

DOI: 10.20103/j.stxb.202304090716

李凯凯, 张丙昌, 赵康, 张雅丽, 刘燕晋. 毛乌素沙地固碳功能菌群随生物结皮发育阶段的演变特征. 生态学报, 2024, 44(3): 1177-1190.

Li K K, Zhang B C, Zhao K, Zhang Y L, Liu Y J. Succession of carbon-fixing microbial community in different stages of biological soil crusts in the Mu Us Sandy Land. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1177-1190.

毛乌素沙地固碳功能菌群随生物结皮发育阶段的演变特征

李凯凯^{1,3}, 张丙昌^{1,3,*}, 赵 康^{2,3}, 张雅丽^{1,3}, 刘燕晋^{1,3}

1 山西师范大学地理科学学院, 太原 030031

2 山西师范大学生命科学学院, 太原 030031

3 山西师范大学黄河中游生态环境研究中心, 太原 030031

摘要: 生物结皮是干旱区生态系统光合固碳的重要贡献者, 固碳功能菌是生物结皮碳固定过程中的关键功能群, 而毛乌素沙地生物结皮有关固碳功能菌群多样性的研究未见详细报道。通过 qPCR 和高通量测序, 研究了毛乌素沙地固碳功能菌基因丰度、群落多样性在生物结皮发育过程中的演变规律及其关键环境因子。结果表明, form IAB、IC 和 ID 的基因丰度均随生物结皮发育呈升高趋势, 在地衣结皮最高, 在藓结皮又明显降低; form IAB 的 Chao1 和 form IC 的 Shannon 指数随生物结皮演替呈显著上升趋势, 而 form IC 和 ID 的 Chao1 则在藻结皮达到峰值。物种组成上, IAB 型固碳功能菌以蓝藻门的颤藻目占优势, 其相对丰度在藻结皮最高, 随生物结皮演替逐渐降低; IC 型固碳功能菌在裸沙中以土壤红杆菌目为主, 而在三种生物结皮中以生丝微菌目、亚硝化单胞菌目和红螺菌目占优势; ID 型固碳功能菌则以硅藻门的舟形藻目占优势, 其丰度在裸沙中最高。IAB 和 IC 型固碳功能菌群结构在藻结皮和地衣结皮类似, 而与裸沙和藓结皮差异显著, 裸沙与藓结皮亦具显著差异。生物结皮演替过程中生物类群和土壤理化特征的改变为固碳功能菌提供了不同的生态位, 土壤总有机碳、全氮、铵态氮、全磷、速效磷和 pH 对固碳功能菌群进行综合调控, 通过对固碳功能菌的筛选作用, 最终改变固碳功能菌群组成和结构。为深入理解荒漠生态系统生物结皮的光合固碳功能的微生物学机制提供了理论支撑。

关键词: 生物结皮; 固碳功能菌; 群落多样性; 环境因素; 毛乌素沙地

Succession of carbon-fixing microbial community in different stages of biological soil crusts in the Mu Us Sandy Land

LI Kaikai^{1,3}, ZHANG Bingchang^{1,3,*}, ZHAO Kang^{2,3}, ZHANG Yali^{1,3}, LIU Yanjin^{1,3}

1 School of Geographical Science, Shanxi Normal University, Taiyuan 030031, China

2 School of Biological Science, Shanxi Normal University, Taiyuan 030031, China

3 Research Center of Ecological Environment in the Middle Reaches of the Yellow River, Shanxi Normal University, Taiyuan 030031, China

Abstract: Biological soil crusts (BSCs) are key contributor of carbon sequestration of arid land ecosystem. Carbon-fixing microbes are the critical functional groups in the carbon sequestration in biological soil crusts. However, the detailed research on carbon-fixing microbial diversity of BSCs in Mu Us Sandy Land was not reported. To explore the variation of the abundance and community diversity of autotrophs in the succession of biological soil crusts, qPCR and Micseq sequencing were performed for the samples from Mu Us Sandy Land. The key environmental factors driving carbon-fixing microbial community were also explored. The results indicated that the abundance of form IAB, IC and ID gene increased with the

基金项目: 国家自然科学基金 (42271067, U2003214)

收稿日期: 2023-04-09; 网络出版日期: 2023-11-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 20170031@sxnu.edu.cn

development of BSCs and reached the highest in lichen crusts, then decreased clearly in moss crusts. Chao1 of form IAB and Shannon index of form IC showed the increasing trends with the succession of BSCs, whereas Chao1 of form IC and ID reached the highest in algal crusts. In terms of species composition, IAB-type autotrophic microbes were dominated by Oscillatoriales of Cyanobacteria, their relative abundance reached the highest in algal crusts and gradually decreased with the succession of BSCs. In the bare sand, IC type autotrophic microbes were dominated by Solirubrobacterales, Hyphomicrobiales, Nitrosomonadales and Rhodospirillales were dominated in BSCs. Naviculales of Bacillariophyta dominated the ID type microbes, and their abundance reached the highest in bare sand. The community structure of IAB and IC type autotrophic microbes were similar in algal crusts and lichen crusts, but significantly different from that in bare sand and moss crusts, which also had significant differences. The variations of biological groups and soil physicochemical properties provided different microhabitats (niches) for autotrophs. The total organic carbon, total nitrogen, ammonium nitrogen, total phosphorus, available phosphorus, and pH regulated autotrophic microbial communities comprehensively. Through the screening of carbon-fixing microbes, the community composition and structure were finally changed. The study provides new evidences in understanding microbial mechanisms of carbon sequestration of BSCs in desert ecosystems.

Key Words: biological soil crusts; carbon-fixing microbes; community diversity; environmental factors; Mu Us Sandy Land

生物土壤结皮(简称生物结皮)是荒漠生态系统的重要景观,它们是由隐花植物如蓝藻、细菌、真核藻类、真菌、地衣、苔藓等通过菌丝体、假根和分泌物与土壤表层颗粒胶结而成的一种有机复合物^[1-2]。生物结皮大约覆盖了地球陆地生态系统表面积的 12%,在干旱区的覆盖度更是高达 70% 以上^[3-4]。生物结皮在防风固沙、提高土壤养分、保持土壤水分、促进植被演替等方面发挥着重要生态功能^[5-6]。裸沙是生物结皮形成之前的早期阶段,随着微生物、藻类、地衣和苔藓植物的殖入,逐渐形成生物结皮,根据主要物种组成可将生物结皮分为藻结皮、地衣结皮和藓结皮三个演替阶段^[7]。研究表明,随着生物结皮的演替,其固碳能力急剧增加,演替后期的藻类-地衣混生结皮的年固碳量比以具鞘微鞘藻为优势的藻结皮高 20—30 多倍^[8];Xu 等^[9]发现生物结皮显著提高土壤有机碳含量,其固碳量分别是沙漠和草地的 2.2 倍和 1.3 倍。固碳功能菌是生物结皮光合固碳的关键功能群,它们促进了生物结皮碳、氮、磷等养分的转化,并且调控了微生物的群落组成与代谢过程。

固碳功能菌主要通过卡尔文循环固定 CO₂, 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(*RubisCO*)是卡尔文循环的第一步限速酶。Form I 为自然界中 *RuBisCO* 酶最主要的存在形式,而编码 form I *RuBisCO* 酶大亚基的 *cbbL* 基因是研究 Calvin 循环的关键指示基因,它被广泛用作分子标记物来研究环境中固碳功能菌群落多样性及其遗传进化特征^[10-12]。根据 *cbbL* 基因序列差异,form I *cbbL* 基因又可分为 form IAB(蓝细菌),form IC(变形菌、绿弯菌)及 form ID(真核藻类)^[13]。研究表明,青藏高原草地土壤固碳功能菌具有较高的多样性和固碳潜力,主要类群是变形菌和放线菌^[14-16];在农田土壤的研究中发现固碳功能菌数量丰富,其多样性因土地利用方式、耕作方式的不同表现出明显的差异^[17-18]。近些年来干旱半干旱地区生物结皮中的固碳功能菌受到关注,有研究表明生物结皮的不同演替阶段均含有丰富的固碳功能菌,藻结皮中主要是 IAB 型固碳功能菌,如丝状蓝藻和绿藻的种类^[19-20],而地衣结皮中的固碳功能菌主要由变形菌门、放线菌门、蓝细菌门和酸杆菌门组成^[21-22]。Zhao 等也发现古尔班通古特沙漠生物结皮中 form IAB 基因主要存在于微鞘藻属,而含有 form IC 基因的固碳功能菌主要由放线菌和根瘤菌占主导^[23]。

毛乌素沙地作为我国典型半干旱区,生物结皮广泛发育。目前该区域生物结皮微生物方面的研究主要涉及生物结皮细菌、真菌多样性^[24-25],但有关生物结皮固碳功能菌群落的研究未见详细报道。根据生物结皮演替对土壤理化特性的改善以及对土壤微生物群落的影响,本文提出以下科学问题:1)在生物结皮演替过程中,固碳功能菌的丰度和群落多样性如何变化? 2)影响固碳功能菌的关键环境因子是什么? 为此,本研究通过 qPCR 与高通量测序探讨毛乌素沙地固碳功能菌群落在生物结皮演替过程中的变化规律,并进一步解读影响生

物结皮固碳功能菌的关键环境因子,为深入理解毛乌素沙地生物结皮光合固碳的微生物学机制提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

