

DOI: 10.19741/j.issn.1673-4831.2022.0111

李靖宇,杨瑞,段晓敏,等.白芨滩地区不同生物土壤结皮类型对微生物群落结构和组成的影响[J].生态与农村环境学报,2023,39(1):97-106.
LI Jing-yu, YANG Rui, DUAN Xiao-min, et al. Effects of Different Biological Soil Crust Types on Microbial Community Structure and Composition in Baijitan, China[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2023, 39(1): 97-106.

白芨滩地区不同生物土壤结皮类型对微生物群落结构和组成的影响

李靖宇^{1,2,3}①, 杨 瑞^{1,2}, 段晓敏^{1,3}, 刘建利^{1,2,3}, 刘秉儒^{1,3} (1. 北方民族大学生物科学与工程学院, 宁夏 银川 750021; 2. 宁夏特殊生境微生物资源开发与利用重点实验室, 宁夏 银川 750021; 3. 国家民族事务委员会黄河流域农牧交错区生态保护重点实验室, 宁夏 银川 750021)

摘要: 白芨滩国家级自然保护区及其周边植被恢复有利于改善区域生态环境,而植被恢复良好的区域内镶嵌分布着大面积藓结皮和藻结皮,其在防风固沙、改善荒漠生态系统地表土壤质量等方面发挥着重要作用。为深入了解该区域不同生物土壤结皮中微生物群落结构及其差异,选取藓结皮和藻结皮镶嵌分布的地表覆盖区设置取样点,分别对藓结皮和藻结皮进行细菌和真菌的 Illumina MiSeq 测序。结果表明,不同生物土壤结皮中细菌群落和真菌群落 α 多样性趋于一致,仅反映细菌群落丰富度的 ACE 和 Chao 指数在藓结皮中显著高于藻结皮。不同生物土壤结皮形成以微枝形杆菌属、红色杆菌属、地嗜皮菌属、芽球菌属、鞘氨醇单胞菌属、土壤红杆菌属、微红微球菌属、类诺卡氏菌属和苔藓杆菌属等为主要类群的细菌群落结构以及以赤霉菌属、*Knufia*、被孢霉属、石果衣属、链格孢属、*Bahusakala*、*Phaeomycoentrospora*、光黑壳属和 *Omphalina* 等属为主要已知类群的真菌群落结构。藓结皮中,红色杆菌属细菌相对丰度显著低于藻结皮,而苔藓杆菌属细菌相对丰度显著高于藻结皮。藓结皮中,*Knufia*、*Bahusakala*、*Omphalina*、*Lamprospora*、*Vishniacozyma*、*Phoma*、*Entoloma* 和 *Trichoderma* 等属真菌相对丰度显著高于藻结皮;而藓结皮中,*Powellomyces*、*Sporormiella*、*Thielavia*、*Iodophanus*、*Agaricus* 和 *Acrophialophora* 等属真菌相对丰度显著低于藻结皮。生物土壤结皮类型对细菌和真菌群落结构均产生显著影响,分别能够解释不同生物土壤结皮细菌和真菌群落结构差异的 14% 和 8%。这些结果可为深入认识该区域不同生物土壤结皮在荒漠生态系统恢复过程中所具备的生态功能提供微生物多样性数据支撑。

关键词: 生物土壤结皮; 细菌; 真菌; 群落结构; Illumina MiSeq 测序

中图分类号: X172 **文献标志码:** A **文章编号:** 1673-4831(2023)01-0097-10

Effects of Different Biological Soil Crust Types on Microbial Community Structure and Composition in Baijitan, China. LI Jing-yu^{1,2,3}①, YANG Rui^{1,2}, DUAN Xiao-min^{1,3}, LIU Jian-li^{1,2,3}, LIU Bing-ru^{1,3} (1. College of Biological Science & Engineering, North Minzu University, Yinchuan 750021, China; 2. Ningxia Key Laboratory of Microbial Resources Development and Applications in Special Environment, Yinchuan 750021, China; 3. 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, Yinchuan 750021, China)

Abstract: Vegetation restoration on the Baijitan National Nature Reserve and in the surrounding areas promotes improvements in the regional ecological environment. A large area of mossy and algal biocrust with a mosaic structure is distributed within the vegetation restoration zone, and this plays an important role in blocking wind, fixing sand and improving the surface soil quality of this desert ecosystem. To fully understand the microbial community structure and differences in different biological soil crusts, sampling sites with a mosaic distribution of mossy and algal biocrust were selected, and the bacteria and fungi within the biocrust were sequenced using Illumina MiSeq technology. The results show that the α diversity of the bacterial and fungal communities in different biological soil crusts tended to be consistent. The Ace and Chao indi-

收稿日期: 2022-02-13

基金项目: 宁夏自然科学基金(2022AAC03226); 国家自然科学基金(32160306); 宁夏青年科技人才托举工程

① 通信作者 E-mail: lijingyu1986@126.com

ces, which only reflected the richness of the bacterial community, were significantly higher in the moss biocrust than in the algal biocrust. The bacterial community was mainly composed of *Microvirga*, *Rubrobacter*, *Geodermatophilus*, *Blastococcus*, *Sphingomonas*, *Solirubrobacter*, *Rubellimicrobium*, *Nocardioideis* and *Bryobacter* genera, while the fungal community mainly included *Gibberella*, *Knufia*, *Mortierella*, *Endocarpon*, *Alternaria*, *Bahusakala*, *Phaeomycoentrospora*, *Preussia* and *Omphalina* genera. The relative abundance of *Rubrobacter* in the mossy biocrust was significantly lower than in the algal biocrust, while the relative abundance of *Bryobacter* was significantly higher in the mossy biocrust than in the algal biocrust. The relative abundance of *Knufia*, *Bahusakala*, *Omphalina*, *Lamprospora*, *Vishniacozyma*, *Phoma*, *Entoloma* and *Trichoderma* genera in the mossy biocrust was significantly higher than in the algal biocrust, while the relative abundance of *Powellomyces*, *Sporormiella*, *Thielavia*, *Iodophanus*, *Agaricus* and *Acrophialophora* genera in the mossy biocrust was significantly lower than in the algal biocrust. Biological soil crust types have a significant impact on the bacterial and fungal community structure, and can explain 14% of the differences in the bacterial community structure and 8% of the differences in the fungal community structure. These results can provide microbial diversity data for an in-depth understanding of the ecological functions of different biological soil crusts in the process of desert ecosystem restoration.

