部分剥离开,分别收集红色和白色部分,获取样品共 36 个。

网纹红土的出露位置、形态以及拆分后的网纹样品如图 2 所示。

1.2 理化性质测定

网纹结构体的红白部分有机碳含量(SOC)用重铬酸钾-硫酸消化法测定;全氮(TN)含量用硒粉、硫酸铜、硫酸钾消化蒸馏-凯氏定氮法测定;颗粒组成用激光粒度仪法测定;矿质全量的测定选择碳酸锂-硼酸熔融-电感耦合等离子体质谱法测定;游离铁含量的测定用柠檬酸钠-连二亚硫酸钠提取,电感耦合等离子质谱法测定。

1.3 DNA 提取与高通量测序

选择 FastDNA Spin Kit for soil 提取试剂盒(MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA),按照操作指南提取

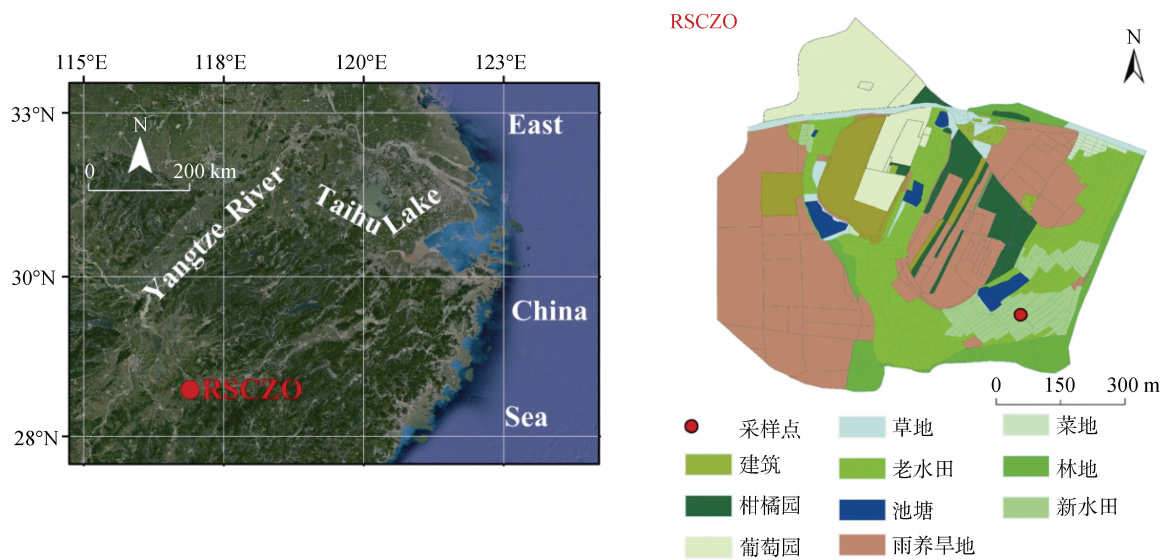


图 1 研究区(红壤关键带)位置与样点位置
Fig. 1 Location of study area of Red Soil Critical Zone (RSCZO) and sampling site

