

DOI: 10.5846/stxb201905070922

陈丽萍, 陈青, 赵辉, 苏建宇. 贺兰山东麓荒漠藻结皮微生物群落结构及其演替研究. 生态学报, 2020, 40(9): 3105-3114.

Chen L P, Chen Q, Zhao H, Su J Y. Microbial community succession during the early development of biological soil crusts in east side of Helan Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(9): 3105-3114.

# 贺兰山东麓荒漠藻结皮微生物群落结构及其演替研究

陈丽萍, 陈 青, 赵 辉, 苏建宇\*

宁夏大学生命科学学院, 西部特色生物资源保护与利用教育部重点实验室, 银川 750021

**摘要:**以宁夏贺兰山东麓荒漠藻结皮为研究对象, 对处于不同发育阶段的藻结皮中微生物群落结构及其演替进行了研究。结皮样品高通量测序结果分别得到 521 个 16S rDNA 序列操作分类单元(OTU)和 64 个 18S rDNA 序列 OTU, 表明藻结皮中原核微生物多样性远高于真核微生物; 贺兰山东麓藻结皮中原核微生物分布于 26 个纲, Cyanobacteria 在各个发育阶段中都是优势微生物类群, Actinobacteria、Chloroplast、Alphaproteobacteria 和 Bacilli 在藻结皮发育的各个阶段相对丰度也较高; 从属水平上分析, *Bacillus*、*Leptolyngbya*、*Microcoleus*、*Microvirga*、*Chroococcidiopsis*、*Rubellimicrobium*、*Phormidium*、*Mastigocladopsis*、*Skermanella*、*Nostoc*、*Scytonema* 共 11 个属在各个发育阶段的藻结皮中都存在, 只是出现了丰度的差异。*Bacillus* 在藻结皮形成期、发育初期和发育中期相对丰度较大, 成熟期丰度显著下降, 而成熟期 *Microvirga* 丰度较前 3 个时期显著增加, 表现出明显的细菌菌群演替现象。藻结皮样品中主要真核微生物分布于 13 个纲, 其中 Dothideomycetes 和 Pezizomycetes 在各个发育阶段样品中丰度都很高, Agaricomycetes 在形成期样品中相对丰度高达 32.6%, 但在藻结皮发育过程中其相对丰度迅速下降; 原生生物的相对丰度在藻结皮发育过程中逐渐增加; 4 个发育阶段藻结皮样品中均未检测到真核微藻序列。4 个发育阶段的藻结皮样品中有明确分类学信息的真核微生物共 13 个属, 其中 4 个发育阶段中共有的为 *Coniothyrium*、*Dendryphion*、*Friedmanniomyces*、*Phloeopeccania*、*Sarocladium* 共 5 个属, 其余 8 个属只在个别发育阶段样品中检出, 表明在藻结皮发育过程中真核微生物的群落结构也发生着变化。藻结皮厚度、全氮含量及有机质含量是影响结皮层微生物群落组成的主要因素。

**关键词:**藻结皮; 发育; 微生物群落; 演替

## Microbial community succession during the early development of biological soil crusts in east side of Helan Mountain

CHEN Liping, CHEN Qing, ZHAO Hui, SU Jianyu\*

School of Life Science, Key Laboratory of Ministry of Education for Conservation and Utilization of Special Biological Resources in the Western, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

**Abstract:** In this paper, algal crusts collected from desert soil of the east side of the Helan Mountain were used as samples to study the microbial communities and their succession during early development of biological soil crusts. 521 16S rDNA OTUs and 64 18S rDNA OTUs were obtained from all samples via high throughput sequencing, which showed that diversity of prokaryotes was obviously higher than that of eukaryotic microorganisms. Prokaryotes in algal crusts were distributed in 26 classes. Cyanobacteria was the dominant microbial group in 4 development stages samples. Actinobacteria, Chloroplast, Alphaproteobacteria, and Bacilli were also higher relative abundance in all stages of samples. In the taxonomic level of genera, *Bacillus*, *Leptolyngbya*, *Microcoleus*, *Microvirga*, *Chroococcidiopsis*, *Rubellimicrobium*, *Phormidium*, *Mastigocladopsis*, *Skermanella*, *Nostoc*, and *Scytonema* existed in all stages of samples, but the abundance of each of them were different. The relative abundance of *Bacillus* was higher in the formation stage, initial stage, and intermediate stage samples, but decreased significantly in maturity stage samples. On the contrary, the relative abundance of *Microvirga*

**基金项目:**宁夏回族自治区重点研发计划项目(2017BY081); 国家自然科学基金项目(31260023)

**收稿日期:**2019-05-07; **网络出版日期:**2020-03-16

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: su\_jy@nxu.edu.cn

increased significantly in maturity stage samples. The above results indicated that there was obvious succession of bacterial communities. Eukaryotic microorganisms in samples were distributed in 13 classes. The abundance of Dothideomycetes and Pezizomycetes were higher in all stages samples. The abundance of Agaricomycetes was as high as 32.6% in formation stage, however, its abundance was declined rapidly in the development process of algal crusts. The abundance of protists increased gradually with development of algal crusts. No sequence of eukaryotic microalgae was found in all stages of samples. Thirteen genera of eukaryotic microorganisms which had taxonomic information were found in samples. In which, *Coniothyrium*, *Dendryphion*, *Friedmanniomyces*, *Phloeopeccania*, and *Sarocladium* occurred in all stages samples, and the rests occurred only in individual stage samples. The results showed that the eukaryotic microorganisms community also had been changing with the development of algal crusts. The main factors on microbial community were thickness, total nitrogen and organic matters of crusts.

