

DOI: 10.20103/j.stxb.202406041291

朱恩慈, 刘涛, 孙新迪, 杨佳霓, 郑安旺, 张爽, 晏磊. 大庆龙凤湿地生物结皮对土壤理化性质及微生物多样性的影响. 生态学报, 2025, 45(15): - .

Zhu E C, Liu T, Sun X D, Yang J N, Zheng A W, Zhang S, Yan L. Effects of biocrusts on physicochemical properties and microbial diversity of soil in Daqing Longfeng Wetland. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): - .

大庆龙凤湿地生物结皮对土壤理化性质及微生物多样性的影响

朱恩慈¹, 刘涛^{1,2}, 孙新迪¹, 杨佳霓¹, 郑安旺¹, 张爽¹, 晏磊^{1,2,*}

1 黑龙江八一农垦大学生命科学技术学院黑龙江省寒区环境微生物与农业废弃物资源化利用重点实验室, 大庆 163319

2 农业农村部东北平原农业绿色低碳重点实验室, 大庆 163319

摘要:生物结皮能对土壤的理化性质以及微生物多样性产生影响, 目前缺乏对内陆盐碱湿地生态系统中生物土壤结皮的发育对其下层土壤作用的探究。本研究对黑龙江省大庆市内龙凤湿地结皮发育前后的土壤以及结皮层的理化性质和酶活性进行了检测与分析, 利用高通量测序技术、RDA 分析细菌及真菌的丰度、群落结构及环境影响因子, 利用 PICRUSt、FUNGuild 探究具有显著丰度物种的功能。结果表明, 结皮发育后大庆龙凤湿地下层土壤的盐碱度明显降低, 有机碳、全磷、有机磷、速效钾的含量以及蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶的活性均显著提高, 砂粒及粉粒的含量增高, 结皮的发育能显著富集养分, 改善土壤质地。微生物多样性分析显示, 细菌群落多样性远高于真菌, 结皮层及其下方土壤中的优势细菌、真菌丰度显著高于裸土。门水平上细菌主要以变形菌门、放线菌门和拟杆菌门为优势类群, 真菌主要以子囊菌门和担子菌门为优势类群。属水平上优势细菌为 *Anditalea*、*Egicoccus*、*Mongoliibacter*, 优势真菌为 *Verticillium*、*Neocamarosporium*、*Fusarium*。土壤养分对微生物丰富度的影响最大, 其中, 速效钾、碱解氮、有机碳、盐度和酸碱度是影响微生物群落组成的重要环境因子。研究还发现, 真菌中内生菌-地衣寄生虫-植物病原体-未定义的腐生菌类群功能丰度最高; 细菌主要注释到代谢功能集, 其中丰度较高的为氨基酸代谢、糖代谢和辅助因子及维生素的代谢。丰度较高的细菌类群能有效稳土固沙, 提高土壤养分含量, 促进荒漠化土壤的修复。本研究结果为解析生物土壤结皮发育对湿地生态的修复作用提供了重要的微生物学理论依据。

关键词:生物土壤结皮; 理化性质; 微生物多样性; 功能; 湿地

Effects of biocrusts on physicochemical properties and microbial diversity of soil in Daqing Longfeng Wetland

ZHU Enci¹, LIU Tao^{1,2}, SUN Xindi¹, YANG Jiani¹, ZHENG Anwang¹, ZHANG Shuang¹, YAN Lei^{1,2,*}

1 Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Environmental Microbiology and Recycling of Argo-waste in Cold Region, College of Life Science and Biotechnology, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China

2 Key Laboratory of Low-carbon Green Agriculture in Northeastern China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Daqing 163319, China

Abstract: Biological crusts play a significant role in influencing the physical and chemical characteristics of soil, as well as in shaping microbial diversity. Nevertheless, there remains a notable deficiency in research regarding the impact of biological soil crust development on the underlying soil within inland saline-alkali wetland ecosystems. This study examined soil physicochemical properties and enzyme activities before and after crust formation and crust layers in the Longfeng Wetland of Daqing City, Heilongjiang Province. High-throughput sequencing and RDA were used to analyze bacterial and

基金项目:国家自然科学基金区域创新发展联合基金项目 (U22A20444); 农业农村部东北平原农业绿色低碳重点实验室开放课题 (LCGANE03); 黑龙江八一农垦大学“揭榜挂帅”科技攻关项目 (JB20220001)

收稿日期: 2024-06-04; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hekouyanlei@gmail.com

fungus abundance, community structure, and environmental factors. The study identified drivers of microbial community composition and employed PICRUSt and FUNguild to predict the potential functions of dominant species. Results showed that subsurface soil salinity decreased after crust development. Subsurface soil organic carbon, total phosphorus, organic phosphorus, and available potassium contents, along with sucrase, urease, alkaline phosphatase, and catalase activities, were significantly elevated. The proportions of sand and silt also increased, indicating that biocrust growth can enhance nutrient enrichment and ameliorate soil texture. The analysis of microbial diversity reveals that crust development significantly influences the formation of dominant species within both bacterial and fungal communities beneath these crusts. Notably, bacterial community diversity is substantially higher than fungal community diversity. The abundances of dominant bacteria and fungi in crust layers and subsurface soils were significantly higher than in bare soil. At the phylum level, Proteobacteria, Actinobacteria, and Bacteroidetes were the dominant bacterial groups, while Ascomycota and Basidiomycota dominated fungal communities. At the genus level, the dominant bacteria were *Anditalea*, *Egicoccus*, and *Mongoliibacter*, while the dominant fungi were *Verticillium*, *Neocamarosporium*, and *Fusarium*. The weighted path of the structural model was used to explore correlations among soil salinity, enzyme activity, nutrients, and microbial richness. The model-fitting results indicated that soil nutrients strongly influenced microbial richness. Among them, available potassium, alkali hydrolyzable nitrogen, organic carbon, salinity, and pH are the important factors that can significantly affect the composition of microbial communities. We also found that endophyte-lichen parasite-plant pathogen-undefined saprotroph was the most abundant in fungal function. Bacterial functions were predominantly annotated to metabolic processes, with the most prominent pathways including amino acid metabolism, carbohydrate metabolism, and the metabolism of cofactors and vitamins, all exhibiting relatively higher abundances. The increased bacterial abundance effectively enhanced soil nutrient content and facilitated the restoration of desertified soils. In conclusion, these findings provide an important microbiological theoretical basis for analyzing the restoration effect of biological soil crust development on urban wetland ecology.

Key Words: biocrusts; physicochemical properties; microbial diversity; function; wetland

湿地物种多样性丰富,是水陆交互作用形成的特殊自然综合体,其发展潜力巨大,是与人类生活和社会发展密切相关的生态系统,具有极高的经济价值^[1]。大庆地处地势低平的松嫩平原,形成了面积巨大,分布广泛、类型丰富的湿地。近年来,由于气候变化和人类活动的双重影响破坏了大庆湿地生态系统,使区域内的物种资源丰度直线下降、抗干扰能力衰退,人类生活区周边的湿地功能已逐渐退化,严重危及区域生态安全和社会经济的可持续发展^[2]。龙凤湿地位于市区内,在大庆众多内陆湿地中受人类活动的影响较大^[3]。

生物土壤结皮是位于土壤表层由菌类、藻类、地衣、苔鲜等多种土壤生物与土壤颗粒形成的复合体^[4]。生物结皮因其特殊的生态功能受到越来越多的关注,结皮表层植物的假根及菌丝通过联结土壤颗粒来稳固退化的土壤结构。在植物和微生物协同作用下形成土壤团聚体,有利于保存土壤水分,增强退化土壤内部有机、无机物质的循环以积累土壤养分^[5]。已有研究表明,生物结皮对表层土壤的发育、稳定和改善发挥着重要作用^[6]。与裸土相比,结皮发育后的土壤积累了大量养分且微生物量显著变化^[7],能够通过其自身的代谢机制有效降低土壤侵蚀、改善土壤结构、增强土壤肥力,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^[8]。我国有关生物结皮的研究主要针对荒漠地区,对湿地生物结皮的探究甚少。生物结皮对湿地土壤理化性质的影响规律尚不明确,对大庆龙凤湿地生物结皮微生物多样性及其在湿地生态系统中的修复功能的研究未见报道。湿地退化对土壤产生不同程度的影响,结皮土壤中的微生物可能会对这些影响做出反应。土壤微生物群落的功能多样性随其组成和结构的改变而随之改变,能在一定程度上反映湿地土壤及生态系统的健康状况^[9-10]。因此,研究生物土壤结皮发育前后土壤的性质及微生物多样性变化,对全面解析生物土壤结皮发育对湿地生态修复的作用具有重要意义。本文以大庆龙凤湿地生物土壤结皮作为研究对象,探究浅层土壤结皮发育前后的理化性质及多种酶活性的变化,借助高通量测序技术分析浅层土壤结皮发育前后的微生物

多样性,对土壤结皮中微生物群落结构进行研究,解析该研究区域生物结皮微生物多样性变化与土壤生物结皮发育的相关关系,并对相对丰度具有显著优势物种的群落功能进行预测与分析讨论。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

龙凤湿地自然保护区位于大庆市城中区,距市中心仅 8 km,面积为 50.5 km²,属省级自然保护区,是大庆广阔湿地的一个重要组成部分。龙凤湿地自然保护区地处中纬度地带,地理位置为 125°07′—125°15′E、46°28′—46°32′N,位于松嫩平原腹地,属温带大陆性季风气候区,四季分明且温差较大;年平均气温 4.5℃,极端最高气温 39.8℃,极端最低气温-39.2℃;年均 4 月中下旬解冻,11 月上旬结冰,无霜期 149 d,结冰期 176 d,年平均降水量为 425 mm^[11]。地势低洼平坦,泡沼相间,自然坡降小于 1%,是我国为数不多的保存完整的芦苇沼泽湿地之一^[12]。土壤主要由草甸土与沼泽土构成,且沼泽土分布广泛,占据绝对优势,覆盖了自然保护区总面积的 80%,是该区域的主要土壤类型,土质具有明显的碱性特征,同时也富含大量的碳酸盐^[13]。

