

DOI: 10.20103/j.stxb.202408201962

李靖宇, 曹梓渝, 李佳佳, 刘建利, 王颖, 张蓉, 魏淑花. 降水短期增减对藓结皮微生物组氮循环功能的影响. 生态学报, 2025, 45(9): 4417-4430.
Li J Y, Cao Z Y, Li J J, Liu J L, Wang Y, Zhang Y, Wei S H. The influence of short-term increase or decrease of precipitation on nitrogen cycling functions of microbiome in mossy biocrusts. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4417-4430.

降水短期增减对藓结皮微生物组氮循环功能的影响

李靖宇^{1,3,4}, 曹梓渝^{1,2}, 李佳佳¹, 刘建利^{1,3}, 王 颖², 张 蓉², 魏淑花^{2,*}

1 北方民族大学生物科学与工程学院, 银川 750021

2 宁夏农林科学院植物保护研究所, 银川 750002

3 北方民族大学宁夏特殊生境微生物资源开发与利用重点实验室, 银川 750021

4 北方民族大学国家民委黄河流域农牧交错区生态保护重点实验室, 银川 750021

摘要:生物土壤结皮在中国西北干旱半干旱地区生态系统氮循环过程中发挥着至关重要的作用。气候模型预测西北地区未来将会经历降水模式的显著变化, 而氮循环对这些变化特别敏感。然而, 降水量的增加或减少会对生物土壤结皮氮循环过程产生哪些影响仍然不是很清楚。在宁夏荒漠草原生态修复野外定位观测研究区内, 采用单因素完全随机试验设置降水量增减观测样地, 借助宏基因组测序方法, 对自然降水 (CK)、减水 50% (DW)、增水 50% (AW) 这 3 种处理条件下参与氮循环的微生物群落结构以及功能基因多样性对降水量变化的响应机制进行了分析。结果表明, 藓结皮土壤参与氮循环的微生物群落结构组成主要包括细菌域的放线菌门 (Actinomycetota) 和假单胞菌门 (Pseudomonadota) 以及属于古菌域的亚硝化球菌门 (Nitrososphaerota)。NMDS 分析结果表明, 不同降水条件下藓结皮土壤中参与氮循环的微生物类群存在显著差异, 与氮循环相关的功能基因多样性也存在显著差异。*narB* 基因的相对多度在 AW 条件下显著高于 CK 和 DW, *nasB* 基因的相对多度在 AW 条件下显著高于 DW, *nrfA* 基因的相对多度在 DW 条件下显著低于 CK, *pmoB/amoB* 基因的相对多度不论在 DW 还是 AW 条件下均显著高于 CK。PERMANOVA 分析结果表明, 不同降水处理以及土壤有机质 (SOM) 可以分别解释参与氮循环微生物属水平组成差异的 20.25% 和 14.12% 以及参与氮循环功能基因多样性组成差异的 26.23% 和 19.33%。藓结皮土壤微生物参与氮循环的过程中, 受到降水量的显著影响, 在未来降水量增加的背景下, 藓结皮土壤中的化学性质能够保持动态平衡, 同化性硝酸盐还原过程会增强。未来出现降水量减少的趋势, 可能会导致藓结皮土壤中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量的增加, 同时会限制异化性硝酸盐还原过程。无论减水还是增水条件下, 都会促进氨氧化过程的增强。藓结皮微生物组响应降水量变化的过程中, 其功能基因多样性的差异表明了微生物在氮循环功能方面的适应性调整。

关键词: 藓结皮; 氮循环; 降水; 土壤化学性质; 宏基因组

The influence of short-term increase or decrease of precipitation on nitrogen cycling functions of microbiome in mossy biocrusts

LI Jingyu^{1,3,4}, CAO Ziyu^{1,2}, LI Jiajia¹, LIU Jianli^{1,3}, Wang Ying², Zhang Yong², WEI Shuhua^{2,*}

1 College of Biological Science & Engineering, North Minzu University, Yinchuan 750021, China

2 Institute of Plant Protection, Ningxia Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Yinchuan 750002, China

3 Ningxia Key Laboratory of Microbial Resources Development and Applications in Special Environment, North Minzu University, Yinchuan 750021, China

4 Key Laboratory of Ecological Protection of Agro-pastoral Ecotones in the Yellow River Basin, National Ethnic Affairs Commission of the People's Republic of China, North Minzu University, Yinchuan 750021, China

Abstract: Biological soil crusts play a crucial role in nitrogen cycling processes in the ecosystems of arid and semi-arid

基金项目: 宁夏农业高质量发展和生态保护科技创新示范课题 (NGSB-2021-14-05); 宁夏农林科学院科技平台建设提升项目 (NKYP-22-06); 国家自然科学基金 (32160306)

收稿日期: 2024-08-20; 网络出版日期: 2025-03-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weishuhua666@163.com

regions in Northwest China. Climate models predict that the northwestern region will experience significant changes in precipitation patterns in the future, and the nitrogen cycle is particularly sensitive to these changes. However, it remains unclear how increases or decreases in precipitation will affect nitrogen cycling processes in biological soil crusts. This study was conducted in the field observation area for ecological restoration of desert grasslands in Ningxia. A completely randomized single-factor experiment was set up to observe plots with increased and decreased precipitation. Using a metagenomic sequencing approach, we analyzed the response mechanisms of microbial community structure and functional gene diversity involved in the nitrogen cycle under three treatment conditions: natural precipitation (CK), 50% reduced precipitation (DW), and 50% increased precipitation (AW) to changes in precipitation levels. The results showed that the microbial community structure composition participating in nitrogen cycling in moss crust soils mainly includes the bacterial phyla Actinomycetota and Pseudomonadota, as well as the archaeal phyla Nitrososphaerota. The NMDS analysis results show that there are significant differences in the microbial groups involved in the nitrogen cycle in moss-crust soils under different precipitation conditions, and there are also significant differences in the diversity of functional genes related to the nitrogen cycle. The relative abundance of the *narB* gene under AW conditions was significantly higher than in CK and DW, and the relative abundance of the *nasB* gene under AW conditions was significantly higher than in DW. The relative abundance of the *nrfA* gene under DW conditions was significantly lower than in CK, while the relative abundance of the *pmoB/amoB* gene under both DW and AW conditions was significantly higher than in CK. The PERMANOVA analysis results show that different precipitation treatments and soil organic matter (SOM) can explain 20.25% and 14.12% of the variation in the composition of nitrogen-cycling microbial genera, respectively, and 26.23% and 19.33% of the variation in the composition of nitrogen-cycling functional gene diversity, respectively. The nitrogen-cycling microbial processes in moss-crust soils are significantly affected by precipitation levels. Under the future scenario of increased precipitation, the chemical properties of moss-crust soils are capable of maintaining dynamic equilibrium, and the assimilatory nitrate reduction process will be enhanced. A future trend of decreasing precipitation may lead to an increase in NH_4^+ -N content in moss-crust soils, while also limiting the dissimilatory nitrate reduction process. Under both reduced and increased water conditions, the ammonia oxidation process will be enhanced. The variation in functional gene diversity of the moss-crust soil microbiome in response to changes in precipitation indicates the adaptive adjustments of microorganisms in their nitrogen cycling functions.

Key Words: mossy biocrust; N cycle; precipitation; soil chemical properties; metagenomics

土壤水分有效性控制着干旱半干旱地区大多数生物过程,而降水是该区域土壤水分的主要来源,降水事件的发生与否会改变土壤的水分和通气状况^[1-2]。在该生态系统中,降水事件的季节变化可能会改变植物和微生物的现状,进一步影响碳循环以及微生物-土壤-植物系统中的氮动态^[3-4]。土壤有效氮是干旱半干旱区生态系统净初级生产的第二大限制因子,仅次于土壤含水量^[5]。干旱和半干旱生态系统中与降水事件相关的土壤水分有效性的偶发性对氮循环过程具有重要影响,而氮循环过程直接决定了氮有效性的数量、形式和季节性^[1]。氮的可利用性主要由特定的微生物群落介导,这些微生物群落参与了重要的生物化学过程,如硝化和反硝化^[6]。这些过程最终控制了陆地生态系统的氮输入和损失^[6]。水分有效性的增加可以激活微生物代谢过程,如有机质矿化和凋落物分解,从而导致表层土壤氮有效性的增加^[1]。然而,降水对旱地氮素有效性的影响仍然存在显著的不确定性^[3]。

生物土壤结皮(Biological soil crusts, BSCs)作为干旱半干旱地区土壤有机碳的主要来源之一,通常存在于地表几毫米至几厘米厚,主要由藻类、地衣、苔藓、细菌、真菌、古菌等生物组成,可以通过稳定土壤和固定氮和碳在生态系统中发挥多种生态功能^[5, 7-9]。据估计,BSCs覆盖了全球陆地表面的12%,固定碳和氮的量分别占陆地生态系统净生产力的1%和生物固氮量的25%^[10]。有研究表明随着降水量的增加,BSCs中的碳和