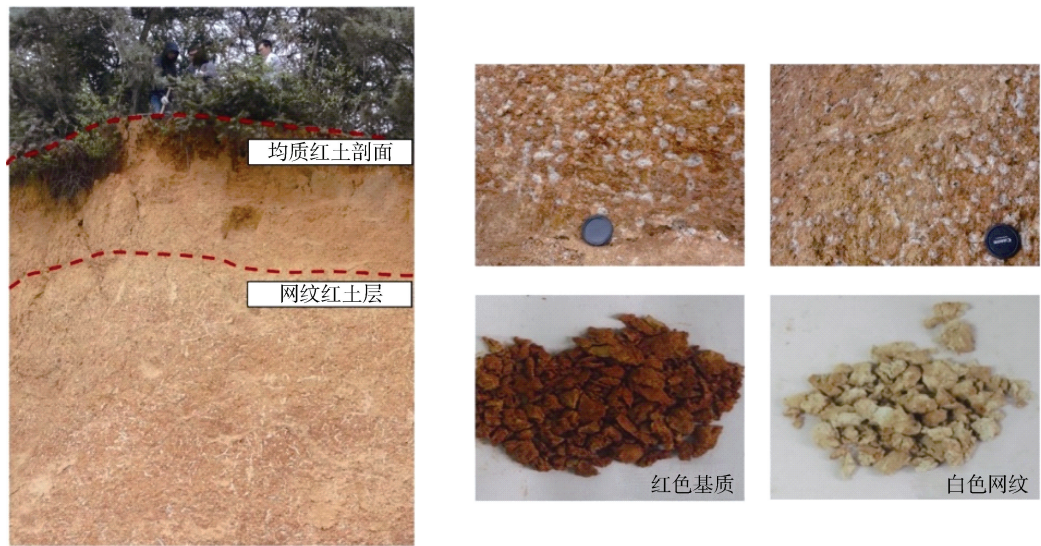


图 2 网纹红土的位置、网纹的微形态和拆分后的网纹结构
Fig. 2 Position and micromorphology of plinthite horizon, and separated red matrix and white veins

网纹红/白部分微生物总 DNA。DNA 提取后利用 NanoDrop 2000 (Thermo Scientific, Wilmington, DE) 在波长为 260/280 nm 处测定提取的 DNA 的浓度与质量。

对符合质量要求的 DNA 目标片段进行 PCR 扩增, 扩增反应的目标片段为细菌的 16S rRNA 的可变区 V4 ~ V5 区。PCR 扩增反应所用的引物是带有 barcode 的通用引物 515F (5'-GTGCCAGCMGCCG CGG-3') 和 907R (5'-CCGTCAATTCMTTTRAGTTT-3')。PCR 反应体积共 20 μ l, 其中包括 10 ng DNA 模板, 2.5 μ l 2.5 mmol/L 的 dNTP, 两端引物各 0.8 μ l, 以及 0.4 μ l 的 Fast Pfu DNA 聚合酶等。PCR 反应总共进行 25 个循环, 总的反应流程为: 95 $^{\circ}$ C 预变性反应 3 min, 95 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 55 $^{\circ}$ C 退火 30 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 45 s, 以及在 72 $^{\circ}$ C 延伸保温 10 min。

测序平台选择 Illumina MiSeq PE250 Platform, 通过对原始序列过滤、序列拼接和去除嵌合体等, 得到高质量序列, 并在 97% 相似度水平上对操作分类单元(OTU)进行聚类与划分, 获得基于序列的 OTU。

1.4 数据处理

方差分析用 SPSS 19.0 进行, 典范对应分析(CCA)、主坐标分析(PCoA)以及多元方差分析(PerMANOVA)分析均使用 R 软件(R version 4.0.0)的 Vegan 包进行。

微生物生态网络构建方法参考 Karoline Faust 开发的基于相关/相似性的社会复杂网络分析的 CoNet 网络分析方法, 在 Cytoscape version 3.4.0 平台上运

行^[15-16]。在相似/相关性方法中, 本研究选择了 Pearson correlation、Spearman correlation、Bray-Curtis dissimilarity 和 Kullback-Leibler dissimilarity 4 种方法。获取初始网络后, 利用 Benjamini-Hochberg 方法对获得的相关系数进行标准化处理, 并对相关关系的 *P* 值进行校正, 保留校正后 *P* < 0.05 的连线构建最终的网。为统计网络的拓扑学属性差异, 本文过滤并提取了每一网纹结构体样品对应的子网络, 利用 Network Analyzer 分析子网络的拓扑特征。

2 结果与讨论

2.1 网纹红土结构土壤理化属性差异

网纹土体结构红白部分的理化属性如表 1 和表 2 所示。矿质全量中铁和锰在网纹红色部分的含量显著高于白色部分, 硅含量在网纹的白色部分较高。网纹红土结构体红白部分理化性质的差异与网纹的形成过程密切相关。在干湿交替的情况下, 氧化还原过程是网纹形成的主要成土过程之一。网纹层中的红色部分倾向于氧化环境, 含有较多高价态的铁氧化物如赤铁矿等, 所以该部分土体呈现红色; 在网纹结构体的白色部分, 由于水分的作用, 在还原的条件下, 三价铁矿物被还原成二价铁并沿着裂隙不断迁移, 并伴随着氧气和养分的消耗, 钾、钙、钠、镁等矿质元素的淋失也更强烈。网纹结构体理化属性的分析也指示红色基质部分可能是一个矿质养分相对丰富的微环境。

表 1 网纹红土结构红、白部分理化属性(g/kg)

Table 1 Physiochemical properties of red matrix and white veins in plinthite horizon