1.2 样品采集与测定方法

样品采集

采样地点位于龙凤湿地保护区内,为避免地势对研究的影响,选取地势相对平坦且长有集中连片生物土壤结皮的区域作为采集区,并选取其中生物土壤结皮发育较好的 100 m×100 m 区域作为样地(125°08′09″—125°08′11″E、46°30′28″—46°30′31″N)。由于采样点每年十一月至次年四月份处于冰封期,研究于 2023 年 6 月 4 日(夏季)采集未发育结皮的裸土样本、2023 年 9 月 10 日(秋季)采集结皮及下层土壤样本。在样品采集时,用无菌铲铲取结皮发育前后大小为 10 cm×10 cm、深度为 1—3 cm 的土壤以及结皮层,并托底取下完整样品(图 1)。为减少空间异质性对样品的影响,在样地内各采集 3 块样品进行混合。将结皮及土壤样品装入无菌的封口袋,裸土样品标记为 S 组,结皮样品标记为 C 组,结皮下层土壤样品标记为 SC 组。将标记后的样品放入冰盒带回实验室,结皮样品处理时需将结皮层从土壤表面剥离,尽量避免下层土壤的影响,将处理好的每组样品分为两份。一份为测量理化性质的结皮及土壤,经自然风干后,为避免植被根系影响,过 2 mm 筛待用。另一份为测量微生物的结皮及土壤,去除其中杂物,将处理好的样品装入无菌袋置于冰箱冷冻保存。

测定方法

土壤理化性质:土壤 pH 使用 pH 计(PHS-2F,上海仪电科学仪器股份有限公司,上海)测量,盐度利用盐度计(CNY28 数显盐度计,杭州陆恒生物科技有限公司,浙江)测量,将仪器调零后测量土壤悬浊液(土和水比例为 1:5)的酸碱度和盐度。有机碳含量采用改良的低温外热重铬酸钾氧化——比色法^[14];全氮和碱解氮含量分别采用凯氏定氮法和碱解扩散法;全磷、有机磷含量采用钼锑抗分光光度比色法;速效钾含量采用四苯硼比浊法,利用钾离子与四苯硼钠作用,形成不溶于水的白色四苯硼钾沉淀,产生的浊度在一定范围内与钾离子浓度成正比,通过检测其浊度在一定波长上的吸光度确定钾含量;土壤机械组成利用甲种比重计(TM85 土壤密度计,匡建仪表,上海)测量粒径小于 2 mm 的悬浮颗粒含量。

土壤酶活性:蔗糖酶含量采用 3,5-二硝基水杨酸比色法;过氧化氢酶含量采用紫外分光光度法^[15];脲酶含量采用苯酚-次氯酸钠比色法^[16];碱性磷酸酶含量采用磷酸苯二钠比色法^[17]。

高通量测序:土壤样本采集后送广东美格基因科技有限公司进行细菌(16S)和真菌(ITS)扩增子高通量测序。具体实验流程如下:使用 MagaBio 土壤/粪便基因组 DNA 纯化试剂盒 BSC48L1E-G 提取基因组 DNA,利用 Thermo NanoDrop One(Thermo Fisher Scientific, MA, USA)检测 DNA 的纯度和浓度。以基因组 DNA 为模板,根据测序区域的选择,使用带 barcode 的特异引物及 Premix Taq 进行 PCR 扩增。细菌使用引物 338F(CTCCTACGGGAGGCAGCA),806R(GGACTACHVGGGTWTCTAAT)扩增 V3V4-1 区域;真菌使用引物 BD-ITS1F(CTTGCTCATTTAGAGGAAGTAA)和 BD-ITS2(GCTGCGTTCTTCATCGATGC)扩增 ITS1-2 区域。扩增产物经过 1% 琼脂糖凝胶电泳检测,确定片段长度和浓度。利用 GeneTools Analysis Software (Version 4.03.05.0,

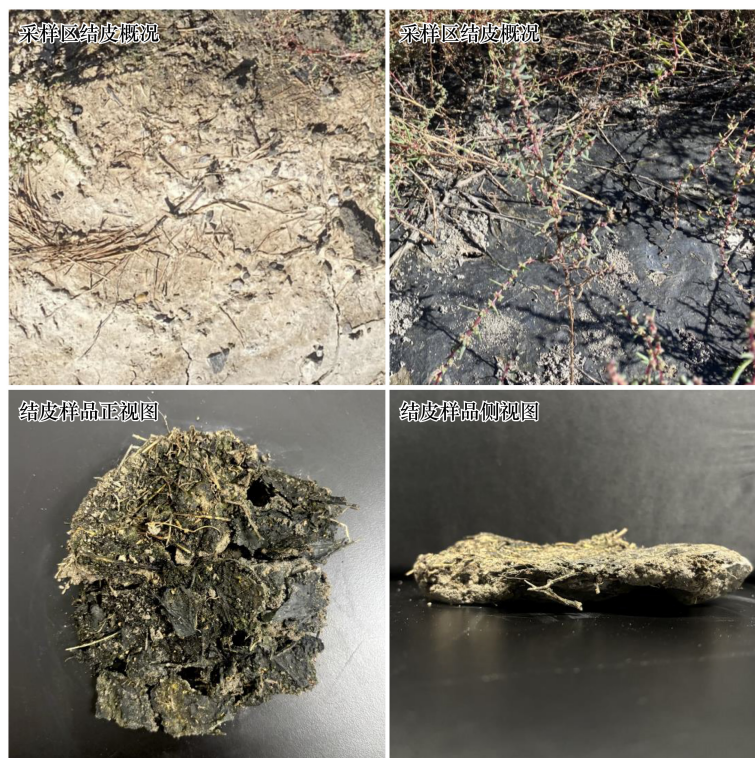


图1 采样区结皮及结皮样品概况

Fig.1 General situation of biocrusts in the sampling area and biocrusts samples

SynGene)对PCR产物进行浓度对比后,按照等质量原则计算各样品所需体积,将各PCR产物进行混合。使用E.Z.N.A.[®] Gel Extraction Kit (Omega, USA)凝胶回收试剂盒回收PCR混合产物。之后按照ALFA-SEQ DNA Library Prep Kit的标准流程进行建库构建,并使用Qsep400高通量核酸蛋白分析系统(中国杭州厚泽生物科技有限公司)评估文库片段的大小,使用Qubit4.0(Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA)测量文库的浓度。最后,使用Illumina平台对构建的扩增子文库进行PE250测序。测序完成后,数据上传美格云平台(magigene.com),进行数据处理及基础分析以获得OTU丰度表,在平台上进行交互分析。使用R软件进行物种群落分析、Alpha多样性指数统计、Beta多样性分析、共线性网络分析和环境因子冗余分析。使用PICRUST2和FUNGuild软件分别对细菌和真菌进行功能预测分析,以获得样本的功能信息。

数据处理

使用SPSS(27.0版本,SPSS,Armonk,NY,USA)对实验数据进行单因素ANOVA检验和独立样本检验;使用Origin(2021版本,OriginLab Corporation,Northampton,MA,USA)对实验数据进行统计分析,制作图表;使用SPSSPRO平台(www.spsspro.com)对数据进行处理与分析,并绘制土壤环境因子与微生物丰富度间关系结构模型。

2 结果与分析

2.1 生物土壤结皮的生态特征

大庆龙凤湿地位于松嫩平原腹地、扎龙自然保护区边缘,由嫩江、乌裕尔河和双阳河冲刷而成^[12]。龙凤湿地地势平坦,无林地,相较于森林生态系统,其植物群落的结构与组成简单,且植物多样性较低,植被类型可划分为草甸、沼泽和水生植被^[18],是典型的苏打型盐碱化芦苇沼泽湿地。芦苇和草甸植被覆盖下的土壤结皮类型以藻-地衣结皮和地衣结皮为主,分别呈深绿色、黑色,质地较薄且具备一定的柔韧性,结皮与下层土壤以

假根胶结。在植被稀疏的区域,如裸露的盐碱地或者退化的草地周围分布着盐结皮,呈灰白色,表面呈现出规则的板状或片状结构,质地较为坚硬,表面有盐析出形成结晶。生物土壤结皮厚度受土壤湿度、植被覆盖等条件影响,厚度约为 0.1—1 cm(图 1)。

2.2 生物土壤结皮发育对湿地土壤化学性质的影响

测定并分析大庆龙凤湿地表层土壤结皮发育前后样品的化学性质结果如表 1 所示。所有样品的 pH 值均大于 7.0,土壤偏碱性。随着生物结皮发育,土壤的 pH 和盐度均降低,其中结皮层含量最低,与其他两组含量差异显著($P<0.05$)。除 pH 和盐度外,C 组样品的各项化学性质指标均高于其他两组样品,SC 组样品指标均高于 S 组样品,其中土壤有机碳、全磷、有机磷、速效钾的含量显著增加($P<0.05$),速效钾的含量在生物结皮发育过程中增长 7.19%,有机磷的含量增长 15.76%,全磷的含量增长 17.59%。结皮发育前后有机碳含量分别为 2.06%和 3.01%,结皮发育过程中增长 46.11%,有机碳含量提升幅度最明显。全氮和碱解氮的含量增长虽然不显著($P>0.05$),但也同样表现为结皮发育后下层土壤含量高于裸土含量,分别增长 0.5 倍和 0.2 倍。