Key words: biological soil crust; bacteria; fungi; community structure; Illumina MiSeq sequencing

宁夏灵武白芨滩国家级自然保护区通过治沙造林、控制流沙等方式筑起了阻止毛乌素沙地南移和西扩的“绿色长城”,在维护周边生态安全、改善周边生态环境等方面发挥着重要作用^[1]。植物措施是荒漠化地区固定流沙和改良土壤的最有效、最经济、最持久的方法^[2]。除高等维管植物外,在荒漠生态系统中广泛分布着不同类型的生物土壤结皮^[2]。生物土壤结皮是由细菌、真菌、藻类、地衣和苔藓等低等生物与土壤颗粒相互作用形成的有机复合体,其生态适应性强,耐高温、辐射,可抵抗干旱、盐碱,广泛分布于全球干旱和半干旱荒漠地区,是这类地区景观的重要组成成分,在部分地区甚至可覆盖地表面积的70%以上^[2-3]。生物土壤结皮不仅具有防止风蚀和水蚀、维持土壤水分、促进植被演替等功能,还能够通过光合作用及固氮过程增加土壤中有有机碳和有机氮^[4]。生物土壤结皮作为荒漠生态系统的工程师,在某种程度上其形成是干旱半干旱区土壤稳定的重要标志,生物土壤结皮在联结地表生物与非生物成分中起着不可替代的作用^[5-6]。

土壤微生物与植物及土壤养分形成植物-土壤微生物-土壤养分模式驱动生态系统能量流动与物质循环,维持生态系统结构和功能稳定^[7]。土壤微生物作为生物土壤结皮的主要组成部分,其群落结构(即不同种类的生物及其多度)在生物土壤结皮形成和发育过程中发挥着重要生态系统功能,包括协调分解和矿化过程以及调节营养的可利用性和初级生产力^[8-9]。在生物土壤结皮不同发育阶段,细菌和真菌承担的作用有所差异^[10]。作为初级生产者,蓝藻可以固定碳和氮,而真菌以自由生活的方式通过丝状菌丝将土壤颗粒结合在一起,或与蓝

藻/藻类共生形成地衣,进而提高土壤肥力^[10]。在干旱生态系统的生物土壤结皮演替过程中,细菌在碳、氮循环的调节中起着至关重要的作用,而真菌对木质素进行补充降解,从而共同刺激生物土壤结皮演替后期土壤中碳和氮代谢的增加^[11]。微生物多样性对于多种生物地球化学循环和生态系统功能至关重要,而高通量测序技术的快速发展极大地促进了对微生物多样性生态作用的普遍理解^[9,12]。WANG等^[13]研究表明,腾格里沙漠生物土壤结皮中真菌群落多样性和多度随着发育时间的延长而显著增加,并在发育后期接近最高水平,与自然栖息地水平一致。XU等^[14]采用 Illumina MiSeq 测序技术对古尔班通古特沙漠不同发育阶段生物土壤结皮中细菌与真菌群落结构相似性变化的研究结果表明,土壤生物结皮的发育促进了原核生物群落的趋同演替。然而,白芨滩地区植被恢复过程中生物土壤结皮中细菌和真菌群落的演替规律及其生态功能的研究还相对较少。

生物土壤结皮发育程度与枯落物覆盖、植被盖度、土地利用方式和地形地貌等关系密切^[15]。大多数旱地生态系统的特点是以植被斑块和裸地区域为主的两相镶嵌结构,而多年生植被斑块对生物土壤结皮群落的多样性和覆盖率通常具有积极的促进作用^[16]。以白芨滩国家级自然保护区及其周边植被恢复良好且镶嵌有大量生物土壤结皮的区域作为研究对象,采用 Illumina MiSeq 测序技术对不同生物土壤结皮类型中细菌和真菌群落进行表征,以期阐明不同生物土壤结皮类型对细菌和真菌群落结构和组成的影响,有助于深入认识研究区生态恢复过程中生物土壤结皮参与生物地球化学循环以及发挥生态功能的微生物多样性基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与样品采集

宁夏灵武白芨滩国家级自然保护区地处毛乌素沙地西南边缘(37°49'05"~38°20'54" N, 106°20'22"~106°37'19" E), 是以柠条(*Caragana korshinskii*)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)和沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)等荒漠沙生植物为主要保护对象的国家级自然保护区, 其南部以沙地丘陵为主, 北部以山地荒漠为主, 平均海拔为 1 250 m。该区域年平均降水量为 192.9 mm, 年平均气温为 10.4 °C, 积温为 3 551.3 °C, 年平均日照时数为 2 717 h, 属中温带干旱气候区, 四季分明。区域最显著特点为干燥、风大、沙多, 降水量少而集中, 蒸发量大、冬寒长、夏热短、温差大、日照长、光能丰富, 土壤类型以灰钙土和风沙土为主^[1,17]。

研究样地主要设在白芨滩国家级自然保护区及其周边区域, 具体位置见表 1。样品采集于 2021 年 9 月 5 号, 共设置 13 个采样点, 每个采样点分别取藓结皮和藻结皮样品各 1 个, 共计 26 个样品。在 2 m×2 m 样方中按照五点取样法进行取样, 将土样装入无菌袋带回实验室, 过 2 mm 孔径筛, 将处理后的样品冷冻保存, 用于后续宏基因组 DNA 提取和 Illumina MiSeq 测序(细菌和真菌)。

表 1 取样点位置信息

Table 1 Sampling point location information

样点	纬度/(N)	经度/(E)
BJT-1	38°06'54"	106°39'21"
BJT-2	38°01'23"	106°40'14"
BJT-3	38°01'22"	106°39'51"
BJT-4	38°01'38"	106°37'36"
BJT-5	38°01'43"	106°37'07"
BJT-6	38°02'56"	106°35'18"
BJT-7	38°03'14"	106°34'49"
BJT-8	38°03'33"	106°34'23"
BJT-9	38°04'12"	106°33'19"
BJT-10	38°04'53"	106°31'46"
BJT-11	38°05'07"	106°30'26"
BJT-12	38°05'14"	106°29'09"
BJT-13	38°07'52"	106°32'10"

1.2 土壤宏基因组 DNA 提取和 Illumina MiSeq 测序

按照 FastDNA Spin Kit for Soil (MP Biomedicals, Santa Ana, CA, USA) 提取试剂盒说明书提取土壤宏基因组 DNA。细菌 16S rDNA V3-V4 区 PCR 扩增反应体系: 2.0 μL 2.5 mmol·L⁻¹ dNTPs,

0.8 μL 5 μmol·L⁻¹ 338F 引物(5'-ACTCCTACGG-GAGGCAGCAG-3'), 0.8 μL 5 μmol·L⁻¹ 806R 引物(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3'), 4.0 μL 5× FastPfu 缓冲液, 10 ng 模板以及 0.4 μL TransStart-FastPfu Polymerase, 0.2 μL BSA, 最后加 ddH₂O 至 20 μL。反应条件: 95 °C 3 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 45 s, 27 个循环; 72 °C 10 min。真菌 ITS1 区 PCR 扩增反应体系: 2.0 μL 2.5 mmol·L⁻¹ dNTPs, 0.8 μL 5 μmol·L⁻¹ ITS1F 引物(5'-CTTGGTCATT-TAGAGGAAGTAA-3'), 0.8 μL 5 μmol·L⁻¹ ITS2R 引物(5'-GCTGCGTTCATCGATGC-3'), 2.0 μL 10×缓冲液, 10 ng 模板以及 0.2 μL TaKaRaTaq DNA Polymerase, 0.2 μL BSA, 最后加 ddH₂O 至 20 μL。反应条件: 95 °C 3 min; 95 °C 30 s, 55 °C 30 s, 72 °C 45 s, 35 个循环; 72 °C 10 min^[18]。将 PCR 产物用 QuantiFluor™-ST 蓝色荧光定量系统(Promega 公司)进行检测定量, 将每个样品等比例混合, 采用 NEXTFLEX® Rapid DNA-Seq Kit 进行建库, 最后利用 Illumina 公司的 MiSeq PE300 平台进行测序(上海美吉生物医药科技有限公司)^[18]。

