DOI: 10.20103/j.stxb.202311132456

张帅,吕杰,马媛,陈静,沈畅.古尔班通古特沙漠梭梭冠下裸斑形成土壤学机制.生态学报,2024,44(11):4844-4853. Zhang S, Lü J, Ma Y, Chen J, Shen C.The soil mechanism of bare patch formation under *Haloxylon ammodendron* canopies in Gurbantunggut Desert, Xinjiang, China.Acta Ecologica Sinica,2024,44(11):4844-4853.

古尔班通古特沙漠梭梭冠下裸斑形成土壤学机制

张 帅^{1,2}, 吕 杰³, 马 媛^{1,2,*}, 陈 静^{1,2}, 沈 畅^{1,2}

1 新疆大学生态与环境学院,绿洲生态教育部重点实验室,乌鲁木齐 830017

2 新疆精河温带荒漠生态系统教育部野外科学观测研究站,精河 833300

3 新疆大学生命科学与技术学院,新疆生物资源基因工程重点实验室,乌鲁木齐 830017

摘要:古尔班通古特沙漠梭梭与齿肋赤藓共生区域中,梭梭冠下常形成藓类结皮裸露斑块。为研究梭梭冠下裸斑形成机理,以 裸斑内土壤、裸斑外藓类结皮土壤、背景裸地土壤以及背景藓类结皮土壤为研究对象,测定四类土壤营养物质含量和理化因子, 并测定土壤代谢组以及分析其之间差异。结果表明,裸斑内土壤养分及生态化学计量比与裸斑外藓类结皮和背景藓类结皮土 壤并无显著性差异,土壤养分及生态化学计量并非造成梭梭冠下藓类裸斑的原因。裸斑内土壤 Na⁺、K⁺、Mg²⁺、SO₄²⁻、CO₃²⁻、 HCO₃含量显著高于裸斑外土壤、背景裸地土壤和背景结皮土壤,总盐含量最高为 1.705 g/kg。这个含量不足以对齿肋赤藓正 常生长造成影响,因此裸斑内土壤中较高的离子浓度也并非藓类裸斑产生的原因。土壤代谢组结果显示不同土壤代谢物具有 极显著差异,油酰胺等酰胺类化合物相对丰度最高,占总代谢物的 72.68%,且在裸斑内土壤中相对丰度显著高于裸斑藓类结皮 土壤、裸地土壤和背景结皮土壤,因此推测裸斑内土壤中油酰胺等酰胺类化合物可能是抑制齿肋赤藓生长的主要原因,是造成 古尔班通古特沙漠梭梭冠下藓类裸斑产生的主要土壤学机制。

关键词:古尔班通古特沙漠;梭梭;藓类裸斑;土壤理化性质;土壤代谢组

The soil mechanism of bare patch formation under *Haloxylon ammodendron* canopies in Gurbantunggut Desert, Xinjiang, China

ZHANG Shuai^{1,2}, LÜ Jie³, MA Yuan^{1,2,*}, CHEN Jing^{1,2}, SHEN Chang^{1,2}

1 Key Laboratory of Oasis Ecology of Ministry of Education, College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, China

2 Xinjiang Jinghe Observation and Research Station of Temperate Desert Ecosystem, Ministry of Education, Jinghe 833300, China

3 Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830017, China

Abstract: In the symbiotic region of *Haloxylon ammodendron* and *Syntrichia caninervis* Gurbantunggut Desert, the bare patches of moss crust are often formed under *H. ammodendron* canopy. In order to study the mechanism of bare patch formation, the soil in the bare patch, the soil under the moss crust outside the bare patch, the bare ground soil of background, and the soil under the moss crust of background were used as research objects. The nutrient contents and physicochemical properties of four types of soil were measured, the soil metabolome was determined, and the differences between these soil indicators were analyzed. The results showed that there were no significant difference in nutrient content and ecological stoichiometry among the soils in the bare patches, the soil under the moss crust of background. Soil nutrients and ecological stoichiometry were not the cause of moss bare patches formation under *H. ammodendron* canopy. The contents of Na⁺, K⁺, Mg²⁺, SO²⁻₄, CO²⁻₃ and HCO⁻₃ in the bare patch soil were significantly higher than those in the soil under the moss crust outside the bare patch, the bare ground soil of background, and the soil under the moss crust of background, with the highest total salt content being 1.705 g/kg. This salt

收稿日期:2023-11-13; 网络出版日期:2024-03-18

基金项目:自治区自然科学基金(2022D01C398)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xjmayuan@ sina.com

content was not enough to affect the normal growth of the *S. caninervis*, so the higher ion concentration in the bare patch soil were also not the reason for moss bare patches formation. The soil metabolome results showed that there were significant differences in the metabolites of different soils, and amide compound such as oleamide had the highest relative abundance accounting for 72.68% of the total metabolites. The relative abundance of amide compound in the bare patch soil was significantly higher than that in the soil under the moss crust outside the bare patch, the bare ground soil of background, and the soil under the moss crust of background. Therefore, it is speculated that the amide compound such as oleamidein the bare patch soil may be the main reason for inhibiting the growth of *S. caninervis*, and are the main soil mechanism for moss bare patches formation under *H. ammodendron* canopy in Gurbantunggut Desert.