表 1 结皮及土壤样品理化性质

Table 1 Physicochemical properties of crusts and soil samples

因素 Factor	样品类型 Sample type		
	S	SC	C
酸碱度 pH	10.72±0.02a	10.51±0.04b	9.68±0.05c
盐度 Soil salinity/%	1.80±0.10a	0.40±0.10c	0.67±0.06b
有机碳 Organic carbon/%	2.06±0.30c	3.01±0.23b	6.74±0.22a
全氮 Total nitrogen/(g/kg)	1.41±0.64b	2.12±1.14b	5.17±0.57a
碱解氮 Alkali-hydrolyze nitrogen/(g/kg)	0.10±0.04b	0.13±0.08b	0.30±0.07a
全磷 Total phosphorus/(μg/g)	381.69±7.74c	448.82±26.03b	1137.04±4.80a
有机磷 Organic phosphorus/(μg/g)	265.16±1.93c	306.96±14.24b	941.98±5.12a
速效钾 Available potassium/(mg/kg)	141.90±2.21c	152.10±4.04b	158.48±1.99a

1) S 组为裸土,SC 组为结皮下层土壤,C 组为结皮层;2) 平均值±标准差,同行不同字母表示样品间差异显著($P<0.05$)

2.3 生物土壤结皮发育对湿地土壤机械组成的影响

测定并分析裸土及生物结皮下层土壤的机械组成结果如表 2 所示。结皮发育前后的土壤中砂粒及粉粒的含量均表现为 SC 组>S 组,黏粒含量表现为 SC 组<S 组。其中,砂粒含量增加了 14.00%,粉粒含量增加 10.33%,黏粒含量降低 24.33%,黏粒含量变化最明显。利用独立样本 T 检验进行验证,生物土壤结皮的发育改变了土壤中颗粒物的含量,其差异极显著($P<0.001$)。

表 2 土壤样品机械组成

Table 2 Mechanical composition of soil samples

样品类型 Sample type	砂粒 Sand(2—0.02 mm)/%	粉粒 Silt(0.02—0.002 mm)/%	黏粒 Clay(<0.002 mm)/%
S	36.6667±1.5275	20.3333±1.1547	43.0000±1.7321
SC	50.6667±1.5275	30.6667±0.5774	18.6667±1.5275
<i>t</i>	-11.2250	-13.8636	18.2500
<i>P</i>	0.0004	0.0002	0.0001

2.4 生物土壤结皮发育对湿地土壤酶活力的影响

分别检测并分析生物结皮及土壤的蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶 4 种酶活性,结果如图 2 所示,结皮及土壤中的 4 种酶活性均存在不同的差异且差异显著($P<0.05$),且均表现为 C 组>SC 组>S 组。结皮层 4 种酶活性最高,与其他两组含量差异极显著($P<0.001$)。结皮发育后下层的土壤酶活性显著高于裸土,其蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶的活性分别增长 290.00%、23.07%、57.39%、24.03%,对蔗糖酶活性提升的幅度最大。

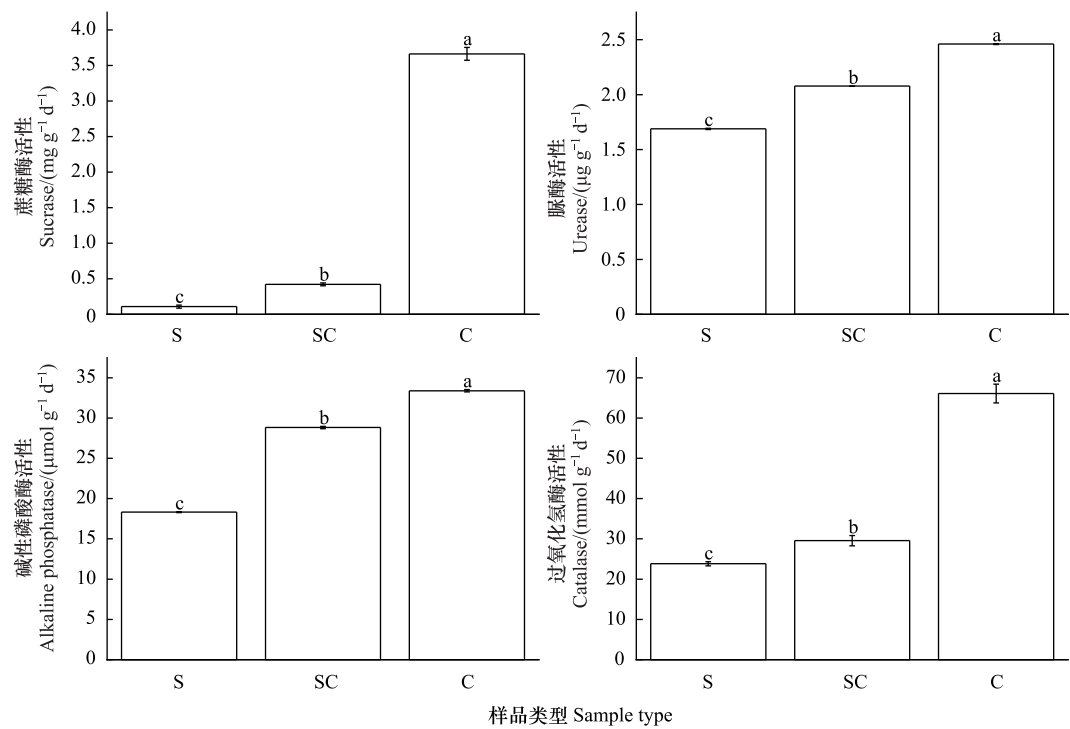


图 2 生物结皮及土壤的酶活性

Fig.2 Enzyme activity in biological crusts and soils

S 组为裸土, SC 组为结皮下层土壤, C 组为结皮层; 平均值±标准差, 不同字母表示样品间差异显著 ($P < 0.05$)

2.5 湿地生物土壤结皮发育对土壤微生物多样性的影响

2.5.1 生物结皮及湿地土壤细菌、真菌的 Alpha 多样性分析

结皮及土壤样品的细菌、真菌 Alpha 多样性分析结果如表 3。所有样本类型的测序覆盖率均>95%, 表明细菌、真菌的群落置信度高, 各样品类型的主要细菌及真菌均已得到分析, 测序数据结果可靠。

表 3 结皮及土壤样品的细菌、真菌群落 α 多样性

Table 3 Crust and soil bacterial community α diversity

指标 Indexes	细菌群落 Bacterial community			真菌群落 Fungal communities		
	S	SC	C	S	SC	C
丰富度 Richness	1422.67ab	1580.00a	1093.67b	400.00a	400.00a	432.33a
覆盖率 Coverage/%	99.57b	99.64a	99.63a	99.79a	99.83a	99.85a
Chao 1 指数 Chao 1 index	1423.10ab	1580.27a	1094.47b	401.50a	400.97a	433.57a
辛普森指数 Simpson index	0.05a	0.04a	0.06a	0.25a	0.30a	0.13a
Shannon 指数 Shannon index	6.15a	6.35a	5.4a	4.25a	3.71a	4.54a
ACE 指数 ACE index	1666.46ab	1767.54a	1366.10b	493.65a	469.99a	500.09a

2.5.2 结皮及土壤的细菌、真菌群落组成

结皮、下层土壤以及裸土的细菌 OTU 数量分别为 1813、2672、2331, 真菌 OTU 数量分别为 607、565、564。细菌共有 OTU 数量为 1211, 真菌共有 OTU 数量为 444。细菌特有 OTU 数量排序为 SC 组(891)>S 组(668)>C 组(340), 真菌特有 OTU 数量排序为 C 组(57)>SC 组(40)>S 组(27)。

以门水平及属水平为分类单位绘制细菌、真菌群落组成柱状图如图 3, 图中显示丰度排名前 20 的菌门。各样本中相对丰度排名前 5 的细菌门分别为: 变形菌门、放线菌门、拟杆菌门、蓝细菌门和出芽单胞菌门。除未分类菌门外, 真菌各样本组丰度分别为: 子囊菌门、担子菌门、壶菌门、钙孢菌门和被孢霉门。