氮也在增加^[11]。BSCs 在氮的固定、硝化和反硝化等氮周转的关键过程中起着至关重要的作用^[6]。降水事件可以通过提高呼吸速率和固氮酶活性对 BSCs 的碳平衡和固氮产生强烈影响^[12]。降水频率的增加会破坏 BSCs, 改变其群落组成和结构特性。这些变化可以增加硝化速率, 改变土壤 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间的平衡^[3]。BSCs 能够对小于 1 毫米的不规则降水做出快速反应, 有些物种甚至对露水、雾和空气湿度做出反应^[13]。BSCs 只有在潮湿时才具有代谢活性, 预计降水特征的变化将对 BSCs 的生理功能产生深远的影响^[14]。因此, 有必要研究降水对 BSCs 组成和功能的影响, 以及未来不同降水模式对荒漠生态系统的影响^[12]。

土壤微生物是连接生态系统地上和地下相互作用的纽带, 在物质循环过程中发挥着关键作用, 并且对全球气候变化作出快速响应^[15-16]。气候变化背景下全球和区域内的水分循环和降水格局正在改变^[2, 17]。预计中国西北荒漠地区的降水总量和低频率大降水事件数量均将增加, 特别是年降水量在 21 世纪中叶和末期将分别增加 25% 和 50%^[1, 18]。由于未来气候情景下土壤氮循环过程对降水增加的响应具有复杂性, 需要通过可操作的原位试验来揭示土壤氮循环过程的年际动态^[1]。鉴于在最极端干旱的气候中没有 BSCs, 干旱胁迫的恶化很容易使这些极端微生物接近其适应能力的极限, 使 BSCs 可能容易受到降水减少的影响, 这可以显著改变它们的群落组成、覆盖和分布^[19]。一些研究表明, 由于长期的自然选择, 细菌种群可以适应当地环境, 使它们对土壤水分有效性和相关土壤微环境的短期变化不敏感^[20]。未来气候情景预测了沙漠环境中降水数量和强度的不确定性, 更长的干旱间隔和季节变化会导致更极端的降水事件, 将深刻影响干旱和半干旱生态系统的结构和功能^[5, 18, 21]。到目前为止, 评估自然降水增加或者减少对这些缺水地区土壤氮循环过程的控制作用的研究仍然很少, 因此对未来降水情景下土壤氮循环的认识还需要不断加强^[1]。土壤微生物编码相关酶的功能基因能够作为土壤微生物功能表征的标记物, 因此利用土壤微生物功能基因丰度来指示土壤微生物的生态功能具有现实意义^[16]。本研究通过在宁夏荒漠草原生态修复野外定位观测研究区设置降水量增减观测样地, 采用单因素完全随机试验, 设置 3 种自然降水处理来回答以下科学问题: (1) 自然增减水是否会显著影响生物土壤结皮土壤化学性质? (2) 自然增减水是否会显著影响生物土壤结皮中参与氮循环微生物的群落组成和结构? (3) 自然增减水是否会显著影响生物土壤结皮中参与氮循环微生物的功能基因多样性? 研究结果有助于加深对藓结皮土壤微生物组参与氮循环过程及其功能基因多样性的内在分子机制的理解, 为荒漠草原生态修复过程中增减水如何调节藓结皮参与氮循环过程提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区域概述

宁夏荒漠草原生态修复野外定位观测点研究区位于宁夏盐池县南部大水坑镇东自然村 (107°06'53"E, 37°24'50"N), 占地面积 14 hm^2 。属于鄂尔多斯台地与黄土高原衔接部, 东与陕西省定边县接壤, 南靠盐池县麻黄山乡, 西邻盐池县惠安堡镇。境内海拔缓和, 海拔在 1555—1564 m 之间。气候属于典型的大陆性季风气候, 区内干燥少雨, 年平均降水量 289.4 mm, 且分布极不均匀, 主要集中在 7—9 月, 占全年降水量的 60%—70%, 蒸发量大, 年平均蒸发量 2131.80 mm, 冬冷夏热, 年平均气温 7.7 $^{\circ}\text{C}$, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的活动积温为 2949.90 $^{\circ}\text{C}$, 无霜期 162 d 左右。土壤肥力较低, 以灰钙土和风沙土为主。植被以荒漠植物为主, 主要优势物种有蒙古冰草 (*Agropyron mongolicum* Keng)、针茅 (*Stipa capillata* L.)、牛枝子 (*Lespedeza potaninii* Vass.)、远志 (*Polygala tenuifolia* Willd) 和猪毛蒿 (*Artemisia scoparia* Waldst. et Kit.) 等。

1.2 试验设计

试验样地设在宁夏荒漠草原生态修复野外定位观测点研究区内, 设置降水量增减观测样地, 采用单因素完全随机试验, 设置 3 种降水处理: 自然降水 (CK)、减水 50% (DW)、增水 50% (AW), 每种降水处理设置 6 个 15 m×15 m 的重复小区 (图 1), 小区间设计 2 m 宽的缓冲带。50% 减水 (DW) 试验装置由支撑架、截水槽、积水管系统组成。其中截水槽由 1 mm 厚可二次加工聚碳酸酯透明塑料板制作而成, 宽 30 cm, 两边檐高 5 cm, 透光率 90% 以上, 距离地面 1.5—2.0 m, 对地面温度影响可以忽略不计。50% 减水根据与截水槽宽度相

同间隔距离截留 50%降水量来实现,减水收集的降水汇集于积水管道系统,连接微喷系统将减水区截留的 50%降水实时均匀喷灌至对应的增水 50% (AW) 试验区,水分控制时间为 2022 年 5 月至 2023 年 4 月两年时间。试验期间降水量为 2022 年 4 月—12 月为 251.4 mm,2023 年 1 月—12 月为 271.6 mm,2024 年 1 月—4 月为 11.8 mm。试验期间每月降水量统计见图 2。

1.3 样品的采集与处理

2024 年 5 月 1 日在宁夏回族自治区吴忠市盐池县大水坑镇降水量增减观测样地采集藓结皮样品。在 3 组实验区域(18 个样方)采用 5 点取样法在每个样方中采集 5 个藓结皮层子样(每个子样约 10 cm×10 cm 大小),共 90 个样品。用无菌铲将藓结皮装入无菌袋中并用记号笔标注。将样品装入冰盒,立即运回实验室。处理收集藓结皮具体细节描述如下:先将藓结皮层放入规格为 20×30 cm 的搪瓷托盘中使用精细解剖针破碎,并用尖嘴镊子将藓类植物逐一剥离分开,然后将搪瓷托盘中预处理的结皮层样品转移到准备好的 1 mm、0.5 mm、0.2 mm 筛子上过筛^[22]。在操作过程中,藓结皮假根不仅微小且容易断,故将每个子样滞留在 1 mm、0.5 mm、0.2 mm 筛子的藓类植物收集在一起,将每个样方过 1 mm 筛的 5 个子土样混合,得到 18 份藓结皮土样,分别标记为 AW1、AW2、AW3、AW4、AW5、AW6、CK1、CK2、CK3、CK4、CK5、CK6、DW1、DW2、DW3、DW4、DW5、DW6。一部分样品立即放入液氮速冻并置于-80℃超低温

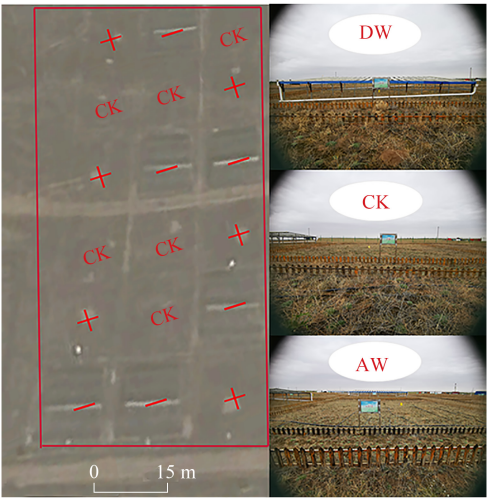


图 1 自然增减水试验样地图

Fig.1 Experimental plots for natural precipitation increase and decrease

AW:增水 50%;CK:自然降水;DW:减水 50%

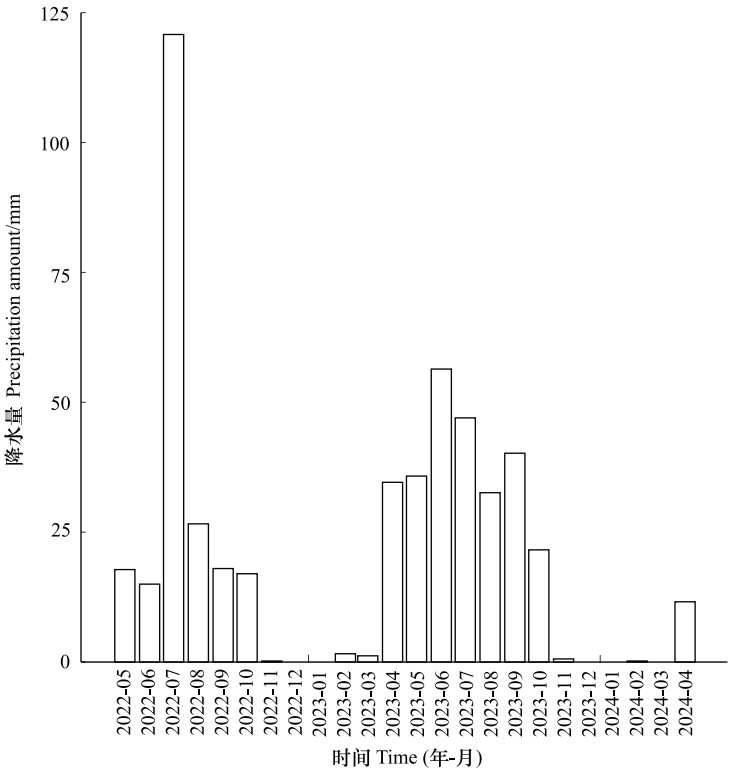


图 2 试验期间试验样地降水量分布

Fig.2 Distribution of precipitation in the experimental plots during the experimental period