Key Words: Gurbantunggut Desert; *Haloxylon ammodendron*; moss bare patch; soil physicochemical property; soil metabolome

梭梭(Haloxylon ammodendron)和白梭梭(Haloxylon persicum)是藜科梭梭属植物,是干旱荒漠区的主要建 群种,具有耐干旱、贫瘠、严寒和高温,抗盐碱,防风、固沙以及维持生物多样性等重要的生态作用。它们通常 在干旱、半干旱荒漠地区形成大面积纯林,具有固定沙丘和维持生态系统结构的功能^[1-2]。然而,两个物种在 古尔班特沙漠沙垄上却具有不同的分布格局,白梭梭主要生长在沙垄顶部,而梭梭主要生长在沙垄间低地,垄 间低地土壤含水量更高^[3]。有研究通过 PacBio 全长转录本测序比对梭梭和白梭梭转录组,表明两个物种由 于其长期处于不同生态位,两个物种进化出对干旱胁迫不同的响应机制,结果显示白梭梭生长环境土壤含水 量较低,耐旱性更强^[4]。

古尔班特沙漠沙垄间低地因地形及风蚀亚环境,导致其土壤含水量及养分均大于沙垄顶部土壤,因此常 在此发育形成大面积不连续分布的藓类结皮^[5]。藓类结皮中齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)占绝大多数,是 古尔班通古特沙漠苔藓结皮层中的优势物种^[6-7]。因此古尔班特沙漠多数垄间低地常为梭梭与齿肋赤藓群 落共生区域。有研究表明,干旱区灌木生长可引起其冠下土壤养分及水分富集,最终在其冠下形成"肥 岛"^[8-9],由此推断,以齿肋赤藓为主的藓类结皮应在植物冠下生长的更好^[9-10]。但野外观察发现古尔班通 古特沙漠南缘梭梭和齿肋赤藓共生区域中,梭梭冠下常会形成藓类裸斑,裸斑外则有发育良好的藓类结皮,而 其他灌木如蛇麻黄和沙蒿冠下则发育出较好的藓类结皮,并未形成藓类裸斑。由此提出科学假设,是否是梭 梭生长影响其冠下齿肋赤藓生长发育,导致梭梭冠下裸斑内齿肋赤藓无法存活?是否是裸斑土壤理化因子转 变为不适宜齿肋赤藓生长的土壤环境,进而导致藓类裸斑形成?

陆生苔藓分布在世界各地许多生物群落中,其丰度受一系列复杂因素影响,包括气候、光照、水的可用性、 基质状况、地势、坡度以及地上植被类型等^[8]。为揭示裸斑形成的土壤学机制,本研究采集古尔班通古特沙 漠南缘梭梭和藓类共生区域中,梭梭冠下裸斑内和裸斑外藓类结皮下土壤,并采集未受梭梭影响裸地及藓类 结皮下土壤作为对照,通过分析不同土样理化指标、生态化学计量比以及土壤代谢组差异,揭示古尔班通古特 沙漠梭梭冠下裸斑形成土壤学机制。藓类植物对于土壤结皮形成、维持与稳定,以及抗风蚀性能提高、防风固 沙,乃至整个荒漠生态环境改良等方面都起着关键性的作用^[11-12]。因此研究结果对于指导干旱区荒漠化防 治工作具有重要的理论与实践意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

古尔班通古特沙漠位于新疆准噶尔盆地中部,玛纳斯河以东,乌伦古河以南^[13],坐标范围为44°15′—46°50′N,84°50′—91°20′E。面积约4.88×10⁴ km²,是中国第二大沙漠,也是中国最大的固定和半固定沙 漠^[14—15]。年平均气温为7.19℃,年平均风速为11.17 m/s,年平均降水量约70—150 mm,年均蒸发量超过 2000 mm,属于典型的温带大陆性干旱气候^[1,16](图1)。主要植物种类有梭梭(*H. ammodendron*)、白梭梭 (H. persicum)、角果藜(Ceratocarpus arenarius)、蛇麻黄(Ephedra distachya)、沙蒿(Artemisia wellbyi)以及叉毛蓬 (Petrosimonia sibirica)等^[1]。藓类结皮主要以墙藓属(Tortula)植物占优势,如齿肋赤藓(Syntrichia caninervis) 群落^[10]。除齿肋赤藓外,还有少量的刺叶墙藓(Tortula desertorum)、绿色流苏藓(Crassidium chloronotos)、银叶 真藓(Bryum argenteum)和泛生墙藓(Tortula muralis)^[17]。