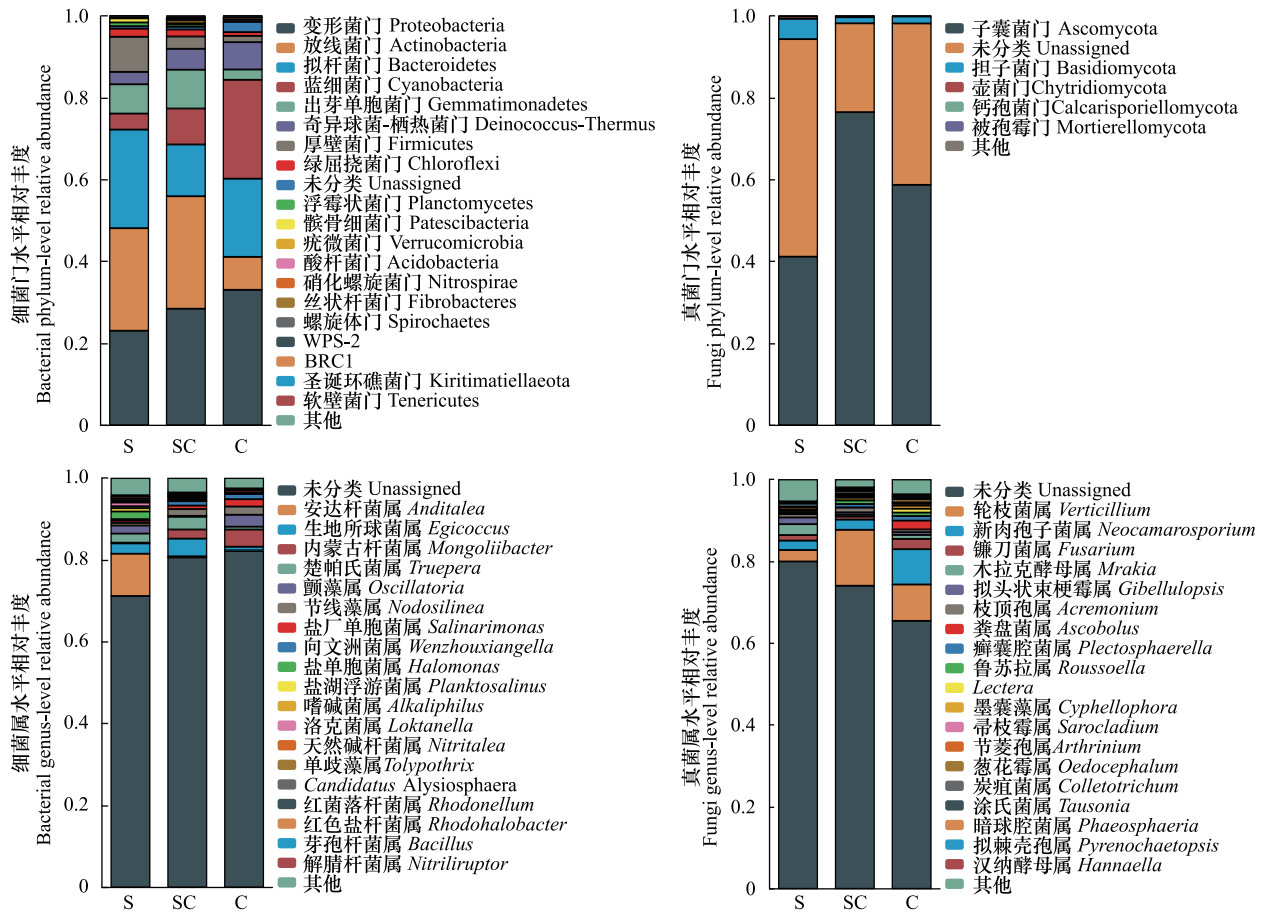


图3 门水平及属水平优势细菌、真菌相对丰度

Fig.3 Relative abundance of dominant bacteria and fungi at phylum and genus levels

除未分类菌种外,各样本中相对丰度排名前3的细菌属分别为:S组:*Anditalea* (10.33%)、*Egicoccus* (2.52%)、*Truepera* (2.21%); SC组:*Egicoccus* (4.32%)、*Truepera* (3.11%)、*Mongoliibacter* (2.23%); C组:*Mongoliibacter* (4.20%)、*Oscillatoria* (2.91%)、*Nodosilinea* (2.01%),其它属类的细菌相对丰度占细菌总丰度的不到5%。各样本类型相对丰度排名前3的真菌属分别:S组:*Verticillium* (2.80%)、*Mrakia* (2.66%)、*Neocamarosporium* (2.30%); SC组:*Verticillium* (13.67%)、*Neocamarosporium* (2.49%)、*Acremonium* (1.15%); C组:*Verticillium* (8.89%)、*Neocamarosporium* (8.63%)、*Fusarium* (2.52%),其它属类的真菌相对丰度占细菌总丰度的不到6%。细菌及真菌在属分类水平上均有大量相对丰度较低或未被分类的菌种。

2.5.3 结皮及土壤细菌、真菌的群落组成网络分析

样本内细菌、真菌物种之间的相关关系网络分析如图4,细菌门水平相对丰度具有显著优势的物种中,出芽单孢菌门及蓝细菌门在物种相关性网络中与其他细菌之间的联系最紧密,其中出芽单孢菌门与丝状杆菌门、螺旋体门、软壁菌门四者之间互为正相关作用关系,且相关性最高。真菌门水平相对丰度具有显著优势的物种中,担子菌门、钙孢菌门、壶菌门、被孢霉门、毛霉门五者之间均为正相关关系。

2.5.4 生物结皮及湿地土壤细菌、真菌的 Beta 多样性分析

为进一步探究结皮以及结皮发育前后土壤中细菌和真菌群落结构的差异,利用基于 Bray-curtis 距离矩阵的主坐标分析可以将结皮及土壤间的细菌、真菌群落相似度和差异性通过点与点间的距离体现出来。其中,细菌群落结构主坐标分析图中,主成分1轴稀释度为44.7%、2轴稀释度为16.1%,共同解释了60.8%的

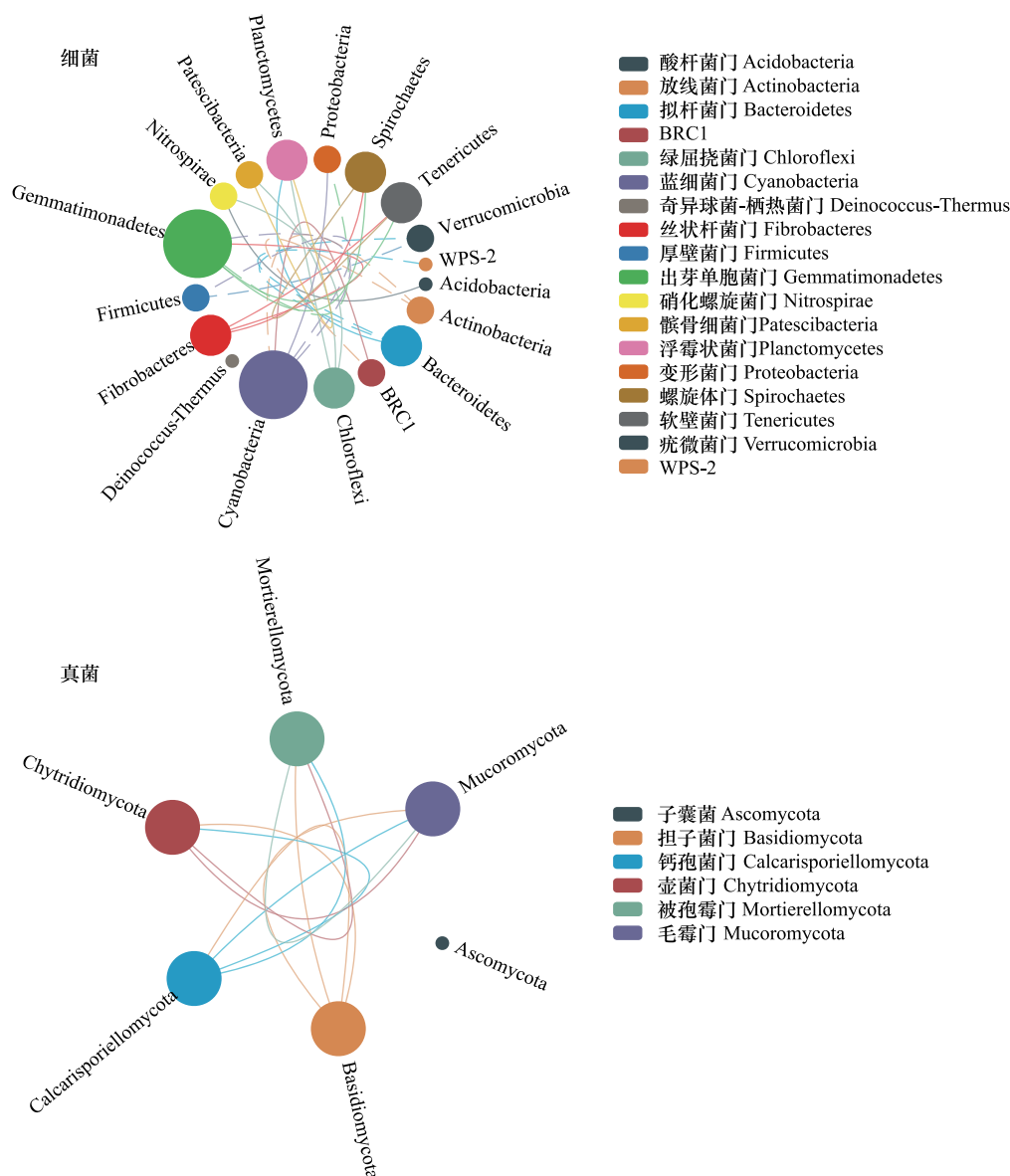


图 4 细菌、真菌物种相关性网络
Fig.4 Bacterial and fungal species correlation networks

差异。真群落结构主坐标分析图中,主成分 1 轴稀释度为 31.4%、2 轴稀释度为 21.6%,共同解释了 53% 的差异。S 组与 C 组在两图中距离较远且无重叠,其细菌和真菌群落结构上均存在明显差异。而 SC 组同其它两组间均有重叠,其细菌和真菌群落结构上均与其它两组存在一定相似性(图 5)。

2.5.5 湿地土壤环境因子与微生物群落组成关联分析

为阐明土壤环境因子与微生物丰富度之间的关系,根据结构模型的带权路径,分析因子路径影响关系情况。最终模型拟合结果为:卡方值 $\chi^2 = 57.947$,自由度 $df = 71$,显著性概率值 $P = 0.867$,渐进残差均方和平方根 $RMSEA = 0.00$,卡方自由度比 $\chi^2/df = 0.816$ 。 $P > 0.05$, $\chi^2/df < 3$, $RMSEA < 0.10$,说明模型拟合较好。其中土壤酶活力→微生物丰富度路径,显著性 P 值为 0.111,水平上不呈现显著性,因此土壤酶活力和微生物丰富度之间不存在影响关系,此路径无效。土壤养分对微生物丰富度的影响最大($\lambda = -0.253$)(图 6)。

将土壤养分因子同结皮发育前后的土壤及结皮层的优势微生物群落进行冗余分析(RDA),各因子对样本细菌、真菌群落组成均有不同程度的影响。细菌门水平优势群落和土壤环境因子的 RDA 分析前两个轴共