**Key Words:** algal crust; development; microbial community; succession

生物土壤结皮(Biological soil crust, BSC)是由菌类、藻类、地衣、苔鲜等多种土壤生物与土壤颗粒形成的复合体,位于土壤表层。BSC 能够稳定表层土壤,改良土壤结构,提高土壤肥力,增加土表湿度,具有遏制土壤荒漠化及促进荒漠地区生态系统恢复的重要作用<sup>[1-3]</sup>。根据结皮中优势生物类群, BSC 可划分成为藻结皮(微生物结皮)、地衣结皮和苔藓结皮 3 个不同发育阶段。藻结皮是 BSC 形成发育的早期阶段,在藻结皮的形成和发育过程中,土壤微生物扮演了极为重要的角色。蓝细菌(cyanobacteria)和微藻(micro-algae)等初级生产者及一些异养和自养细菌是藻结皮形成和早期发育的拓殖者<sup>[4-6]</sup>;在藻结皮的发育进程中,光合、固氮、纤维素降解等不同生理类群的微生物共同作用,形成了具有特定形态结构特征和生理活性的藻结皮<sup>[7-8]</sup>。藻结皮通过微生物的生命活动与外界环境进行着活跃的物质交换,微生物的生命活动改变着藻结皮的结构特征和理化性质,影响着藻结皮的发育进程<sup>[9]</sup>。而藻结皮发育过程中理化性质的变化又促使了结皮层中微生物群落结构发生改变,二者之间的相互作用及发育演替,决定了藻结皮的发育过程<sup>[10-12]</sup>。因此,荒漠土壤中藻结皮形成发育的直观表现是其形态结构、理化性质的变化,而内在的因素则是结皮层中微生物的生长及其群落的演替。

由于微生物在藻结皮形成和发育过程中的重要作用,国内外学者通过采用显微观察、平板分离、高通量测序等不同的技术手段对藻结皮中微生物生物量及多样性开展了研究,获得了大量的微生物群落组成方面的研究成果<sup>[3,6,13-22]</sup>。BSC 中微生物组成取决于其原位土壤环境及地理气候条件,不同地区藻结皮微生物组成及其演替规律具有较大差异。为了更深入的了解藻结皮发育与微生物群落间的相互关系,需要更广泛地对藻结皮发育过程中微生物群落演替进行研究。本文以采自宁夏贺兰山东麓荒漠草原的藻结皮为研究对象,在前期对该地区藻结皮发育过程进行研究的基础上<sup>[23]</sup>,对不同发育阶段藻结皮中微生物的群落结构进行分析,以补充藻结皮发育与微生物群落结构研究方面的基础资料,为阐明 BSC 早期形成和发育过程中微生物群落变化规律,深入了解荒漠土壤中 BSC 形成及发育机制提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地区概况

贺兰山位于 38°21'—39°22'N, 105°49'—106°42'E, 海拔 1100—3565 m。贺兰山东麓处于银川平原西部边缘,为海拔 1500 m 以下的低山丘陵及洪积扇,平均海拔 1230 m,年平均温度 8.5℃, 1 月份平均气温 8.4℃, 7 月份平均气温 23.1℃。年均降雨量 200 mm 左右,年均蒸发量 1800 mm 左右。

### 1.2 生物结皮样品

#### 1.2.1 样品采集

样品采集自宁夏贺兰山国家级自然保护区拜寺口至苏峪口东麓沿山地带,选择 3 个相距约 1 km,地表无地衣、苔藓分布的 100 m×100 m 采样区(38°40'N, 105°58'E; 38°41'N, 105°58'E; 38°42'N, 105°59'E),每个样

区内无植被覆盖的裸露地表随机采集约 10 cm×10 cm 大小的藻结皮样品 100 份,连同结皮下层约 1 cm 的土层一起铲下置于无菌样品袋中。实验室中将样品及其连带土置于垫有滤纸的瓷盘中,向盘中加水至没过结皮样品,4℃放置 24 h 后铲下结皮层,得到供试 BSC 样品。

### 1.2.2 结皮发育阶段划分

根据课题组前期提出的藻结皮发育阶段划分标准及方法<sup>[23]</sup>,通过测定供试结皮样品厚度、微生物生物量、叶绿素 a 含量、有机质含量、全氮含量、结皮持水量和结皮水分入渗速率等指标,得到不同发育阶段的结皮样品。

## 1.3 测定方法

### 1.3.1 藻结皮理化性质测定

结皮厚度:数显游标卡尺(精度 0.02 mm)测量结皮层厚度,测定结果以毫米为单位,保留一位小数。

微生物生物量:总核酸法测定微生物生物量。称取 1 g 结皮样品,加入 10 mL 无菌水,震荡 20 min,3000 r/min 离心 10 min,弃上清液;离心管中加入 5 mL 4℃的 10%三氯乙酸(TCA),震荡 20 min,3000 r/min 离心 10 min,弃上清液,再加入 5 mL 10%的 TCA,沸水浴 30 min,3000 r/min 离心 10 min;取上清液,以 10%TCA 为参比液,测定样品在 260 nm 处的吸光度值。以  $A_{260}$  表示样品中微生物生物量。

叶绿素 a 含量:采用丙酮萃取分光光度法测定叶绿素 a 的含量<sup>[24]</sup>。以 663 nm 下吸光度值( $A_{663}$ )表示叶绿素 a 含量。

结皮有机质和全氮含量:重铬酸钾外加热法测定结皮有机质含量;凯氏定氮法测定结皮全氮含量。

结皮持水量:采用陈青等的方法<sup>[23]</sup>。切取 2 cm×2 cm 室温自然干燥的结皮样品,置于垫有 2 层滤纸的 120 mm 培养皿中,向培养皿中滴加蒸馏水至滤纸完全吸水,盖上皿盖,放置 24 h,其间视滤纸水分含量变化进行补水,使之保持完全吸水状态。取结皮样品置于已知重量的铝盒中称重,得到最大持水量时的结皮质量( $W_1$ ),然后将铝盒置于烘箱中 105℃烘干至恒重,得到结皮干重( $W_2$ )。

$$\text{结皮持水量}(\%) = \frac{(W_1 - W_2)}{W_2} \times 100$$

结皮水分入渗速率:采用陈青等的方法<sup>[23]</sup>。切取 2 cm×2 cm 结皮样品,在结皮表面滴 50 μL 蒸馏水,开始计时至水分全部渗入结皮结束,得时间  $t$ 。