1.3 Illumina MiSeq 测序数据处理与分析

采用 fastp 软件^[19]和 FLASH 软件^[20]对原始测序序列进行质控和拼接, 随后采用 Qiime2 流程中的 DADA2^[21]插件(默认参数)对质控拼接后的优化序列进行降噪处理, 尽可能去除优化数据中的 PCR 扩增错误或测序错误, 以获得样本中真实序列信息, 即扩增子序列变体(amplicon sequence variant, ASV)。基于 Sliva 16S rRNA 数据库(<https://www.arb-silva.de/documentation/release-1381/>)和 UNITE(<https://unite.ut.ee>), 采用 Qiime2 流程中 Naive bayes 分类器对细菌和真菌 ASVs 分别进行物种分类学分析。所有分析均在上海美吉生物医药科技有限公司云平台(www.majorbio.com) Qiime2 流程中进行。

1.4 统计分析

对 ASV 进行物种分类学注释后, 统计各样本中各 ASV 注释结果的丰度信息, 按照最小样本序列数抽平后计算各样本中细菌和真菌群落 α 和 β 多样性指数。反映群落丰富度的 Chao 和 ACE 指数计算公式分别为

$$S_{\text{chao1}} = S_{\text{obs}} + \frac{n_1(n_1 - 1)}{2(n_2 + 1)} \quad (1)$$

式(1)中, S_{chao1} 为估计的 ASV 总数; S_{obs} 为实际观测到的 ASV 数; n_1 为只含 1 条序列的 ASV 数; n_2 为只含 2 条序列的 ASV 数。

$$S_{ACE} = \begin{cases} S_a + \frac{S_{rare}}{C_{ACE}} + \frac{n_1}{C_{ACE}} \hat{\gamma}_{ACE}^2, \hat{\gamma}_{ACE} < 0.80 \\ S_a + \frac{S_{rare}}{C_{ACE}} + \frac{n_1}{C_{ACE}} \tilde{\gamma}_{ACE}^2, \hat{\gamma}_{ACE} \geq 0.80 \end{cases}, \quad (2)$$

$$\text{其中, } N_{rare} = \sum_{i=1}^a in_i, \quad (3)$$

$$C_{ACE} = 1 - \frac{n_1}{N_{rare}}, \quad (4)$$

$$\hat{\gamma}_{ACE}^2 = \max \left[\frac{S_{rare}}{C_{ACE}} \frac{\sum_{i=1}^a i(i-1)n_i}{N_{rare}(N_{rare}-1)} - 1, 0 \right], \quad (5)$$

$$\tilde{\gamma}_{ACE}^2 = \max \left[\hat{\gamma}_{ACE}^2 \left\{ 1 + \frac{N_{rare}(1-C_{ACE}) \sum_{i=1}^a i(i-1)n_i}{N_{rare}(N_{rare}-C_{ACE})} \right\}, 0 \right]. \quad (6)$$

式(2)~(6)中, S_{ACE} 为用来估计群落中物种(如 ASV)数目的指数; C_{ACE} 为样本覆盖度的估计值; γ_{ACE}^2 为稀有物种的变异系数; n_i 为含有 i 条序列的 ASV 数; N_{rare} 为序列数不超过 a 条的所有物种(ASV)所含的序列总数; S_{rare} 为含有不大于 a 条序列的 ASV 数; S_a 为含有大于 a 条序列的 ASV 数; a 为优势 ASV 序列的阈值, 默认值为 10。

反映群落多样性的指数 Shannon(H) 和 Simpson(D) 指数计算公式分别为

$$H = - \sum_{i=1}^{S_{obs}} \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}. \quad (7)$$

式(7)中, S_{obs} 为实际观测到的 ASV 数; n_i 为第 i 个 ASV 所含序列数; N 为所有序列数。

$$D = \frac{\sum_{i=1}^{S_{obs}} n_i(n_i-1)}{N(N-1)}. \quad (8)$$

反映群落均匀度的 Shannon even(E) 和 Simpson even(J) 指数计算公式分别为

$$E = D_{ens}/S. \quad (9)$$

式(9)中, D_{ens} 为 Simpson 有效物种(ASV)数, 即与给定数据集中物种(ASV)丰度平均占比相等的均匀群落中的物种(ASV)数量; S 为群落物种(ASV)丰富度指数。

$$J = H/H_{max}. \quad (10)$$

式(10)中, H 为 Shannon 指数; H_{max} 为物种(ASV)丰富度相同的情况下, Shannon 指数的最大值。

采用美吉生物云平台进行土壤细菌和真菌群落主成分分析(principal component analysis, PCA), 并采用 Bray-Curtis 距离算法通过相似性分析(analysis of similarities, ANOSIM)计算两组样品间的距离, 用来检验组间差异是否显著大于组内差异, 从而判断分组是否有意义。采用 Wilcoxon 秩和检验对两组样品中的物种进行显著差异分析, 并对 P 值进行校正。置换多因素方差分析(perMANOVA)采用 Bray-Curtis 距离矩阵对总方差进行分解, 分析不同生物土壤结皮类型对细菌和真菌群落结构差异的解释度, 并采用置换检验(置换次数为 999)对其统计学意义进行显著性分析。