毛乌素沙地位于内蒙古、宁夏、陕西三省交界处(37°31'—39°20'N、107°25'—111°22'E),总面积约为 $4.22 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。毛乌素沙地为中温带半干旱大陆性季风气候,年均气温为 7.6°C ;年均降水量从西北到东南逐渐增加,约为250—400mm,降水主要集中在夏季和秋季;全年蒸发量约为1800—2500mm。研究区土壤以风沙土和灰钙土为主,植被从半湿润的森林到干旱的草原和荒漠,优势种为沙蒿(*Artemisia desertorum*)、红砂(*Reaumuria songarica*)、沙柳(*Salix cheilophila*)、柠条(*Caragana korshinskii*)等。该地区生物结皮发育良好,主要有藻结皮、地衣结皮和藓结皮。藻结皮多出现在灌丛间,优势种为具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)、念珠藻(*Nostoc commune*)^[26];地衣结皮的优势种是坚韧胶衣(*Collema tenax*)^[27],藓结皮多分布在灌丛下,以真藓属(*Bryum argenteum*)为主^[26]。

1.2 样品采集与处理

2021年7月在毛乌素沙地腹地选取生物结皮类型齐全的区域作为研究样地(38°42'N、110°4'E),在样地中设置3个20m×20m的大样方(样方之间距离50m),在每个大样方中随机选取裸沙和不同生物结皮类型(藻结皮、地衣结皮、藓结皮),每种类型选取2个1m×1m的小样方,用采样铲采集裸沙(0—2cm)和能够自然剥离的生物结皮层样品(不同结皮类型其厚度亦不同,藻结皮约2—5mm,地衣结皮10mm左右,藓结皮约10—20mm),3个大样方每种生物结皮或裸沙共收集6个重复样品,最终得到24份样品。为避免样品之间的交叉污染,取样前,用酒精擦拭采样铲。样品取出后分别装入不同的无菌封口袋中,并尽快运回实验室。每份样品平均分为2个分样,一份自然风干,用来测定土壤理化特性;一份置于-80℃冰箱内保存,用来进行分子分析。

1.3 土壤理化因子测定

土壤pH用pH计测定;总有机碳(Total organic carbon, TOC)采用重铬酸钾—外加热法;全氮(Total nitrogen, TN)采用凯氏定氮法;铵态氮(Ammonium nitrogen, $\text{NH}_4^+\text{-N}$)和硝态氮(Nitrate nitrogen, NO_3^-)采用2MKCl浸提法(5:1)浸提,提取液用流动分析仪测定;用磷钼蓝比色法测定全磷(Total phosphorous, TP);用钼锑抗比色法测定有效磷(Available phosphorous, AP)。

1.4 土壤DNA提取、qPCR与高通量测序

所有DNA样品均采用SPINeasy DNA提取试剂盒(MP Biomedicals LLC, USA)提取,结皮样品称取1g,裸沙样品称取2g,操作过程完全按照说明书进行。提取的DNA样品采用Nanodrop 2000测定浓度和纯度后储存在-80℃冰箱。经检测,24份样品中,DNA质量合格的样品有19份(裸沙4份,三种结皮类型各5份)。

采用实时荧光定量PCR方法检测样品中的固碳功能菌(IAB、IC、ID)基因丰度,qPCR扩增条件及引物序列详见表1,引物由上海生工有限公司合成。定量PCR 10μL反应体系包括:SsoFast Eva Green® Supermix 5μL,前后引物各0.5μL,1μL浓度稀释到10ng/μL的DNA模板,ddH₂O 3μL。

表1 引物序列及qPCR反应程序

Table 1 Primers and qPCR reaction procedures

<i>CbbL</i> 基因 <i>CbbL</i> gene	引物名称 Primer name	引物序列 Primer sequence	qPCR 扩增程序 qPCR cycling conditions
IAB	IAB-F	TCIGCITGRAACTAYGCTCG ^[28]	95℃ 5min, 35 循环 (95℃ 30s, 54℃ 45s, 72℃ 30s), 72℃ 7 min
	IAB-R	GGCATRTGCCAIACTGRAT ^[28]	
IC	IC-F	GAACATCAAYTCKCAGCCCTT ^[29]	95℃ 5min, 35 循环 (95℃ 30s, 63℃ 30s, 72℃ 30s), 72℃ 7 min
	IC-R	TGGTGCATCTGVCCGGCCTG ^[29]	
ID	ID-F	GATGATGARAAYATTAACCT ^[30]	95℃ 5min, 35 循环 (95℃ 30s, 50℃ 40s, 72℃ 30s), 72℃ 7 min
	ID-R	ATTTGDCACAGTGDATAACCA ^[30]	

本研究的测序由上海凌恩生物科技有限公司进行,首先对 IAB、IC、ID 三种固碳基因进行 PCR 扩增,引物序列和扩增条件同上,扩增体系为:5×FastPfu Buffer 4μL,2.5 mM dNTPs 2μL,前后引物各 0.8μL, FastPfu Polymerase 0.4μL,补 ddH₂O 至 20μL。然后构建 PacBio 测序文库,并在 PacBio Sequel II 平台上对浓度稀释到 10ng/μL 的 DNA 样品进行测序,测序长度分别为 IAB,625bp;IC,552bp;ID,554bp。在测序中,其中一份裸沙样品的 form IAB 和 ID 基因、两份藓结皮样品的 form ID 基因均无测序数据,未统计在内。

1.5 生物信息学分析

PacBio 数据下机后,利用仪器自带的 SMRTLINK (v9),获得一致性 CCS 序列 (circular consensus sequencing),CCS 序列的准确性达到 QV20(99%准确率)水平。原始 reads 通过 SMRT Portal 处理,以筛选序列的长度和质量。通过去除 barcode、引物序列、嵌合体 and 包含 10 个连续相同碱基的序列,获取符合要求的序列。使用 UPARSE 将 OTU 按照 98.65%的相似性阈值聚类,并使用 UCHIME 鉴定并去除嵌合序列。将各样品序列抽平到同一深度,分别得到每个样品 form IAB 11844 条序列, form IC 13242 条序列,form ID 10663 条序列;利用 RDP Classifier (<http://rdp.cme.msu.edu/>) 和 Silva (SSU132) 数据库分析每个 IAB、IC 和 ID 基因序列的系统发育关系(置信度阈值为 70%),并进行物种注释。采用单因子方差分析和多重比较 (LSD) 检验土壤理化特性、form IAB、IC、ID 基因丰度、固碳功能菌 α-多样性和物种组成在生物结皮不同演替阶段间的差异显著性,并采用 Origin2019b 软件作图。Phylum (门)、Order (目) 和 Genus (属) 分类水平上各样品的固碳功能菌群落组成用 R4.2.2 软件 Microeco 包分析。通过冗余分析比较固碳功能菌群落结构差异,采用 PERMANOVA 检验群落组间差异显著性,并通过 Mantel test 检验固碳功能菌群落与环境因子相关性的显著性。

2 结果与分析

2.1 土壤理化特征

裸沙阶段的土壤养分含量很低,土壤 TOC、总 N 和总 P 含量仅为(0.761±0.094)g/kg、(0.064±0.015)g/kg 和(0.077±0.009)g/kg;随着生物结皮的演替,土壤全碳 (TOC)、全氮 (TN) 和有效磷 (AP) 呈现显著的上升趋势 ($P<0.05$),在藓结皮达到峰值;全磷 (TP)、铵态氮 (NH₄⁺-N) 和 pH 则在地衣结皮达到峰值,在藓结皮阶段又呈下降趋势 (表 2)。

表 2 土壤理化特性

Table 2 Physical and chemical properties of soil

环境因子 Environmental factor	裸沙 Bare sand	藻结皮 Algal crusts	地衣结皮 Lichen crusts	藓结皮 Moss crusts
有效磷 AP Available phosphorous	1.428±0.110d	2.347±0.102c	2.870±0.129b	3.977±0.167a
全磷 TP Total phosphorous	0.077±0.009d	0.427±0.042c	0.638±0.016a	0.512±0.014b
全氮 TN Total nitrogen	0.064±0.015d	0.257±0.030c	0.430±0.016b	0.522±0.031a
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N Nitrate nitrogen	0.006±0.001b	0.011±0.001a	0.007±0.001b	0.013±0.001a
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N Ammonium nitrogen	0.003±0.002b	0.018±0.002a	0.019±0.002a	0.012±0.002a
总有机碳 TOC Total organic carbon	0.761±0.094c	6.645±0.847b	10.916±0.546b	25.344±3.070a
pH	6.273±0.135b	6.778±0.071a	6.678±0.022a	6.432±0.042b

不同小写字母表示同一土壤理化性质指标在生物结皮演替各阶段的差异显著 ($P<0.05$)

2.2 功能基因丰度和 α-多样性

毛乌素沙地生物结皮固碳功能菌中,form IC 基因丰度最高,form IAB 丰度次之,form ID 丰度最低 (图 1)。Form IAB 基因丰度随结皮演替先上升后下降,从裸沙到藻结皮有所升高,在地衣结皮达到峰值 (1.26×10^8 拷贝数/g),显著高于其它演替阶段 ($P<0.05$),而在藓结皮中又显著降低。Form IC *cbhL* 基因丰度在 10^6 拷贝数/g 到 10^8 拷贝数/g 之间,且随生物结皮演替的变化趋势与 form IAB 一致,地衣结皮中 form IC 基因丰度最高。