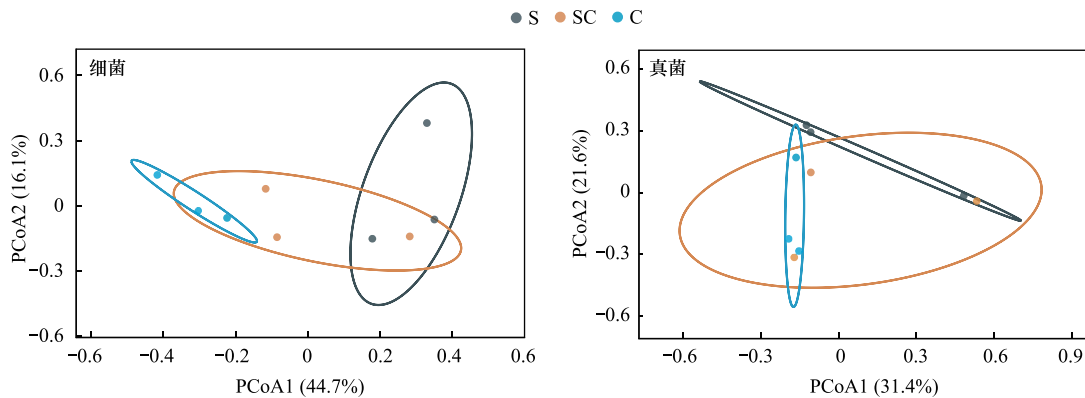


图5 生物结皮及土壤的细菌、真菌群落结构的主坐标分析

Fig.5 Principal coordinate analysis of bacterial and fungal community structure in biological crust and soil

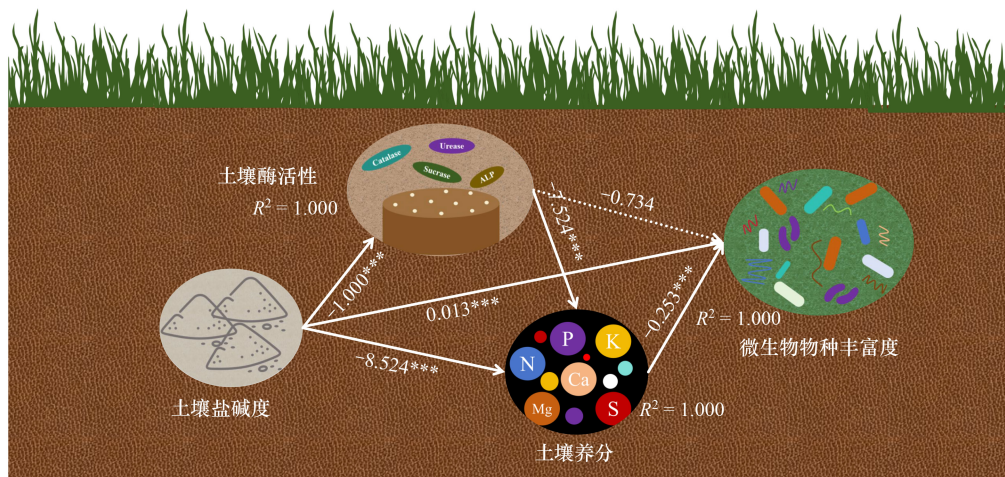


图6 土壤环境因子与微生物丰富度间关系结构模型

Fig.6 Structural model of the relationship between soil environmental factors and microbial richness

*** 表示显著性 $P < 0.001$; 实线: 存在相关关系; 虚线: 不存在相关关系; 土壤盐碱度包括: 盐度、pH; 土壤酶活性包括: 蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶; 土壤养分包括: 有机碳、全氮、碱解氮、全磷、有机磷、速效钾; 微生物丰富度: 细菌物种丰富度、真菌物种丰富度

累积解释了 87.3% 的群落变化, 其中速效钾、碱解氮、有机碳、全磷影响最大, 酸碱度、有机磷、全氮的影响次之。真菌门水平优势群落和土壤环境因子的 RDA 分析前两个轴共累积解释了 100% 的群落变化, 其中盐度影响最大, 速效钾、碱解氮、有机碳、酸碱度、全氮的影响次之。属水平优势细菌群落和土壤环境因子的 RDA 分析前两个轴共累积解释了 86.1% 的群落变化, 盐度影响最大, 速效钾、酸碱度、有机碳、全磷、有机磷的影响次之。属水平优势真菌群落和土壤环境因子的 RDA 分析前两个轴共累积解释了 96% 的群落变化, 其中全氮、碱解氮、盐度影响最大, 有机碳、酸碱度的影响次之 (图 7)。

2.6 生物结皮及湿地土壤细菌、真菌的功能预测

具有显著相对丰度优势细菌物种的群落功能预测结果中, 属于代谢功能丰度所占比例最大, 其中丰度较高的为氨基酸代谢、糖代谢和辅助因子及维生素的代谢。真菌群落功能预测结果中, 裸土样本组中内生菌-地衣-植物病原体-未定义的腐生菌类群功能丰度最高为 73.86%, 其结皮发育后结皮层及其下层土壤中功能明显减弱, 丰度分别降至 55.82% 和 20.51%, 动物病原体-内生菌-真菌-植物病原体-木腐生菌和粪腐生菌-外生菌根-土壤腐生菌-木腐生菌类群功能丰度其次, 结皮发育后结皮层及其下层土壤中功能均显著增加 (图 8)。

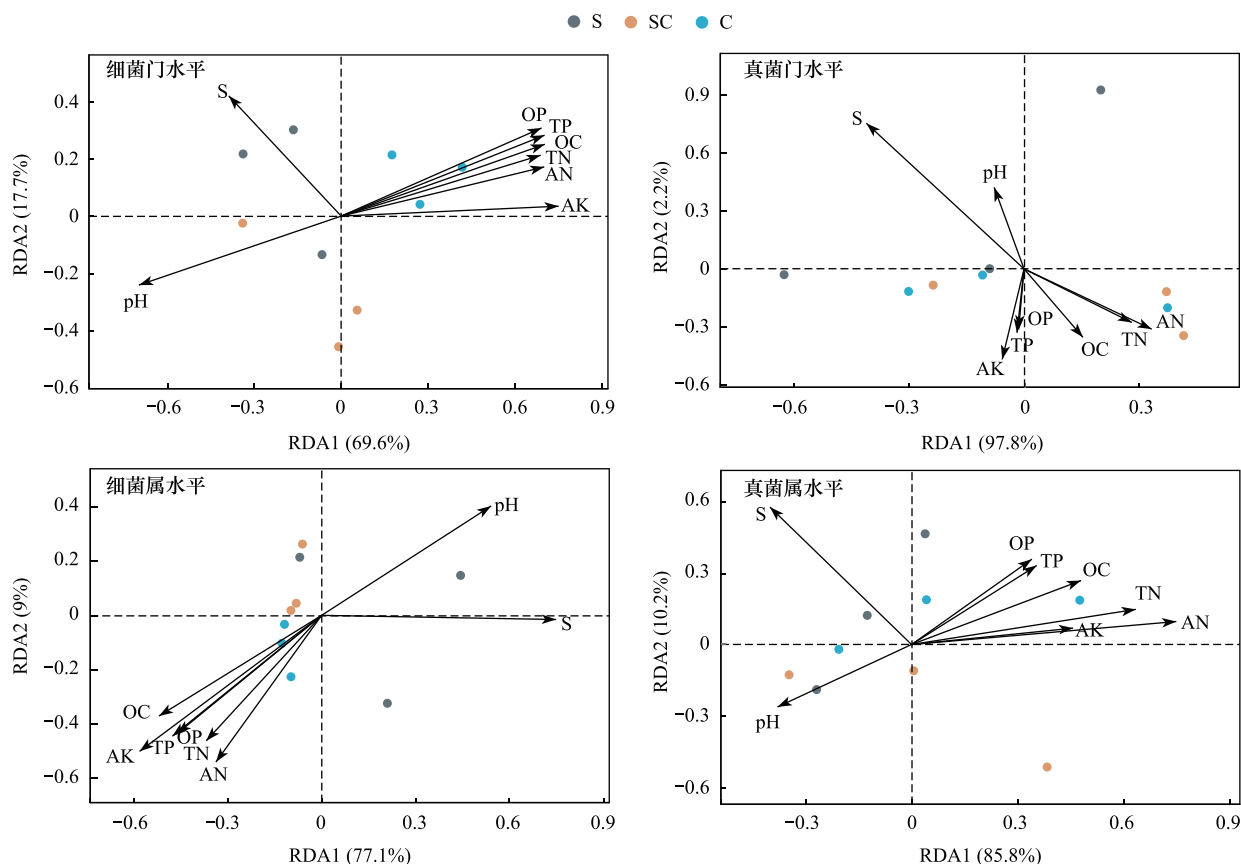


图7 门水平及属水平细菌、真菌群落和土壤环境因子的冗余分析

Fig.7 Redundancy analysis of bacterial and fungal communities and soil environmental factors at phylum and genus levels

pH 为酸碱度; S 为盐度; OC 为有机碳; TN 为全氮; AN 为碱解氮; TP 为全磷; OP 为有机磷; AK 为速效钾

3 讨论

3.1 结皮形成的环境因素

龙凤湿地是松嫩平原内陆以 Na_2CO_3 和 NaHCO_3 为主的苏打型盐碱化芦苇沼泽湿地^[19]。湿地的沼泽土和草甸土为结皮的形成提供物质基础。沼泽土富含水分和有机质^[20], 由于季节性的水位变化, 使得土壤处于反复的湿润和干燥状态, 土壤中的矿物质、有机物和微生物等成分会在土壤表面沉淀和聚集^[21], 促进结皮的形成。草甸植被覆盖下的土壤区域, 植被创造的遮阴与蒸发量低的环境以及根系的穿插形成了区域内藻-地衣结皮的生长^[22-23]。是在藻类结皮形成的基础上, 众多真菌与特定藻类形成共生关系, 进而演化成地衣结皮, 地衣的整体形态主要由其中的真菌组分所决定^[24]。研究区域内盐结皮主要分布在地势低洼、排水不畅的湿地区域, 这些地方的地下水位较高, 土壤水分易于蒸发散失, 从而导致盐分大量累积^[25]。