2 结果与分析

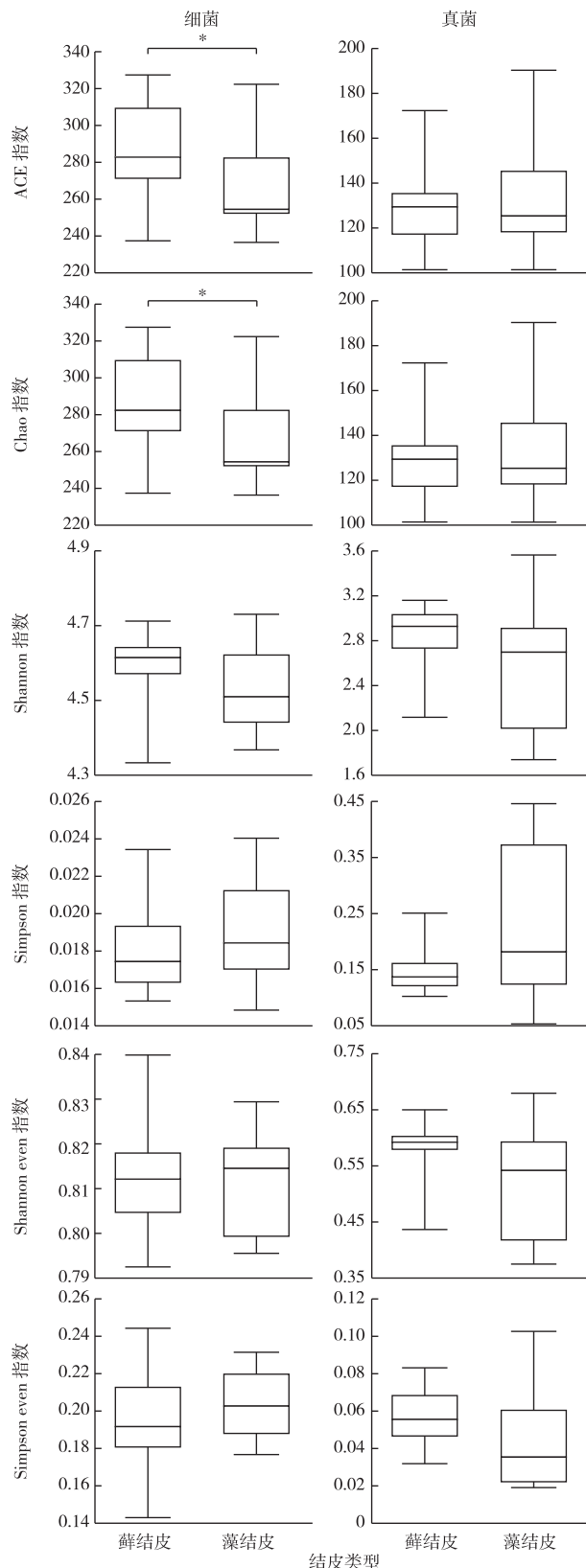
2.1 不同生物土壤结皮微生物群落 α 多样性

通过测序共得到细菌群落 30 门 77 纲 193 目 302 科 574 属 1 139 种, 包含 10 181 个 ASV。图 1 显示, 藓结皮 ACE 指数 (286.62 ± 25.98) 显著高于藻结皮 (265.54 ± 25.48), 藓结皮 Chao 指数 (286.62 ± 25.98) 显著高于藻结皮 (265.54 ± 25.48); 藓结皮 Shannon 和 Simpson 指数以及 Shannon even 和 Simpson even 指数与藻结皮之间没有显著差异。

通过测序共得到真菌群落 11 门 37 纲 96 目 216 科 489 属 815 种, 包含 4 222 个 ASV。图 1 显示, 藓结皮 ACE、Chao、Shannon、Simpson、Shannon even 和 Simpson even 指数与藻结皮之间没有显著差异。

2.2 不同生物土壤结皮微生物群落组成

如图 2 所示, 不同生物土壤结皮细菌群落在门水平上以放线菌门、变形菌门、绿弯菌门、酸杆菌门、蓝细菌门和拟杆菌门为主要类群。如图 3 所示, 不同生物土壤结皮细菌群落在属水平上以微枝形杆菌属、红色杆菌属、地嗜皮菌属、芽球菌属、鞘氨醇单胞菌属、土壤红杆菌属、微红微球菌属、类诺卡菌属和苔藓杆菌属为主要类群。如图 4 所示, 在门水平上, 藓结皮中酸杆菌门相对丰度 (12.23%) 显著高于藻结皮 (6.94%), 而芽单胞菌门 (2.76%) 和蓝细菌门 (1.38%) 相对丰度均显著低于藻结皮 (3.55% 和 4.75%)。如图 5 所示, 在属水平上, 藓结皮中红色杆菌属相对丰度 (3.00%) 显著低于藻结皮 (4.53%), 而苔藓杆菌属相对丰度 (1.45%) 显著高于藻结皮 (1.12%)。



箱体上、中和下线分别表示上四分位数、中位数和下四分位数。* 表示 $P < 0.05$ 。

图 1 不同生物土壤结皮中细菌和真菌群落 α 多样性比较
Fig. 1 Alpha diversity comparison of bacterial and fungal communities in different biological soil crusts

如图 2 所示,不同生物土壤结皮真菌群落门水平上以子囊菌门、担子菌门、壶菌门、被孢霉门和毛霉门为主要类群,其中,未分类真菌相对丰度仅次于子囊菌门。如图 3 所示,在属水平上,组成以赤霉菌属、*Knufia*、被孢霉属、石果衣真菌、链格孢属、*Bahusakala*、*Phaeomycoцентросpora*、光黑壳属和 *Omphalina* 为主要已知类群的群落结构,而未知真菌在藓结皮中占比达到 31.25%,在藻结皮中占比达到 41.34%,是主要优势类群。如图 4 所示,在门水平上,藓结皮中壶菌门相对丰度(2.46%)显著低于藻结皮(4.01%)。如图 5 所示,在属水平上,藓结皮中 *Knufia* (5.82%与 1.57%)、*Bahusakala* (2.45%与 0.72%)、*Omphalina* (2.40%与 0.21%)、*Lamprospora* (1.32%与 0%)、*Vishniacozyma* (1.08%与 0.14%)、*Phoma* (0.87%与 0.04%)、*Entoloma* (0.29%与 0.25%)和 *Trichoderma* (0.41%与 0.02%)等真菌相对丰度显著高于藻结皮;而藓结皮中 *Powellomyces* (0.69%与 1.48%)、*Sporormiella* (0.40%与 0.72%)、*Thielavia* (0.12%与 0.25%)、*Iodophanus* (0.03%与 0.24%)、*Agaricus* (0.03%与 0.11%)和 *Acrophialophora* (0.02%与 0.11%)等真菌相对丰度显著低于藻结皮。

2.3 不同生物土壤结皮微生物群落 β 多样性

如图 6 所示,PCA 分析结果表明,主成分 1 (PC1)和主成分 2 (PC2)分别可以解释细菌群落结构差异的 11.90%和 10.81%,且细菌群落结构在藓结皮和藻结皮之间存在显著差异;PC1 和 PC2 分别可以解释真菌群落结构差异的 8.83%和 7.62%。如表 2 所示,置换多因素方差分析结果表明,生物土壤结皮类型分别可以解释细菌和真菌群落结构差异的 14%和 8%,且生物土壤结皮类型对细菌和真菌群落结构具有显著影响。

3 讨论

笔者研究选取白芨滩国家级自然保护区及其周边区域植被恢复良好且广泛分布着藓结皮和藻结皮镶嵌形成的地表覆盖区域作为研究对象,对藓结皮和藻结皮分别进行微生物群落结构表征,结果表明生物土壤结皮类型对细菌群落结构以及真菌群落结构产生显著影响。与腾格里沙漠东南缘生物土壤结皮类型对微生物群落结构的影响^[22-23]相比,笔者研究中生物土壤结皮类型对微生物群落结构差异的解释度较低,说明研究区其他环境因子对生物土壤结皮中微生物群落结构具有重要影响。