网纹土体	SOC	TN	Na ₂ O	SiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃
红色基质	0.8 ± 0.3 a	0.3 ± 0.1 a	1.2 ± 0.6 a	718.9 ± 62.2 a	143.6 ± 25.6 a	76.2 ± 26 a
白色网纹	1.1 ± 0.3 a	0.3 ± 0.1 a	0.8 ± 0.1 b	787.9 ± 26.4 b	159.9 ± 18.6 a	29.7 ± 9.2 b
网纹土体	MnO	K ₂ O	MgO	P ₂ O ₅	游离 Fe	
红色基质	0.3 ± 0.2 a	13.2 ± 4.4 a	6.3 ± 2.2 a	0.13 ± 0.1 a	2.2 ± 0.8 a	
白色网纹	0 b	14.5 ± 2.8 a	6.81 ± 1.6 a	0.07 ± 0.0 b	0.8 ± 0.4 b	

注: 表中同列不同小写字母代表网纹红土结构红、白部分间的差异达显著水平(*P* < 0.05); 下同。

表 2 网纹红土结构红、白部分土壤机械组成(V/V, %)

Table 2 Particle size distribution of red matrix and white veins in plinthite horizon

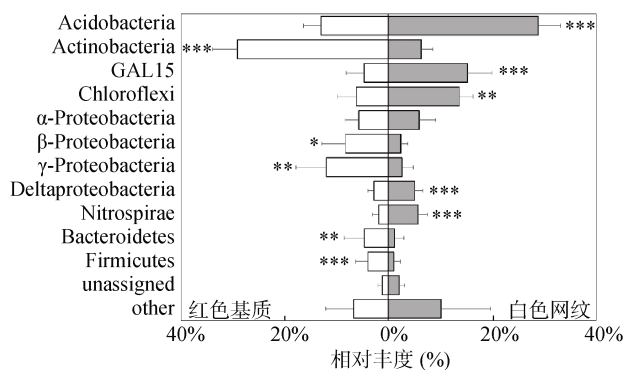
网纹土体	砂粒 (100 ~ 2 000 μ m)	极细砂 (50 ~ 100 μ m)	粉砂 (2 ~ 50 μ m)
红色基质	13.4 ± 6.4	18.9 ± 5.6	46.7 ± 6.7
白色网纹	13.7 ± 3.2	19.9 ± 2.5	47.4 ± 2.2

2.2 网纹红土结构土壤细菌群落与组成

细菌相对丰度分析结果表明, 在网纹的红色部分,

放线菌门(Actinobacteria)、 γ -变形菌纲(γ -Proteobacteria)、 β -变形菌纲(β -Proteobacteria)、厚壁菌门(Firmicutes)等的相对丰度要显著高于白色部分。而在网纹的白色部分, 酸杆菌门(Acidobacteria)、绿弯菌门(Chloroflexi)、GAL15 和硝化螺旋菌门(Nitrospirae)的相对丰度则较高(图 3)。PerMANOVA 结果表明, 网纹的红白部分细菌群落组成差异显著(*P* = 0.001)。

酸杆菌门是一种典型的寡营养细菌, 它们能够利用几丁质等难分解的碳源作底物, 在养分有限的情



(图中*, **, ***分别表示在 $P<0.05$, $P<0.01$, $P<0.001$ 水平红白部分间差异显著)

图 3 网纹红土结构红、白部分细菌主要门/纲的相对丰度
Fig. 3 Relative abundance of main phylum or class in red matrix and white veins in plinthis horizon

况下依然具有生存力^[17]。此外,硝化螺旋菌门的相对丰度在白色部分也较高,该门类中含有大量参与硫

酸盐还原的寡营养厌氧细菌,因此更适合生活在矿质养分含量较低白色网纹部分^[18]。而在红色基质中丰度较高的 γ -变形菌纲(γ -Proteobacteria)是典型的富营养细菌。这可能是因为,网纹结构体的白色部分由于长期的还原作用,元素的淋失和消耗都更强烈,为细菌提供了一个养分有限的还原性环境,因此酸杆菌门等寡营养细菌可以富集在白色网纹中。而对于红色基质部分,相对弱的淋失过程提供给细菌一个矿质养分较丰富的生态环境,使放线菌门和 γ -变形菌纲等细菌可以富集在网纹的红色部分。