1.2 土壤样本采集

2023年4月,在古尔班通古特沙漠南缘梭梭和齿肋赤藓共生区域(44°39′7.96″N,88°15′48.74″E),选取梭 梭冠下具有明显裸斑现象,且长势良好的6株梭梭进行土壤样本采集。去除土壤表面凋落物后分别采集裸斑 内土壤(标记为UC)、裸斑外藓类结皮土壤(标记为UM)、背景裸地土壤(标记为B)以及背景藓类结皮土壤 (标记为M)。采集土壤样本时,均采集表层土壤(0—2 cm),其中裸斑内土壤具有明显板结现象(厚度约3 cm 左右)。每份样本各3个重复,等质量充分混合土壤样本后分别记为UC1—UC6、UM1—UM6、B1—B6、M1— M6。装入密封袋中带回实验室,自然风干后研磨过筛60目筛,用于土壤理化性质和代谢组学测定。

1.3 土壤理化因子测试

离子色谱法检测 Na⁺、K⁺、Mg²⁺、Ca²⁺、Cl⁻、SO²⁻,电位滴定法检测 CO³⁻、HCO³。使用电导率仪测定电导率 (EC)。重量法检测总盐(TS)。土壤 pH 值采用电位法测定。土壤有机碳(SOC)的测定采用重铬酸盐氧化 法^[18]。土壤全氮(TN)浓度采用凯氏定氮法测定。土壤全磷(TP)含量用 Na₂CO₃萃取后用钼-锑抗比色法测 定^[19]。土壤全钾(TK)用 NaOH 溶解并使用火焰光度法定量。土壤铵态氮(NH⁺₄-N)和硝态氮(NO⁻₃-N)用氯 化钾(KCl)溶液萃取,并用分光光度法测定^[20]。土壤微生物生物量碳(MBC)和生物量氮(MBN)采用氯仿熏 蒸萃取(FE)法测定^[21]。

1.4 土壤代谢组分析

本实验使用 Vanquish UHPLC 系统(Thermo Fisher, Germany)与 Orbitrap Q ExactiveTM HF 质谱仪(Thermo Fisher, Germany)联用。使用 Compound Discoverer 3.1 (Thermo Fisher, Germany)软件对超高效液相色谱-质 谱/质谱产生的原始数据文件进行处理,并对保留时间、质荷比和其他参数进行筛选,以便对每个代谢物进行 峰对齐、峰提取和定量。使用空白样品去除背景离子,然后将峰与 mzCloud(https://www.mzcloud.org/)、 mzVault 和 MassList 数据库进行匹配,获得代谢物定性和相对定量结果。当数据不是正态分布时,采用面积归 一化方法进行正态转换。

1.5 数据分析

实验所得数据用 Excel 2021 进行整理,用 R 4.3.1 采取 LSD 法检验土壤营养元素和理化因子绘制箱线图

4846

并添加显著性标记(P<0.05)。采取 Pearson 相关系数法检验土壤养分含量与生态化学计量特征之间相关性。 基于 Bray_curtis 距离绘制 PCoA 图。采取 Pearson 相关系数法检验土壤高丰度代谢物与理化性质之间相关性 (P<0.05)。

2 结果与分析

2.1 不同类型土壤养分含量及生态化学计量比差异分析

陆生苔藓生长及丰富度受到多种环境因素影响,此外藓类生长又会造成其下土壤 C、N、P 含量增加^[15]。 本研究 4 种类型土壤养分分析结果如图 2 所示,裸斑内土壤、裸斑外藓类结皮土壤和背景结皮下土壤 SOC、



图 2 不同土壤养分含量及生态化学计量差异分析

Fig.2 Difference analysis in nutrient content and ecostoichiometry of different soils

UC:裸斑内土壤;UM:裸斑外藓类结皮土壤;B:背景裸地土壤;M:背景藓类结皮土壤;不同小写字母代表样本之间差异显著(P<0.05)