温冰箱保存^[23],一部分样品风干用于土壤化学性质的测定。

1.4 土壤化学性质测定

土壤有机质(SOM)测定采用外热源法的重铬酸钾氧化还原滴定法,氧化还原指示剂用邻啡罗啉。土壤全氮(TN)、土壤铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)采用凯氏定氮法。土壤全磷(TP)采用NaOH熔融-钼锑抗比色法。土壤硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)采用紫外分光光度法测定^[22]。

1.5 土壤样品 DNA 提取与 Illumina 测序

利用 E.Z.N.A.® Soil DNA Kit 试剂盒进行样品 DNA 抽提。完成 DNA 抽提后,检测 DNA 浓度和纯度,利用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 DNA 完整性。通过 Covaris M220(基因公司,中国)将 DNA 片段化,筛选约 400 bp 的片段,使用 NEXTFLEX® Rapid DNA-Seq(Bioo Scientific,美国)构建 PE 文库。使用 Illumina NovaSeq(Illumina,美国)测序平台进行。原始数据已提交至 NCBI(序列号:PRJNA1127290)。

宏基因组测序原始数据通过免费在线 Majorbio I-Sanger 云平台进行数据质控、拼接组装与基因预测、非冗余基因集构建、基因丰度计算、物种与功能注释(<https://www.i-sanger.com>)。简言之,为了获得高质量的成对末端读数,使用 fastp(<https://github.com/OpenGene/fastp>, version 0.20.0)对 reads 3'端和 5'端的 adapter 序列进行质量剪切,去除剪切后长度小于 50 bp、平均碱基质量值低于 20 以及含 N 碱基的 reads^[24]。使用软件 MEGAHIT(<https://github.com/voutcn/megahit>, version 1.1.2)对优化序列进行拼接组装。在拼接结果中筛选 ≥ 300 bp 的 contigs 作为最终的组装结果^[25]。使用 Prodigal 和 MetaGene(<http://metagene.cb.k.u-tokyo.ac.jp/>)对拼接结果中的 contigs 进行 ORFs 预测。选择核酸长度大于等于 100bp 的基因,并将其翻译为氨基酸序列^[26-27]。用 CD-HIT(<http://www.bioinformatics.org/cd-hit/>, version 4.6.1)对所有样品预测出来的基因序列进行聚类(参数为:90% identity, 90% coverage),每类取最长的基因作为代表序列,构建非冗余基因集^[28]。使用 SOAPaligner 软件(<http://soap.genomics.org.cn/>, version 2.21),分别将每个样品的高质量 reads 与非冗余基因集进行比对(95% identity),统计基因在对应样品中的丰度信息^[29]。使用 Diamond(<http://www.diamondsearch.org/index.php>, version 0.8.35)将非冗余基因集的氨基酸序列与 NR 数据库进行比对(BLASTP 比对参数设置期望值 e-value 为 1×10^{-5}),并通过 NR 库对应的分类学信息数据库获得物种注释,然后使用物种对应的基因丰度总和计算该物种的丰度^[30]。使用 Diamond 将非冗余基因集的氨基酸序列与 KEGG 数据库 KEGG PATHWAY Database(genome.jp)进行比对(BLASTP 比对参数设置期望值 e-value 为 1×10^{-5})。获得基因对应的 KEGG 功能^[30]。藓结皮微生物组参与氮循环的功能基因集基于 KEGG 注释结果进行筛选。

1.6 数据分析与可视化

N 循环相关微生物及其功能基因差异分析丰度计算方法为 RPKM,检验方法为 Wilcoxon 秩和检验,双尾检验,显著性水平为 0.05,多重检验校正采用 *fdr*。LEfSe 分析利用非参数 Kruskal-Wallis(KW)sum-rank test 检验不同组间的物种/功能丰度差异,获得显著差异的物种/功能,最后用 LDA 线性判别分析估计这些差异物种/功能对组间区别的影响大小。非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling)在 N 循环微生物属水平组成上和基因多样性水平上通过 Bray-Curtis 距离最终获得样本的空间定位点图,通过点与点之间的距离体现的不同样本间的差异程度。相似性分析(ANOSIM)用来检验组间差异是否显著大于组内差异,置换次数为 999。置换多元方差分析(Permutational Multivariate Analysis of Variance, PERMANOVA)通过计算 Bray-Curtis 距离矩阵对总方差进行分解,分析不同组别和土壤化学因子对样品差异的解释度,并使用置换检验(置换次数为 999)进行显著性分析。数据分析与可视化主要利用 R4.2.2 中的 readxl、ggplot2、ggpubr、gridExtra 和 ggsignif 包等完成。

2 结果与分析

2.1 不同降水条件下藓结皮土壤化学性质比较

结果表明,从 2022 年 5 月建好试验样地到 2024 年 5 月取样时,2 年中不同降水条件下藓结皮土壤化学性

质 SOM、TP、TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 没有显著差异,仅 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 在 DW 处理中显著高于 CK,TP 在 DW 处理中显著高于 AW(图 3)。

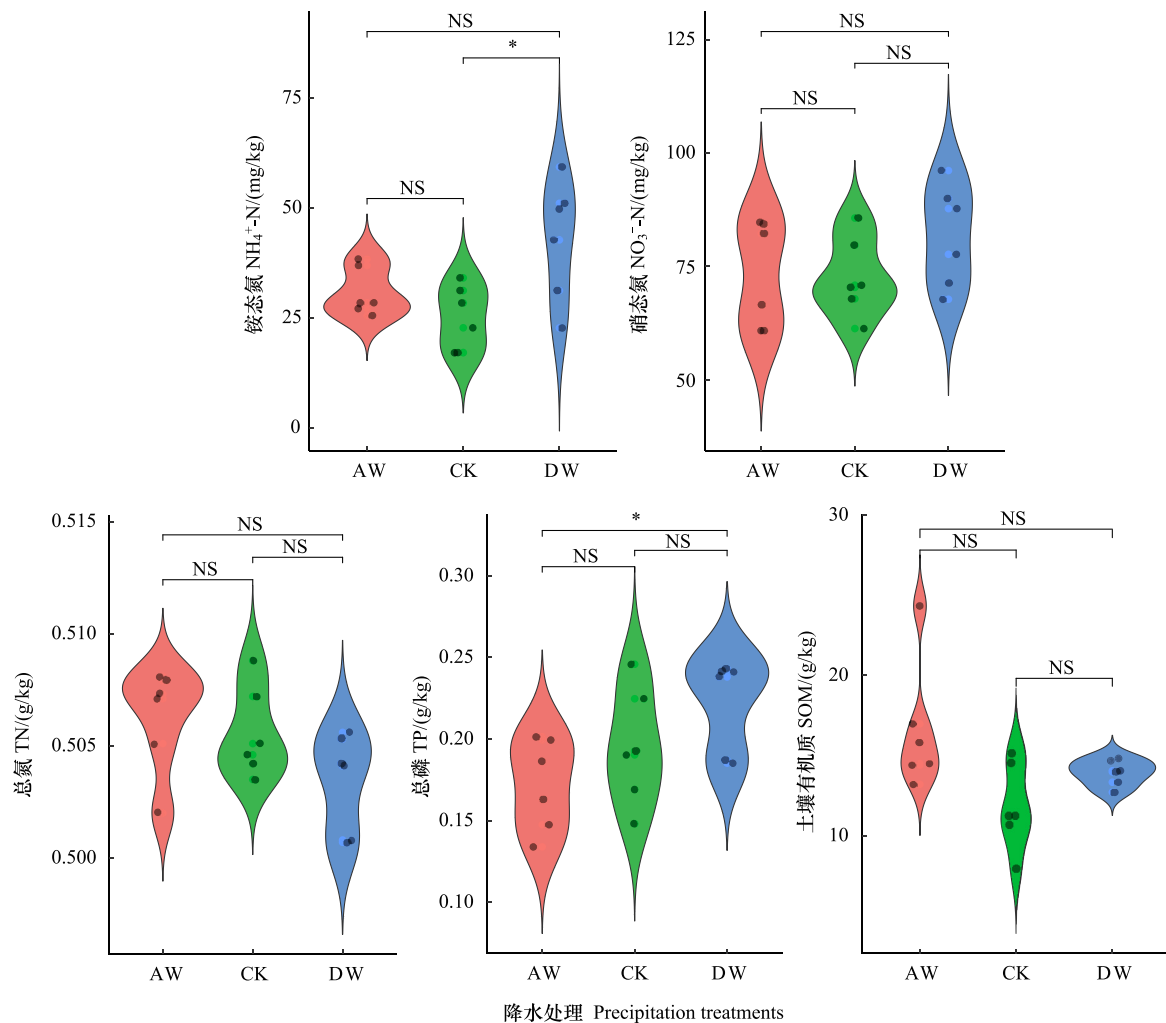


图3 不同降水条件下藓结皮土壤化学性质比较

Fig.3 Comparison of soil chemical properties under different precipitation conditions in mossy biocrust