结皮水分入渗速率( $\mu\text{L}/\text{s}$ ) =  $50 \mu\text{L}/t$ 。

### 1.3.2 结皮样品高通量测序

结皮样品送上海美吉生物医药科技有限公司,采用 Illumina Miseq PE300 平台进行 16S rDNA 和 18S rDNA 高通量测序。

### 1.3.3 数据分析

原始测序序列使用 FLASH 软件进行拼接,去除质控后长度低于 50 bp 的序列和模糊碱基,根据重叠碱基 overlap 将两端序列进行拼接。使用 UPARSE 7.1 软件对有效数据在 97%的相似度水平进行操作分类单元(OTU)聚类,使用 UCHIME 软件剔除嵌合体。利用 RDP classifier (<http://rdp.cme.msu.edu/>)对每条序列进行物种分类注释,在不同分类水平上统计样本中微生物的群落组成。不同样本在 97%一致性阈值下进行  $\alpha$  多样性分析,Canoco 5.0 软件对样本和环境因子之间进行相关性分析(RDA),Excel 2016、SPSS 19.0 进行数据统计与分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 供试藻结皮样品理化性质

300 份结皮样品根据其厚度、微生物生物量、叶绿素 a 含量、持水量、水分入渗速率、有机质含量和全氮含量等指标划分为 4 个不同发育阶段,各发育阶段结皮样品数量及其理化性质如表 1 所示。

表 1 藻结皮样品理化性质  
Table 1 Physicochemical properties of algal crust samples

| 结皮发育阶段<br>Crust development stages | 样品数量<br>Number of samples | 厚度<br>Thickness/mm | 微生物生物量<br>Microbial biomass (A <sub>260</sub> ) | 叶绿素 a<br>Chlorophyll a content (A <sub>663</sub> ) | 持水量<br>Water holding capacity/% | 水分入渗速率<br>Water infiltration rate/(μL/s) | 有机质<br>Organic matter/% | 全氮<br>Total nitrogen/(g/kg) |
|------------------------------------|---------------------------|--------------------|-------------------------------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------------------------|-------------------------|-----------------------------|
| 形成期<br>Formation stage             | 107                       | 0.25±0.05          | 0.152±0.032                                     | 0.043±0.017                                        | 17.6±1.5                        | 11.2±0.9                                 | 1.26±0.12               | 2.43±0.13                   |
| 发育初期<br>Initial stage              | 72                        | 1.01±0.03          | 0.258±0.029                                     | 0.084±0.007                                        | 21.2±0.7                        | 8.6±0.4                                  | 1.47±0.09               | 2.74±0.05                   |
| 发育中期<br>Intermediate stage         | 68                        | 1.23±0.14          | 0.333±0.017                                     | 0.112±0.007                                        | 24.0±0.8                        | 7.1±0.6                                  | 1.68±0.07               | 2.88±0.07                   |
| 成熟期<br>Maturity stage              | 53                        | 1.61±0.16          | 0.376±0.011                                     | 0.097±0.003                                        | 24.3±0.6                        | 8.7±0.2                                  | 1.84±0.05               | 3.10±0.07                   |

2.2 不同发育阶段藻结皮样品微生物多样性

供试藻结皮样品 16S rDNA 和 18S rDNA 测序结果按 OTU 归类,在 97%的相似度水平上进行 OTU 归并,分别得到 521 个 16S rDNA 序列 OTU 和 64 个 18S rDNA 序列 OTU ,表明结皮中原核微生物多样性远高于真核微生物。4 个不同发育阶段(样品编号 1—4)结皮样品特有的 16S rDNA 序列 OTU 分别为 21、30、18 和 33 个,4 个阶段共有的 OTU 为 157 个(图 1);4 个不同发育阶段结皮样品特有的 18S rDNA 序列 OTU 均为 1 个,共有的 OTU 有 39 个(图 2)。结果表明,在藻结皮发育过程中,原核微生物群落多样性明显改变,而真核微生物群落多样性基本稳定。

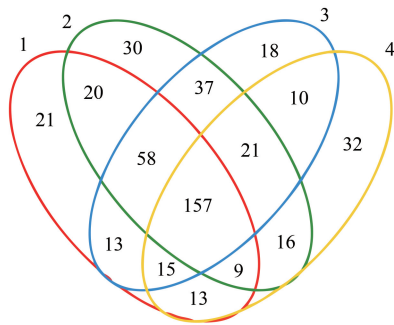


图 1 16S rDNA 序列 OTU 分布 Venn 图  
Fig.1 16S rDNA sequence OTU distribution Venn diagram  
S1、S2、S3、S4: 4 个发育阶段藻结皮样品

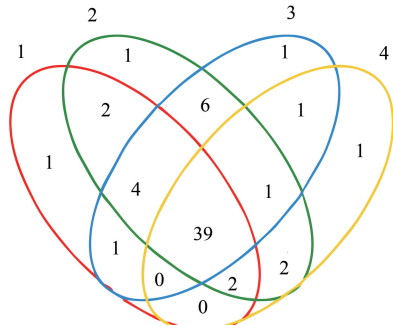


图 2 18S rDNA 序列 OTU 分布 Venn 图  
Fig.2 18S rDNA sequence OTU distribution Venn diagram  
S1、S2、S3、S4: 4 个发育阶段藻结皮样品

4 个不同发育阶段藻结皮样品 16S rDNA 和 18S rDNA 序列 OTU 多样性指数统计分析结果如表 2 和表 3。由分析结果可知,藻结皮在发育的过程中,原核微生物的丰度总体呈上升趋势,多样性则呈现先降低、再升高的趋势,而真核微生物的丰度基本保持稳定。

2.3 不同发育阶段藻结皮样品原核微生物群落组成

4 个发育时期藻结皮样品原核微生物以纲为分类单位的群落 Heatmap 图见图 3。结果表明,贺兰山东麓藻结皮中主要的原核微生物类群分布于 26 个纲,Cyanobacteria(蓝细菌纲)在各个发育阶段的结皮样品中都是优势微生物类群,说明了蓝细菌在荒漠土壤中分布的广泛性及其在藻结皮形成与发育中的重要性;Actinobacteria(放线菌纲)、Chloroplast、Alphaproteobacteria(变形菌纲)、Bacilli(芽孢杆菌纲)在藻结皮发育的各个阶段相对丰度也较高,是影响本地区藻结皮结构与功能的重要微生物类群。从 4 个发育阶段原核微生物