Form ID 基因丰度在结皮各演替阶段均无明显差异 ($P > 0.05$)。

随着生物结皮演替, form IAB 的 Chao1 指数逐渐升高,在藓结皮达到最高,地衣结皮和藻结皮次之,裸沙最低(图 2);Shannon 指数则无显著差异(图 2)。Form IC 的 Chao1 指数随生物结皮发育呈现出先上升后下降的趋势,在藻结皮中最高,显著高于裸沙和藓结皮阶段 ($P < 0.05$);而 Shannon 指数在裸沙阶段最低,在藻结皮、地衣结皮和藓结皮呈升高趋势,但差异不显著 ($P > 0.05$)。Form ID 的 Chao1 在藻结皮中最高,裸沙和藓结皮次之,地衣结皮最低;Shannon 指数在生物结皮不同演替阶段无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.3 固碳功能菌物种组成

在门水平上, IAB、IC 和 ID 型固碳功能菌的优势类群是蓝藻门(Cyanobacteria),变形菌门(Proteobacteria)、放线菌门(Actinobacteria)、绿藻门(Chlorophyta)和硅藻门(Bacillariophyta)(图 3),它们的相对丰度在生物结皮不同阶段具有明显的变化规律。蓝藻门在 IAB 型微生物中占据主导地位,其在裸沙中的相对丰度明显低于生物结皮样品中的丰度。IC 型固碳功能菌主要是变形菌门和放线菌门,变形菌门的相对丰度在藓结皮最高,藻结皮和地衣结皮次之,裸沙阶段最低;放线菌门的丰度在裸沙最高,在藻结皮、地衣结皮和藓结皮的丰度较低。ID 型固碳功能菌中,硅藻门的相对丰度在裸沙中最高(94.28%),地衣结皮最低。

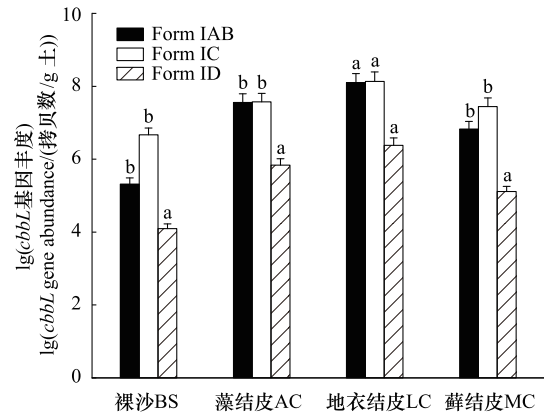


图 1 *cbbL* 基因丰度随生物结皮演替的变化

Fig.1 Changes in the abundance of *cbbL* gene with the succession of biological soil crusts

BS:裸沙 Bare sand; AC:藻结皮 Algal crusts; LC:地衣结皮 Lichen crusts; MC:藓结皮 Moss crusts;不同字母表示同种 *cbbL* 基因丰度在生物结皮演替各阶段的差异显著 ($P < 0.05$)

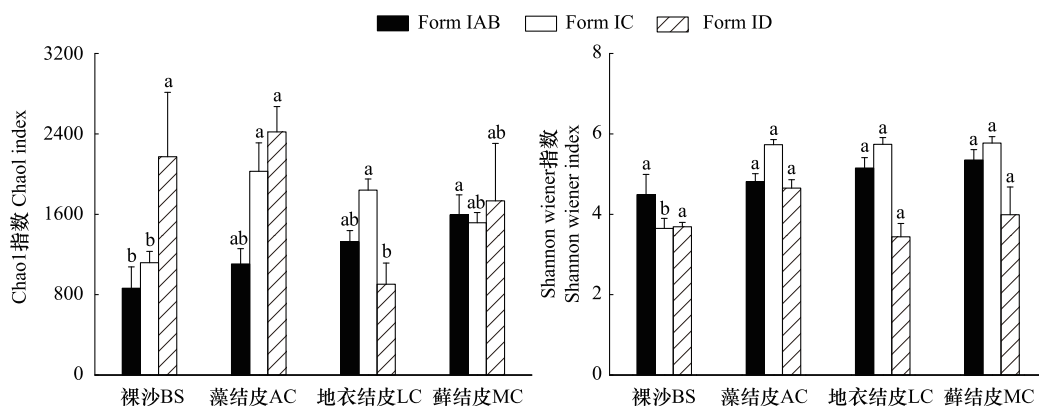


图 2 *cbbL* 基因 α -多样性随生物结皮演替的变化

Fig.2 Changes in the α -diversity of *cbbL* gene with the succession of biological soil crusts

不同字母表示同种 *cbbL* 基因 α -多样性在生物结皮演替各阶段的差异显著 ($P < 0.05$)

在目水平上, IAB 型固碳功能菌的主要优势类群是颤藻目(Oscillatoriales),其次是聚球藻目(Synechococcales)其相对丰度在裸沙、藻结皮、地衣结皮和藓结皮分别为(3.31%、11.66%、13.59%、25.16%)。此外生丝微菌目(Hyphomicrobiales)、Chroococcidiopsidales、念珠藻目(Nostocales)的相对丰度分别在裸沙、藻结皮和藓结皮的相对丰度较高(图 4)。IC 型固碳功能菌在裸沙中物种单一,主要有土壤红杆菌目(Solirubrobacterales)、Gaiellales、颤藻目;在藻结皮、地衣结皮和藓结皮中,土壤红杆菌目的相对丰度明显下降,生丝微菌目、亚硝化单胞菌目(Nitrosomonadales)、红螺菌目(Rhodospirillales)明显升高,伯克氏菌目(Burkholderiales)在藻结皮的丰度明显高于其它结皮类型。另外,未知种类在生物结皮中亦占较高比例

(20%—30%)。舟形藻目(Naviculales)是ID型固碳功能菌中最占优势的类群,它们在裸地中的相对丰度最高,藓结皮和藻结皮居中,地衣结皮最低;桥弯藻目(Cymbellales)在裸地和藻结皮属第二优势类群;此外地衣结皮中聚球藻目、柄球藻目(Mischococcales)、颤藻目和卡盾藻目(Chattonellales)的优势度也相对较高。

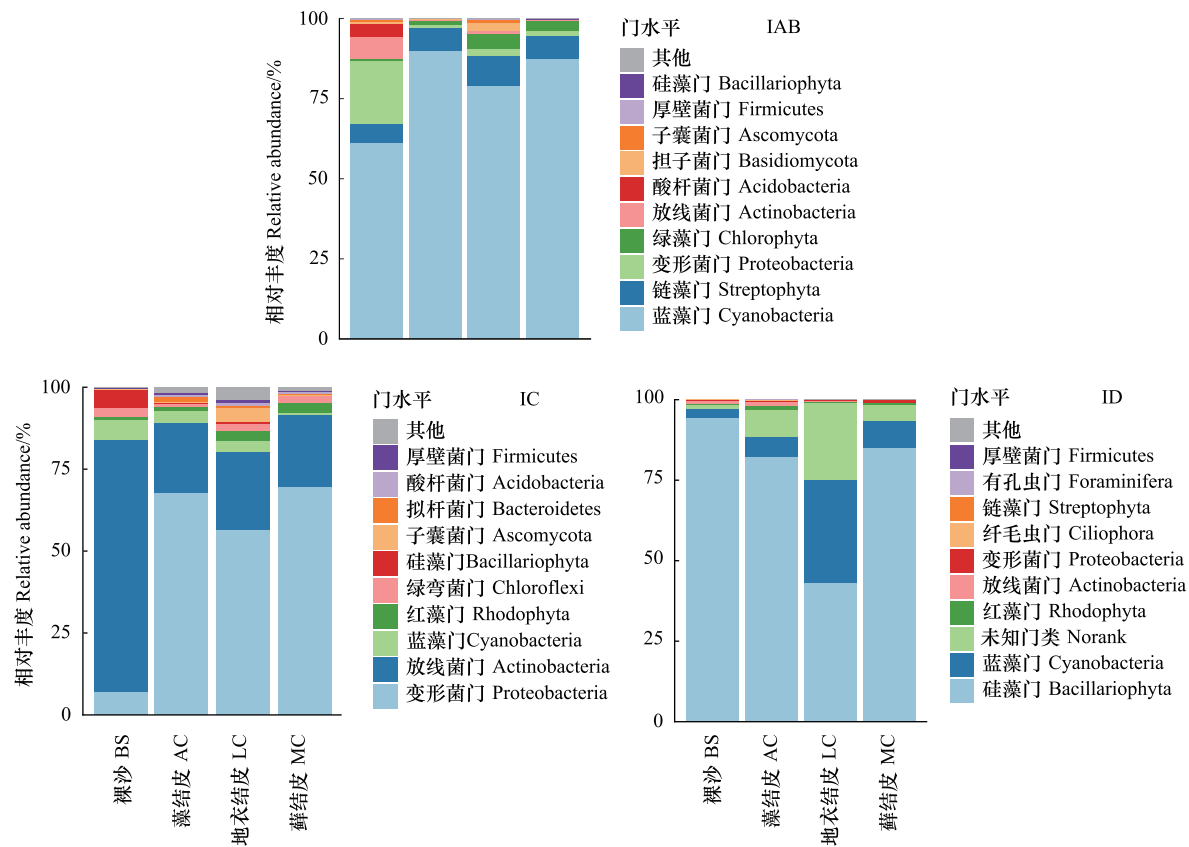


图3 门水平上不同生物结皮固碳功能菌相对丰度

Fig.3 Relative abundance of carbon-fixing microbes in different biological soil crusts at phylum level