作为生物土壤结皮的重要组成部分,真菌通过丝状菌丝聚集土壤颗粒,从而有助于提高土壤稳定性^[24]。对腾格里沙漠生物土壤结皮的研究^[13]发现,在演替过程中,真菌群落多样性发生变化,其丰富度可能是预测固沙植被生物土壤结皮发育程度的一个潜在指标。笔者研究中,真菌群落 α 多样性指数在藓结皮和藻结皮之间没有显著差异,表明研

究区不同生物土壤结皮中形成了比较稳定的真菌多样性。真菌种群严格依赖于土壤性质的恢复,因此,土壤理化特性的改善可以有效促进真菌多样性及其功能^[24]。这表明在植被恢复背景下,研究区真菌群落结构 α 多样性随着生物土壤结皮演替时间的延长接近或者达到自然种群水平^[24]。

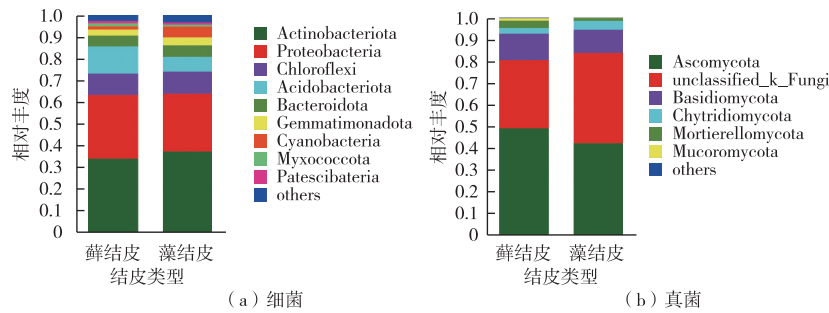


图 2 不同生物土壤结皮中细菌和真菌群落在门水平上的群落组成

Fig. 2 Community composition of bacteria and fungi at phylum level in different biological soil crusts

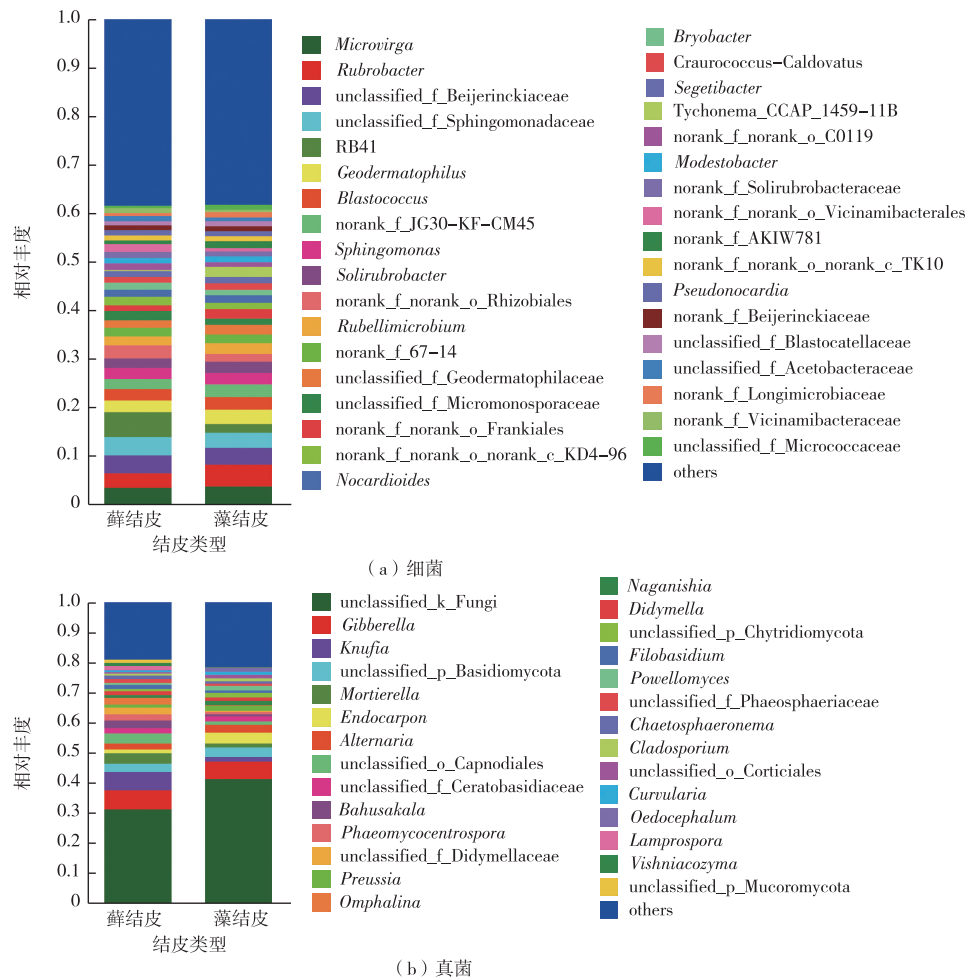


图 3 不同生物土壤结皮中细菌和真菌群落在属水平上的群落组成

Fig. 3 Community composition of bacteria and fungi at genus level in different biological soil crusts

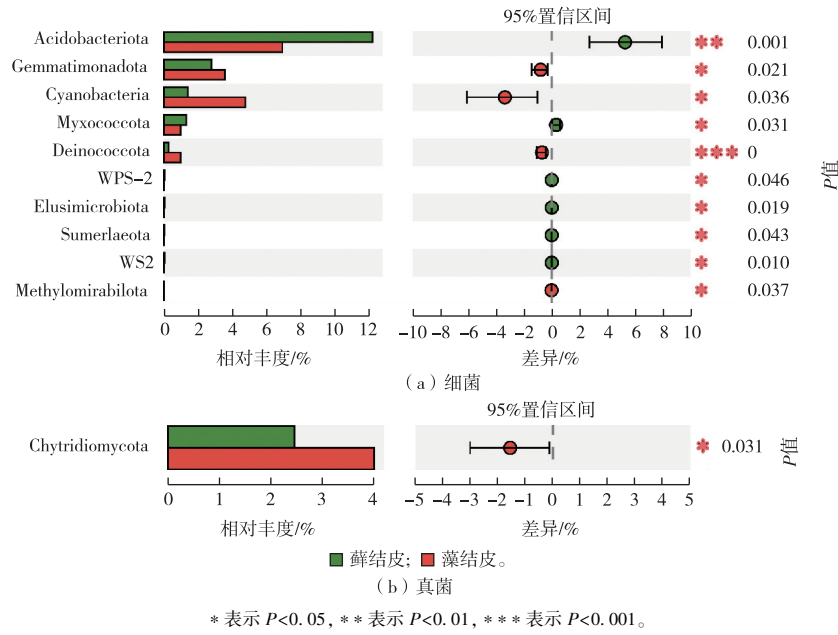


图 4 不同生物土壤结皮中细菌和真菌在门水平的比较分析

Fig. 4 Comparative analysis of bacteria and fungi at phylum level in different biological soil crusts