SOM:土壤有机质 Soil organic matter; TP:总磷 Total phosphorus; TN:总氮 Total nitrogen; $\text{NH}_4^+\text{-N}$:铵态氮 Ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$:硝态氮 Nitrate nitrogen; AW:增水 50%; CK:自然降水; DW:减水 50%; NS:不显著 not significant, * 表示 $P < 0.05$

2.2 不同降水条件下藓结皮土壤参与氮循环微生物群落结构及其差异

结果表明,藓结皮土壤参与氮循环的微生物群落结构组成主要包括细菌域的放线菌门(Actinomycetota)和假单胞菌门(Pseudomonadota)以及属于古菌域的亚硝化球菌门(Nitrososphaerota)。在2年自然降水(CK)条件下,藓结皮土壤中参与氮循环的放线菌门相对多度为50.63%,其中有明确分类单元的游动放线菌属(*Actinoplanes*)相对多度为1.41%、芽生球菌属(*Blastococcus*)相对多度为2.14%,地嗜皮菌属(*Geodermatophilus*)相对多度为1.43%、假诺卡氏菌属(*Pseudonocardia*)相对多度为2.14%、红色杆菌属(*Rubrobacter*)相对多度为3.18%、土壤红杆菌属(*Solirubrobacter*)相对多度为1.62%;藓结皮土壤中参与氮循环的亚硝化球菌门相对多度为15.88%,其中有明确分类单元的泉古菌属(*Nitrosopumilus*)相对多度为3.08%、亚硝化球菌属(*Nitrososphaera*)相对多度为3.66%;藓结皮土壤中参与氮循环的假单胞菌门相对多度为14.11%,其中有明确分类单元的微枝形杆菌属(*Microvirga*)相对多度为2.94%(图4)。在2年增水50%(AW)条件下,藓结皮土壤中参与氮循环的放线菌门相对多度为55.99%,其中有明确分类单元的游动放线菌属相对多度为

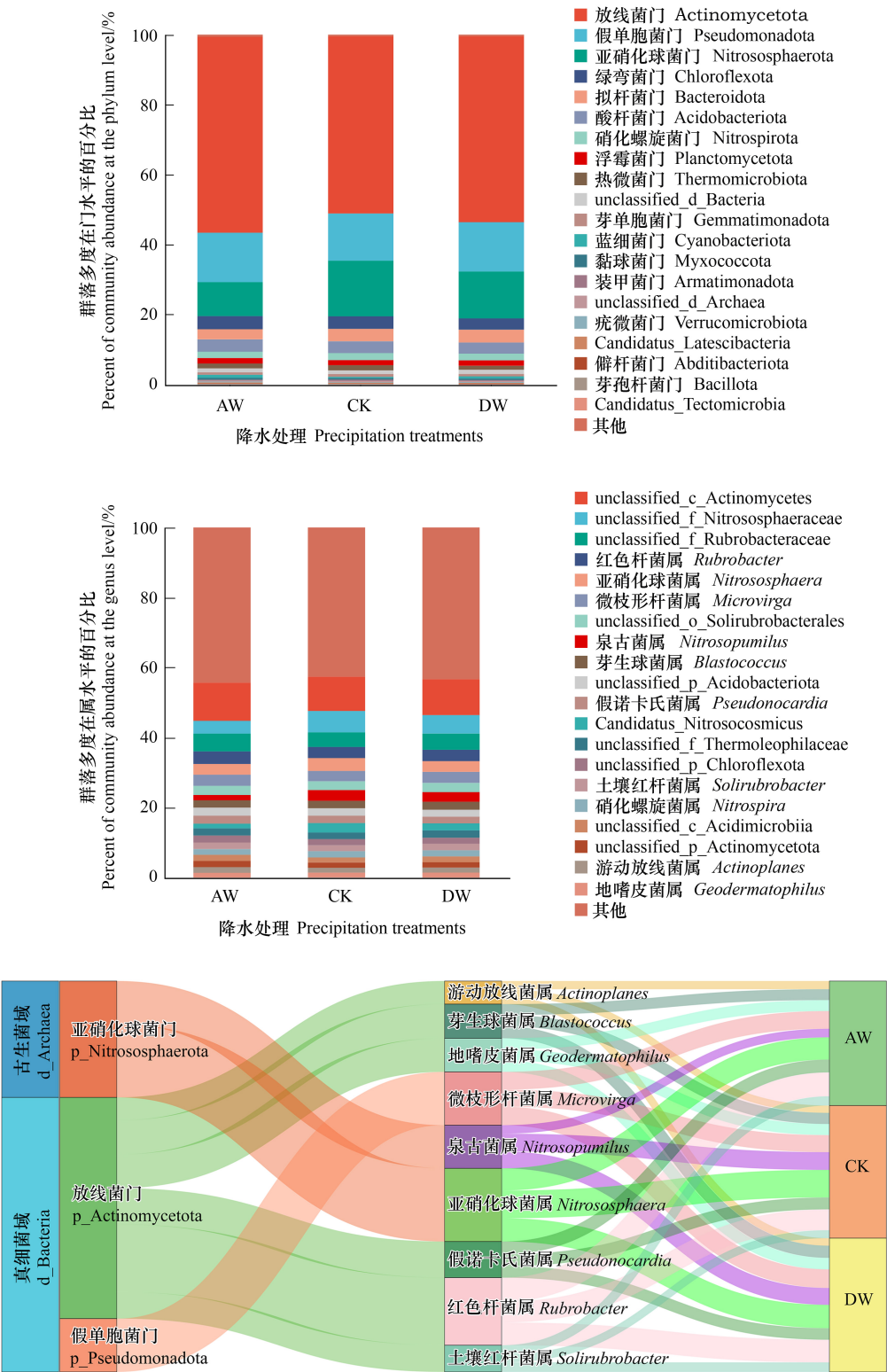


图 4 不同降水条件下藓结皮中参与氮循环微生物的群落结构及主要类群桑基图

Fig.4 Community structure of nitrogen cycling microorganisms and a Sankey diagram of the main taxa under different precipitation conditions in mossy biocrusts

AW: 增水 50%; CK: 自然降水; DW: 减水 50%; d_: 域 Domain; p_: 门 Phylum

1.61%、芽生球菌属相对多度为 2.13%、地嗜皮菌属相对多度为 1.39%、假诺卡氏菌属相对多度为 2.28%、红色杆菌属相对多度为 3.60%、土壤红杆菌属相对多度为 1.90%；藓结皮土壤中参与氮循环的亚硝化球菌门相对多度为 9.70%，其中有明确分类单元的泉古菌属相对多度为 1.49%、亚硝化球菌属相对多度为 3.06%；藓结皮土壤中参与氮循环的假单胞菌门相对多度为 13.48%，其中有明确分类单元的微枝形杆菌属相对多度为 3.32%（图 4）。在 2 年减水 50% (DW) 条件下，藓结皮土壤中参与氮循环的放线菌门相对多度为 53.11%，其中有明确分类单元的游动放线菌属相对多度为 1.43%、芽生球菌属相对多度为 2.28%、地嗜皮菌属相对多度为 1.46%、假诺卡氏菌属相对多度为 1.92%、红色杆菌属相对多度为 3.24%、土壤红杆菌属相对多度为 1.87%；藓结皮土壤中参与氮循环的亚硝化球菌门相对多度为 13.39%，其中有明确分类单元的泉古菌属相对多度为 2.73%、亚硝化球菌属相对多度为 3.09%；藓结皮土壤中参与氮循环的假单胞菌门相对多度为 14.11%，其中有明确分类单元的微枝形杆菌属相对多度为 3.16%（图 4）。

