

DOI: 10.11766/trxb202012060221

张雨虹, 张韶阳, 张树辉, 柳宇鑫, 赵吉, 李静泉. 毛乌素沙地苔藓结皮对沙化土壤性质和细菌群落的影响[J]. 土壤学报, 2021, 58(6): 1585–1597.

ZHANG Yuhong, ZHANG Shaoyang, ZHANG Shuhui, LIU Yuxin, ZHAO Ji, LI Jingquan. Effect of Moss Crust on Sandy Soil Properties and Bacterial Community in Mu Us Sandy Land[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58(6): 1585–1597.

毛乌素沙地苔藓结皮对沙化土壤性质和细菌群落的影响*

张雨虹, 张韶阳, 张树辉, 柳宇鑫, 赵吉, 李静泉[†]

(内蒙古大学生态与环境学院, 内蒙古环境污染控制与废物资源化重点实验室, 呼和浩特 010021)

摘要: 生物土壤结皮能有效防风固沙, 对沙漠地区生态恢复意义重大, 但目前缺乏对生物结皮层与同厚度裸沙表层之间以及它们各自下方土壤之间的比较与分析。采用荧光定量 PCR 和高通量测序技术, 对毛乌素沙地苔藓结皮层与裸沙表层, 结皮下方土壤与裸沙下层土壤细菌 16S rRNA 基因丰度和群落结构进行分析。结合土壤理化因子数据, 分析苔藓结皮对沙地细菌群落多样性的影响。对苔藓结皮层和结皮下方土壤, 以及裸沙地的相应表层和下层土壤, 进行样品采集, 通过综合分析更细致研究生物结皮对土壤细菌群落及其生存环境的影响。结果表明: 相比于裸沙表层, 苔藓结皮显著提高了土壤速效养分、全氮和有机质的水平, 结皮下方土壤中速效养分、全磷和有机质含量均高于裸沙下层。结皮层及其下方土壤中粗粉砂和粉粒的含量显著高于裸沙表层和下层, 表明苔藓结皮显著改善了沙地土壤的理化性质。有效磷、速效钾、有效氮、黏粒、粉粒、粗砂是影响沙地土壤细菌群落组成的重要环境因子。苔藓结皮层中 16S rRNA 基因拷贝数最高, 结皮层及其下方土壤中的细菌丰度显著高于裸沙表层和下层。多样性分析显示, 结皮下方土壤中细菌多样性最高。在苔藓结皮层中, 发现分类学地位尚未明确的难培养属 *unclassified_f_Micromonosporaceae* 和 *norank_c_Cyanobacteria*, 以及 *Pseudonocardia* (假诺卡氏菌属) 的相对丰度均显著高于裸沙表层; 在结皮下方土壤中, 发现分类学地位尚未明确的难培养属 *norank_c_Acidobacteria* 和 *Rubrobacter* (红色杆菌属) 的相对丰度均显著高于裸沙下层, 这些差异显著的物种对稳定沙地土壤结构具有重要作用。因此, 苔藓结皮的形成对沙地原有表层及下层土壤的细菌群落产生显著影响, 利于生物固沙。研究结果为风沙治理和荒漠生态恢复提供了重要的微生物学理论依据。

关键词: 苔藓结皮; 土壤理化性质; 细菌群落; 多样性; 对比分析

中图分类号: S154.36 文献标志码: A

Effect of Moss Crust on Sandy Soil Properties and Bacterial Community in Mu Us Sandy Land

ZHANG Yuhong, ZHANG Shaoyang, ZHANG Shuhui, LIU Yuxin, ZHAO Ji, LI Jingquan[†]

(School of Ecology and Environment of Inner Mongolia University, Inner Mongolia Key Laboratory of Environmental Pollution Prevention