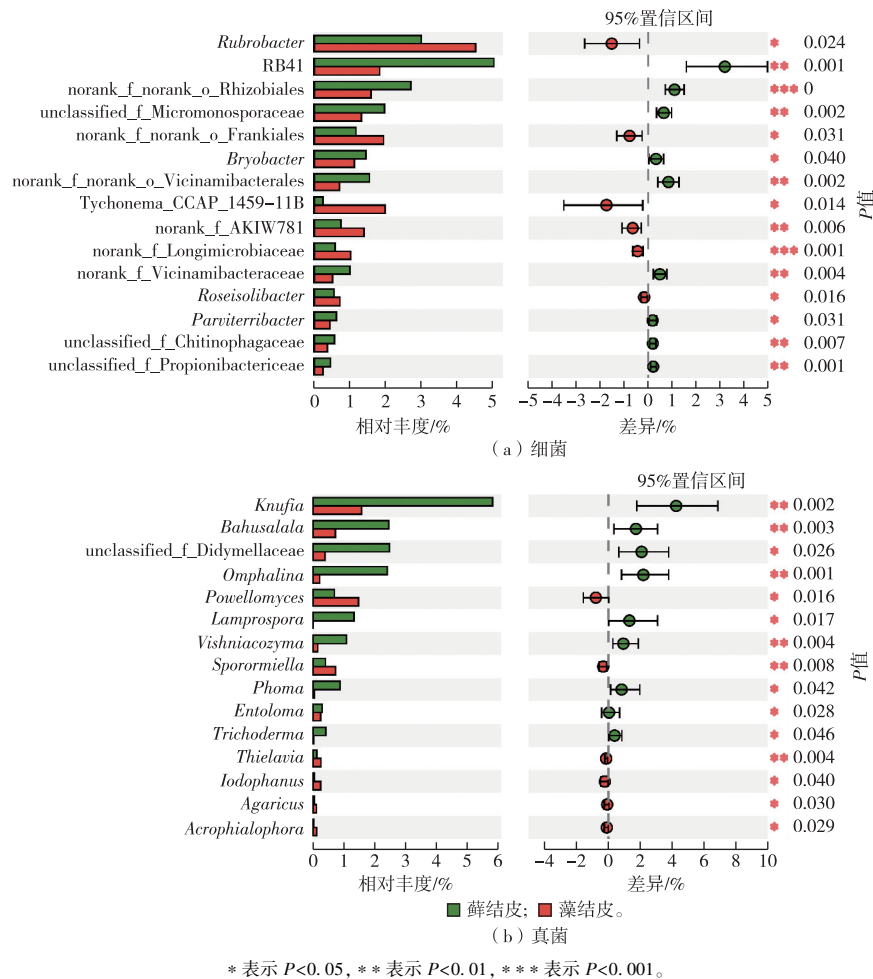


图 5 不同生物土壤结皮中细菌和真菌在属水平的比较分析

Fig. 5 Comparative analysis of bacteria and fungi at genus level in different biological soil crusts

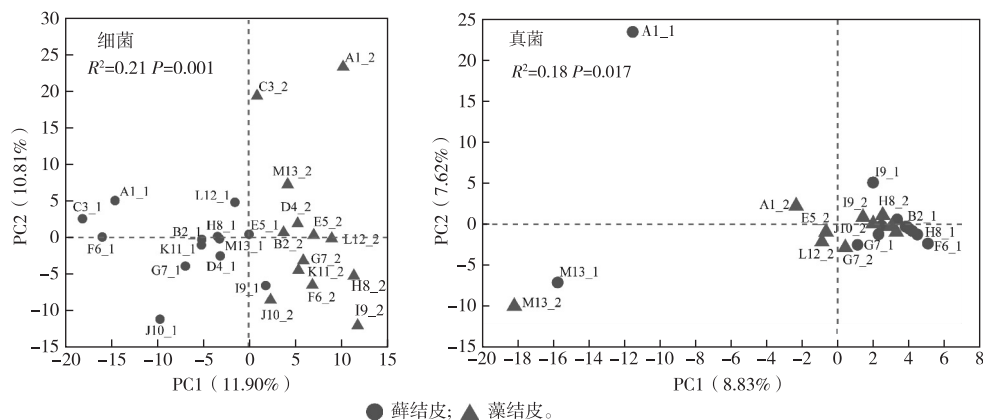


图 6 不同生物土壤结皮中细菌和真菌群落的 PCA 分析

Fig. 6 PCA analysis of bacterial and fungal communities in different biological soil crusts

表 2 不同生物土壤结皮类型对细菌、真菌群落属水平组成影响 perMANOVA 评估结果

Table 2 Effects of the different biological soil crusts types on bacterial and fungal community composition at genus level assessed by perMANOVA

群落	方差来源	自由度 df	总方差	平均方差	F 值	R ²	P 值
细菌	生物土壤结皮类型	1	0.16	0.16	3.85	0.14	0.001
	残差	24	1.01	0.04		0.86	
	总和	25	1.17			1	
真菌	生物土壤结皮类型	1	0.27	0.27	2.13	0.08	0.009
	残差	24	3.09	0.13		0.92	
	总和	25	3.36			1	

然而, α 和 β 多样性指数不足以说明不同样本组之间的群落变化, 分离这些指数的组成部分对分析和理解真菌群落中物种演替至关重要^[25]。笔者研究中藓结皮和藻结皮真菌群落结构组成主要优势类群为子囊菌门真菌。在内盖夫沙漠、奇瓦瓦沙漠、科罗拉多高原以及怀俄明州和犹他州草原的研究^[23]表明, 无论子囊菌群起源如何, 其都是生物土壤结皮的主要真菌定殖者。在属水平上, 藓结皮真菌群落结构中显著富集 *Knufia* 属真菌, 其属于子囊菌门, 为干旱地表普遍存在的黑色小菌落真菌, 其能够抵抗环境压力, 包括极端温度、干燥(复水)、低营养可用性和强烈的太阳辐射^[26]。*Knufia petricola* 常见于地中海环境的大理石上, 其中, 菌株 A95 和 CBS726.95 因其具有黑色小菌落真菌的所有特征, 已被广泛用于研究矿物风化与 *Nostoc punctiforme* 蓝藻的共生作用^[26-27]。除了分解作用外, 真菌也是土壤颗粒聚集的重要参与者, 在没有蓝藻和地衣的情况下, 真菌还有助于土壤结构稳定和生物土壤结皮发育^[28]。