NMDS 分析结果表明，不同降水条件下藓结皮土壤中参与氮循环的微生物类群存在显著差异（图 5），与氮循环相关的功能基因多样性也存在显著差异（图 5）。多组比较结果表明放线菌门和 Nitrososphaerota 门在不同降水条件下存在显著差异（图 6），*Nitrosopumilus*、*Solirubrobacter*、*Segetibacter*、*Desertimonas*、*Sphingomonas*、*Pseudorhodoplanes* 等明确分类地位的属在不同降水条件下存在显著差异（图 6）。在自然降水 (CK) 条件下，藓结皮土壤显著富集分类学目水平的微生物类群包括 *Pseudonocardiales*、*Thermomicrobiales*、*Anaerolineae*、*Armatimonadota*、*Thermoleophilia*、*Terriglobales*，科水平分类的微生物包括 *Rhodocyclaceae*、*Microbacteriaceae*，属水平分类的微生物包括 *Rhodocyclaceae*、*Roseiflexaceae*、*Longitalea* 以及 *Auraticoccus*（图 6）。在增水 (AW) 条件下，藓结皮土壤显著富集分类学目水平的微生物类群包括 *Leptolyngbyales*、*Streptosporangiales*，科水平分类的微生物包括 *Leptolyngbyaceae*，属水平分类的微生物包括 *Comamonadaceae*、*Solirubrobacteraceae* 以及 *Leptolyngbya*（图 6）。在减水 (DW) 条件下，藓结皮土壤显著富集分类学目水平的微生物类群包括 *Bryobacterales*、*Tepidisphaerales*，科水平分类的微生物包括 *Tepidisphaeraceae*、*Streptosporangiaceae*、*Bryobacterales*、*Solirubrobacteraceae*，属水平分类的微生物包括 *Belnapia*、*Niastella*、*Sphingomonas*、*Bryobacterales*、*Humisphaera*、*Nonomuraea*、*Labrys*、*Chloracidobacterium* 以及 *Segetibacter*（图 6）。

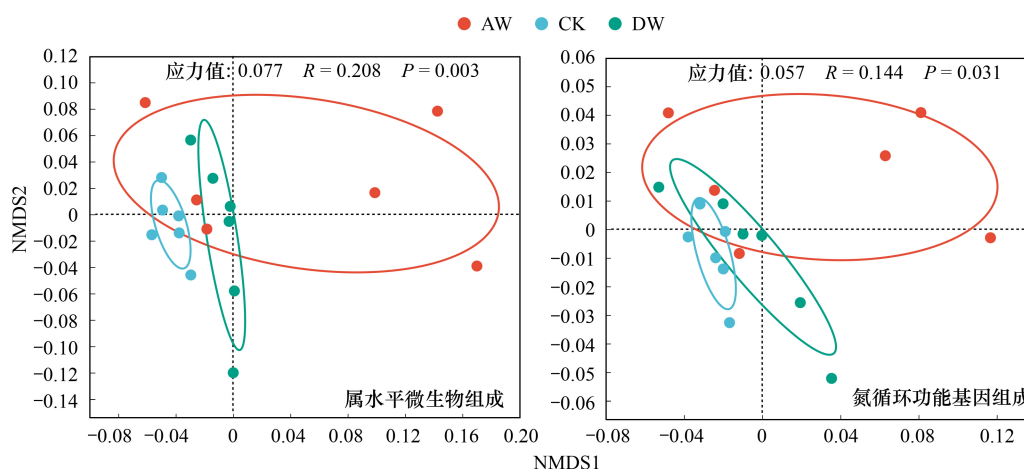


图 5 不同降水条件下藓结皮参与氮循环微生物组成及其功能基因组成 NMDS 分析

Fig.5 NMDS analysis of the microbial composition involved in the nitrogen cycle and the composition of functional genes under different precipitation conditions in mossy biocrusts

AW: 增水 50%; CK: 自然降水; DW: 减水 50%; NMDS: 非度量多维尺度分析 non-metric multidimensional scaling

不同降水条件下，藓结皮参与氮循环的功能基因多样性比较结果见图 7。结果表明，*narB* 基因的相对多度在增水 50% (AW) 条件下显著高于自然降水 (CK) 和减水 50% (DW)，*nasB* 基因的相对多度在增水 50%

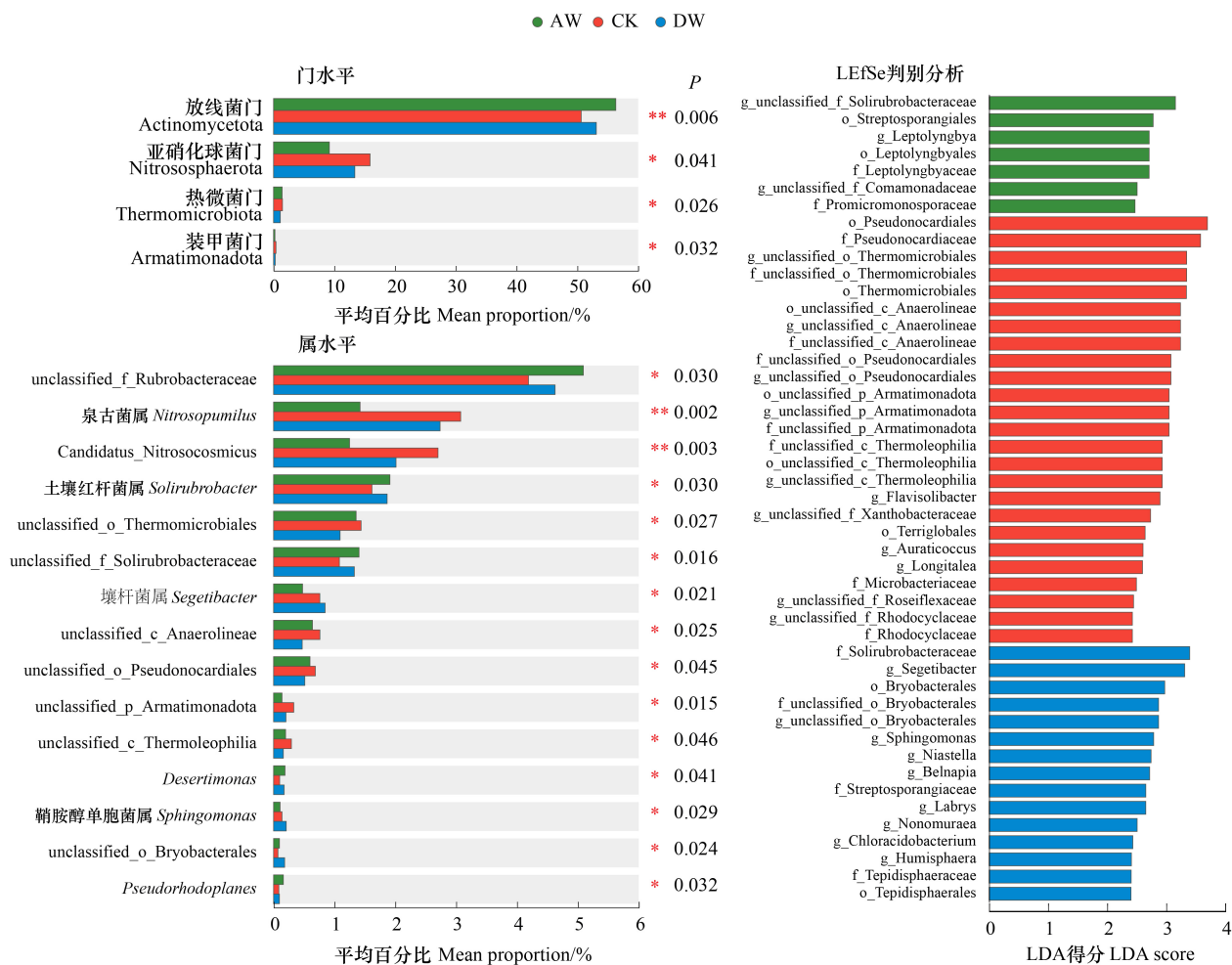


图 6 不同降水条件下藓结皮中参与氮循环微生物类群差异分析

Fig.6 Differential analysis of microbial taxa involved in the nitrogen cycle under different precipitation conditions in mossy biocrusts

AW:增水 50%;CK:自然降水;DW:减水 50%;LDA:LEfSe 判别分析 LEfSe discriminant analysis;o_:目 Order;f_:科 Family;g_:属 Genus

(AW)条件下显著高于减水 50%(DW),*nrfA* 基因的相对多度在减水 50%(DW)条件下显著低于自然降水(CK),*pmoB/amoB* 基因的相对多度不论在减水 50%(DW)还是增水 50%(AW)条件下均显著高于 CK(图 7)。藓结皮土壤中其他参与氮循环过程的功能基因相对多度在自然降水(CK)、增水 50%(AW)以及减水 50%(DW)不同降水处理条件下,组间没有显著性差异(图 7)。