* 国家重点研发计划项目 (2017YFC0506703)、内蒙古自治区重大基础研究开放课题 (30500-515330304)、内蒙古自治区自然科学基金项目 (2018MS03074) 资助 Supported by the National Key Research and Development Program of China (No. 2017YFC0506703), the Opening Project for Major Basic Research of Inner Mongolia Autonomous Region (No. 30500-515330304), and the Natural Science Foundation of Inner Mongolia Autonomous Region (No. 2018MS03074)

[†] 通讯作者 Corresponding author, E-mail: lj198327@163.com

作者简介: 张雨虹 (1995—), 女, 内蒙古呼和浩特人, 硕士研究生, 主要从事土壤微生物研究。E-mail: zhangyuhong950512@163.com

收稿日期: 2020-12-06; 收到修改稿日期: 2021-03-03; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2021-07-01

and Waste Resource Recycle, Huhhot 010021, China)

Abstract: 【Objective】 Biological soil crusts can be effective in wind-preventing and sand-fixing. This is of great significance to ecological restoration in desert areas. Nevertheless, there is no literature showing a comparative analysis between the biological soil crusts and the bare sand surface layer with the same thickness or for soils beneath them. 【Method】 The abundance of 16S rRNA gene and the structure of bacterial communities of the moss crust layer, bare sand surface layer, and soil layers beneath them in Mu Us sandy land was analyzed by fluorescent quantitative PCR and high-throughput sequencing. Based on the data of soil physical and chemical factors, the effect of moss crust on the diversity of bacterial community in sandy land was analyzed. Also, the moss crust layer and soil layer beneath it, and the corresponding surface and underlying layers of bare sand were collected and the effects of biological crusts on soil bacterial communities and their living environments was analyzed more accurately through a comprehensive analysis. 【Result】 Compared with bare sand surface layer, moss crust significantly increased the contents of soil available nutrients, total nitrogen, and organic matter. Also, the contents of available nutrients, total phosphorus, and organic matter in the soil beneath moss crust were higher than those in the soil beneath bare sand surface layer. The contents of coarse silt and silt in moss crust and its underlying soil were significantly higher than those in bare sand surface layer and its underlying soil. The results showed that moss crust significantly improved the physical and chemical properties of sandy soils. Additionally, the available phosphorus, potassium, nitrogen, clay, silt, and coarse sand were important factors affecting bacterial community composition of sandy soil. The moss crust layer had the highest 16S rRNA gene copies and the bacterial abundance of moss crust and its underlying soil was significantly higher than that of bare sand surface layer and its underlying soil. The results of diversity analysis showed that the soil beneath moss crust had the highest bacterial diversity. Furthermore, the relative abundances of unclassified_f__Micromonosporaceae, norank_c__Cyanobacteria, and *Pseudonocardia* in moss crust were significantly higher than those in the bare sand surface layer. Also, the relative abundances of norank_c__Acidobacteria and *Rubrobacter* in the soil beneath moss crust were significantly higher than those in the soil beneath bare sand surface layer. These genera with significant differences play an important role in stabilizing the soil structure of sandy land. 【Conclusion】 The formation of moss crust has a significant effect on the bacterial community of the original surface and underlying soils in sandy land. This is beneficial for biological sand-fixation. This study provides an important theoretical basis for sandstorm control and desert ecological restoration in Microbiology.

Key words: Moss crust; Physical and chemical properties of soil; Bacterial community; Diversity; Comparative analysis

第 5 次全国监测数据显示, 我国沙化土地面积达到 172.12 万 km², 占国土面积的 17.93%^[1]。沙化土地主要集中在我国北方地区, 对当地经济和社会的发展, 人们的生活以及生态平衡影响巨大。长久以来, 我国一直致力于沙化土地生态恢复治理, 尤其在沙漠与人类生活区域交界处, 进行了大量的沙漠治理, 阻止了沙漠对人类生存环境的进一步侵袭。在已使用的治沙方法中, 生物土壤结皮 (biological soil crusts) 是其中效果明显的一种。它是土壤碳氮循环的重要组成部分, 不仅能提高土壤的稳定性、抗风蚀和保持水分的能力, 还能增加土壤肥力, 提高植物吸收营养元素的能力, 在沙漠生态系统中占有重要地位^[2-6]。生物土壤结皮组成复杂, 具有耐干旱和高温等特点, 其中尤属苔藓结皮的抗机械干扰、