TN 和 MBN 含量均显著高于背景裸地土壤(P<0.05)。土壤 NH⁴₄-N 和 MBC 均是背景裸地土壤含量最低,裸斑 内和背景藓类结皮下土壤 NH⁴₄-N 含量显著高于背景裸地土壤(P<0.05)。NO⁵₃-N 含量裸斑内土壤含量显著高于其余 3 种类型土壤(P<0.05)。TK 含量 4 种类型土壤含量无显著性差异。背景藓类结皮下土壤 TP 含量显著高于裸斑外藓类结皮土壤。土壤养分含量分析结果显示,藓类的生长会显著增加其下土壤 SOC 和 TN 含量。4 类土壤 C/N 变化范围为 9.38—11.84,裸斑内和裸斑外藓类结皮土壤 C/N 无显著差异,且均显著低于背景裸地土壤。C/P 变化范围为 6.98—15.41,裸斑外藓类结皮土壤 C/P 显著高于其余 3 类土壤。N/P 变化范围为 0.59—1.66,裸斑外藓类结皮土壤显著高于裸斑内土壤,该两类土壤 N/P 又显著高于背景裸地土壤。 4 种类型土壤 C、N、P 含量及其生态化学计量比分析结果显示,裸斑内土壤养分生态化学计量与裸斑外藓类结皮和背景藓类结皮土壤并无显著性差异,因此并非是梭梭冠下藓类裸斑产生的原因。

2.2 不同类型土壤理化因子差异分析

土壤营养元素含量差异分析结果并不能很好解释梭梭冠下藓类裸斑形成的原因,因此对4种类型土壤理 化性质进行测试分析,结果如图3所示。土壤八大离子中,裸斑内土壤Na⁺、K⁺、Mg²⁺、SO₄²⁻、CO₃²⁻、HCO₃含量 与裸斑外藓类结皮下、背景裸地和背景藓类结皮下土壤存在显著差异,裸斑内土壤含量显著高于其余3类土



图 3 土壤理化性质差异分析

Fig.3 Difference analysis of soil physicochemical properties

壤(P<0.05);CI⁻含量 UC 显著高于 UM,B 和 M 与二者无显著性差异;Ca²⁺含量 4 种类型土壤无显著性差异。 EC 最大值出现在裸斑内土壤中,显著高于其余 3 类土壤(P<0.05),其余 3 类土壤电导率无明显差异。裸斑 内、裸斑外藓类结皮、背景裸地和背景藓类结皮下土壤 pH 值均呈碱性,裸斑内土壤 pH 显著高于裸斑外、背景 裸地和背景藓类结皮下土壤,背景裸地和背景藓类结皮下土壤没有显著差异。分析结果显示古尔班通古特沙 漠沙垅丘间洼地砂质土壤所含阴离子主要为 SO²⁻ 和 HCO⁻3 离子,阳离子主要为 Na⁺和 K⁺离子。土壤因含有 较高浓度的 HCO⁻3 离子,均呈弱碱性,裸斑内土壤也因具有较高的 HCO⁻3 离子浓度,pH 值显著高于其余 3 类 土壤。裸斑内土壤中具有较高的离子浓度,因此土壤电导率也显著高于其余 3 类土壤。结果显示梭梭生长对 其冠下土壤离子浓度和 pH 值有显著的影响,形成明显的冠下"盐岛"现象^[22]。

2.3 不同类型土壤 C、N、P 与总盐、pH、电导率相关性分析

土壤养分元素密切相关且相互耦合,不同元素间的变化趋势不尽相同,并受到环境因子的影响。古尔班 通古特沙漠沙垅丘间洼地4种不同类型的土壤有机碳、全氮和全磷具有显著差异,此外理化因子差异分析结 果显示梭梭冠下已形成盐岛效应,那么土壤理化因子是否会影响不同类型土壤C、N和P含量。选取土壤有 机碳、全氮和全磷与总盐、pH、电导率做Pearson相关性分析,结果如图4所示,总体而言4种类型土壤SOC和 TN呈现极显著正相关关系,此外土壤总盐与pH和EC,以及pH和EC之间均存在极显著正相关关系。在裸 斑内土壤中,土壤有机碳与全磷呈显著正相关;在背景结皮下土壤中,土壤有机碳与全氮呈极显著正相关。相 关性分析结果显示,梭梭冠下盐岛效应并未显著影响土壤C、N和P含量。