2.3 网纹红土结构土壤细菌生态网络

本研究分别构建了网纹结构体红色基质和白色网纹部分细菌间相互作用关系的生态网络,网络构建的结果如图 4 所示。为统计分析红、白部分细菌生态网络的拓扑参数是否具有差异,本研究进一步提取了网纹结构体中每个样品对应的子网络。

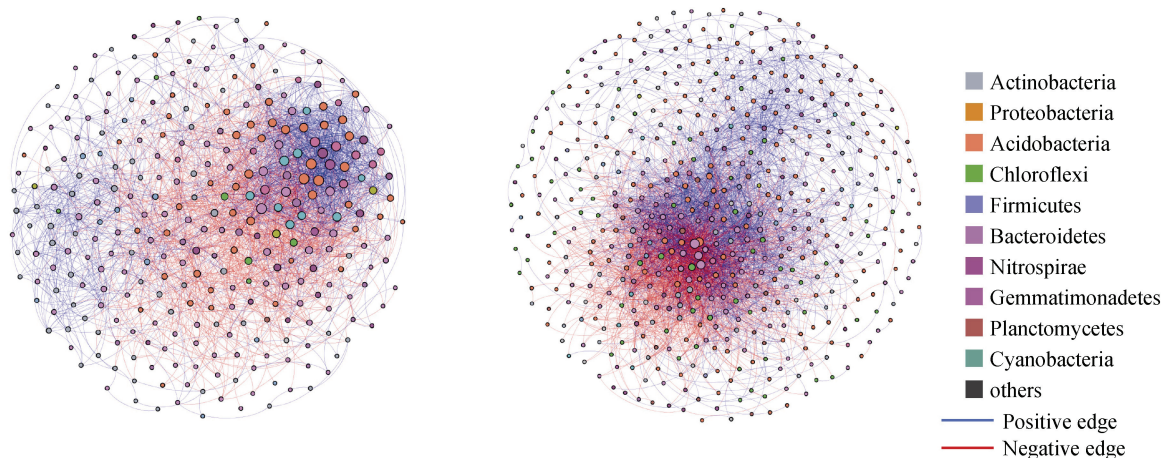


图 4 网纹红土结构红、白部分细菌生态互作网络
Fig. 4 Co-occurrence network of red matrix and white veins in plinthis horizon

利用 Network Analyzer 分析提取每个独立样品子网络的拓扑学特征,结果表明,网纹的白色部分细菌生态互作网络节点数目和连线数目都显著高于红色部分,细菌之间的负连线数目也显著高于红色部分。而网纹红色部分的网络聚类系数显著高于白色部分(图 5)。

生态网络的拓扑学性质可以在一定程度上反映网络所代表的生态系统中物质流、能量流以及信息流的流畅程度等。网络的聚类系数代表网络中一个节点和其他节点之间的连通程度,聚类系数越高表示群落对环境变化的敏感性越强,当外界环境发生变化时,环境因子的扰动通常会在较短的时间内影响整个网络^[19]。研究表明,网纹结构体的红色基质部分细菌生态网络的聚类系数较高,说明该部分细菌之间相互作用关系更紧密。而在白色网纹部分,较低的聚类系

数则代表细菌生态网络结构比较松散,网络内细菌之间的相关关系对比于红色部分相对较弱。

2.4 网纹红土结构土壤细菌群落的影响因素

典范对应分析结果(图 6)表明,网纹红土结构红、白部分细菌群落的差异是由于红、白部分的微环境异质性决定的。受第四纪古气候的影响,地下水的上下波动和季节性的干湿交替造成矿质元素包括钾、钙和钠等元素的强烈淋溶和铁、铝等元素不断积累。由于网纹结构体一般出现在均质红土剖面的下方,所以能接收到的地表输入的养分极为有限,因此,矿物所含有的矿质养分是微生物生存的生命资源,是显著影响微生物群落组成的重要因素^[20-22]。在本研究中,矿质全量中的铁和锰含量与网纹结构体红色基质部分的细菌群落显著相关。铁是地壳中含量第四高的元素,亚铁和三价铁之间的氧化还原过程是红壤关键带生