固沙和蓄水能力最强。

微生物是土壤活性的重要组成部分, 国内外学者对生物土壤结皮的微生物群落特性进行了研究。Maier 等^[7]对西班牙塔伯纳斯盆地的生物土壤结皮进行研究, 蓝藻门 (Cyanobacteria) 在结皮层中丰度高而在结皮下方土壤中丰度低; 相反地, 结皮下方土壤中酸杆菌门 (Acidobacteria)、疣微菌门 (Verrucomicrobia)、芽单胞菌门 (Gemmatimonadetes)、浮霉菌门 (Planctomycetes)、装甲菌门 (Armatimonadetes) 的含量明显更高。科罗拉多高原地衣结皮中真菌多样性明显高于之前蓝藻结皮中测定的结果; 和采样地对应的细菌相比真菌的生物量更少, 多样性更低; 真菌多样性和人为干扰呈负相关, 和地衣结皮覆盖呈正相关^[8]。腾格里沙漠苔藓结皮中的微生物生物

量和微生物磷脂脂肪酸浓度高于蓝藻-地衣结皮, 生物土壤结皮的发育年龄与微生物生物量和微生物磷脂脂肪酸浓度呈正相关, 并且显著影响 0~20 cm 土壤层的微生物生物量碳和氮; 生物土壤结皮在沙丘地带的定殖和发育有益于植被恢复区的土壤微生物特性和土壤质量^[9]。贾丽娟等^[10]研究发现, 与周围临近裸土相比, 中央戈壁石下生物土壤结皮细菌群落结构和多样性明显不同, 生物结皮和临近裸土中的细菌最优势菌门分别为 Cyanobacteria 和 Actinobacteria, 生物结皮中的优势属为 *Trichocoleus*、*Chroococcidiopsis* 和 Cyanobacteria 纲的 1 个未知属, 临近裸土中的优势属为 *Arthrobacter*、*Rubrobacter* 和 3 个属于 Actinobacteria 门和 Acidobacteria 门的未知属; 与临近裸土相比, 生物结皮中有效磷、速效氮和叶绿素 a 的含量均明显升高, 而 pH 则略微降低。目前有关生物结皮对土壤微生物群落影响的研究, 多集中在生物结皮本身, 或将生物结皮与周围裸地进行横向比较, 或与结皮下层土壤间进行纵向比较, 或将不同类型结皮(藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮)之间进行比较。故样品采集多集中于生物结皮层、结皮下层土壤以及裸地土壤, 而作为对照的裸地土壤并未区分表层和下层, 缺乏对生物结皮层与同厚度裸地表层之间以及它们各自下方土壤之间的微生物群落组成与多样性方面的细致比较与分析。本研究采集毛乌素沙地苔藓结皮层和结皮下层土壤, 以及裸沙地的相应表层和下层土壤, 通过综合分析更加细致地研究了生物结皮对土壤细菌群落及其生存环境的影响。研究结果为固沙治理和荒漠生态恢复提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 土壤样品采集

样地选在毛乌素沙地东南缘神木县圪丑沟(38°53'44"~38°53'49"N, 109°53'43"~109°53'46"E)。选取 3 块油蒿周围地面长有苔藓结皮的样地, 分别采集结皮层(0~1.5 cm)和结皮层下方沙土(1.5~11.5 cm)的样品; 并且选取 3 块同一区域的裸沙地作为对照, 分别采集表层(0~1.5 cm)和下层(1.5~11.5 cm)的土样。每块样地的大小为 0.5 m×0.5 m, 用铲子沿对角线取 3 次混匀后作为一个样品。苔藓