图 4 土壤养分含量及理化因子相关性

Fig.4 Correlation between soil nutrient content and physicochemical factors

Corr:皮尔森相关系数; *表示在 P<0.05 水平上显著, **表示在 P<0.01 水平上显著, ***表示在 P<0.001 水平上显著

http://www.ecologica.cn

2.4 不同类型土壤代谢组差异分析

植物、细菌、真菌以及藻类在生长发育过程中,向环境中释放特定代谢物,改变微生态环境,影响周围其他 植物和微生物的生长发育。4 种类型土壤中共检测获得 554 种代谢物,对所有代谢物进行主坐标分析 (PCoA)(图5)。结果显示第一主坐标(PCoA1)和第二主坐标(PCoA2)的解释率分别为 55%和 19%,可以很 好的揭示不同土壤样本代谢组异同。PCoA 结果显示背景裸地土壤和背景藓类结皮下土壤代谢物较为相似, 裸斑内土壤代谢物与二者具有一定差异。采用置换多元方差分析(Permutational multivariate analysis of variance, PERMANOVA)检测 4 种土壤样本代谢物间的差异,结果显示裸斑内土壤代谢物与裸斑外藓类结皮 土壤、背景裸地土壤和背景藓类结皮下土壤代谢物具有极显著的差异;而裸斑外藓类结皮土壤代谢物在两轴 均与背景裸地土壤和背景藓类结皮下土壤代谢物具有显著性差异。代谢物 PCoA 分析结果表明,梭梭生长导 致了其冠下代谢物与周边不同类型土壤代谢物的差异。



图 5 不同类型土壤代谢物主坐标分析 Fig.5 Principal co-ordinates analysis of metabolites in different types of soil

2.5 不同类型土壤代谢物与土壤理化因子和土壤营养物质相关性分析

采用 LC-MS/MS 检测 4 类土壤样品中共鉴定出 554 种代谢物。将 554 种代谢物按相对丰度进行排序, 选出相对丰度大于 1%的代谢物,依次为油酰胺(Oleamide,标记为 Met 1)、油酰乙酰胺(Oleoyl ethylamide,Met 2)、十六酰胺(Hexadecanamide,Met 3)、D-(+)-麦芽糖(D-(+)-Maltose,Met 4)、γ-谷氨酰亮氨酸(gamma-Glutamylleucine,Met 5)、硬脂酰胺(Stearamide,Met 6)、黄尿酸(Xanthurenic acid,Met 7)、胆碱(Choline,Met 8)。为研究梭梭冠下高丰度化合物是否对土壤养分和理化因子产生影响,将土壤相对丰度大于 1%代谢物与 土壤养分和理化因子进行相关性分析,结果如图 6 所示。油酰胺(Met 1)、油酰乙酰胺(Met 2)、十六酰胺(Met 3)、硬脂酰胺(Met 6)与大部分土壤养分和理化因子都呈极显著或者显著正相关关系;胆碱(Met 8)刚好相反, 与大部分土壤养分和理化因子都呈极显著或者显著负相关关系;D-(+)-麦芽糖(Met 4)、γ-谷氨酰亮氨酸 (Met 5)、黄尿酸(Met 7)与大部分土壤养分和理化因子基本无相关性。根据分析结果推测油酰胺等酰胺类物 质可能对周围齿肋赤藓的生长及发育产生较强的抑制作用,从而导致了裸斑的形成。



图 6 土壤高丰度代谢物与理化性质相关性分析

Fig.6 Correlation analysis between high abundance metabolites and physicochemical properties in soil

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;TN:土壤全氮 Soil nitrogen;TP:土壤全磷 Soil phosphorus;TK:土壤全钾 Soil potassium;MBC:微生物量碳 Soil microbial biomass carbon;MBN:微生物量氮 Soil microbial biomass nitrogen;EC:电导率 Soil electric conductivity; Met 1:油酰胺 Oleamide;Met 2:油酰乙酰胺 Oleoyl ethylamide;Met 3:十六酰胺 Hexadecanamide;Met 4:D-(+)-麦芽糖 D-(+)-Maltose;Met 5:γ-谷氨酰亮氨酸 Gamma-Glutamylleucine;Met 6:硬脂酰胺 Stearamide;Met 7:黄尿酸 Xanthurenic acid;Met 8:胆碱 Choline;*表示在 P<0.05 水平上显著,**表示在P<0.01 水平上显著

3 讨论

本研究采集古尔班通古特沙漠南缘梭梭和藓类共生区域中4种不同类型土壤,通过分析不同土样理化指标、生态化学计量比以及土壤代谢组差异,以期揭示古尔班通古特沙漠梭梭冠下裸斑形成土壤学机制。实验结果显示在理化性质方面4类土样存在明显差异,这种现象可能是由于不同类型土壤受水分^[23]、光照^[24]、土壤微生物^[25]、凋落物淋溶^[26]等综合作用造成。梭梭冠层对其冠下土壤具有遮阴作用,对降水进行截留形成树干径流^[27]。因此梭梭生长发育会对其冠下土壤营养物质和盐离子浓度起到巨大影响作用。但目前尚无研究明确抑制梭梭冠下齿肋赤藓生长的决定因子,为此本研究除分析土样理化指标、生态化学计量比外,通过土壤代谢组测定,分析不同土样代谢物差异,全面解析梭梭冠下裸斑形成土壤学机制。