在属水平,裸沙中IAB型固碳功能菌的优势属是发毛针藻属(*Crinalium*)、硝化菌属(*Nitrobacter*)、微枝形杆菌属(*Microvirga*)、微鞘藻属(*Microcoleus*)。在藻结皮、地衣结皮和藓结皮中,微鞘藻属和浮丝藻属(*Planktothrix*)均是典型的优势属,但它们的相对丰度在不同生物结皮类型中有明显的变化,如微鞘藻的相对丰度在藻结皮-地衣结皮-藓结皮的演替过程中呈下降趋势,而浮丝藻呈上升趋势;除此以外,拟甲色球藻属(*Chroococcidiopsis*)在藻结皮,细鞘丝藻(*Leptolyngbya*)和束藻属(*Symploca*)在地衣结皮,细鞘丝藻和 *Stenomitos* 在藓结皮占明显优势(表3)。IC型固碳功能菌在裸沙中以土壤红杆菌属(*Solirubrobacter*)占绝对优势,亚硝化螺菌属(*Nitrosospira*)在藻结皮、地衣结皮和藓结皮中均为第一优势属,*Gaiella* 在以上三种生物结皮中亦占明显优势,但相对丰度明显低于亚硝化螺菌属。除此以外,土壤红杆菌属、中慢生根瘤菌属(*Mesorhizobium*)在藻结皮中也占一定的优势。羽纹藻属(*Pinnularia*)是ID型固碳功能菌的第一优势属,在藓结皮的丰度最高,裸沙和藻结皮次之,地衣结皮最低;而对纹藻属(*Biremis*)的相对丰度随结皮演替逐渐降低。

2.4 影响固碳功能菌群落的关键环境因子

固碳功能菌群落在生物结皮不同演替阶段均具有明显的差异,藻结皮和地衣结皮之间IAB和IC型固碳功能菌群落无明显分离,表示其群落结构类似,但与裸沙、藓结皮有明显的分离,表明其群落差异较明显(图5)。PERMANOVA分析进一步揭示,IAB型固碳功能菌群落在裸沙与地衣结皮和藓结皮、藻结皮与藓结皮之间均有显著差异($P<0.05$),裸沙与藻结皮、藻结皮与地衣结皮、地衣结皮与藓结皮之间的群落差异不显著($P>0.05$)(表4)。IC型固碳功能菌在裸沙与藻结皮和藓结皮、藻结皮与藓结皮间表现出极显著的群落差异

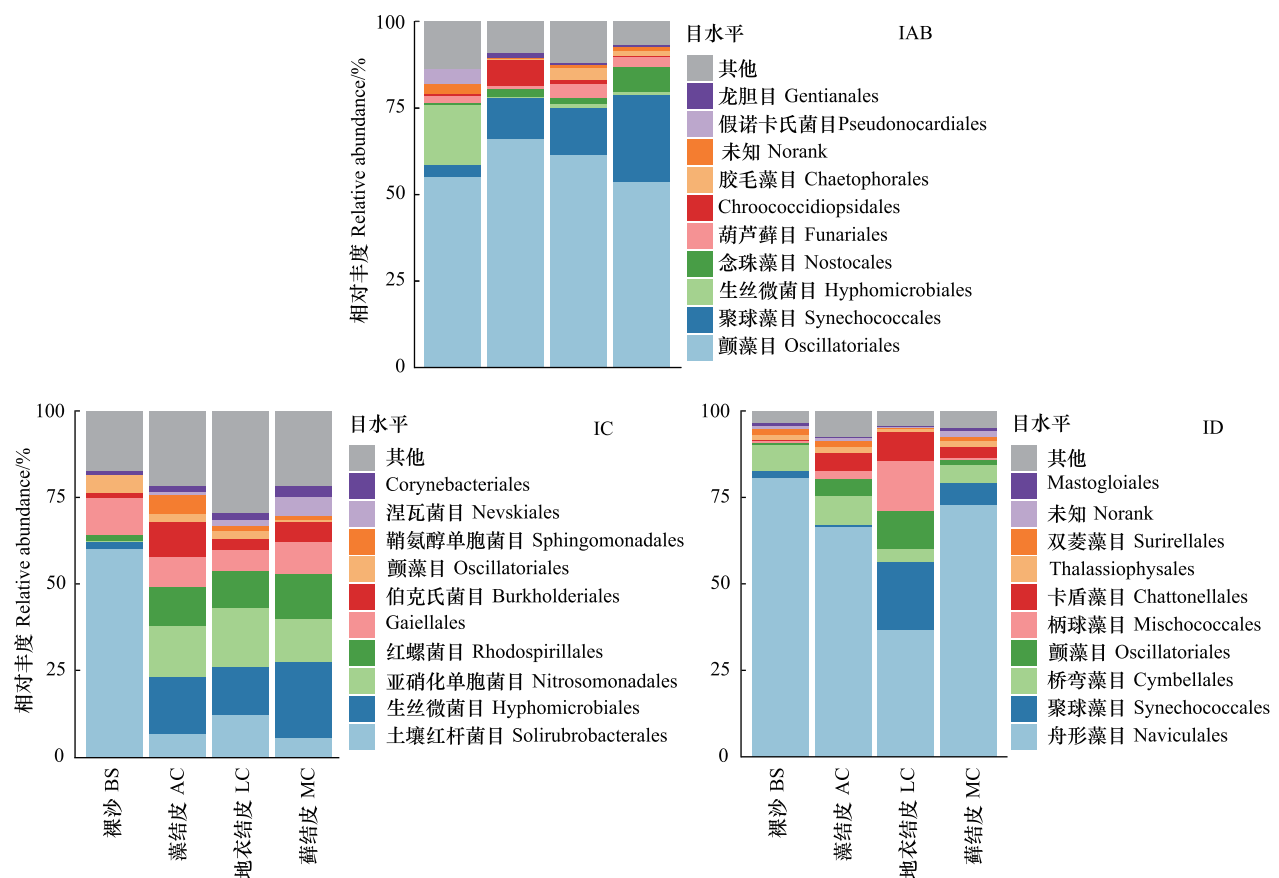


图 4 目水平上不同生物结皮固碳功能菌相对丰度
Fig.4 Relative abundance of carbon-fixing microbes in different biological soil crusts at order level

($P<0.01$),裸沙与地衣结皮之间也具有显著差异($P<0.05$)。此外,ID 型固碳功能菌群落在生物结皮演替各阶段之间无显著差异($P>0.05$)。

表 3 属水平上不同生物结皮固碳功能菌相对丰度

Table 3 Relative abundance of carbon-fixing microbes in different biological soil crusts at genus level				
属名 Genus name	裸沙 Bare soil	藻结皮 Algal crusts	地衣结皮 Lichen crusts	藓结皮 Moss crusts
IAB Group				
微鞘藻属 <i>Microcoleus</i>	0.079±0.072c	0.347±0.054a	0.250±0.032ab	0.138±0.037bc
浮丝藻属 <i>Planktothrix</i>	0.011±0.009b	0.151±0.049ab	0.164±0.043a	0.211±0.050a
发毛针藻属 <i>Crinalium</i>	0.405±0.074a	0.023±0.008b	0.012±0.009b	0.020±0.009b
细鞘丝藻属 <i>Leptolyngbya</i>	0.008±0.008b	0.035±0.009ab	0.068±0.006ab	0.081±0.032a
席藻属 <i>Phormidium</i>	0.007±0.004c	0.014±0.002bc	0.053±0.014a	0.043±0.013ab
束藻属 <i>Symploca</i>	0.007±0.006b	0.016±0.006b	0.065±0.019a	0.024±0.010b
<i>Limnoraphis</i>	0.003±0.003a	0.019±0.012a	0.026±0.017a	0.059±0.024a
立碗藓属 <i>Physcomitrium</i>	0.021±0.021a	0.008±0.007a	0.041±0.016a	0.030±0.020a
拟甲色球藻属 <i>Chroococcidiopsis</i>	0.005±0.004a	0.074±0.056a	0.012±0.002a	0.002±0.001a
<i>Coleofasciculus</i>	0.031±0.020ab	0.053±0.019a	0.014±0.005ab	0.005±0.002b
<i>Stenomitos</i>	0.000±0.000b	0.000±0.000b	0.005±0.002b	0.072±0.009a
<i>Pantalaninema</i>	0.002±0.002a	0.021±0.011a	0.029±0.009a	0.007±0.003a
微枝形杆菌属 <i>Microvirga</i>	0.081±0.081a	0.000±0.000a	0.006±0.004a	0.001±0.001a
硝化菌属 <i>Nitrobacter</i>	0.085±0.024a	0.001±0.001b	0.002±0.001b	0.000±0.000b