表 2 16S rDNA 序列统计分析结果

Table 2 16S rDNA sequence statistical analysis results

| 样品<br>Samples           | 操作分类单元<br>Operational<br>taxonomic units | ACE 指数<br>ACE index | Chao 指数<br>Chao index | 香农指数<br>Shannon index | 辛普森指数<br>Simpson index |
|-------------------------|------------------------------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------|------------------------|
| 形成期 Formation stage     | 329                                      | 372                 | 374                   | 3.53                  | 0.097                  |
| 发育初期 Initial stage      | 348                                      | 393                 | 391                   | 3.50                  | 0.103                  |
| 发育中期 Intermediate stage | 274                                      | 321                 | 308                   | 3.99                  | 0.040                  |
| 成熟期 Maturity stage      | 379                                      | 411                 | 406                   | 4.12                  | 0.054                  |

表 3 18S rDNA 序列统计分析结果

Table 3 18S rDNA sequence statistical analysis results

| 样品<br>Samples           | 操作分类单元<br>Operational<br>taxonomic units | ACE 指数<br>ACE index | Chao 指数<br>Chao index | 香农指数<br>Shannon index | 辛普森指数<br>Simpson index |
|-------------------------|------------------------------------------|---------------------|-----------------------|-----------------------|------------------------|
| 形成期 Formation stage     | 49                                       | 51                  | 50                    | 2.59                  | 0.135                  |
| 发育初期 Initial stage      | 57                                       | 58                  | 60                    | 3.21                  | 0.056                  |
| 发育中期 Intermediate stage | 46                                       | 49                  | 51                    | 2.42                  | 0.155                  |
| 成熟期 Maturity stage      | 55                                       | 56                  | 55                    | 3.11                  | 0.067                  |

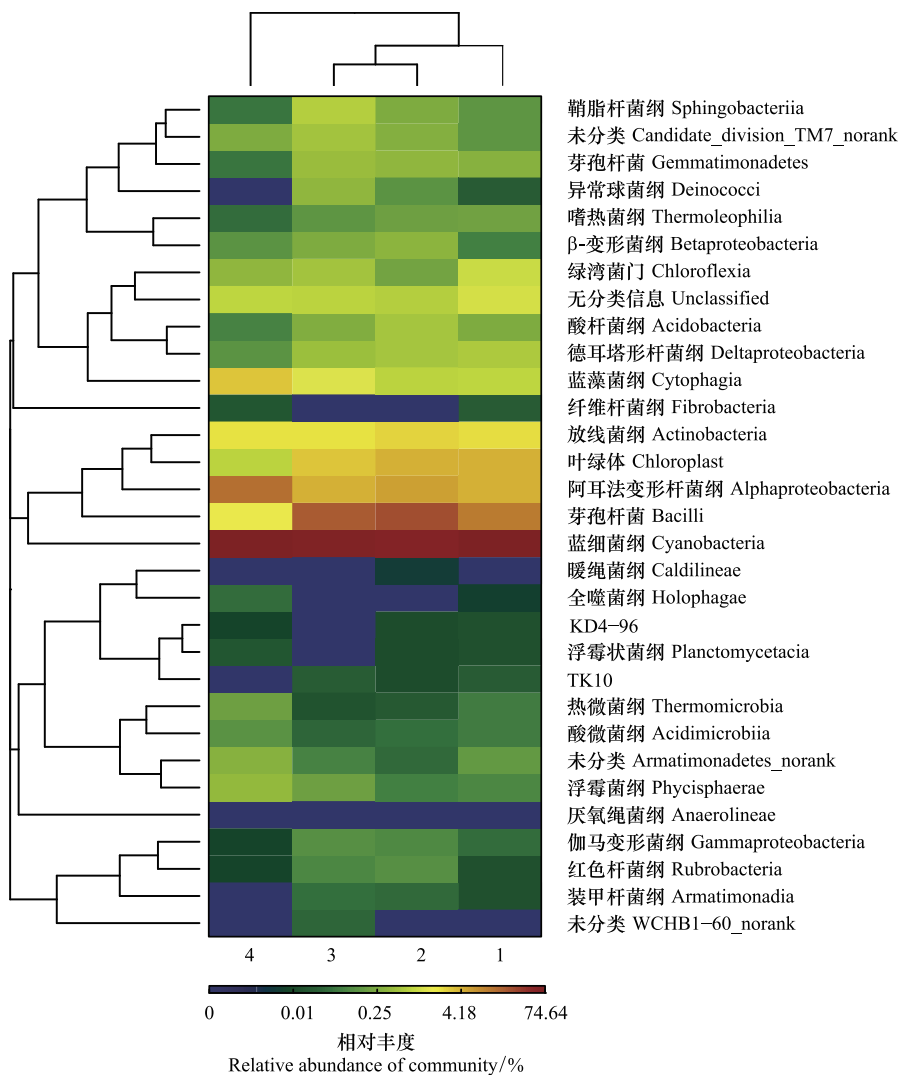


图 3 原核微生物群落 Heatmap 图

Fig.3 Prokaryotic microbial community Heatmap

S1、S2、S3、S4: 4 个发育阶段藻结皮样品

群落组成来看,形成期原核微生物组成与其他 3 个时期有较大差异,表明藻结皮的发育对结皮层中原核微生物群落结构有较大的影响。

4 个发育阶段藻结皮样品中原核微生物以属为分类单位的群落结构组成见图 4。由图可以看出,*Bacillus* (芽孢杆菌属)、*Leptolyngbya* (细鞘丝藻属)、*Microcoleus* (微鞘藻属)、*Microvirga* (微枝形杆菌属)、*Chroococcidiopsis* (拟甲色球藻属)、*Rubellimicrobium*、*Phormidium* (席藻属)、*Mastigocladopsis*、*Skermanella* (斯科曼氏球菌属)、*Nostoc* (念珠藻属)、*Scytonema* (伪枝藻属) 共 11 个属在各个发育阶段的样品中都存在,只是出现了丰度的差异,这 11 个属除 *Bacillus* 和 *Microvirga* 外,其他 9 个属均为蓝细菌。*Bacillus* 在形成期、发育初期和发育中期样品中相对丰度较大,是除蓝细菌外在藻结皮形成早期发挥重要作用的原核微生物。成熟期 *Bacillus* 丰度显著下降,而 *Microvirga* 丰度较前 3 个时期明显增加。本地区藻结皮中原核微生物属水平上尚无分类信息和未培养的占较大的比例,其总体相对丰度在 4 个发育阶段的样品中均超过了 50%。