3.1 核梭冠下藓类裸斑及不同类型土壤养分及化学计量特征

土壤肥力主要取决土壤 C、N 含量^[28]。裸斑内土壤、裸斑外藓类结皮土壤和背景藓类结皮下土壤 SOC、 TN 和 MBN 3 种土壤养分指标含量显著高于背景裸地土壤,且这 3 类土壤不存在显著性差异,裸斑内土壤、裸 斑外藓类结皮土壤和背景藓类结皮下土壤具有较为一致的生态位。梭梭冠下裸斑内土壤硝态氮含量显著高 于其他 3 类土壤,是因为梭梭作为一种耐旱植物根系发达,可以延伸到较深土层中吸收硝态氮^[29],并将其转 化为植物所需的氨基酸或蛋白质等有机氮物质^[30]。较高浓度的硝态氮有利于藓类生长,因此不是造成藓类 裸斑产生的原因。

土壤生态化学计量能作为土壤有机质组成和土壤质量状况的重要指标^[31],还能衡量土壤碳、氮养分平衡状况^[32]。梭梭冠下裸斑内土壤、裸斑外土壤和背景结皮下土壤的 C/N 都低于背景裸地土壤,但裸斑内和裸斑外土壤 C/N 并不存在显著性差异。通过分析可知,土壤养分及生态化学计量差异并非造成梭梭冠下藓类

11 期

裸斑的原因。

3.2 梭梭冠下藓类裸斑及不同类型土壤理化性质差异

中国西北干旱、半干旱地区通常含有丰富的盐分,多以水溶性的氯化物和硫酸盐为主^[33],自然生长状态下的梭梭有积盐作用^[34]。植物根系从土壤中摄取养分和水分,同时也向土壤中释放盐离子和大量有机物质,为冠下土壤提供了丰富碳源的同时,也极大地改变了土壤环境^[35-36]。在本研究梭梭冠下裸斑内土壤 Na⁺、K⁺、Mg²⁺、SO₄²⁻、CO₃²⁻、HCO₃含量显著高于裸斑外土壤、背景裸地土壤和背景结皮下土壤,Syntrichia caninervis 全基因组测序数据 Gene Ontology 注释结果显示,其基因组含有盐胁迫反应基因(Response to salt stress)(GO: 0009651)相关基因^[37]。刘卫国等人^[7]采用不同浓度 NaCl 溶液处理 S. caninervis,结果显示在 100 mmol/L NaCl 浓度下,S. caninervi 叶肉细胞结构依然保持完整,叶绿体基质均匀,叶肉细胞超微结构仅有较小变化,对其正常生长基本没有影响。100 mmol/L NaCl 浓度等于 5.844 g/kg NaCl 浓度,本研究中梭梭冠下藓类裸斑内土壤总盐含量最高为 1.705 g/kg,远远低于 5.844 g/kg。通过分析认为裸斑内土壤中多个离子浓度虽显著高于裸斑外土壤,但并不是造成梭梭冠下藓类裸斑的主要原因。

3.3 梭梭冠下藓类裸斑及不同类型土壤代谢物差异

许多研究结果表明,植物根系作用会影响其冠下土壤环境,植物光合作用产物会通过根系分泌物释放到 根际土壤中^[38]。本研究所有土壤样品中共检测鉴定到 554 种代谢产物,其中油酰胺等酰胺类化合物相对丰 度最高占总代谢物的 72.68%,且裸斑内土壤中相对丰度显著高于裸斑外土壤、裸地土壤和背景结皮下土壤。 Shao 等^[39]发现,油酰胺对铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)的生长有抑制作用,油酰胺可破坏铜绿微囊藻 (NIES-843)光系统 II 电子受体,同时可破坏脂肪酸成分,扭曲类囊体膜,使细胞膜丧失完整性。董颖娜等 人^[40]在香蒲水浸提液对铜绿微囊藻化感作用研究中也发现油酰胺,发现油酰胺具有较强的抑藻活性。本研 究中除油酰胺外,油酰乙酰胺、十六酰胺和硬脂酰胺均含量较高且裸斑内土壤中相对丰度显著高于裸斑外土 壤、裸地土壤和背景结皮下土壤。于会泳^[41]对烟草根系分泌物的研究中同样发现十六酰胺、油酰胺和硬脂酰 胺,通过研究推断酰胺类物质可能为烟草根系分泌物中的化感物质。此外有报道显示梭梭根系分泌物中含有 油酰胺^[42-43]。因此可推测,裸斑内土壤中的油酰胺等酰胺类物质可能由梭梭产生并分泌,在梭梭冠下逐渐积 累,较高浓度的酰胺类化合物可能是抑制齿肋赤藓生长的主要原因。