续表

属名 Genus name	裸沙 Bare soil	藻结皮 Algal crusts	地衣结皮 Lichen crusts	藓结皮 Moss crusts
<i>Myxacorys</i>	0.000±0.000b	0.009±0.002ab	0.005±0.002ab	0.040±0.020a
念珠藻属 <i>Nostoc</i>	0.001±0.001a	0.003±0.001a	0.004±0.002a	0.042±0.039a
<i>Trichocoleus</i>	0.015±0.007ab	0.029±0.012a	0.003±0.001a	0.003±0.001a
<i>Pycnacronema</i>	0.003±0.003a	0.013±0.005a	0.015±0.004a	0.011±0.004a
<i>Cocciobotrys</i>	0.000±0.000a	0.001±0.001a	0.020±0.018a	0.009±0.005a
假诺卡氏菌属 <i>Pseudonocardia</i>	0.045±0.042a	0.000±0.000b	0.002±0.001b	0.001±0.000b
IC Group				
土壤红杆菌属 <i>Solirubrobacter</i>	0.600±0.070a	0.066±0.020b	0.118±0.031b	0.054±0.011b
亚硝化螺菌属 <i>Nitrosospira</i>	0.003±0.002b	0.139±0.035a	0.157±0.033a	0.112±0.026a
<i>Gaiella</i>	0.108±0.027a	0.088±0.021a	0.059±0.007a	0.093±0.030a
中慢生根瘤菌属 <i>Mesorhizobium</i>	0.003±0.001b	0.065±0.006a	0.042±0.003a	0.054±0.015a
斯科曼氏球菌属 <i>Skermanella</i>	0.004±0.001c	0.071±0.024a	0.055±0.008ab	0.026±0.007bc
慢生根瘤菌属 <i>Bradyrhizobium</i>	0.011±0.003b	0.018±0.003ab	0.017±0.003ab	0.046±0.019a
<i>Acidisphaera</i>	0.004±0.002a	0.011±0.005a	0.025±0.018a	0.036±0.014a
酸铁杆菌属 <i>Acidiferrobacter</i>	0.000±0.000c	0.011±0.002bc	0.023±0.004ab	0.041±0.013a
微鞘藻属 <i>Microcoleus</i>	0.037±0.031a	0.017±0.006a	0.015±0.007a	0.002±0.001a
<i>Sinimarinibacterium</i>	0.000±0.000b	0.005±0.000b	0.014±0.016b	0.044±0.006a
鞘氨醇单胞菌属 <i>Sphingomonas</i>	0.002±0.001b	0.041±0.008a	0.011±0.003b	0.005±0.002b
新草螺菌属 <i>Noviherbaspirillum</i>	0.004±0.001b	0.034±0.013a	0.007±0.002b	0.006±0.001b
类诺卡氏菌属 <i>Nocardioideis</i>	0.034±0.007a	0.008±0.002b	0.007±0.003b	0.004±0.001b
红微菌属 <i>Rhodomicrobium</i>	0.000±0.000a	0.007±0.006a	0.013±0.008a	0.025±0.011a
微枝形杆菌属 <i>Microvirga</i>	0.000±0.000a	0.015±0.002b	0.014±0.002b	0.009±0.002b
颤弯菌属 <i>Oscillochloris</i>	0.005±0.001ab	0.004±0.002b	0.013±0.004a	0.013±0.003a
罗河杆菌属 <i>Rhodanobacter</i>	0.000±0.000b	0.009±0.007ab	0.023±0.011a	0.001±0.001b
红长命菌属 <i>Rubrivivax</i>	0.001±0.001b	0.010±0.002ab	0.005±0.001b	0.018±0.007a
根瘤菌属 <i>Rhizobium</i>	0.001±0.000b	0.008±0.002ab	0.006±0.001b	0.018±0.007a
诺卡菌属 <i>Nocardia</i>	0.004±0.000a	0.007±0.001a	0.008±0.001a	0.014±0.006a
ID Group				
羽纹藻属 <i>Pinnularia</i>	0.508±0.012a	0.350±0.075a	0.206±0.106a	0.552±0.130a
对纹藻属 <i>Biremis</i>	0.186±0.006a	0.174±0.044a	0.132±0.049a	0.087±0.041a
细鞘丝藻属 <i>Leptolyngbya</i>	0.015±0.015a	0.003±0.002a	0.191±0.091a	0.066±0.066a
异极藻属 <i>Gomphonema</i>	0.071±0.002a	0.071±0.013a	0.033±0.016a	0.044±0.006a
<i>Fibrocapsa</i>	0.003±0.003a	0.052±0.029a	0.085±0.053a	0.032±0.025a
<i>Luticola</i>	0.050±0.011a	0.059±0.008a	0.012±0.004b	0.036±0.019ab
微鞘藻属 <i>Microcoleus</i>	0.002±0.002b	0.006±0.004b	0.092±0.034a	0.005±0.002b
<i>Sphaerosorus</i>	0.005±0.005a	0.008±0.005a	0.071±0.060a	0.003±0.001a
<i>Pleurochloris</i>	0.000±0.000a	0.006±0.038a	0.041±0.000a	0.000±0.000a
辐节藻属 <i>Stauroneis</i>	0.004±0.000a	0.028±0.010a	0.003±0.001a	0.016±0.013a
双眉藻属 <i>Amphora</i>	0.014±0.002a	0.019±0.002a	0.007±0.002a	0.017±0.009a
<i>Coleofasciculus</i>	0.001±0.001a	0.026±0.012a	0.006±0.002a	0.002±0.002a
拟气球藻属 <i>Botrydiopsis</i>	0.002±0.002a	0.002±0.001a	0.030±0.028a	0.001±0.000a
发毛针藻属 <i>Crinalium</i>	0.000±0.000a	0.019±0.019a	0.004±0.004a	0.009±0.009a
<i>Scoliopleura</i>	0.013±0.009a	0.018±0.012a	0.000±0.000a	0.000±0.000a
贝氏藻属 <i>Berkeleya</i>	0.018±0.015a	0.003±0.001a	0.002±0.002a	0.014±0.009a
马鞍藻属 <i>Campylodiscus</i>	0.008±0.005a	0.008±0.003a	0.002±0.002a	0.006±0.002a
<i>Gogorevia</i>	0.009±0.006a	0.004±0.001ab	0.001±0.001b	0.009±0.004a
<i>Gaiella</i>	0.007±0.006a	0.009±0.007a	0.001±0.001a	0.001±0.001a
<i>Schizostauron</i>	0.004±0.000a	0.005±0.000a	0.003±0.001a	0.005±0.003a

不同小写字母表示属水平上同一固碳功能菌相对丰度在生物结皮演替各阶段的差异显著 ($P<0.05$)

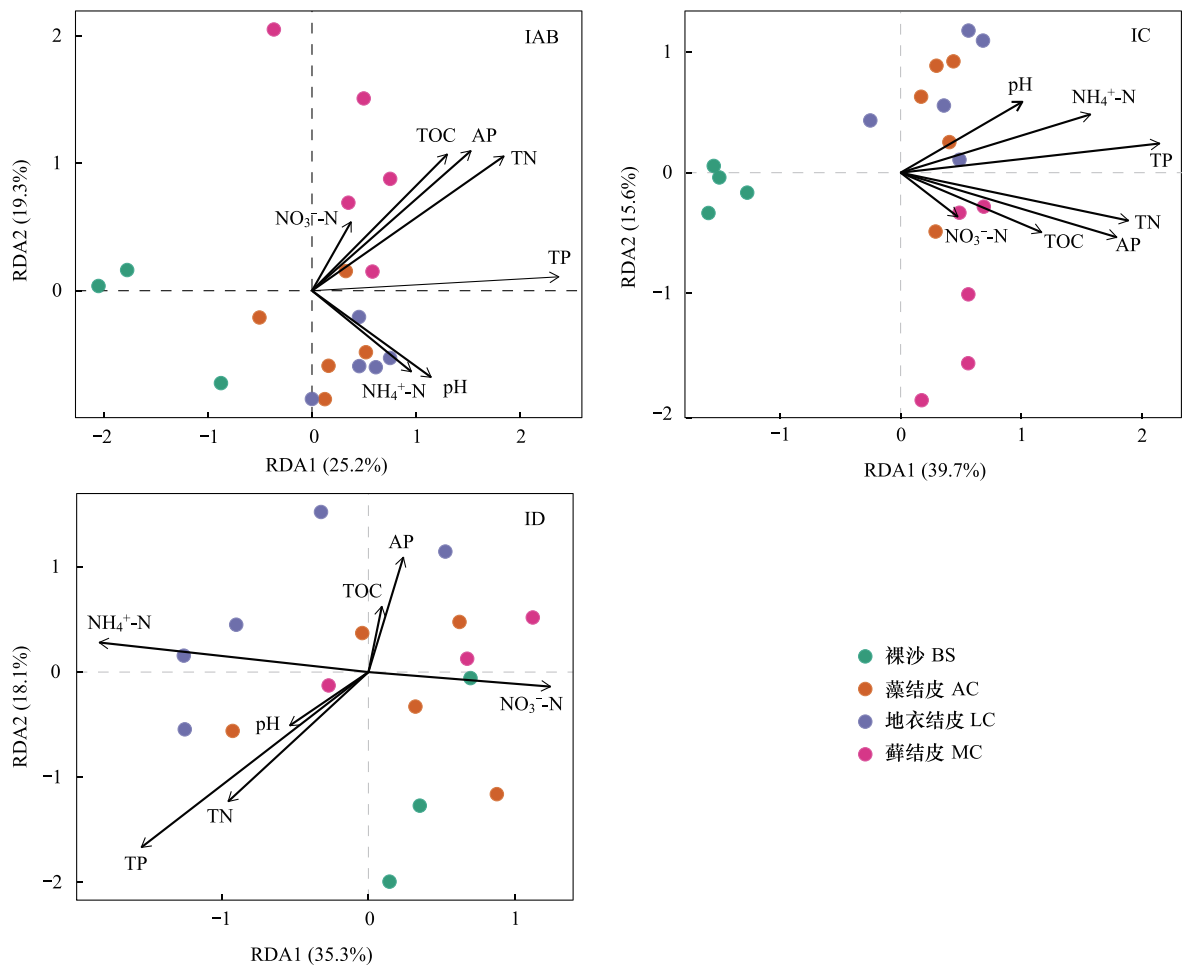


图5 生物结皮不同演替阶段固碳功能菌群落结构与环境因子的冗余分析(RDA)