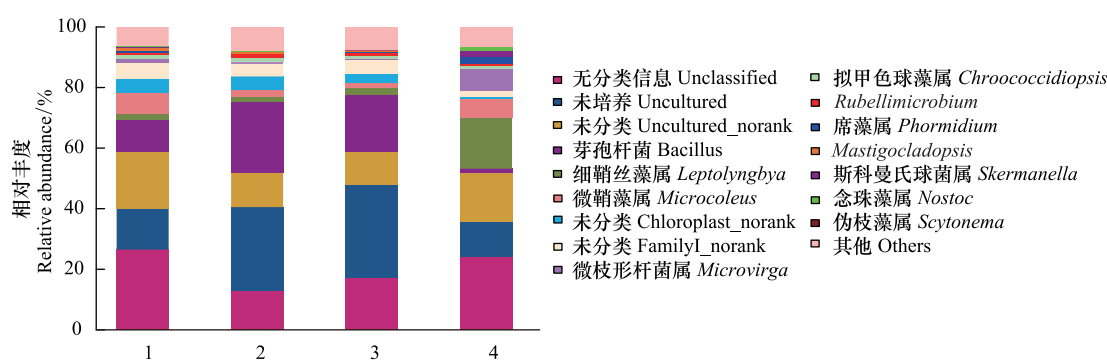


图 4 原核微生物群落结构组分图

Fig.4 Prokaryotic microbial community structure component map

丰度极低的部分合并为 others 在图中显示; S1、S2、S3、S4: 4 个发育阶段藻结皮样品

## 2.4 不同发育阶段藻结皮样品真核微生物群落组成

4 个发育时期藻结皮样品中真核微生物以纲为分类单位的群落 Heatmap 图见图 5。4 个发育时期藻结皮样品中主要真核微生物类群分布于 13 个纲,其中 Dothideomycetes (座囊菌纲) 和 Pezizomycetes (盘菌纲) 在各个发育阶段藻结皮样品中丰度都很高,Agaricomycetes (伞菌纲) 在形成期样品中相对丰度高达 32.6%,但在藻结皮发育过程中其相对丰度迅速下降;在藻结皮的发育过程中,原生生物的相对丰度由形成期的 1.7% 逐渐增加至成熟期的 6.8%;在成熟期藻结皮样品中,Lichinomycetes (李基那地衣纲) 相对丰度显著增加,达到 28.9%;本地区各发育阶段藻结皮样品中均未检测到真核微藻序列。

4 个发育时期藻结皮样品中真核微生物以属为分类单位的群落结构组成见图 6。共发现有明确分类学信息的真核微生物 13 个属,其中 4 个发育时期样品中共有的为 *Coniothyrium* (盾壳霉属)、*Dendryphion*、*Friedmanniomyces*、*Phloeopeccania* 和 *Sarocladium* (帚枝霉属) 共 5 个属,其余 8 个属则只在个别发育阶段样品中检出;供试藻结皮样品中的真核微生物序列尚未确定种属分类的占大部分,在各个发育阶段的样品中其相对丰度均占 70% 以上。

## 2.5 结皮样品与结皮理化性质相关性分析

将不同发育阶段藻结皮样品与结皮理化性质进行冗余分析 (RDA),结果如图 7 和图 8 所示。RDA 结果表明,3 个采样区划归为同一发育阶段的藻结皮样品分别聚为一类,而四个发育阶段的样品则彼此分离,表明处于同一发育阶段的藻结皮样品原核微生物和真核微生物组成相似,而不同发育阶段藻结皮样品中微生物群落组成存在明显差异。所分析的 5 个结皮层环境因子中,结皮层厚度 (T)、有机质 (OM)、总氮 (TN) 和最大持水量 (WHC) 等 4 个环境因子间高度相关,水分入渗速率 (WIR) 则与其他 4 个因子间呈负相关关系。影响结皮原核微生物群落组成和真核微生物群落组成最主要的环境因子均为结皮层厚度、总氮含量和有机质含量。