2.3 不同降水处理以及土壤化学因子对藓结皮氮循环微生物组成及功能基因多样性的影响

置换多元方差分析(PERMANOVA 分析)结果表明,不同降水处理(AW、CK、DW)以及土壤有机质(SOM)可以分别解释 18 个样本参与氮循环微生物属水平组成差异的 20.25%和 14.12%(表 1)。PERMANOVA 分析结果表明,不同降水处理(AW、CK、DW)以及土壤有机质(SOM)可以分别解释 18 个样本参与氮循环功能基因多样性组成差异的 26.23%和 19.33%(表 2)。

3 讨论

通过研究结果表明 2 年时间内不同降水条件下藓结皮土壤化学性质 SOM、TP、TN、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 并没有表现出显著差异,但 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 在减水(DW)处理中显著高于自然降水(CK),TP 在 DW 处理中显著高于增水(AW)。这一结果表明减水处理可能导致土壤水分含量的降低,从而影响土壤中微生物的活性和养分的释放

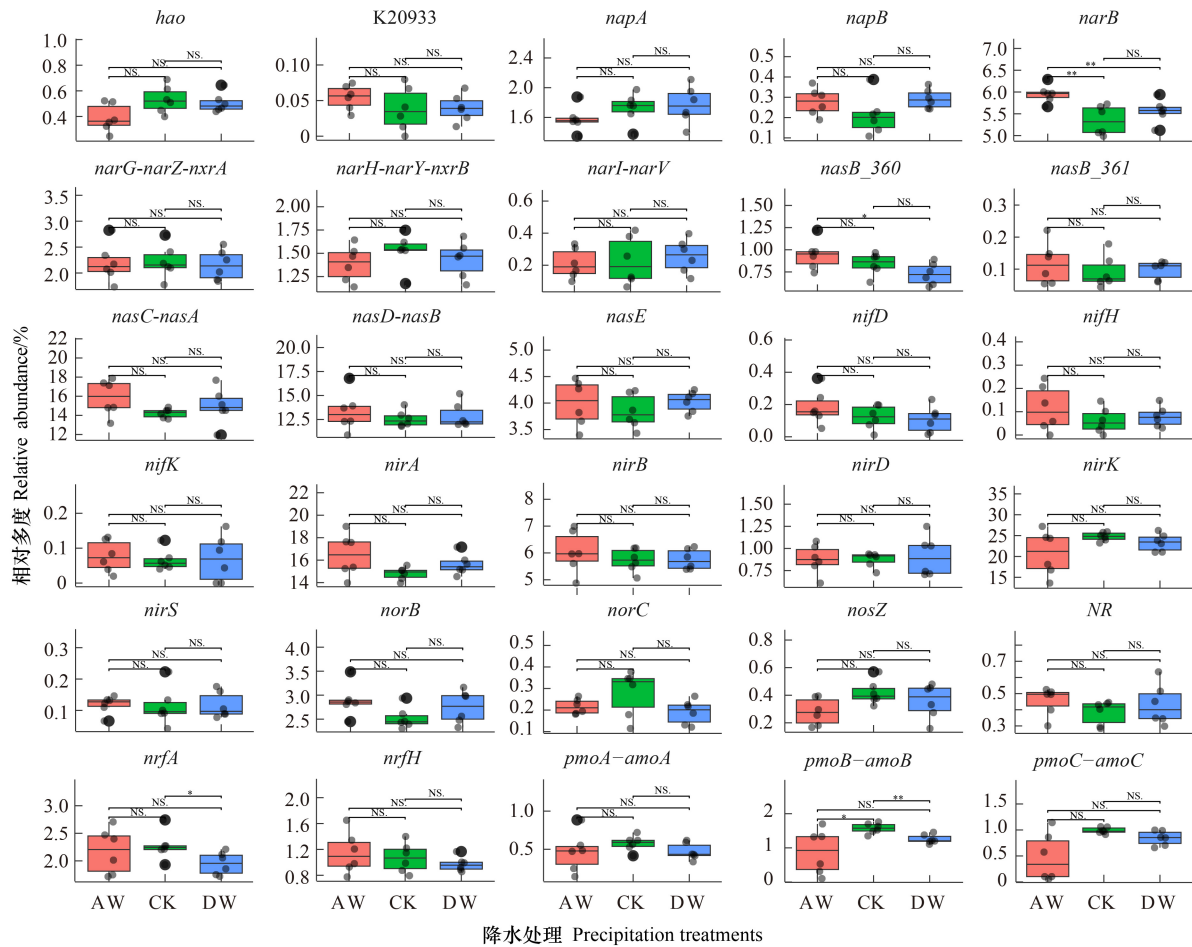


图7 不同降水条件下藓结皮中参与氮循环功能基因差异分析

Fig.7 Differential analysis of functional genes involved in nitrogen cycling under different precipitation conditions in mossy biocrusts

AW: 增水 50%; CK: 自然降水; DW: 减水 50%; *hao*: 羟胺脱氢酶 hydroxylamine dehydrogenase; *K20933*: 肼合酶亚基 hydrazine synthase subunit; *napA*: 硝酸还原酶 (细胞色素) nitrate reductase (cytochrome); *napB*: 硝酸还原酶 (细胞色素) 电子转移亚基 nitrate reductase (cytochrome) electron transfer subunit; *narB*: 硝酸铁氧还蛋白还原酶 ferredoxin-nitrate reductase; *narG/narX/nxrA*: 硝酸还原酶/亚硝酸盐氧化还原酶 α 亚基 nitrate reductase/nitrite oxidoreductase α subunit; *narH/narY/nxrB*: 硝酸还原酶/亚硝酸盐氧化还原酶 β 亚基 nitrate reductase/nitrite oxidoreductase β subunit; *narI/narV*: 硝酸还原酶 γ 亚基 nitrate reductase γ subunit; *nasB_360*: 同化硝酸还原酶电子转移亚基 assimilatory nitrate reductase electron transfer subunit; *nasB_361*: 亚硝酸盐还原酶 nitrite reductase [NAD(P)H]; *nasC/nasA*: 同化硝酸还原酶催化亚基 assimilatory nitrate reductase catalytic subunit; *nasD/nasB*: 亚硝酸还原酶 [NAD(P)H] 大亚基 nitrite reductase [NAD(P)H] large subunit; *nasE*: 亚硝酸还原酶 [NAD(P)H] 小亚基 nitrite reductase [NAD(P)H] small subunit; *nifD*: 固氮酶钼铁蛋白 α 链 nitrogenase molybdenum-iron protein α chain; *nifH*: 固氮酶铁蛋白 NifH nitrogenase iron protein NifH; *nifK*: 固氮酶钼铁蛋白 β 链 nitrogenase molybdenum-iron protein β chain; *nirA*: 铁氧还蛋白亚硝酸还原酶 ferredoxin-nitrite reductase; *nirB*: 亚硝酸还原酶 (NADH) 大亚基 nitrite reductase (NADH) large subunit; *nirD*: 亚硝酸还原酶 (NADH) 小亚基 nitrite reductase (NADH) small subunit; *nirK*: 亚硝酸盐还原酶 (NO 形成) nitrite reductase (NO-forming); *nirS*: 亚硝酸盐还原酶 (NO 形成)/羟胺还原酶 nitrite reductase (NO-forming)/hydroxylamine reductase; *norB*: 一氧化氮还原酶亚基 B nitric oxide reductase subunit B; *norC*: 一氧化氮还原酶亚基 C nitric oxide reductase subunit C; *nosZ*: 氧化亚氮还原酶 nitrous-oxide reductase; *NR*: 硝酸还原酶 (NAD(P)H) nitrate reductase (NAD(P)H); *nrfA*: 亚硝酸盐还原酶 (细胞色素 c-552) nitrite reductase (cytochrome c-552); *nrfH*: 细胞色素 c 亚硝酸还原酶小亚基 cytochrome c nitrite reductase small subunit; *pmoA/amoA*: 甲烷/氨单加氧酶亚基 A methane/ammonia monooxygenase subunit A; *pmoB/amoB*: 甲烷/氨单加氧酶亚基 B methane/ammonia monooxygenase subunit B; *pmoC/amoC*: 甲烷/氨单加氧酶亚基 C methane/ammonia monooxygenase subunit C; NS: 不显著 not significant, * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.05$