Fig.5 Redundancy analysis (RDA) of community structure of carbon-fixing microbes and environmental factors at different succession stages of biological soil crusts

$\text{NO}_3^-\text{-N}$:硝态氮 Nitrate nitrogen; TOC:总有机碳 Total organic carbon; AP:有效磷 Available phosphorous; TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorous; $\text{NH}_4^+\text{-N}$:铵态氮 Ammonium nitrogen

表4 固碳功能菌群落组间差异

Table 4 Differences between carbon-fixing microbial communities

<i>CbbL</i> 基因 <i>CbbL</i> gene	生物结皮类型 Types of biological soil crusts	藻结皮 Algal crusts	地衣结皮 Lichen crusts	藓结皮 Moss crusts
IAB	裸沙 Bare sand	0.051	0.031 *	0.017 *
	藻结皮 Algal crusts		0.068	0.017 *
	地衣结皮 Lichen crusts			0.153
IC	裸沙 Bare sand	0.008 **	0.016 *	0.009 **
	藻结皮 Algal crusts		0.589	0.008 **
	地衣结皮 Lichen crusts			0.255
ID	裸沙 Bare sand	0.429	0.098	0.902
	藻结皮 Algal crusts		0.054	0.927
	地衣结皮 Lichen crusts			0.106

* 及 ** 表示同一类型固碳功能菌群落结构在生物结皮不同演替阶段间差异显著 ($P<0.05$) 及极显著 ($P<0.01$)

RDA 分析表明,全磷(TP)、全氮(TN)、速效磷(AP)、铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)、土壤总有机碳(TOC)和 pH 与固

碳功能菌群落有明显的相关性(图 5)。Mantel test 进一步证明,AP、TP、TN、NH₄⁺-N 和 pH 均极显著影响 IAB 和 IC 型固碳功能菌的群落结构($P<0.01$)(表 5),TOC 显著影响 IAB 型固碳功能菌群落结构($P<0.05$),与 IC 型固碳功能菌群落则表现出极显著相关性($P<0.001$)。此外,IAB 型固碳功能菌群落中聚球藻目与 AP 呈极显著正相关关系($P<0.01$),与 TOC 和 TN 呈显著正相关,TP 与生丝微菌目呈显著负相关(图 6)。IC 型固碳功能菌群落中 TOC、AP、TN 与生丝微菌目和涅瓦菌目(Nevskiales)、TP 与生丝微菌目和亚硝化单胞菌目均呈极显著正相关关系($P<0.01$);而 AP、TN、TP 和 NH₄⁺-N 与土壤红杆菌目呈极显著负相关关系($P<0.01$)。

表 5 环境因子对固碳功能菌群落结构的影响

Table 5 Effects of environmental factors on the community structure of carbon-fixing microbes

环境因子 Environmental factor	IAB group		IC group		ID group	
	<i>P</i>	Sig	<i>P</i>	Sig	<i>P</i>	Sig
有效磷 AP Available phosphorous	0.003	**	0.001	***	0.925	
全磷 TP Total phosphorous	0.003	**	0.001	***	0.681	
全氮 TN Total nitrogen	0.003	**	0.001	***	0.756	
硝态氮 NO ₃ ⁻ -N Nitrate nitrogen	0.306		0.038	*	0.910	
铵态氮 NH ₄ ⁺ -N Ammonium nitrogen	0.001	***	0.001	***	0.732	
总有机碳 TOC Total organic carbon	0.033	*	0.001	***	0.651	
pH	0.002	**	0.008	**	0.995	

3 讨论

3.1 固碳功能菌群落随结皮演替的变化

多数研究表明,生物结皮演替促进土壤养分积累,改变土壤理化特性^[31–32]。本研究表明,土壤全碳、全氮和有效磷随着生物结皮的演替,呈现显著的上升趋势,在藓结皮最高;全磷、铵态氮和 pH 则在地衣结皮达到峰值,这表明生物结皮的演替改变了土壤理化特征,加之生物结皮演替过程中藻类-地衣-苔藓生物类群的变化为自养微生物提供了不同的微生境(生态位),导致固碳功能菌群落组成和生物量的变化。在本研究中,裸地 *cbbL* 基因丰度最低且 IAB 型固碳功能菌以蓝藻中的颤藻目种类为主,在养分匮乏的荒漠生态系统中,蓝藻颤藻目中的微鞘藻属(*Microcoleus*)、席藻属(*Phormidium*)和颤藻属(*Oscillatoria*)是生物结皮的优势物种或常见物种^[33–34],它们能够适应养分贫瘠的极端干旱环境,是荒漠生物结皮中的先锋生物^[7]。随着丝状蓝藻在裸地上的生长与繁殖,蓝藻分泌的胞外多糖对土壤颗粒的粘结作用和藻丝对土壤颗粒的捆绑作用,使松散的土壤颗粒形成藻结皮,并逐渐发育成地衣结皮^[33]。本研究藻结皮和地衣结皮中 IAB 型固碳功能菌以蓝藻占绝对优势(相对丰度分别是 89.65%和 78.68%),这说明蓝藻在藻结皮和地衣结皮光合固碳功能中发挥着关键作用,它们向土壤中输入的有机碳使土壤肥力明显增加,促使生物结皮进一步发育演替^[35–36]。另外,本研究藓结皮中 IAB 型固碳功能菌的蓝藻丰度明显低于藻结皮,其原因可能是蓝藻与苔藓植物存在竞争,藓结皮中的苔藓植株个体较大、密度较高,蓝藻得不到充足的光照和营养,在资源竞争中处于不利地位导致蓝细菌的相对丰度下降^[37];加之生物结皮的演替提高土壤的环境条件,利于异养微生物的生长,导致其它异养微生物挤占了蓝藻的生存空间^[38]。在生物结皮演替过程中的另一个明显变化是颤藻目呈下降趋势,具固氮功能的念珠藻目和球形的聚球藻目丰度升高,这说明生物结皮演替后期养分相对丰富,能支持更多的物种。

除蓝藻外,本研究发现变形菌门与放线菌门是 IC 型固碳功能菌的优势类群,其中放线菌门的土壤红杆菌目(Soilrubrobacterales)和 Gaiellales 在裸沙阶段占优势,变形菌门的生丝微菌目(Hyphomicrobiales)、亚硝化单胞菌目(Nitrosomonadales)、红螺菌目(Rhodospirillales)的相对丰度在藻结皮、地衣结皮和藓结皮明显升高。研究发现,古尔班通古特沙漠裸沙中非蓝藻自养微生物在 IC 型固碳功能菌中占优势,它们多与放线菌门和变形菌门的物种有关^[23]。放线菌是沙漠土壤中的优势群体,因其能以丝状方式生长而可有效降低干旱、高温和辐射所带来的损害^[39]。变形菌门是生物结皮中的常见类群,它们可以产生胞外多糖在土壤固定和生物结皮形