3.2 生物结皮对下层土壤养分的影响

土壤养分包括氮、磷、钾等多种元素, 是土壤中植物生长所必须的、能直接或经转化后被植物根系吸收的矿质营养成分^[26-27]。土壤中矿物颗粒组成比例及大小即土壤机械组成的变化对土壤性质有一定影响^[28]。除此之外, 土壤中酶的种类众多, 土壤酶活性在土壤中所进行的一切生物化学过程中起着十分重要的作用、影响土壤的质量, 与 C、N、P 等多种元素循环和迁移密切相关^[29]。其中土壤蔗糖酶与土壤有机质代谢及氮磷含量密切相关^[30]; 脲酶可以把土壤中酰胺态的有机氮通过水解转化为可被利用的无机氮^[31]; 碱性磷酸酶参与磷元素化学循环、对有机磷物质的水解起着重要作用^[32]; 过氧化氢酶能消除或减轻过氧化氢的危害, 促使土

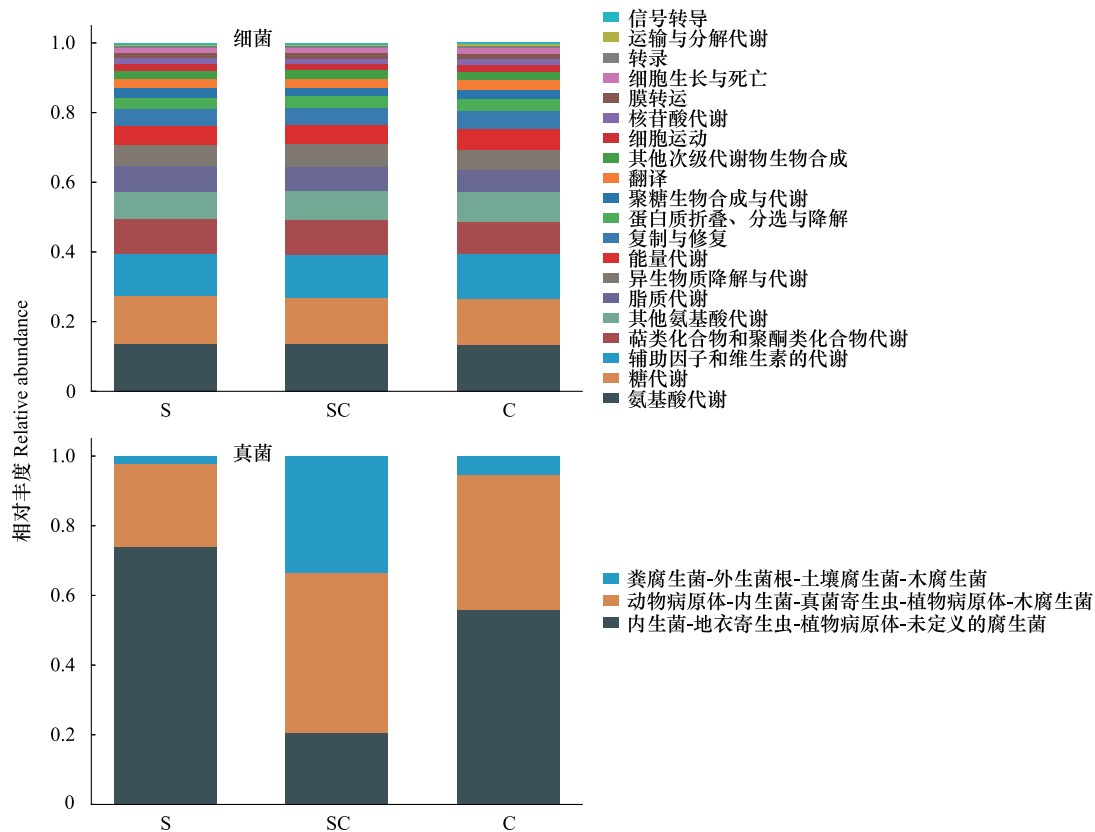


图 8 细菌及真菌功能预测通路组成相对丰度

Fig.8 Relative abundance of predicted pathways for bacterial and fungal functions

壤中的过氧化氢分解为水和氧^[33]。目前,虽然人们对土壤生物结皮可以改变土壤理化性质、酶活性并提高土壤养分的结论已基本形成共识,但是由于不同研究中所针对的土壤类型不同所得出结论不尽相同。王蕊等^[34]对黄土丘陵沟壑区研究表明随着结皮的发育土壤有机质、全氮、全钾、速效氮、速效磷、速效钾含量均呈增长趋势 pH 值则相反;周虹等^[35]对高寒沙区研究表明结皮层细颗粒物均高于下层土壤,与裸沙相比结皮层的有机碳、全碳、全氮、铵态氮、硝态氮和全磷含量均有所增加。樊瑾等^[36]对毛乌素沙地研究表明生物结皮的进展演替可显著提高结皮层脲酶、碱性磷酸酶、蔗糖酶、过氧化氢酶活性。可见生物结皮对于下层土壤理化性质、酶活性的改变及其对养分的富集作用十分明显。

本研究通过对龙凤湿地结皮发育前后的土壤以及结皮层进行诸如有效磷、有机碳、速效钾、机械组成等理化性质的测定,结果显示各样品类型的指标均存在不同程度的差异(表 1)。土壤酸碱度均大于 7,且盐分含量较高,说明研究区土壤已经盐碱化。土壤盐碱化会破坏土壤结构、改变微生物群落,导致植物生长发育受阻,严重会造成植物死亡^[37]。但结皮发育后的下层土壤 pH 值及盐度明显降低,这是由于结皮发育所致,显著改善下层土壤中盐碱含量。与裸土相比结皮层及其下层土壤中,有机碳、全磷、有机磷、速效钾、全氮、碱解氮等土壤养分的含量显著提高,土壤机械组成中砂粒及粉粒的含量增高,土壤的蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶、过氧化氢酶四种酶活性均显著增加。松嫩平原的盐碱土壤中富含碳酸盐成分,遇水后会发生膨胀效应,进而削弱了土壤的渗透性能,这一现象导致地表水分难以下渗而积聚,同时加剧了土壤下层的干旱状况。此外,由于土壤中黏粒组分比例较高,使得土壤表层易于形成硬化结皮层^[38]。大庆龙凤湿地昼夜温差变化大,有利于碳水化合物的累积,生物结皮中的生物组分参与土壤物质循环,间接影响了土壤机械构成^[39],增加了土壤通气透水的性能、加快养分转化速度。由于盐碱地上植被稀疏,土壤有机质积累少,土壤肥力低,结皮中的植物及微生物能够有效富集养分,有效提高土壤碳、氮、磷、钾循环能力,酶促产物能够直接影响植物的生长,土壤酶活

性的提高同样起到养分增效的作用,这与前人研究结果一致^[40-45]。此外,生物结皮的发育能够增强土壤表层的粗糙程度与透气性^[46],从而提升土壤抵抗风蚀和水蚀的能力^[47-48],生物结皮的存在能够对土壤水分的保持与流动产生显著影响,进而对水文循环、侵蚀过程及土壤的水分状况产生深远效应^[49],其通过增加植被覆盖度可减少蒸发,降低表层土壤盐分积累^[50],进而维护盐碱地土壤的稳固性和生态环境的相对平衡。

3.3 生物结皮对下层土壤微生物群落多样性的影响以及群落组成与环境因子的关联

α 多样性可表征微生物群落的丰富度和多样性,细菌 Alpha 多样性分析结果排序为:Chao 1 指数:SC 组>S 组>C 组;辛普森指数:C 组>S 组>SC 组;香农指数:SC 组>S 组>C 组;ACE 指数:SC 组>S 组>C 组。真菌 Alpha 多样性分析结果排序为:Chao 1 指数:C 组>S 组>SC 组;辛普森指数:SC 组>S 组>C 组;香农指数:C 组>S 组>SC 组;ACE 指数:C 组>SC 组>S 组。结皮发育后的土壤与裸土相比,细菌和真菌的 Chao 1 指数、香农指数、ACE 指数均呈上升趋势。说明结皮发育后的土壤中群落丰富度及多样性均增高。本研究中结皮下层土壤中的细菌、真菌多样性及特有物种多样性均高于裸土,各样本组细菌、真菌在门水平下的优势群落组成相似,但其相对丰度存在一定差异。门水平细菌优势类群分别为变形菌门、放线菌门、拟杆菌门、蓝细菌门和出芽单胞菌门,真菌优势类群为子囊菌门和担子菌门,这与刘汉乐等^[45]对结皮土壤微生物群落研究结果一致,仅在相应物种的相对丰度数值上有差异,可能是研究区域不同所致。变形菌门、放线菌门、蓝细菌门和出芽单胞菌门在结皮下层土壤中菌群丰度均高于裸土,拟杆菌门反之。真菌中担子菌门、壶菌门、钙孢菌门和被孢霉门在结层下层土壤中菌群丰度均低于裸土,子囊菌门反之。属水平相对丰度较高的细菌、真菌中 *Anditalea*、*Egicoccus*、*Mongolibacter*、*Neocamarosporium* 等多为嗜盐嗜碱菌。为进一步呈现结皮发育前后土壤及结皮层的细菌、真菌群落相似性或差异性,本研究利用 PCoA1 可视化主坐标分析 Beta 多样性,未生长结皮的土壤与结皮层细菌和真菌群落结构上均存在明显差异,结皮发育后的下层土壤中细菌和真菌群落结构上均与裸土及结皮层存在一定相似性。