反映细菌群落丰富度的指数在藓结皮中显著高于藻结皮, 表明细菌 α 多样性是生物土壤结皮发育阶段的重要指征。作为优势类群的放线菌在藓

结皮和藻结皮之间没有显著差异, 这与腾格里沙漠东南缘沙坡头地区藓结皮和藻结皮之间放线菌类群的差异^[23]类似。而放线菌门中在藓结皮和藻结皮之间存在显著差异的主要类群为红色杆菌属, 该属也是沙坡头地区藓结皮和藻结皮之间的主要差异放线菌类群, 而不同的是, 沙坡头地区生物土壤结皮中的优势类群地嗜皮菌属在笔者研究中不是优势放线菌类群, 且在不同生物土壤结皮之间没有显著差异^[29]。笔者研究中, α -变形菌亚门根瘤菌目甲基杆菌科的微枝形杆菌属作为优势属在不同生物土壤结皮之间没有显著差异, 在沙坡头地区藓结皮和藻结皮之间存在显著差异^[23]。该属目前已描述的 17 个有效物种, 主要分离自沙质干旱土壤或沙漠土壤、根瘤、粪便样本、热含水层、空气和温泉等环境中^[30], 而来源于生物土壤结皮的 *Microvirga* sp. BSC39 菌株具有趋化性和胞外多糖合成能力, 可用于生物膜粘附^[31], 微枝形杆菌属中有一些菌株能够有效进行固氮^[32]。红色杆菌属和微枝形杆菌属表现出对高温和干旱环境的普遍适应性, 一些红色杆菌属物种具有高度的抗辐射性^[33]。在古尔班通古特沙漠、柴达木盆地、腾格里沙漠、科尔沁沙地和库布齐沙漠的生物土壤结皮中已鉴定出的蓝藻中,

具鞘微鞘藻 (*Microcoleus vaginatus*) 是优势种^[22], 腾格里沙漠东南缘不同生物土壤结皮中微鞘藻属相对丰度受季节变化和生物土壤结皮类型的影响^[34]。笔者研究中藓结皮和藻结皮中微鞘藻属并不是优势属, 且相对丰度较低, 这可能是由于降水、土壤属性和植被盖度方面的差异造成^[22]。苔藓杆菌属成员主要分离自酸性湿地, 其在轻度酸性条件下生长最好^[35]。笔者研究发现藓结皮中苔藓杆菌属相对丰度显著高于藻结皮, 说明藓结皮微环境可能更适合该属生长, 这也可能与苔藓植物本身有关。腾格里沙漠东南缘沙坡头地区藓结皮中也检测到低相对丰度的苔藓杆菌属细菌^[36]。该属细菌是否与生境或者苔藓植物种类有关需要在不同区域取藓结皮样品开展比较研究来进一步说明。

4 结论

白芨滩国家级自然保护区及其周边植被恢复良好区域镶嵌分布的藓结皮和藻结皮细菌和真菌群落的 α 多样性指数趋于一致, 仅反映细菌群落丰富度的 ACE 和 Chao 指数在藓结皮中显著高于藻结皮, 而不同生物土壤结皮类型会对细菌和真菌群落结构产生显著影响。在生物土壤结皮发育的高级阶段——藓结皮样品中显著富集的细菌类群在已有数据库中尚没有明确分类, 而富集的已知真菌类群主要为 *Knufia* 属。研究区藓结皮和藻结皮中未知分类的细菌和真菌尚有待开展后续分离、纯化和鉴定等基础性工作, 这将有助于完善现有数据库和更加深入理解不同微生物类群在藻结皮和藓结皮以及不同生物土壤结皮类型演替过程中发挥的功能和作用。

参考文献:

- [1] 宋超, 余琦殷, 王瑞霞, 等. 基于植被覆盖度的宁夏灵武白芨滩自然保护区防风固沙功能时空变化研究[J]. 生态学报, 2021, 41(8): 3131-3143. [SONG Chao, YU Qi-yin, WANG Rui-xia, et al. Spatio-temporal Variation of Windbreak and Sand Fixation Functions Based on Vegetation Coverage in Baijitan National Nature Reserve, Ningxia[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(8): 3131-3143.]
- [2] 刘响东, 高广磊, 丁国栋, 等. 风蚀荒漠化地区土壤质量演变研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(5): 161-168. [LIU Yun-dong, GAO Guang-lei, DING Guo-dong, et al. Soil Quality in Wind Erosion Desertified Regions: A Review[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2017, 41(5): 161-168.]
- [3] 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[J]. 土壤学报, 2021, 58(5): 1123-1131. [ZHANG Bing-chang, WU Zhi-fang, LI Bin. Progress and Prospect of Biological Soil Crusts in Loess Plateau[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58(5): 1123-1131.]
- [4] 熊文君, 徐琳, 张丙昌, 等. 生物土壤结皮结构、功能及人工恢复技术[J]. 干旱区资源与环境, 2021, 35(2): 190-195. [XIONG Wen-jun, XU Lin, ZHANG Bing-chang, et al. The Structure, Function and Artificial Restoration Technology of Biological Soil Crust[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2021, 35(2): 190-195.]
- [5] 麻云霞, 王月林, 李钢铁, 等. 生物地毯治沙工程: 生物结皮现状的研究进展[J]. 草地学报, 2019, 27(3): 531-538. [MA Yun-xia, WANG Yue-lin, LI Gang-tie, et al. Research Progress on the Status of Biological Crust: A Kind of Biological Carpet Sand Control Engineering[J]. Acta Agrestia Sinica, 2019, 27(3): 531-538.]
- [6] 郭忠录, 蔡崇法. 生物土壤结皮研究进展与热点: 基于 CiteSpace 和 HistCite 计量分析[J]. 中国水土保持科学, 2019, 17(5): 146-156. [GUO Zhong-lu, CAI Chong-fa. Research Status and Hotspots of Biological Soil Crust Based on CiteSpace and HistCite[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2019, 17(5): 146-156.]
- [7] 杨云礼, 徐明, 邹晓, 等. 不同植被类型对黔中山地丘陵区土壤细菌群落特征的影响研究[J]. 生态与农村环境学报, 2021, 37(4): 518-525. [YANG Yun-li, XU Ming, ZOU Xiao, et al. Effects of Different Vegetation Types on the Characteristics of Soil Bacterial Communities in the Hilly Area of Central Guizhou[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2021, 37(4): 518-525.]
- [8] BAO T L, ZHAO Y G, GAO L Q, et al. Moss-dominated Biocrusts Improve the Structural Diversity of Underlying Soil Microbial Communities by Increasing Soil Stability and Fertility in the Loess Plateau Region of China[J]. European Journal of Soil Biology, 2019, 95: 103120.
- [9] FUHRMAN J A. Microbial Community Structure and Its Functional Implications[J]. Nature, 2009, 459(7244): 193-199.
- [10] ZHOU H, GAO Y, JIA X H, et al. Network Analysis Reveals the Strengthening of Microbial Interaction in Biological Soil Crust Development in the Mu Us Sandy Land, Northwestern China[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 144: 107782.
- [11] ZHAO L N, LIU Y B, WANG Z R, et al. Bacteria and Fungi Differentially Contribute to Carbon and Nitrogen Cycles during Biological Soil Crust Succession in Arid Ecosystems[J]. Plant and Soil, 2020, 447(1/2): 379-392.
- [12] CHEN Y J, NEILSON J W, KUSHWAHA P, et al. Life-history Strategies of Soil Microbial Communities in an Arid Ecosystem[J]. The ISME Journal, 2021, 15(3): 649-657.
- [13] WANG Z R, LIU Y B, ZHAO L N. Development of Fungal Community Is a Potential Indicator for Evaluating the Stability of Biological Soil Crusts in Temperate Desert Revegetation[J]. Applied Soil Ecology, 2020, 147: 103404.
- [14] XU L, ZHU B J, LI C N, et al. Development of Biological Soil Crust Prompts Convergent Succession of Prokaryotic Communities[J]. CATENA, 2020, 187: 104360.
- [15] 冯秀绒, 卜崇峰, 郝红科, 等. 基于光谱分析的生物结皮提取研