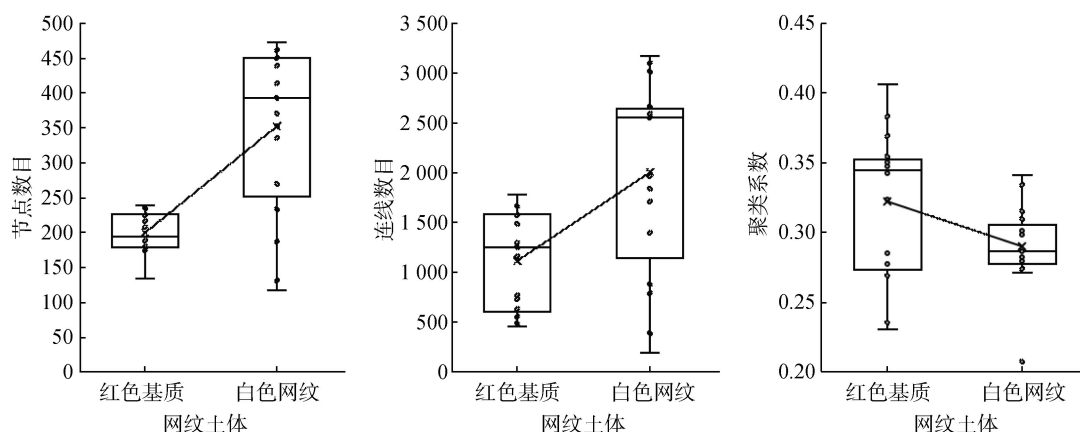


图5 网纹红土结构红、白部分细菌生态网络的拓扑学性质

Fig. 5 Topological features of co-occurrence network of red matrix and white veins in red matrix and white veins in plinthite horizon

态系统生物地球化学循环中的重要过程之一,同时也深刻地影响着红壤地区土壤的发生与演变过程。而土壤和沉积物中亚铁和三价铁之间的氧化还原过程常常由土壤细菌主导,白色网纹中发现的 *Geobacter*、*Desulfurspora* 和 *Shewanella* 等细菌都是典型的三价铁还原细菌^[23-24]。此外,网纹结构体的机械组成也显著影响红、白部分细菌群落的分布。机械组成代表的质地状况是土壤的重要物理属性之一,同时也代表了土体的水文状况^[25]。而在深部的网纹层土壤中,土体的水文状况不只与网纹的形成和发育有关,也决定了养分状况,因而对细菌群落有显著影响^[26]。

异,这些差异主要是由网纹土体中红、白部分的环境条件差异决定。本研究探索性地将网纹结构进行拆分,分别对不同部分的细菌群落特征进行分析,研究结果对认识红壤关键带深部生态系统的生物多样性和多功能性具有重要的生态学意义。

参考文献:

- [1] National Research Council. Basic research opportunities in earth sciences[M]. Washington, DC: National Academies Press, 2001.
- [2] Williams J W, Jackson S T, Kutzbach J E. Projected distributions of novel and disappearing climates by 2100 AD[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(14): 5738–5742.
- [3] Wilkinson M T, Richards P J, Humphreys G S. Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation[J]. Earth-Science Reviews, 2009, 97(1/2/3/4): 257–272.
- [4] Fierer N, Schimel J P, Holden P A. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(1): 167–176.
- [5] Amend J P, Teske A. Expanding frontiers in deep subsurface microbiology[J]. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2005, 219(1/2): 131–155.
- [6] Whitman W B, Coleman D C, Wiebe W J. Prokaryotes: The unseen majority[J]. PNAS, 1998, 95(12): 6578–6583.
- [7] Gleeson D, Mathes F, Farrell M, et al. Environmental drivers of soil microbial community structure and function at the Avon River Critical Zone Observatory[J]. Science of the Total Environment, 2016, 571: 1407–1418.
- [8] 杜雄峰, 厉舒祯, 冯凯, 等. 农牧交错带草地土壤剖面微生物总量、多样性和互作网络的垂直分布特征[J]. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2789–2806.
- [9] Brockman F J, Murray C J. Subsurface microbiological heterogeneity: Current knowledge, descriptive approaches and applications[J]. FEMS Microbiology Reviews, 1997, 20(3/4): 231–247.