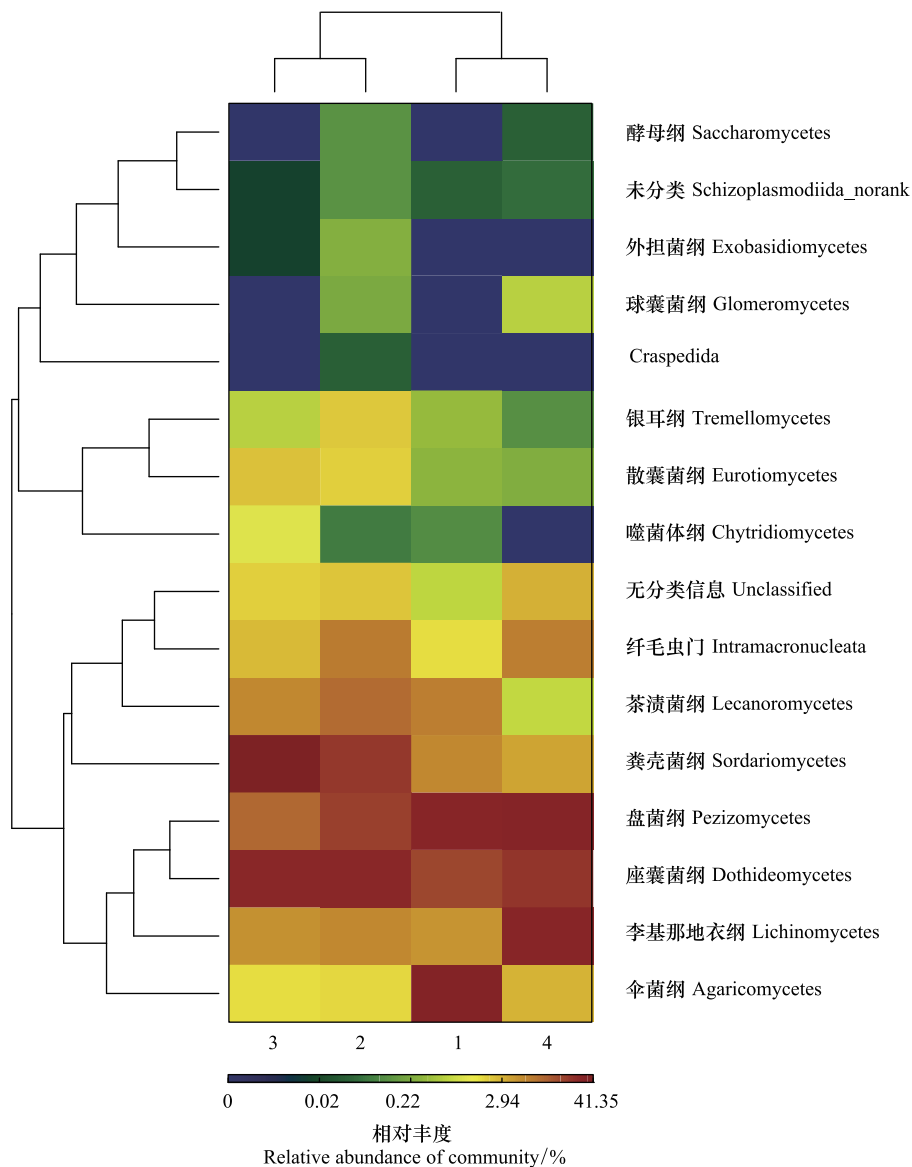


图 5 真核微生物群落 Heatmap 图  
Fig.5 Eukaryotic microbial community Heatmap map  
S1、S2、S3、S4: 4 个发育阶段藻结皮样品

### 3 讨论

有研究表明,在 BSC 的早期发育阶段,除蓝细菌外一些绿藻、硅藻和裸藻等真核微藻也发挥了重要的拓殖作用<sup>[4-5]</sup>,但贺兰山东麓荒漠藻结皮样品中未检测到真核微藻序列,蓝细菌是试验区唯一优势光合自养生物类群,这可能是试验区干旱、贫瘠的土壤环境及较低的地温和较大的昼夜温差导致该地区土壤中真核微藻缺乏或丰度极低。

BSC 的形成和发育是养分和有机质不断富积的过程<sup>[25]</sup>。在贺兰山东麓荒漠土壤环境中,作为 BSC 早期发育形式的藻结皮,其从形成到发育至成熟阶段,有机质含量提高了 46.03%,全氮含量提高了 27.6%(表 1),养分积累非常显著。在藻结皮的形成期,土壤中的蓝细菌在适宜水分和温度条件下生长繁殖,其光合作用和自生固氮作用增加了土壤有机质和氮素含量,为芽孢杆菌等异养微生物的生长提供了营养条件,在此过程中,

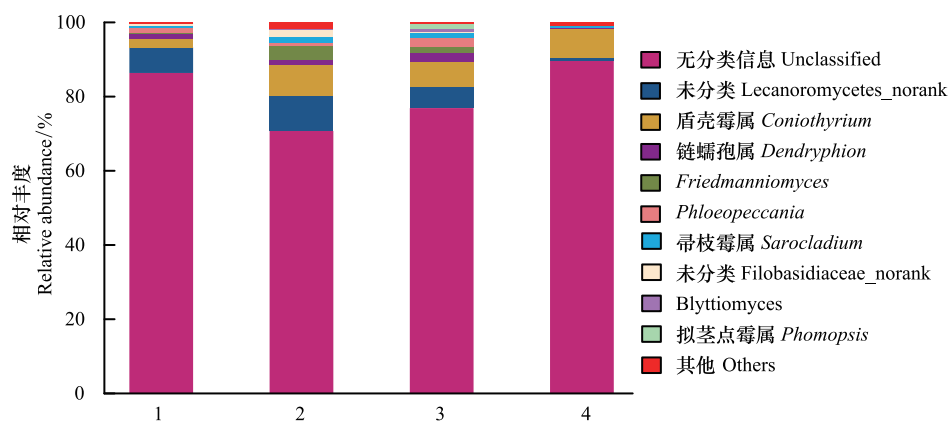


图6 真核微生物群落结构组分图

Fig.6 Eukaryotic microbial community structure component map

丰度极低的部分合并为 others 在图中显示; S1、S2、S3、S4: 4 个发育阶段藻结皮样品

芽孢杆菌、蓝细菌等产生的胞外多糖粘结土壤颗粒, 开启了藻结皮的形成和发育过程。随着藻结皮的发育, 结皮层微生物生物量不断增加, 至藻结皮发育后期, 丝状蓝细菌和真菌菌丝体的捆绑作用进一步促进了结皮厚度的增加和结构的形成, 是藻结皮后期发育的重要原因<sup>[3]</sup>。随着藻结皮发育阶段的推进, 结皮厚度增加, 土壤中的营养物质不断积累, 持水性增高, 土壤微生境有利于微生物的生长和繁殖, 结皮层微生物的数量也不断增加, 以土壤核酸含量所表征的土壤微生物生物量增加近 1.5 倍, 二者之间表现出相互促进的关系。