- 究:以毛乌素沙地为例[J].自然资源学报,2015,30(6):1024-1034.[FENG Xiu-rong, BU Chong-feng, HAO Hong-ke, *et al.* Research on Biological Soil Crust Extraction by Spectral Analysis in Mu Us Desert, China[J]. Journal of Natural Resources, 2015, 30(6):1024-1034.]
- [16] SOLIVERES S, ELDRIDGE D J. Dual Community Assembly Processes in Dryland Biocrust Communities [J]. Functional Ecology, 2020, 34(4):877-887.
- [17] 祁鹤兴,周星辰,胡美娟,等.宁夏白芨滩自然保护区苦豆子内生放线菌多样性及其分布[J].微生物学通报,2015,42(6):990-1000.[QI He-xing, ZHOU Xing-chen, HU Mei-juan, *et al.* Diversity and Distribution of Endophytic Actinomycetes Strains in *Sophora alopecuroides* L. from Baijitan Nature Reserve of Ningxia[J]. Microbiology China, 2015, 42(6):990-1000.]
- [18] 李靖宇,张肖冲,田兴国,等.压砂地晒砂瓜自根苗/嫁接苗不同连作方式土壤微生物群落结构比较[J].生态学杂志,2021,40(11):3608-3619.[LI Jing-yu, ZHANG Xiao-chong, TIAN Xing-guo, *et al.* Comparison of Soil Microbial Community Structure under Different Continuous Cropping Patterns of Self-rooted and Grafted Seedlings of Selenium-rich Sand Melon in Artificial Sand-covered Soil [J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(11):3608-3619.]
- [19] CHEN S F, ZHOU Y Q, CHEN Y R, *et al.* Fastp: An Ultra-fast All-in-one FASTQ Preprocessor [J]. Bioinformatics, 2018, 34(17):i884-i890.
- [20] MAGOČ T, SALZBERG S L. FLASH: Fast Length Adjustment of Short Reads to Improve Genome Assemblies [J]. Bioinformatics, 2011, 27(21):2957-2963.
- [21] CALLAHAN B J, MCMURDIE P J, ROSEN M J, *et al.* DADA2: High-resolution Sample Inference from Illumina Amplicon Data [J]. Nature Methods, 2016, 13(7):581-583.
- [22] 李新荣,谭会娟,回嵘,等.中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究[J].科学通报,2018,63(23):2320-2334.[LI Xin-rong, TAN Hui-juan, HUI Rong, *et al.* Researches in Biological Soil Crust of China: A Review [J]. Chinese Science Bulletin, 2018, 63(23):2320-2334.]
- [23] LI J Y, JIN X Y, ZHANG X C, *et al.* Comparative Metagenomics of Two Distinct Biological Soil Crusts in the Tengger Desert, China [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 140:107637.
- [24] ABED R M M, AL-SADI A M, AL-SHEHI M, *et al.* Diversity of Free-living and Lichenized Fungal Communities in Biological Soil Crusts of the Sultanate of Oman and Their Role in Improving Soil Properties [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 57:695-705.
- [25] ARENAS F, NAVARRO-RODENAS A, MARQUES-GALVEZ J E, *et al.* Different Patterns in Root and Soil Fungal Diversity Drive Plant Productivity of the Desert Truffle *Terfezia clavaryi* in Plantation [J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(10):5917-5933.
- [26] VOIGT O, KNABE N, NITSCHKE S, *et al.* An Advanced Genetic Toolkit for Exploring the Biology of the Rock-inhabiting Black Fungus *Knufia petricola* [J]. Scientific Reports, 2020, 10:22021.
- [27] SEIFFERT F, BANDOW N, BOUCHEZ J, *et al.* Microbial Colonization of Bare Rocks: Laboratory Biofilm Enhances Mineral Weathering [J]. Procedia Earth and Planetary Science, 2014, 10:123-129.
- [28] BELNAP J, LANGE O L. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management [M]. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003:155-166.
- [29] 李靖宇,张肖冲,陈韵,等.腾格里沙漠东南缘藻结皮与藓结皮放线菌多样性及其潜在代谢功能[J].生态学报,2020,40(5):1590-1601.[LI Jing-yu, ZHANG Xiao-chong, CHEN Yun, *et al.* Potential Functions of Actinobacteria Diversity in Cyanobacteria and Moss Crusts in the Southeastern Tengger Desert [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(5):1590-1601.]
- [30] LIU Z T, XIAN W D, LI M M, *et al.* *Microvirga arsenatis* sp. Nov., an Arsenate Reduction Bacterium Isolated from Tibet Hot Spring Sediments [J]. Antonie Van Leeuwenhoek, 2020, 113(8):1147-1153.
- [31] BAILEY A C, KELLOM M, PORET-PETERSON A T, *et al.* Draft Genome Sequence of *Microvirga* sp. Strain BSC39, Isolated from Biological Soil Crust of Moab, Utah [J]. Genome Announcements, 2014, 2(6):e01197-e01114.
- [32] 李靖宇,张琇,孙敏,等.腾格里沙漠沙坡头地区土壤微生物多样性分析[J].生态与农村环境学报,2016,32(5):780-787.[LI Jing-yu, ZHANG Xiu, SUN Min, *et al.* Analysis of Soil Microbial Diversity in Shapotou Area of Tengger Desert [J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2016, 32(5):780-787.]
- [33] WANG J, BAO J T, SU J Q, *et al.* Impact of Inorganic Nitrogen Additions on Microbes in Biological Soil Crusts [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2015, 88:303-313.
- [34] ZHANG X C, LI J Y, LIU J L, *et al.* Temporal Shifts in Cyanobacterial Diversity and Their Relationships to Different Types of Biological Soil Crust in the Southeastern Tengger Desert [J]. Rhizosphere, 2021, 17:100322.
- [35] DEDYSH S N, KULICHEVSKAYA I S, HUBER K J, *et al.* Defining the Taxonomic Status of Described Subdivision 3 Acidobacteria: Proposal of *Bryobacteraceae* Fam. Nov. [J]. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2017, 67(2):498-501.
- [36] 李靖宇,张琇.腾格里沙漠不同生物土壤结皮微生物多样性分析[J].生态科学,2017,36(3):36-42.[LI Jing-yu, ZHANG Xiu. Microbial Diversity Analysis of Different Biological Soil Crusts in Tengger Desert [J]. Ecological Science, 2017, 36(3):36-42.]

作者简介:李靖宇(1986—),男,内蒙古包头人,副教授,博士,主要从事微生物生态学研究。E-mail:lijingyu1986@126.com

(责任编辑:王昌群)