4 结论

本文以梭梭冠下裸斑内土壤、裸斑外藓类结皮土壤、背景裸地土壤以及背景藓类结皮下土壤为研究对象, 进行土壤养分、理化因子及代谢物分析。结果显示其冠下土壤中养分及理化因子并不是造成藓类裸斑的原因,推测由梭梭根系分泌的酰胺类化合物可能是导致裸斑形成的主要原因。

参考文献(References):

- [1] 李传金, 胡顺军, 郑博文. 古尔班通古特沙漠南缘梭梭(Haloxylon ammodendron)群落能量平衡及蒸散特征. 生态学报, 2021, 41(1): 92-100.
- [2] 何江峰, 房永雨, 赵小庆, 刘红葵. 梭梭的研究进展. 畜牧与饲料科学, 2015, 36(12): 94-98.
- [3] 闫涵,孙芳芳,马松梅,王春成,张丹,张云玲. 梭梭和白梭梭的种群结构与空间分布格局. 西南农业学报, 2021, 34(8): 1781-1787.
- [4] Yang F, Lv G H. Characterization of the gene expression profile response to drought stress in *Haloxylon* using PacBio single-molecule real-time and Illumina sequencing. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 981029.
- [5] Su Y G, Chen Y W, Padilla F M, Zhang Y M, Huang G. The influence of biocrusts on the spatial pattern of soil bacterial communities: a case study at landscape and slope scales. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 142: 107721.
- [6] 李茜倩, 尹本丰, 张元明. 不同微生境下齿肋赤藓(Syntrichia caninervis)生理生化特性对不同季节的响应. 生态学报, 2018, 38(6): 2092-2100.
- [7] 刘卫国,丁俊祥,邹杰,林喆,唐立松. NaCl 对齿肋赤藓叶肉细胞超微结构的影响. 生态学报, 2016, 36(12): 3556-3563.
- [8] Eldridge D J, Bowker M A, Maestre F T, Roger E, Reynolds J F, Whitford W G. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and

functioning: towards a global synthesis. Ecology Letters, 2011, 14(7): 709-722.