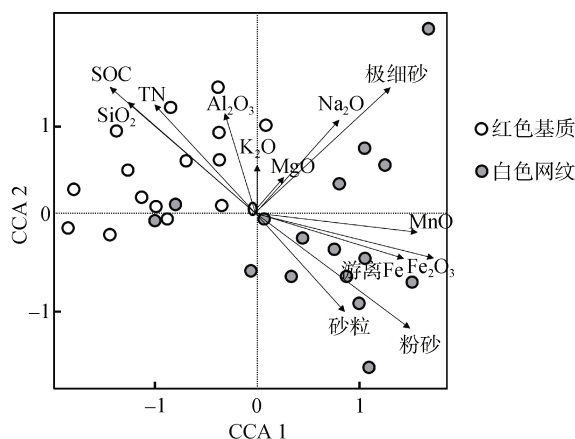


图6 网纹红土结构土壤理化属性与细菌群落结构的典型对应分析

Fig. 6 Canonical correspondence analysis of bacterial communities and soil properties for all samples from red matrix and white veins in plinthite horizon

3 结论

网纹红土结构是第四纪红色风化壳的重要组成部分,对研究第四纪古气候和古环境变迁至关重要。网纹结构体内部红、白部分细菌群落组成具有显著差

- [10] Xiao X, Liang Y T, Zhou S, et al. Fungal community reveals less dispersal limitation and potentially more connected network than that of bacteria in bamboo forest soils[J]. *Molecular Ecology*, 2018, 27(2): 550–563.
- [11] Barberán A, Bates S T, Casamayor E O, et al. Using network analysis to explore co-occurrence patterns in soil microbial communities[J]. *The ISME Journal*, 2012, 6(2): 343–351.
- [12] Ju F, Zhang T. Bacterial assembly and temporal dynamics in activated sludge of a full-scale municipal wastewater treatment plant[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9(3): 683–695.
- [13] Liu C C, Deng C L, Liu Q S. Mineral magnetic studies of the vermiculated red soils in southeast China and their paleoclimatic significance[J]. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology*, 2012, 329/330: 173–183.
- [14] Gu Y S, Huang X Y, Zhang W G, et al. Red paleosols development in response to the enhanced east Asia summer monsoon since the mid-Pleistocene in South China: Evidence derived from magnetic properties and molecular fossil records[J]. *Journal of Earth Science*, 2013, 24(3): 382–396.
- [15] Faust K, Raes J. CoNet app: Inference of biological association networks using Cytoscape[J]. *F1000Research*, 2016, 5: 1519.
- [16] Smoot M E, Ono K, Ruscheinski J, et al. Cytoscape 2.8: New features for data integration and network visualization[J]. *Bioinformatics*, 2011, 27(3): 431–432.
- [17] Tsitko I, Lusa M, Lehto J, et al. The variation of microbial communities in a depth profile of an acidic, nutrient-poor boreal bog in southwestern Finland[J]. *Open Journal of Ecology*, 2014, 4(13): 832–859.
- [18] Attard E, Poly F, Commeaux C, et al. Shifts between *Nitrospira*- and *Nitrobacter*-like nitrite oxidizers underlie the response of soil potential nitrite oxidation to changes in tillage practices[J]. *Environmental Microbiology*, 2010, 12(2): 315–326.
- [19] Chow C E T, Kim D Y, Sachdeva R, et al. Top-down controls on bacterial community structure: Microbial network analysis of bacteria, T4-like viruses and protists[J]. *The ISME Journal*, 2014, 8(4): 816–829.
- [20] Uroz S, Kelly L C, Turpault M P, et al. The mineralosphere concept: Mineralogical control of the distribution and function of mineral-associated bacterial communities[J]. *Trends in Microbiology*, 2015, 23(12): 751–762.
- [21] Roberts J A. Inhibition and enhancement of microbial surface colonization: The role of silicate composition[J]. *Chemical Geology*, 2004, 212(3/4): 313–327.
- [22] Carson J K, Gonzalez-Quinones V, Murphy D V, et al. Low pore connectivity increases bacterial diversity in soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(12): 3936–3942.
- [23] Lovley D R. Dissimilatory Fe(III) and Mn(IV) reduction[J]. *Microbiological Reviews*, 1991, 55(2): 259–287.
- [24] Weber K A, Achenbach L A, Coates J D. Microorganisms pumping iron: Anaerobic microbial iron oxidation and reduction[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2006, 4(10): 752–764.
- [25] Wallis M G, Scotter D R, Horne D J. An evaluation of the intrinsic sorptivity water repellency index on a range of New Zealand soils[J]. *Soil Research*, 1991, 29(3): 353.
- [26] Girvan M S, Bullimore J, Pretty J N, et al. Soil type is the primary determinant of the composition of the total and active bacterial communities in arable soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69(3): 1800–1809.