与转化过程。而其他研究表明随着降水量的增加,生物土壤结皮中的碳和氮在增加,而对土壤无机氮浓度几乎没有影响^[3, 11],这与本研究结果不一致。这可能是由于不同时间尺度的降水事件,如个别降水事件、降水季节性的长期变化以及降水量不同等,对氮动态的影响不同所导致的^[3]。有研究表明,生物土壤结皮在生长季早期 $\text{NH}_4^+\text{-N}/\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度高表明此时的固氮或氮矿化程度最高^[31]。而且生物土壤结皮中的生物能够快速适应有限的水分和低营养条件,对脉冲的动态环境条件反应迅速,可以在局部调节土壤水文、碳和氮的循环过程^[32]。Meta 分析结果观察到由于年平均降水量而受生物土壤结皮影响的 SOM 和 TN 相比没有生物土壤结皮覆盖的土壤增加呈现出一致的趋势,在年平均降水量范围为 250—400 mm 时增加幅度最高^[8]。本试验开展期间,2022 年的年平均降水量为 251.4 mm,2023 年为 271.6 mm,这样的年平均降水量对于藓结皮土壤有机碳和总氮的积累而言可能是最为有利的。其他研究表明在腾格里沙漠或者毛乌素沙地,即使在年总降水量不变的情况下,改变单次降水事件的次数很容易改变生物土壤结皮覆盖区碳的释放量,小尺度降水事件 (<5 mm) 的增加会导致生物土壤结皮碳释放的增加,而大尺度降水事件 (>20 mm) 的增加可能会导致藓结皮为主区域碳释放异质性的增加^[33]。与对照相比,每周小水量和每月大水量处理的生物土壤结皮叶绿素最高可达 67%^[3]。尽管预期生物土壤结皮光合能力随降水处理而变化,但无论降水事件大小和频率如何,都随着水分的增加而增加^[3]。此外,由于降水状况的长期变化,生物土壤结皮的微生物组成可能会发生变化,因此可以补偿不同大小的单个降水事件的影响^[3]。

表 1 不同降水处理和土壤化学因子对藓结皮中参与氮循环微生物类群差异的解释度

Table 1 Explanatory of different precipitation treatments and soil chemical factors on the microbial community differences involved in nitrogen cycling in mossy biocrusts

变量 Variable	方差的和 Sums of Sqs	平均方差 Mean Sqs	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
分组 Group	0.04878	0.02439	1.90436	0.2025	0.042
土壤有机质 SOM	0.03401	0.03401	2.62992	0.14117	0.042
总磷 TP	0.02116	0.02116	1.54045	0.08782	0.210
总氮 TN	0.01989	0.01989	1.44005	0.08257	0.210
铵态氮 $\text{NH}_4^+\text{-N}$	0.01662	0.01662	1.18543	0.06898	0.323
硝态氮 $\text{NO}_3^-\text{-N}$	0.01178	0.01178	0.82247	0.04889	0.600

SOM: 土壤有机质 Soil organic matter; TP: 总磷 Total phosphorus; TN: 总氮 Total nitrogen; $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮 Ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$: 硝态氮 Nitrate nitrogen

表 2 不同降水处理和土壤化学因子对藓结皮中参与氮循环功能基因多样性差异的解释度

Table 2 Explanatory of different precipitation treatments and soil chemical factors on the diversity differences of functional genes involved in nitrogen cycling in mossy biocrusts

变量 Variable	方差的和 Sums of Sqs	平均方差 Mean Sqs	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
分组 Group	0.0136	0.0136	5.68934	0.26231	0.042
土壤有机质 SOM	0.01002	0.00501	1.7975	0.19333	0.363
总磷 TP	0.00356	0.00356	1.1792	0.06864	0.465
总氮 TN	0.0035	0.0035	1.15805	0.06749	0.465
铵态氮 $\text{NH}_4^+\text{-N}$	0.00286	0.00286	0.93462	0.05519	0.478
硝态氮 $\text{NO}_3^-\text{-N}$	0.00159	0.00159	0.5056	0.03063	0.691

SOM: 土壤有机质 Soil organic matter; TP: 总磷 Total phosphorus; TN: 总氮 Total nitrogen; $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮 Ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$: 硝态氮 Nitrate nitrogen

PERMANOVA 分析结果表明降水条件的改变对藓结皮氮循环微生物属水平组成具有显著的影响,增水处理(AW)与自然降水处理(CK)以及减水处理(DW)之间存在着明显的差异,这种差异可能源于降水增加所带来的水分供应的改变、土壤湿度的波动等,这些因素进而影响了微生物的生长、代谢和群落结构的形成。土

壤有机质(SOM)能够解释群落组成差异的14.12%,虽然解释度较低,但也表明SOM在一定程度上对藓结皮氮循环微生物属水平组成具有潜在的调节作用。土壤微生物是氮循环的主要执行者,SOM作为土壤中的重要有机物质,它的含量和组成可能影响着微生物的营养获取和代谢能力,影响微生物群落结构,进而调控氮循环过程,从而导致参与氮循环微生物群落的组成存在差异^[34]。SOM的分解是氮矿化的主要来源,影响土壤中可利用氮的释放,SOM的稳定性直接关系到氮循环速率^[35]。

未来气候情景预测,21世纪中国西北荒漠地区的降水状况可能会随着降水量的增加而发生变化^[1]。本研究结果表明以自然降水为对照在未来降水量增加的背景下,藓结皮土壤中的化学性质能够保持动态平衡,参与同化性硝酸盐还原为亚硝酸盐(NO_2^-)过程的*narB*基因相对多度显著升高,可能意味着增水促进了氮的还原过程;*nasB*基因相对多度显著升高,暗示着增水可能有利于氮的同化过程。其他研究表明 NO_2^- 是生物土壤结皮排放HONO和NO的主要前体,而 NO_2^- 积累可能与干燥过程中从缺氧到有氧状态的转变中反硝化基因表达的差异调节以及氨氧化生物对氧气条件变化的生理反应造成的^[36]。稳定的土壤化学性质能够为藓结皮自身的生长和发育提供适宜的养分条件,同时也有利于维持土壤中的微生物群落多样性和生态平衡。而本研究试验区域如果未来出现降水量减少的趋势,可能会导致藓结皮土壤中 NH_4^+ -N含量的增加,已知有效土壤氮在旱地生态系统中主要在长时间的干旱期间进行积累^[3];*nrfA*基因相对多度显著降低,说明减水可能限制了参与异化性硝酸盐还原的相关功能。随着时间的推移,荒漠植被恢复过程中 NO_3^- -N向 NH_4^+ -N的转化(同化性硝酸盐还原和异化性硝酸盐还原)有可能增加土壤 NH_4^+ -N,细菌功能基因在 NH_4^+ -N而不是 NO_3^- -N的形成中具有潜在的功能^[37]。降水对旱地氮素有效性的影响仍然存在显著的不确定性,土壤铵态氮和硝态氮浓度可能增加、减少或保持不变^[3]。一般来说,降水增加以复杂的方式影响土壤氮循环过程。降水增加对土壤氮循环过程的影响与降水的频率和强度有关^[1]。而*pmoB/amoB*基因相对多度在减水和增水条件下均高于自然降水条件,可能与土壤中氮的氧化还原平衡的调节有关,说明参与氨氧化过程的基因相对多度是长期适应自然降水条件的一种结果,同时也说明以此为对照,不论是短期的增水还是减水都会促进氨氧化过程相关功能基因多度的显著增加。有研究表明降水频率的增加会破坏生物土壤结皮,改变其群落组成和结构特性,增加硝化速率,改变土壤 NH_4^+ 和 NO_3^- 之间的平衡^[3]。构成无机氮库的大部分 NH_4^+ 和 NO_3^- 是有机氮库矿化、固氮或无机氮库内部转化(如硝化作用)的产物,这些形式很容易被植物和微生物吸收^[30]。然而,氮有效性的增加往往是短暂的,而且由于微生物固定化和硝化、反硝化和挥发导致的潜在氮损失(NH_3 、 N_2O 、NO和HONO)^[1, 31],这些过程最终控制了陆地生态系统的氮输入和损失^[6]。

本研究结果表明功能基因多样性的差异反映了微生物在氮循环功能方面的适应性调整。有研究发现,在未来降水情景下,土壤氮转化过程对降水增加的响应具有很强的季节性,降水量和时间共同调节着巴丹吉林沙漠和腾格里沙漠过渡带的沙漠区干旱荒漠生态系统土壤氮转化过程对降水增加的响应^[1]。因此,在气候变化条件下,西北缺水地区降水的增加可能会刺激生物过程,但生物过程的响应可能同时受到土壤氮有效性的调节^[1]。本研究揭示了降水处理对藓结皮氮循环微生物组成及功能基因多样性的显著影响,有助于更好地理解生态系统对降水变化的响应机制。同时,土壤有机质作为土壤的重要性质之一,其与微生物群落和功能基因多样性之间的关系也得到了进一步的揭示,为进一步研究土壤生态过程和生态系统功能提供了新的视角。未来的研究应进一步深化对微生物群落结构与功能基因之间关系的研究,结合更多的环境因子和生态系统过程,全面揭示生物土壤结皮在生态系统中的重要作用和适应机制。

4 结论

藓结皮土壤微生物参与氮循环的过程中,受到降水量的显著影响,不仅参与氮循环的微生物群落结构会发生变化,参与氮循环的功能基因多样性也会发生改变。在未来降水量增加的背景下,藓结皮土壤中的化学性质能够保持动态平衡,同化性硝酸盐还原过程会增强,有利于氮的同化。未来出现降水量减少的趋势,可能会导致藓结皮土壤中 NH_4^+ -N含量的增加,同时会限制异化性硝酸盐还原过程。无论在减水还是增水条件下