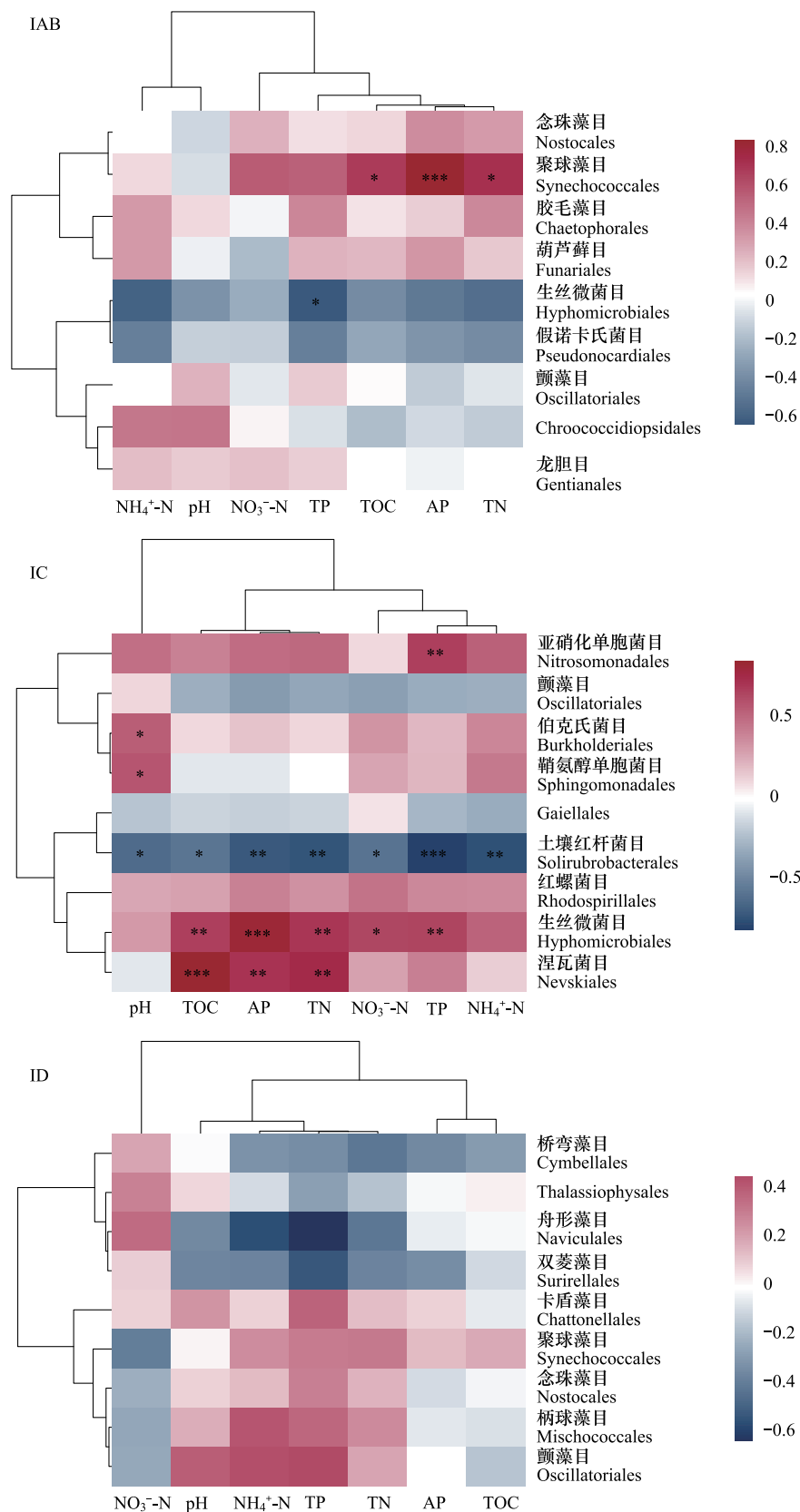


图 6 环境因子与目水平上固碳功能菌关键物种的相关性

Fig.6 Correlation between environmental factors and key species of carbon-fixing microbes at order level

成过程中发挥重要作用^[40-42]。在澳大利亚西部半干旱区,发现藻结皮微生物群落以变形菌门的根瘤菌目和蓝藻门的色球藻目、念珠藻目为主,地衣结皮的优势类群是酸杆菌目、红螺菌目、放线菌目和变形菌门的未知类群^[43]。在不同生物结皮类型中,IC 型固碳功能菌的变化可能与不同物种的耐贫瘠程度和土壤的养分差异有关,但仍需实验室生理培养数据的进一步证实。

3.2 环境因子对固碳功能菌群落的调控作用

碳、氮、磷是构成生命的基本元素物质,同时是调控微生物生长和代谢的重要元素^[44]。本研究发现,有机碳、全 N、全 P 和速效 P 是影响固碳功能菌的关键环境因子。在生物结皮演替过程中,细菌-藻类-地衣-苔藓等关键生物类群的变化影响其光合固碳过程,致使光合速率及有机碳含量均呈显著升高趋势^[45]。Lange 等研究发现,生物结皮的演替显著影响其光合速率,藻类的光合速率较低而地衣结皮和藓结皮的光合速率较高^[46]。而土壤有机质是陆地生态系统最重要的基础物质,决定着生态系统的功能和可持续性^[44]。本研究中,土壤总有机碳含量(TOC)显著、极显著影响 IAB 和 IC 型固碳功能菌群落,并与 IAB、IC 型固碳功能菌群落中的多数物种呈显著正相关,如聚球藻目和生丝微菌目,这一方面表明固碳功能菌在生物结皮固碳中的贡献,另一方面也说明土壤有机碳通过对固碳功能菌机体构成、生理调控而影响其群落结构。相关研究表明,在植被稀疏、水分匮乏的干旱半干旱地区,生物结皮是地表碳固定的重要贡献者,生物结皮中的蓝藻、绿藻、苔藓、地衣等均能通过光合作用固定大气中的 CO₂,除此以外,变形菌门、放线菌门和厚壁菌门、绿弯菌门也含有丰富的固碳功能菌^[47]。生物结皮演替过程中逐渐增加的 TOC 为异养细菌和真菌提供了能源物质,它们吸收并分解有机质的同时释放出氮磷等元素,又给固碳功能菌的生长发育提供了养分。氮素是生物生长所需的大量元素,也是土壤生产力的主要限制因素。对于微生物而言,氮是微生物生长和代谢的关键元素^[44]。生物结皮中的固氮蓝藻和一些含有固氮酶活性的异养细菌能够通过固氮作用将大气中的 N₂有效转化成 NH₄⁺进入土壤。多数研究表明,在生物结皮演替早期,固氮蓝细菌是主要的固氮功能群,随着生物结皮的演替,念珠藻目、红螺菌目、根瘤菌目等异养固氮菌成为了地衣及苔藓结皮的主要固氮类群,TN 含量随生物结皮演替呈显著的增加趋势^[42]。在藏北高原不同海拔土壤中,*cbbL* 基因丰度与 NH₄⁺-N 含量呈正相关,表明 NH₄⁺-N 含量的增加刺激了固碳功能菌的生长^[48]。土壤氮素是构成固碳功能菌细胞的重要元素,TN 和 NH₄⁺-N 含量的增加给生物结皮中固碳功能菌的生长提供了充足的养分,进而调控固碳功能菌的群落结构。除碳、氮外,磷也是微生物生长的关键营养元素,土壤微生物体内的磷一般占其体内元素的 2%—10%,主要来自土壤和生物残体降解过程中磷的同化^[44]。土壤有效磷是土壤磷素中易被生物利用的部分,有效磷含量的变化显著影响着土壤微生物的生命过程^[49]。生物结皮演替能显著提高土壤全磷和速效磷含量^[50],本研究中 TP 和 AP 极显著影响着固碳功能菌群落结构,随着生物结皮的发育,TP、AP 含量逐渐升高,变形菌、放线菌、酸杆菌等解磷微生物将土壤中难以吸收利用的磷转化成微生物可吸收利用的磷素^[51],进而提供给固碳功能菌,促进其生长代谢。此外,本研究中,pH 也对固碳功能菌群落产生了显著影响,多数研究表明土壤 pH 值是驱动微生物群落结构变化的关键环境因子,pH 主要通过 H⁺浓度改变土壤中营养元素的形态从而影响固碳功能菌类群^[52-53]。

4 结论

毛乌素沙地生物结皮的演替对 *cbbL* 基因丰度、 α 多样性、固碳功能菌物种组成及群落结构有显著影响。生物结皮中的固碳功能菌主要包括蓝细菌门、变形菌门、放线菌门和硅藻门,目水平上,颤藻目、土壤红杆菌目、生丝微菌目、亚硝化单胞菌目、红螺菌目是固碳功能菌的关键类群。IAB 和 IC 型固碳功能菌在门、目和属水平上的相对丰度以及群落结构在生物结皮不同演替阶段均具明显差异,其群落结构主要受土壤总有机碳(TOC)、全氮(TN)、铵态氮(NH₄⁺-N)全磷(TP)、有效磷(AP)和 pH 的综合调控。生物结皮演替过程中生物类群和土壤理化特征的改变为固碳功能菌提供了不同的生态位,通过对固碳功能菌的筛选和调控作用,最终改变固碳功能菌群落组成和结构。

参考文献(References):