贺兰山东麓荒漠藻结皮发育过程中, 结皮层微生物在丰度明显增加的同时, 其多样性与群落结构也发生着相应的变化, 其中原核微生物群落演替现象尤为明显。原核微生物的多样性在藻结皮发育过程中呈现先降低、再升高的趋势, 这可能是由于在发育中期作为优势类群的蓝细菌大量繁殖, 抑制了其他原核微生物的生长, 但在藻结皮发育成熟期, 蓝细菌光合作用和固氮作用使结皮层有机质和氮含量增加, 促进了细菌的生长, 结皮层原核微生物表现出了较高的多样性。从群落组成来看, 尽管蓝细菌的相对丰度在藻结皮发育过程中发生着变化, 但这类自养微生物在各发育阶段藻结皮样品中始终占有较大比例, 与古尔班通古特沙漠、柴达木盆地、腾格里沙漠、科尔沁沙地、库布齐沙漠等地 BSC 中微生物群落结构研究结果一致<sup>[5, 26-30]</sup>。本地区藻结皮中优势蓝

细菌包括拟色球藻属 (*Chroococcidiopsis*)、聚球藻属 (*Synechococcus*)、斯塔尼尔氏菌属 (*Stanieria*)、集胞藻属 (*Synechocystis*)、发毛针藻属 (*Crinalium*), 与上述已报道的 BSC 中蓝细菌组成有较大差异, 说明 BSC 中优势微生物类群及其演替具有地区特异性。研究发现, 结皮层厚度、总氮含量和有机质含量是影响结皮层微生物群

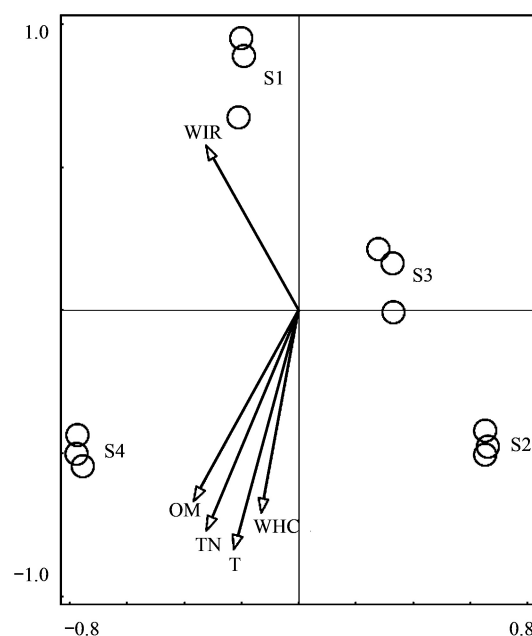


图7 4 个发育阶段藻结皮样品原核微生物群落与结皮理化性质的冗余分析

Fig.7 RDA for physicochemical properties of 4 development stages algal crust samples and prokaryotic microbial community

S1、S2、S3、S4: 4 个发育阶段藻结皮样品; T: 结皮层厚度 Crust thickness; TN: 总氮 Total nitrogen; OM: 有机质 Organic matter; WIR: 水分入渗速率 Water infiltration rate; WHC: 最大持水量 Maximum water holding capacity

落组成最重要的环境因子,这与吕星宇和张志山<sup>[31]</sup>对沙坡头固沙植被区土壤微生物的研究结果一致。藻结皮发育过程中原核微生物群落结构变化较大,而真核微生物群落结构基本稳定,这既反映了原核微生物对环境条件变化的敏感性,也说明了藻结皮发育过程中原核微生物在结皮理化性质变化方面发挥了更大的作用。

#### 4 结论

贺兰山东麓藻结皮中主要的原核微生物类群分布于 26 个纲、82 个属。原核微生物中蓝细菌纲在各个发育阶段的藻结皮中都是优势微生物类群,Actinobacteria (放线菌纲)、Chloroplast、Alphaproteobacteria (变形菌纲)、Bacilli (芽孢杆菌纲)也是影响本地区藻结皮结构与功能的重要原核微生物类群。本地区藻结皮中原核微生物无种属分类信息和未培养的占较大的比例,其总体相对丰度在四个发育阶段的藻结皮中均超过了 50%。主要真核微生物类群分布于 13 个纲、14 个属,真核微生物主要是子囊菌,担子菌在形成期藻结皮样品中丰度较高,但在藻结皮发育过程中丰度迅速下降。实验区藻结皮中真核微生物尚未确定种属分类的占大部分,在各个发育阶段的藻结皮样品中其相对丰度均占 70% 以上。实验区各发育阶段藻结皮样品中均未检测到真核微藻。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Elbert W, Weber B, Büdel B, Andreae M O, Pöschl U. Microbiotic crusts on soil, rock and plants; neglected major players in the global cycles of carbon and nitrogen? Biogeosciences Discussions, 2009, 6(4): 6983-7015.
- [ 2 ] 吴丽,陈晓国,张高科,兰书斌,张德禄,胡春香. 人工生物结皮的发育演替及表土持水特性研究. 环境科学, 2014, 35(3): 1138-1143.
- [ 3 ] 李新荣,谭会娟,回嵘,赵洋,黄磊,贾荣亮,宋光. 中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究. 科学通报, 2018, 63(23): 2320-2334.
- [ 4 ] Hu C X, Zhang D L, Liu Y D. Research progress on algae of the microbial crusts in arid and semiarid regions. Progress in Natural Science, 2004, 14(4): 289-295.
- [ 5 ] Li X R, Xiao H L, Zhang J G, Wang X P. Long-term ecosystem effects of sand-binding vegetation in the Tengger Desert, Northern China. Restoration Ecology, 2004, 12(3): 376-390.
- [ 6 ] 丛立双,刘惠荣,王瑞刚,冯福应,陶羽. 浑善达克沙地生物土壤结皮细菌群落特征. 内蒙古农业大学学报, 2010, 31(3): 168-172.
- [ 7 ] 兰书斌,胡春香,饶本强,吴丽,张德禄,刘永定. 人工藻结皮形成过程中表土非降雨型水分吸收的变化情况. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(8): 751-757.
- [ 8 ] Liu L C, Li S Z, Duan Z H, Wang T, Zhang Z S, Li X R. Effects of microbiotic crusts on dew deposition in the restored vegetation area at Shapotou, northwest China. Journal of Hydrology, 2006, 328(1/2): 331-337.
- [ 9 ] Housman D C, Powers H H, Collins A D, Belnap J. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. Journal of Arid Environments, 2006, 66(4): 620-634.
- [ 10 ] 吴楠,王红玲,张静,梁少民,聂华丽,张元明. 古尔班通古特沙漠生物结皮中微生物分布的时空差异. 科学通报, 2006, 51(S1): 100-107.
- [ 11 ] 吴永胜,哈斯,李双权,刘怀泉. 毛乌素沙地南缘沙丘生物结皮中微生物分布特征. 生态学杂志, 2010, 29(8): 1624-1628.
- [ 12 ] Zhang Y M. The microstructure and formation of biological soil crusts in their early developmental stage. Chinese Science Bulletin, 2005, 50(2): 117-121.
- [ 13 ] 胡春香,张斌才,马红樱,刘永定,张德禄. 兰州北山生物结皮中陆生藻种类组成与群落结构. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2003, 39(1): 59-63.