都会促进氨氧化过程的增强。藓结皮微生物组在应对降水量变化的过程中,功能基因多样性的差异表明了微生物在氮循环功能方面的适应性调整。

参考文献 (References):

- [1] Song W M, Chen S P, Zhou Y D, Lin G H. Rainfall amount and timing jointly regulate the responses of soil nitrogen transformation processes to rainfall increase in an arid desert ecosystem. *Geoderma*, 2020, 364: 114197.
- [2] 张鹤, 陈吉, 熊沛枫, 贾昭, 王智, 徐炳成. 黄土丘陵区 3 种典型天然草地群落土壤呼吸对模拟降雨的响应. *环境科学学报*, 2017, 37 (8): 3139-3148.
- [3] Kwiecinski J V, Stricker E, Sinsabaugh R L, Collins S L. Rainfall pulses increased short-term biocrust chlorophyll but not fungal abundance or N availability in a long-term dryland rainfall manipulation experiment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 142: 107693.
- [4] Wang Y, Li X Y, Zhang C C, Wu X C, Du E Z, Wu H W, Yang X F, Wang P, Bai Y, Wu Y N, Huang Y M. Responses of soil respiration to rainfall addition in a desert ecosystem: Linking physiological activities and rainfall pattern. *Science of the Total Environment*, 2019, 650: 3007-3016.
- [5] Qi J H, Li X R, Jia R L, Yang H T, Shi Y F, Sun J Y, Fu T L. Response of biocrust nitrogenase activity to the variation of rainfall regime in the Tengger Desert, northern China. *Catena*, 2022, 212: 106093.
- [6] Liu Y R, Delgado-Baquerizo M, Trivedi P, He J Z, Singh B K. Species identity of biocrust-forming lichens drives the response of soil nitrogen cycle to altered precipitation frequency and nitrogen amendment. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 96: 128-136.
- [7] Thomas A D, Hoon S R, Dougill A J. Soil respiration at five sites along the kalahari transect: effects of temperature, precipitation pulses and biological soil crust cover. *Geoderma*, 2011, 167: 284-294.
- [8] Yang Z, Yuan Y, Guo J J, Li J X, Li J H, Yu H, Zeng W, Huang Y H, Yin L Y, Li F L. Responses of soil C, N, P and enzyme activities to biological soil crusts in China: a meta-analysis. *Plants*, 2024, 13: 1525.
- [9] Zhao L N, Liu Y B, Yuan S W, Li Z H, Sun J Y, Li X R. Development of archaeal communities in biological soil crusts along a revegetation chronosequence in the Tengger Desert, north Central China. *Soil and Tillage Research*, 2020, 196: 104443.
- [10] Fernandes V M C, Rudgers J A, Collins S L, Garcia-Pichel F. Rainfall pulse regime drives biomass and community composition in biological soil crusts. *Ecology*, 2022, 103(9): e3744.
- [11] Drahorad S, Felix-Henningsen P, Eckhardt K U, Leinweber P. Spatial carbon and nitrogen distribution and organic matter characteristics of biological soil crusts in the Negev desert (Israel) along a rainfall gradient. *Journal of Arid Environments*, 2013, 94: 18-26.
- [12] Chen R L, Tan X Y, Zhang Y M, Chen H, Yin B F, Zhu X L, Chen J. Monitoring rainfall events in desert areas using the spectral response of biological soil crusts to hydration: Evidence from the Gurbantunggut Desert, China. *Remote Sensing of Environment*, 2023, 286: 113448.
- [13] Miralles I, Ladrón de Guevara M, Chamizo S, Rodríguez-Caballero E, Ortega R, van Wesemael B, Cantón Y. Soil CO₂ exchange controlled by the interaction of biocrust successional stage and environmental variables in two semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 11-23.
- [14] Belnap J, Phillips S L, Miller M E. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, 2004, 141(2): 306-316.
- [15] Angel R, Conrad R. Elucidating the microbial resuscitation cascade in biological soil crusts following a simulated rain event. *Environmental Microbiology*, 2013, 15(10): 2799-2815.
- [16] 邱旖婷, 宋鸽, 金圣圣, 李晓杰, 吕茂奎, 谢锦升, 郑勇. 模拟氮沉降和隔离降雨对杉木林土壤微生物功能基因丰度的影响. *环境科学学报*, 2024, 44(6): 375-383.
- [17] Guan C, Zhang P, Zhao C M, Li X R. Effects of warming and rainfall pulses on soil respiration in a biological soil crust-dominated desert ecosystem. *Geoderma*, 2021, 381: 114683.
- [18] Wang Y, Li X Y, Wu X C, Hong Y, Wang T J, Zuo F L, Zhang J H, Yang X F. Divergent effects of biological soil crusts on soil respiration between bare patches and shrub patches under simulated rainfall in a desert ecosystem in Northwest China. *Soil and Tillage Research*, 2021, 214: 105185.
- [19] Fernandes V M C, Machado de Lima N M, Roush D, Rudgers J, Collins S L, Garcia-Pichel F. Exposure to predicted precipitation patterns decreases population size and alters community structure of cyanobacteria in biological soil crusts from the Chihuahuan Desert. *Environmental Microbiology*, 2018, 20(1): 259-269.
- [20] 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.
- [21] 贺祯子, 徐冰鑫, 刘文静, 胡宜刚. 荒漠生物结皮碳交换对模拟增温和降雨变化的响应. *中国沙漠*, 2024, 44(3): 269-278.

- [22] 李佳佳, 段晓敏, 代路丹, 史忠冉, 回新蕊, 杨晓东, 刘建利, 李靖宇. 腾格里沙漠藓结皮微生物组介导的碳氮代谢偶联. 生态学报, 2024, 44(16): 7334-7346.
- [23] Edwards J, Johnson C, Santos-Medellín C, Lurie E, Podishetty N K, Bhatnagar S, Eisen J A, Sundaresan V. Structure, variation, and assembly of the root-associated microbiomes of rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(8): E911-E920.
- [24] Chen S F, Zhou Y Q, Chen Y R, Gu J. Fastp: an ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics*, 2018, 34(17): 884-890.
- [25] Li D H, Liu C M, Luo R B, Sadakane K, Lam T W. MEGAHIT: an ultra-fast single-node solution for large and complex metagenomics assembly *via* succinct de Bruijn graph. *Bioinformatics*, 2015, 31(10): 1674-1676.
- [26] Noguchi H, Park J, Takagi T. MetaGene: prokaryotic gene finding from environmental genome shotgun sequences. *Nucleic Acids Research*, 2006, 34(19): 5623-5630.
- [27] Hyatt D, Chen G L, Locascio P F, Land M L, Larimer F W, Hauser L J. Prodigal: prokaryotic gene recognition and translation initiation site identification. *BMC Bioinformatics*, 2010, 11: 119.
- [28] Fu L M, Niu B F, Zhu Z W, Wu S T, Li W Z. CD-HIT: accelerated for clustering the next-generation sequencing data. *Bioinformatics*, 2012, 28(23): 3150-3152.
- [29] Li R Q, Li Y R, Kristiansen K, Wang J. SOAP: short oligonucleotide alignment program. *Bioinformatics*, 2008, 24(5): 713-714.
- [30] Buchfink B, Xie C, Huson D H. Fast and sensitive protein alignment using DIAMOND. *Nature Methods*, 2015, 12(1): 59-60.
- [31] Zhou X B, Tao Y, Yin B F, Tucker C, Zhang Y M. Nitrogen pools in soil covered by biological soil crusts of different successional stages in a temperate desert in Central Asia. *Geoderma*, 2020, 366: 114166.
- [32] Ferrenberg S, Reed S C, Belnap J. Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(39): 12116-12121.
- [33] Zhao Y, Zhang P. Rainfall characteristics determine respiration rate of biological soil crusts in drylands. *Ecological Indicators*, 2021, 124: 107452.
- [34] 储成, 吴赵越, 黄欠如, 韩成, 钟文辉. 有机质提升对酸性红壤氮循环功能基因及功能微生物的影响. 环境科学, 2020, 41(5): 2468-2475.
- [35] 赵仪, 孙盛楠, 严学兵. 2010—2020 年草地土壤氮循环研究现状与发展趋势. 草业科学, 2021, 38(8): 1498-1512.
- [36] Maier S, Kratz A M, Weber J, Prass M, Liu F, Clark A T, Abed R M, Su H, Cheng Y, Eickhorst T, Fiedler S, Pöschl U, Weber B. Water-driven microbial nitrogen transformations in biological soil crusts causing atmospheric nitrous acid and nitric oxide emissions. *The ISME Journal*, 2022, 16(4): 1012-1024.
- [37] Zhao L N, Liu Y B, Wang Z R, Yuan S W, Qi J H, Zhang W L, Wang Y S, Li X R. Bacteria and fungi differentially contribute to carbon and nitrogen cycles during biological soil crust succession in arid ecosystems. *Plant and Soil*, 2020, 447(1): 379-392.