本研究利用结构模型的带权路径探究土壤盐碱度、酶活性、养分同微生物丰富度的相关关系,结构模型拟合结果显示,土壤养分对微生物丰富度的影响最大。之后将土壤养分因子同门水平及属水平优势微生物群落进行冗余分析。其中,与门水平优势细菌进行冗余分析中,速效钾、碱解氮、有机碳、全磷、有机磷、全氮、盐度呈正相关关系,酸碱度呈负相关关系;属水平优势细菌进行冗余分析中,酸碱度呈正相关关系,速效钾、碱解氮、有机碳、全磷、有机磷、全氮、盐度呈负相关关系。与门优势真菌进行冗余分析中,盐度、酸碱度呈正相关关系,速效钾、碱解氮、有机碳、全氮、全磷、有机磷呈负相关关系;属优势真菌进行冗余分析中,盐度、速效钾、碱解氮、有机碳、全氮、全磷、有机磷呈正相关关系,酸碱度呈负相关关系。速效钾、碱解氮、有机碳、盐度、酸碱度是影响生物土壤结皮及土壤细菌、真菌群落结构的主要环境因子。这与对荒漠及沙地生物土壤结皮的研究^[51-54]存在一定差异,这是因为研究地土壤质地不同,本研究针对湿地中荒漠化土壤且土壤质地呈盐碱化,土壤中所含耐碱耐盐等极端微生物丰度较高,所以受盐碱度改变的影响较其他研究地更大。此外,真菌与蓝藻的丝状结构体能够穿透土壤有效地将土粒凝聚并胶结在一起,这一过程通过增进土壤的入渗性能和持水量改善土壤的孔隙结构。由此,土壤的 pH 及盐度也受到相应的影响,结皮发育后的盐碱土壤得到一定程度的调节^[55]。Bamforth^[56]的研究表明生物结皮群落中具有增强磷溶解能力的细菌,能够分泌磷酸酯酶,有效催化有机磷酸酯复合物水解为植物可吸收利用的磷形态,进而加速了土壤磷元素的循环过程。即便在藻类与地衣死亡并经历降解之后,其残留物依然能在一定程度上提升土壤中的有机物质含量^[24]。

3.4 生物结皮及其下方土壤中丰度显著微生物的功能特征

根据 FUNguild 的功能预测,可以得到真菌的功能分类以及不同样品中各功能分类的相对丰度。以真菌对资源环境的吸收和利用的相似性进行功能分类,可将真菌分为病理营养型、共生营养型和腐生营养型。结皮发育前后的土壤及结皮层的真菌以内生菌、病原菌和腐生菌形式富集,说明各样本物种中的优势真菌都是致病性的。本研究中,门水平上真菌主要以子囊菌门、担子菌门和壶菌门,在丰度比例上与阿曼^[57]、美国西南部^[58]等地的研究存在一定差异,赵宇龙等^[59]认为这可能与生物结皮土壤所处的地理位置、环境影响和发育

阶段不同有关。利用 PICRUST 预测菌群 KEGG 代谢通路,分析得出代谢是相对丰度具有显著优势的细菌的主要功能,随着结皮的发育,细菌的氨基酸、糖和辅助因子及维生素等的代谢功能有所增强。对于本研究中,门水平上细菌主要以变形菌门、放线菌门为主,这与 He 等^[60]对艾比湖湿地的研究一致。变形菌门丰度最具优势,该类群的代谢活动是土壤中最主要的细菌活动,是盐碱土中最常见的微生物类群^[61-62]。变形菌能够分泌粘性蛋白,这种蛋白有助于土壤颗粒之间的紧密结合,从而保持土壤结皮的稳定性^[63]。变形菌在生物结皮形成的初始阶段发挥着关键作用,它们提供必要的营养要素,促进了生物地球化学循环的进程^[64]。作为第二优势菌门的放线菌门,是土壤养分供给的主要来源,其能够降解纤维素和几丁质,产生孢子来抵抗不利环境^[65]。在本研究中结皮下层放线菌门丰度显著高于结皮层,这是因为放线菌适合在弱碱性土壤中生存,结皮层植物的生长使土壤 pH 降低,不利于放线菌的生长,这与梁博文等^[66]的研究一致。相对丰度同样具有优势的蓝细菌门,在本研究中结皮及下层土壤远高于裸土的丰度,这是因为随着结皮的发育,蓝藻自身的发育促进了土壤中矿物质的矿化,加速土壤的演替过程,同时蓝藻可产生大量丝状蓝藻胶鞘和分泌胞外多糖^[67],显著提高土壤酶活性^[68]。已有研究表明蓝藻结皮的发育,能有效稳土固沙^[69],提高土壤养分含量^[70],促进荒漠化土壤的修复。此外,通过对结皮及土壤细菌属水平的群落组成进行探究,本研究发现结皮发育前后的土壤中细菌属 *Anditalea* 大量减少至不足 0.3%,*Anditalea* 属耐碱耐盐细菌^[71],其丰度显著减少说明结皮发育后土壤盐碱化显著改善。

4 结论

对大庆龙凤湿地生物结皮发育前后对土壤的理化性质、酶活性以及微生物多样性的影响研究表明,结皮发育后下层的土壤与裸土相比,理化性质发生显著变化,改变了土壤质地,有效提升土壤碳、氮、磷、钾的循环能力,养分含量增高。细菌及真菌多样性随生物结皮的发育而显著增加,结皮的发育对其下方土壤细菌、真菌群落中优势物种的形成具有重要影响,其中细菌门水平优势物种为变形菌门、放线菌门和拟杆菌门,真菌优势物种为子囊菌门和担子菌门,属水平优势细菌为 *Anditalea*、*Egicoccus*、*Mongoliibacter*,优势真菌为 *Verticillium*、*Neocamarosporium*、*Fusarium*。速效钾、碱解氮、有机碳、盐度和酸碱度是影响微生物群落组成的重要环境因子。对优势细菌、真菌进行功能预测,内生菌-地衣寄生虫-植物病原体-未定义的腐生菌类群功能丰度最高,代谢为细菌的主要功能,丰度较高的细菌类群放线菌门、蓝细菌门等能有效提高土壤养分含量、稳土固沙、加速土壤的演替过程、促进退化土壤的修复。

参考文献 (References):

- [1] 裴理鑫,叶思源,何磊,赵广明,袁红明,丁喜桂,裴绍峰,李雪,王法明,Edward A Laws. 中国湿地资源与开发保护现状及其管理建议. 中国地质, 2023, 50(2): 459-478.
- [2] 范中桥,郑志秀,张虹,梁彦涛. 关于大庆受损湿地修复的初步研究. 大庆师范学院学报, 2011, 31(6): 90-95.
- [3] 沈赫. 大庆龙凤湿地水生植物多样性及生态功能探究. 现代园艺, 2024(6): 48-50, 57.
- [4] 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.
- [5] 牛玉璐,曹永胜. 生物结皮及其在荒漠治理中的作用. 生物学教学, 2005, 30(10): 5-6.
- [6] Atashpaz B, Khormali F, Malekzadeh E, Soleymanzadeh M. The effect of different sequences of biological crusts on soil physicochemical properties in dry land. Environmental Earth Sciences, 2023, 82(24): 614.
- [7] Kurth J K, Albrecht M, Glaser K, Karsten U, Vestergaard G, Armbruster M, Kublik S, Schmid C A, Schlöter M, Schulz S. Biological soil crusts on agricultural soils of mesic regions promote microbial cross-Kingdom co-occurrences and nutrient retention. Frontiers in Microbiology, 2023, 14: 1169958.
- [8] 周虹. 典型沙区生物土壤结皮微生物群落结构与功能研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020.
- [9] 段鹏,张永超,王金贵,王婷,赵之重. 青藏高原高寒湿地退化过程中土壤微生物群落功能多样性特征. 草地学报, 2020, 28(3): 759-767.
- [10] 李孟婷,宋艳宇,宫超,高思齐,刘桢迪,朱梦圆,袁佳宝,刘吉平. 湿地土壤微生物功能多样性及碳氮组分对长期氮输入的响应. 生态学报, 2023, 43(20): 8544-8555.