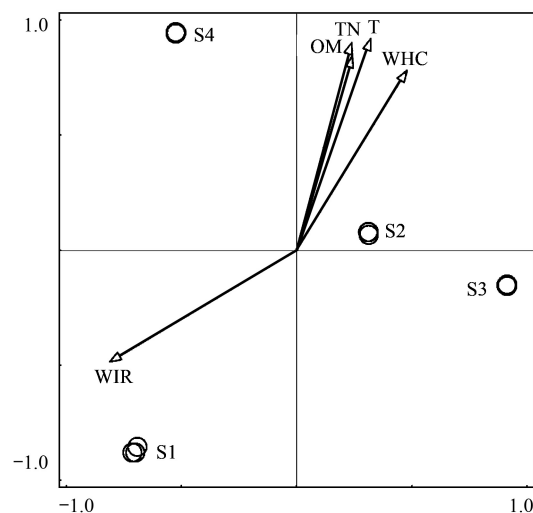


图 8 4 个发育阶段藻结皮样品真核微生物群落与结皮理化性质的冗余分析

Fig.8 RDA for physicochemical properties of 4 development stages algal crust samples and eukaryotic microbial community

- [14] 邵玉琴, 赵吉, 包青海, 刘新民, 雍世鹏, 廖仰南. 沙坡头固定沙丘结皮层的微生物区系动态. 中国沙漠, 2002, 22(3): 298-303.
- [15] 吴丽, 张高科, 陈晓国, 兰书斌, 张德禄, 胡春香. 生物结皮的发育演替与微生物生物量变化. 环境科学, 2014, 35(4): 1479-1485.
- [16] 吴楠, 潘伯荣, 张元明. 土壤微生物在生物结皮形成中的作用及生态学意义. 干旱区研究, 2004, 21(4): 444-450.
- [17] 张威, 章高森, 刘光琇, 王鹭, 董小培, 岳君, 李新荣, 安黎哲. 腾格里沙漠东南缘可培养微生物群落数量与结构特征. 生态学报, 2012, 32(2): 567-577.
- [18] Berkeley A, Thomas A D, Dougill A J. Cyanobacterial soil crusts and woody shrub canopies in Kalahari rangelands. African Journal of Ecology, 2005, 43(2): 137-145.
- [19] Grishkan I, Jia R L, Kidron G J, Li X R. Cultivable microfungus communities inhabiting biological soil crusts in the Tengger Desert, China. Pedosphere, 2015, 25(3): 351-363.
- [20] Liu L C, Liu Y B, Hui R, Xie M. Recovery of microbial community structure of biological soil crusts in successional stages of shapotou desert revegetation, northwest china. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 107: 125-128.
- [21] Liu L C, Liu Y B, Zhang P, Song G, Hui R, Wang Z R, Wang J. Development of bacterial communities in biological soil crusts along a revegetation Chronosequence in the Tengger Desert, northwest China. Biogeosciences, 2017, 14(16): 3801-3814.
- [22] Liu Y M, Li X R, Xing Z S, Zhao X, Pan Y X. Responses of soil microbial biomass and community composition to biological soil crusts in the revegetated areas of the Tengger Desert. Applied Soil Ecology, 2013, 65: 52-59.
- [23] 陈青, 赵辉, 徐春燕, 苏建宇. 贺兰山东麓荒漠微生物结皮发育过程研究. 生态科学, 2016, 35(2): 8-12.
- [24] 李振国, 卢军, 王国祥, 葛绪广. 分光光度法测定浮游植物叶绿素 a 的比较研究. 中国环境监测, 2006, 22(2): 21-23.
- [25] 陈小红, 段争虎. 我国干旱沙漠地区不同类型土壤结皮的理化性质研究. 干旱区资源与环境, 2008, 22(9): 134-138.
- [26] Hu C X, Zhang D L, Huang Z B, Liu Y D. The vertical microdistribution of cyanobacteria and green algae within desert crusts and the development of the algal crusts. Plant and Soil, 2003, 257(1): 97-111.
- [27] 洪英, 李尧英. 柴达木盆地荒漠土壤蓝藻群落的初步研究[J]. 植物学报, 1992, 34(3): 161-168.
- [28] Zhang B C, Li R H, Xiao P, Su Y G, Zhang Y M. Cyanobacterial composition and spatial distribution based on pyrosequencing data in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China. Journal of Basic Microbiology, 2016, 56(3): 308-320.
- [29] Zhang B C, Zhang Y M, Zhao J C, Wu N, Chen R Y, Zhang J. Microalgal species variation at different successional stages in biological soil crusts of the Gurbantunggut Desert, Northwestern China. Biology and Fertility of Soils, 2009, 45(5): 539-547.
- [30] Zhang B C, Zhang Y M, Downing A, Niu Y L. Distribution and composition of cyanobacteria and microalgae associated with biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, China. Arid Land Research and Management, 2011, 25(3): 275-293.
- [31] 吕星宇, 张志山. 固沙植被区土壤质地与土壤微生物数量的关系. 中国沙漠, 2019. (2019-01-18). <http://www.cnki.net/KCMS/detail/62.1070.p.20190116.1139.004.html>.