- [1] Prasse R, Bornkamm R. Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecology*, 2000, 150(1): 65-75.
- [2] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 179-223.
- [3] Rodriguez-Caballero E, Belnap J, Büdel B, Crutzen P J, Andreae M O, Pöschl U, Weber B. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, 2018, 11(3): 185-189.
- [4] Belnap J. Surface disturbances: their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment*, 1995, 37(1): 39-57.
- [5] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. *地球科学进展*, 2009, 24(1): 11-24.
- [6] 周晓兵, 张丙昌, 张元明. 生物土壤结皮固沙理论与实践. *中国沙漠*, 2021, 41(1): 164-173.
- [7] 张丙昌, 武志芳, 李彬. 黄土高原生物土壤结皮研究进展与展望. *土壤学报*, 2021, 58(5): 1123-1131.
- [8] 李新荣. 荒漠生物土壤结皮生态与水文学研究. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- [9] Xu H K, Zhang Y J, Shao X Q, Liu N. Soil nitrogen and climate drive the positive effect of biological soil crusts on soil organic carbon sequestration in drylands: a Meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 2022, 803: 150030.
- [10] Berg I A. Ecological aspects of the distribution of different autotrophic CO₂ fixation pathways. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(6): 1925-1936.
- [11] 赵康, 张磊, 李凯凯, 王斐, 张丙昌. 干旱区土壤自养微生物研究进展. *中国沙漠*, 2022, 42(5): 177-186.
- [12] Figueroa I A, Barnum T P, Somasekhar P Y, Carlström C I, Englebrektson A L, Coates J D. Metagenomics-guided analysis of microbial chemolithoautotrophic phosphite oxidation yields evidence of a seventh natural CO₂ fixation pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(1): E92-E101.
- [13] Tabita F R, Satagopan S, Hanson T E, Kreel N E, Scott S S. Distinct form I, II, III, and IV Rubisco proteins from the three Kingdoms of life provide clues about Rubisco evolution and structure/function relationships. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(7): 1515-1524.
- [14] Guo G X, Kong W D, Liu J B, Zhao J X, Du H D, Zhang X Z, Xia P H. Diversity and distribution of autotrophic microbial community along environmental gradients in grassland soils on the Tibetan Plateau. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015, 99(20): 8765-8776.
- [15] Liu J B, Kong W D, Zhang G S, Khan A, Guo G X, Zhu C M, Wei X J, Kang S C, Morgan-Kiss R M. Diversity and succession of autotrophic microbial community in high-elevation soils along deglaciation chronosequence. *FEMS Microbiology Ecology*, 2016, 92(10): fiw160.
- [16] Zhao K, Kong W D, Wang F, Long X E, Guo C Y, Yue L Y, Yao H Y, Dong X B. Desert and steppe soils exhibit lower autotrophic microbial abundance but higher atmospheric CO₂ fixation capacity than meadow soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 230-238.
- [17] Yuan H Z, Ge T D, Chen X B, Liu S L, Zhu Z K, Wu X H, Wei W X, Whiteley A S, Wu J S. Abundance and diversity of CO₂-assimilating bacteria and algae within red agricultural soils are modulated by changing management practice. *Microbial Ecology*, 2015, 70(4): 971-980.
- [18] Ge T D, Wu X H, Liu Q, Zhu Z K, Yuan H Z, Wang W, Whiteley A S, Wu J S. Effect of simulated tillage on microbial autotrophic CO₂ fixation in paddy and upland soils. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 1-9.
- [19] Couradeau E, Karaoz U, Lim H C, Nunes da Rocha U, Northen T, Brodie E, Garcia-Pichel F. Bacteria increase arid-land soil surface temperature through the production of sunscreens. *Nature Communications*, 2016, 7(1): 10373.
- [20] Belnap J, Weber B, Büdel B. Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. Springer International Publishing, 2016.
- [21] Liu Y B, Zhao L N, Wang Z R, Liu L C, Zhang P, Sun J Y, Wang B Y, Song G, Li X R. Changes in functional gene structure and metabolic potential of the microbial community in biological soil crusts along a revegetation chronosequence in the Tengger Desert. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 126: 40-48.
- [22] Maier S, Schmidt T S B, Zheng L J, Peer T, Wagner V, Grube M. Analyses of dryland biological soil crusts highlight lichens as an important regulator of microbial communities. *Biodiversity and Conservation*, 2014, 23(7): 1735-1755.
- [23] Zhao K, Zhang B C, Li J N, Li B, Wu Z F. The autotrophic community across developmental stages of biocrusts in the Gurbantunggut Desert. *Geoderma*, 2021, 388: 114927.
- [24] 周虹, 吴波, 高莹, 成龙, 贾晓红, 庞营军, 赵河聚. 毛乌素沙地臭柏(*Sabina vulgaris*)群落生物土壤结皮细菌群落组成及其影响因素. *中国沙漠*, 2020, 40(5): 130-141.
- [25] Zhou H, Gao Y, Jia X H, Wang M M, Ding J J, Cheng L, Bao F, Wu B. Network analysis reveals the strengthening of microbial interaction in biological soil crust development in the Mu Us Sandy Land, northwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144: 107782.
- [26] 庞景文, 卜崇峰, 郭琦, 鞠孟辰, 江嫚, 莫秋霞, 王鹤鸣. 毛乌素沙地区域尺度生物结皮有机碳空间分布特征及其影响因素. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1755-1763.

- [27] 关红杰.毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿水分吸收的影响模拟.生态学报,2023(14):1-15.
- [28] Corredor J E, Wawrik B, Paul J H, Tran H, Kerkhof L, López J M, Dieppa A, Cárdenas O. Geochemical rate-RNA integration study: ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase gene transcription and photosynthetic capacity of planktonic photoautotrophs. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(9): 5459-5468.
- [29] Alfreider A, Vogt C, Geiger-Kaiser M, Psenner R. Distribution and diversity of autotrophic bacteria in groundwater systems based on the analysis of RubisCO genotypes. *Systematic and Applied Microbiology*, 2009, 32(2): 140-150.
- [30] Paul J H, Alfreider A, Wawrik B. Micro- and macrodiversity in rbcL sequences in ambient phytoplankton populations from the southeastern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, 198: 9-18.
- [31] 肖波, 赵允格, 邵明安. 黄土高原侵蚀区生物结皮的人工培育及其水土保持效应. 草地学报, 2008, 16(1): 28-33.
- [32] 樊瑾, 李诗瑶, 余海龙, 黄菊莹. 毛乌素沙地不同类型生物结皮与下层土壤酶活性及土壤碳氮磷化学计量特征. 中国沙漠, 2021, 41(4): 109-120.
- [33] 熊文君, 徐琳, 张丙昌, 李香真. 生物土壤结皮结构、功能及人工恢复技术. 干旱区资源与环境, 2021, 35(2): 190-195.
- [34] 刘乐汉, 吕杰, 马媛, 吕光辉. 基于克隆文库法研究古尔班通古特沙漠蓝藻多样性. 西北植物学报, 2021, 41(7): 1127-1136.
- [35] Zhang Y M. The microstructure and formation of biological soil crusts in their early developmental stage. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(2): 117-121.
- [36] 刘永定, 胡春香, 张文军. 荒漠蓝藻环境生物学与生物土壤结皮固沙. 北京: 科学出版社, 2013: 157-166.
- [37] 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.
- [38] Lan S B, Wu L, Zhang D L, Hu C X. Assessing level of development and successional stages in biological soil crusts with biological indicators. *Microbial Ecology*, 2013, 66(2): 394-403.
- [39] Wang Y, Hong Y, Tian Y L, Tian G Q, Zhang J H, Wu H W, Bai Y, Qian J M. Changes in bacterial community composition and soil properties altered the response of soil respiration to rain addition in desert biological soil crusts. *Geoderma*, 2022, 409: 115635.
- [40] Gundlapally S R, Garcia-Pichel F. The community and phylogenetic diversity of biological soil crusts in the Colorado Plateau studied by molecular fingerprinting and intensive cultivation. *Microbial Ecology*, 2006, 52(2): 345-357.
- [41] Zhang B C, Zhang Y Q, Li X Z, Zhang Y M. Successional changes of fungal communities along the biocrust development stages. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(2): 285-294.
- [42] Maier S, Muggia L, Kuske C, Grube M. Bacteria and non-lichenized fungi within biological soil crusts. *Biological soil crusts: An organizing principle in drylands*, 2016: 81-100.
- [43] Moreira-Grez B, Tam K, Cross A T, Yong J W H, Kumaresan D, Nevill P, Farrell M, Whiteley A S. The bacterial microbiome associated with arid biocrusts and the biogeochemical influence of biocrusts upon the underlying soil. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2143.
- [44] 贺纪正, 陆雅海, 傅伯杰. 土壤生物学前沿. 北京: 科学出版社, 2015: 57-82.
- [45] 赵东阳, 肖波, 郭成久, 贾玉华. 藓结皮对陕北黄土高原两种质地土壤呼吸的影响. 生态学报, 2016, 35(5): 1219-1225.
- [46] Belnap J, Lange O L. Photosynthesis of soil-crust biota as dependent on environmental factors. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2001: 217-240.
- [47] Liu Z, Sun Y F, Zhang Y Q, Feng W, Lai Z R, Fa K Y, Qin S G. Metagenomic and ^{13}C tracing evidence for autotrophic atmospheric carbon absorption in a semiarid desert. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 156-166.
- [48] 高静, Said Muhammad, 岳琳艳, 何永涛, 斯确多吉, 张宪州, 孔维栋. 藏北高原草甸土壤固碳微生物群落特征随海拔和季节的变化. 生态学报, 2018, 38(11): 3816-3824.
- [49] 杨光, 李兆国, 石炳东. 兴安落叶松林火烧迹地土壤有效磷与土壤微生物生物量磷时空演变特征. 生态学报, 2023, 43(12): 1-11.
- [50] 肖波, 赵允格, 邵明安. 陕北水蚀风蚀交错区两种生物结皮对土壤理化性质的影响. 生态学报, 2007, 27(11): 4662-4670.
- [51] 陶冬雪, 高英志. 土壤解磷微生物促进植物磷素吸收策略研究进展. 生态学报, 2023, 43(11): 1-10.
- [52] Stockdale E A, Shepherd M A, Fortune S, Cuttle S P. Soil fertility in organic farming systems-fundamentally different? *Soil Use and Management*, 2006, 18: 301-308.
- [53] Liu S G, Wang H, Tian P, Yao X, Sun H, Wang Q K, Delgado-Baquerizo M. Decoupled diversity patterns in bacteria and fungi across continental forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144: 107763.