- [11] 侯朋福. 龙凤湿地现状及其保护建议. 黑龙江农业科学, 2009(1): 53-55.
- [12] 王猛, 郑硕, 张裕坦, 宋成祺, 范培莉, 李成绪, 齐艳萍, 陈雪龙, 王洪海, 王亚飞, 王海霞. 大庆龙凤湿地动植物资源研究现状. 畜牧与饲料科学, 2017, 38(1): 75-77, 82.
- [13] 刘傲. 寒地生态理念视阈下大庆龙凤湿地景观设计研究[D]. 哈尔滨: 哈尔滨师范大学, 2023.
- [14] 陈殿波, 卢建伟. 低温外热重铬酸钾氧化——比色法测定脱水污泥有机碳. 云南化工, 2012, 39(1): 39-42, 50.
- [15] 杨兰芳, 曾巧, 李海波, 闫静静. 紫外分光光度法测定土壤过氧化氢酶活性. 土壤通报, 2011, 42(1): 207-210.
- [16] 王玉功, 刘婧晶, 刘貽熙, 马亮. 苯酚-次氯酸钠比色法测定土壤脲酶活性影响因素的研究. 土壤通报, 2019, 50(5): 1166-1170.
- [17] 李莹飞, 耿玉清, 周红娟, 杨英. 基于不同方法测定土壤酸性磷酸酶活性的比较. 中国生态农业学报, 2016, 24(1): 98-104.
- [18] 殷亚杰, 聂春雨, 袁改霞, 徐长君. 大庆龙凤湿地自然保护区生态旅游开发与资源保护. 大庆师范学院学报, 2008, 28(5): 131-134.
- [19] 仇大成, 廖子亚, 邢庆花, 王海胜, 刘杰, 赵百锁. 松嫩平原盐碱土细菌群落结构及环境互馈关系. 微生物学通报, 2022, 49(6): 2037-2049.
- [20] 王天慈. 青海湖湖滨平原湿地低营养级生态水文关系研究[D]. 北京: 中国水利水电科学研究院, 2020.
- [21] 王玮洁. 景区环境对扎龙湿地温室气体排放通量的影响研究[D]. 北京: 北京建筑大学, 2022.
- [22] 王芳芳, 肖波, 李胜龙, 孙福海. 黄土高原生物结皮对土壤养分的表层聚集与吸附固持效应. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(9): 1592-1602.
- [23] 任伟, 赵允格, 许明祥, 徐安凯. 黄土丘陵区草地根系生物量对踩踏干扰生物结皮的响应. 草地学报, 2019, 27(6): 1702-1709.
- [24] 徐婷婷. 松嫩草原藻结皮拓殖演替研究[D]. 吉林: 东北师范大学, 2016.
- [25] 刘鹏飞. 旱区湿地周边农田水盐协同特征与盐渍化智控模式[D]. 北京: 中国地质大学(北京), 2023.
- [26] 刘哲, 张扬, 雷娜, 张庭瑜, 熊宇斐, 张盼盼, 黎雅楠. 优化施肥方式对黄土高原新增耕地土壤有机质含量和团聚体特性的影响. 水土保持通报, 2021, 41(5): 99-106.
- [27] 曾翔亮. 大兴安岭阔叶混交低质林诱导改造后土壤养分的时空变化研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- [28] 张素, 熊东红, 校亮, 吴汉, 杨丹, 张宝军, 郑旭. 冲沟不同部位土壤机械组成及抗冲性差异. 土壤, 2016, 48(6): 1270-1276.
- [29] 曹慧, 孙辉, 杨浩, 孙波, 赵其国. 土壤酶活性及其对土壤质量的指示研究进展. 应用与环境生物学报, 2003, 9(1): 105-109.
- [30] 谢洪宝, 于贺, 陈一民, 隋跃宇, 焦晓光. 秸秆深埋对不同氮肥水平土壤蔗糖酶活性的影响. 中国农学通报, 2021, 37(24): 79-83.
- [31] 徐晓皎. 不同固沙群落土壤结皮层酶活性及微生物 *nifH*、*amoA*、*nosZ* 基因多样性研究[D]. 沈阳: 东北大学, 2011.
- [32] 廖梓鹏. 农田土壤微生物碱性磷酸酶基因的多样性及其对磷素响应[D]. 广州: 华南理工大学, 2018.
- [33] 马骏, 王天宁, 雷金银, 雷晓婷, 韩庆斌, 马春花. 马铃薯淀粉加工汁水灌溉对土壤过氧化氢酶、脲酶、磷酸酶的影响. 宁夏农林科技, 2020, 61(8): 40-41.
- [34] 王蕊, 朱清科, 卜楠, 秦伟, 安彦川. 黄土丘陵沟壑区生物土壤结皮理化性质. 干旱区研究, 2010, 27(3): 401-408.
- [35] 周虹, 刘雲祥. 高寒沙区土壤结皮对浅层土壤理化性质的影响. 干旱区资源与环境, 2022, 36(8): 154-160.
- [36] 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.
- [37] 王晓春, 韩鹏, 汪月宁, 高婷. 盐碱对植物生理及根际土壤微生物影响研究进展. 种子科技, 2023, 41(23): 22-24.
- [38] 周道玮, 胡娟, 李强, 黄迎新. 松嫩平原盐碱地研究进展. 生态学杂志, 1-9 [2025-04-03].
- [39] Zenouzi L K, Kaboli S H, Rossi F, Sohrabi M, Khosroshahi M. The role of organic materials and calcium carbonates mediated by biocrusts in altering soil aggregate size fractions in drylands. Catena, 2024, 247: 108482.
- [40] 刘太坤, 高班, 谢作明, 李明, 毛青, 赵欣鑫. 人工藻结皮对河套平原盐碱土理化性质和酶活性的影响. 水土保持研究, 2022, 29(4): 133-139.
- [41] Bashtian H M, Karimi A, Sepehr A, Lakzian A, Caballero E R. Spatial relationship of landform surface features and biocrusts, and their effect on soil microbial biomass on an alluvial fan. Earth Surface Processes and Landforms, 2024, 49(4): 1348-1360.
- [42] 张曼玉, 王涛涛, 邓磊, 周虹. 共和盆地不同灌木群落生物土壤结皮理化性质差异. 干旱区研究, 2023, 40(11): 1797-1805.
- [43] Concostrina-Zubiri L, Berdugo M, Valencia E, Mendoza B J, Maestre F T. Decomposition of dryland biocrust-forming lichens and mosses contributes to soil nutrient cycling. Plant and Soil, 2022, 481(1): 23-34.
- [44] Xu H K, Zhang Y J, Kang B Y, Qin F W, Liu X L, Zhou H K, Shao X Q. Different types of biocrusts affect plant communities by changing the microenvironment and surface soil nutrients in the Qinghai-Tibetan Plateau. Arid Land Research and Management, 2020, 34(3): 306-318.
- [45] 刘乐汉, 吕杰, 马媛, 吕光辉, 李二阳, 柳沛. 古尔班通古特沙漠藻类结皮中微生物群落空间分异特征. 生态学报, 2023, 43(5): 1923-1935.
- [46] Caster J, Sankey T T, Sankey J B, Bowker M A, Buscombe D, Duniway M C, Barger N, Faist A, Joyal T. Biocrust and the soil surface: Influence of climate, disturbance, and biocrust recovery on soil surface roughness. Geoderma, 2021, 403: 115369.

- [47] Wang Y S, Wang D D, Yu X X, Jia G D, Chang X M, Sun L L, Zheng P F, Qiu Y X. Emissions of biological soil crust particulate matter and its proportion in total wind erosion. *Land Degradation & Development*, 2022, 33(16): 3118-3132.
- [48] Maïga-Yaleu S, Guiguemde I, Yacouba H, Karambiri H, Ribolzi O, Bary A, Ouedraogo R, Chaplot V. Soil crusting impact on soil organic carbon losses by water erosion. *Catena*, 2013, 107: 26-34.
- [49] Sun F H, Xiao B, Kidron G J. Towards the influences of three types of biocrusts on soil water in drylands: Insights from horizontal infiltration and soil water retention. *Geoderma*, 2022, 428: 116136.
- [50] 李秀军, 杨富亿, 刘兴土. 松嫩平原西部盐碱湿地“稻-苇-鱼”模式研究. *中国生态农业学报*, 2007, 15(5): 174-177.
- [51] 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.
- [52] 张雅丽, 张丙昌, 赵康, 李凯凯, 刘燕晋. 毛乌素沙地不同类型生物结皮细菌群落差异及其驱动因子. *生物多样性*, 2023, 31(8): 79-89.
- [53] 樊瑾, 李诗瑶, 王融融, 余海龙, 黄菊莹. 荒漠草原生物结皮演替对结皮层及层下土壤细菌群落结构的影响. *生态学杂志*, 2021, 40(7): 2033-2044.
- [54] Zhang J, Xu M, Xu M X. Characterising the diversity and functionality of the microbial community within biocrusts associated with different vegetation communities and soil habitats. *Applied Soil Ecology*, 2022, 175: 104458.
- [55] Belnap J, Weber B, Büdel B. Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. Springer International Publishing, 2016.
- [56] Bamforth S S. Water film fauna of microbiotic crusts of a warm desert. *Journal of Arid Environments*, 2004, 56(3): 413-423.
- [57] Abed R M M, Tamm A, Hassenrück C, Al-Rawahi A N, Rodríguez-Caballero E, Fiedler S, Maier S, Weber B. Habitat-dependent composition of bacterial and fungal communities in biological soil crusts from *Oman*. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 6468.
- [58] Bates S T, Nash T H, Garcia-Pichel F. Patterns of diversity for fungal assemblages of biological soil crusts from the southwestern United States. *Mycologia*, 2012, 104(2): 353-361.
- [59] 赵宇龙, 张晓军, 金一荻, 冯福应. 毛乌素沙漠生物土壤结皮真菌群落多样性分析. *内蒙古农业大学学报: 自然科学版*, 2011, 32(2): 170-174.
- [60] He S B, Hu W G, Jin X T, Han J. Soil bacterial community composition and diversity respond to soil environment in the Ebinur Lake Wetland. *Archives of Microbiology*, 2021, 203(3): 1175-1182.
- [61] 刘兴, 王世杰, 刘秀明, 黄天志, 李勇. 贵州喀斯特地区土壤细菌群落结构特征及变化. *地球与环境*, 2015, 43(5): 490-497.
- [62] 李新, 焦燕, 代钢, 杨铭德, 温慧洋. 内蒙古河套灌区不同盐碱程度的土壤细菌群落多样性. *中国环境科学*, 2016, 36(1): 249-260.
- [63] Zhang Q Y, Wang Q, Ouyang H L, Lan S B, Hu C X. Pyrosequencing reveals significant changes in microbial communities along the ecological succession of biological soil crusts in the tengger desert of China. *Pedosphere*, 2018, 28(2): 350-362.
- [64] 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.
- [65] 靳新影, 张肖冲, 金多, 陈韵, 李靖宇. 腾格里沙漠东南缘不同生物土壤结皮细菌多样性及其季节动态特征. *生物多样性*, 2020, 28(6): 718-726.
- [66] 梁博文, 刘成连, 王永章, 李文燕, 原永兵. 黄河三角洲梨园自然生草对土壤 pH 的影响. *中国农学通报*, 2014, 30(1): 143-148.
- [67] Costa O Y A, Raaijmakers J M, Kuramae E E. Microbial extracellular polymeric substances: ecological function and impact on soil aggregation. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 1636.
- [68] Xiao B, Zhao Y G, Wang Q H, Li C. Development of artificial moss-dominated biological soil crusts and their effects on runoff and soil water content in a semi-arid environment. *Journal of Arid Environments*, 2015, 117: 75-83.
- [69] Zhao Y, Jia R L, Wang J. Towards stopping land degradation in drylands: Water-saving techniques for cultivating biocrusts in situ. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(18): 2336-2346.
- [70] Lan S B, Zhang Q Y, Wu L, Liu Y D, Zhang D L, Hu C X. Artificially accelerating the reversal of desertification: cyanobacterial inoculation facilitates the succession of vegetation communities. *Environmental Science & Technology*, 2014, 48(1): 307-315.
- [71] Shi W, Wang V B, Zhao C E, Zhang Q C, Loo S C J, Yang L, Xu C J. *Anditalea andensis* ANESC-S^T—an alkaliphilic halotolerant bacterium capable of electricity generation under alkaline-saline conditions. *PLOS One*, 2015, 10(7): e0132766.