- [9] Ding J Y, Eldridge D J. The fertile island effect varies with aridity and plant patch type across an extensive continental gradient. Plant and Soil, 2021, 459(1): 173-183.
- [10] Yin B F, Zhang Y M, Lou A R. Impacts of the removal of shrubs on the physiological and biochemical characteristics of *Syntrichia caninervis* Mitt: in a temperate desert. Scientific Reports, 2017, 7: 45268.
- [11] 徐杰, 白学良, 田桂泉, 黄洁, 张镝, 冯晓慧. 腾格里沙漠固定沙丘结皮层藓类植物的生态功能及与土壤环境因子的关系. 中国沙漠, 2005, 25(2): 234-242.
- [12] 郑云普,赵建成,张丙昌,张元明.新疆古尔班通古特沙漠生物结皮层藓类物种多样性及适应性研究.安徽农业科学,2009,37(1): 316-319.
- [13] 钱亦兵,张立运,吴兆宁.工程行为对古尔班通古特沙漠植被的破损及恢复.干旱区研究,2001,18(4):47-51.
- [14] 吉雪花, 张元明, 陶冶, 周小兵, 张静. 藓类结皮斑块面积与环境因子的关系. 中国沙漠, 2013, 33(6): 1803-1809.
- [15] Li Y G, Zhou X B, Zhang Y M. Moss patch size and microhabitats influence stoichiometry of moss crusts in a temperate desert, Central Asia. Plant and Soil, 2019, 443(1): 55-72.
- [16] 张元明, 陈晋, 王雪芹, 潘惠霞, 辜智慧, 潘伯荣. 古尔班通古特沙漠生物结皮的分布特征. 地理学报, 2005, 60(1): 53-60.
- [17] 王雪芹, 张元明, 王远超, 万金平, 徐曼. 古尔班通古特沙漠生物结皮小尺度分异的环境特征. 中国沙漠, 2006, 26(5): 711-716.
- [18] Zak D R, Holmes W E, White D C, Peacock A D, Tilman D. Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? Ecology, 2003, 84(8): 2042-2050.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [20] Johnson D, Vandenkoornhuyse P J, Leake J R, Gilbert L, Booth R E, Grime J P, Young J P W, Read D J. Plant communities affect arbuscular mycorrhizal fungal diversity and community composition in grassland microcosms. The New Phytologist, 2004, 161(2): 503-515.
- [21] Bird J A, Herman D J, Firestone M K. Rhizosphere priming of soil organic matter by bacterial groups in a grassland soil. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(4): 718-725.
- [22] 李从娟, 雷加强, 徐新文, 王永东, 范敬龙. 树干径流对梭梭"肥岛"和"盐岛"效应的作用机制. 生态学报, 2012, 32(15): 4819-4826.
- [23] 韩路, 王海珍, 牛建龙, 王家强, 柳维扬. 荒漠河岸林胡杨群落特征对地下水位梯度的响应. 生态学报, 2017, 37(20); 6836-6846.
- [24] 马银山, 杜国祯, 张世挺. 光照强度和肥力变化对垂穗披碱草生长的影响. 生态学报, 2014, 34(14): 3908-3916.
- [25] 陈明. 新疆典型荒漠植被立地土壤酶活性及微生物数量研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2008.
- [26] 邓文红,赵欣蕊,张俊琦,郭惠红.沙蒿(Artemisia ordosica)水浸提液对4种伴生草本植物的化感作用.生态学报,2019,39(15): 5670-5678.
- [27] 赵洋, 陈永乐, 徐冰鑫. 油蒿(Artemisia ordosica)退化阶段对生物土壤结皮拓殖和发育的影响. 中国沙漠, 2016, 36(4): 983-989.
- [28] 马强, 宇万太, 赵少华, 张璐, 沈善敏, 王永宝. 黑土农田土壤肥力质量综合评价. 应用生态学报, 2004, 15(10): 1916-1920.
- [29] 郭小龙, 王明力, 赵来朋, 杨建军. 干旱区梭梭与胡杨冠下"肥岛"效应. 西南农业学报, 2020, 33(5): 1035-1041.
- [30] 李君, 赵成义, 朱宏, 王锋. 柽柳(Tamarix spp.)和梭梭(Haloxylon ammodendron)的"肥岛"效应. 生态学报, 2007, 27(12): 5138-5147.
- [31] Wang Y D, Zhao Y, Li S Y, Shen F Y, Jia M M, Zhang J G, Xu X W, Lei J Q. Soil aggregation formation in relation to planting time, water salinity, and species in the Taklimakan Desert Highway shelterbelt. Journal of Soils and Sediments, 2018, 18(4): 1466-1477.
- [32] 伏耀龙,张兴昌,王金贵.岷江上游干旱河谷土壤粒径分布分形维数特征.农业工程学报,2012,28(5):120-125.
- [33] 刘斌. 古尔班通古特沙漠梭梭退化机制研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2010.
- [34] 刘德江,刘耘华,盛建东,张瑾,刘永刚.北疆荒漠植被梭梭立地土壤盐分特征研究.水土保持学报,2009,23(2):47-51.
- [35] 阎欣, 安慧. 宁夏荒漠草原沙漠化过程中土壤粒径分形特征. 应用生态学报, 2017, 28(10): 3243-3250.
- [36] 张学利,杨树军,张百习,袁春良.不同林龄樟子松根际与非根际土壤的对比.福建林学院学报,2005,25(1):80-84.
- [37] Silva A T, Gao B, Fisher K M, Mishler B D, Ekwealor J T B, Stark L R, Li X S, Zhang D Y, Bowker M A, Brinda J C, Coe K K, Oliver M J. To dry perchance to live: insights from the genome of the desiccation-tolerant biocrust moss *Syntrichia caninervis*. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2021, 105(5): 1339-1356.
- [38] 陈龙池,廖利平,汪思龙,肖复明.根系分泌物生态学研究.生态学杂志,2002,21(6):57-62.
- [39] Shao J H, He Y X, Li F, Zhang H L, Chen A W, Luo S, Gu J D. Growth inhibition and possible mechanism of oleamide against the toxinproducing cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* NIES-843. Ecotoxicology, 2016, 25(1): 225-233.
- [40] 董颖娜, 冯彬, 王冰璇, 郭明, 范晓月. 香蒲水浸提液对铜绿微囊藻的化感作用. 生态学杂志, 2018, 37(2): 498-505.
- [41] 于会泳, 申国明, 高欣欣. 烟草根系分泌物的 GC-MS 检测. 中国烟草学报, 2013, 19(4): 64-72.
- [42] 张汝民,张丹,白静,陈宏伟,高岩.不同苗龄梭梭根系分泌物组分分析.西北植物学报,2006,26(10):2150-2154.
- [43] 张汝民,张丹,陈宏伟,白静,高岩. 梭梭幼苗根系分泌物提取方法的研究. 干旱区资源与环境, 2007, 21(3): 153-157.