结皮 3 块样地呈直线分布, 相互之间距离为 10~15 m(裸沙样地情况一样)。不同土壤类型的命名分别为结皮层(Biological soil crusts, BC), 结皮下层土壤(Layer beneath biological soil crusts, LBBC), 裸沙表层土壤(Surface soil, SS), 裸沙下层土壤(Layer beneath surface soil, LBSS)。采集的土壤样品于采样途中低温保存, 后续用于微生物多样性测定的样品于-80℃下保存; 用于理化性质测定的样品自然风干后过 60 目筛。

1.2 土壤理化性质测定

采用 pH 计(OHAUS STARTER2100 酸度计)法测定土壤 pH, 碳酸氢钠浸提—钼锑抗分光光度法(Alpha-1506 紫外可见分光光度计)测定土壤有效磷(AP), 重铬酸钾容量法测定土壤有机质(OM), 碱解扩散法测定土壤有效氮(AN), 硝酸钠浸提—四苯硼钠比浊法测定土壤速效钾(AK), 过硫酸盐消化法测定土壤全氮(TN)、全磷(TP)。

土壤粒度测定: 称量 3 g 土样于 100 mL 烧杯中, 加入 10% H₂O₂ 20 mL, 于通风橱内控温电热板上加热, 温度为 80~120℃(最佳温度 90℃), H₂O₂ 耗尽时继续加入 H₂O₂, 直至不再有气泡。再加入 10% HCl 10 mL, 耗尽时继续加入 HCl 至不再有气泡。加满蒸馏水静置一夜, 抽滤出水, 除过量酸, 如此反复数次, 直至呈中性。抽滤出去水后, 加入 10 mL (NaPO₃)₆ 溶液, 超声震荡 10 min, 用激光粒度仪(Mastersizer2000 激光粒度分析仪)测定土壤粒度。具体指标包括粗砂(CS)、细砂(FS)、粗粉砂(CST)、粉粒(ST)和黏粒(CY)。

1.3 土壤样品 16S rRNA 基因扩增子高通量测序

土壤样本采集后送上海美吉生物医药科技有限公司进行 16S rRNA 基因扩增子高通量测序。具体过程为: 采用通过引物 338F(5'-ACTCCTACGGGAGGCAGCAG-3')和 806R(5'-GGACTACHVGGGTWTCTAAT-3')^[11]对 V3-V4 可变区进行 PCR 扩增。PCR 产物用 2% 琼脂糖凝胶回收纯化, 用 Tris-HCl 洗脱后, 用 2% 琼脂糖电泳检测。利用 QuantiFluor™-ST (Promega, USA) 进行定量检测。根据 Illumina MiSeq 平台(Illumina, San Diego, USA)标准操作规程将纯化后的扩增片段构建 PE 2×300 的文库。运用 Illumina 公司的 Miseq PE300 平台进行测序。测序完成后, 数据上传美吉云平台。

登录平台 (<https://cloud.majorbio.com/>) 后, 先进行基础分析以获得 OUT 丰度表, 具体过程为: 使用 Trimmomatic 软件对原始测序序列进行质量控制, 并用 FLASH 软件进行拼接。使用 UPARSE 软件 (version 7.1 <http://drive5.com/uparse/>), 以 97% 的相似度为依据, 对序列进行 OTU 聚类; 并用 UCHIME 软件提出嵌合体。利用 RDP classifier (<http://rdp.cme.msu.edu/>) 对每条序列进行物种分类注释, 比对 Silva 数据库 (SSU123), 将比对阈值设为 70%。随后在美吉云平台进行交互分析, 包括在 OTU 水平进行的排序分析和 VPA 分析, 在门水平和属水平进行的细菌群落组成分析, 在属水平进行的组间物种差异分析、相关性热图分析和共现性网络分析。采用 Spearman 相关系数进行环境因子与物种之间的相关性 Heatmap 分析、Network 网络分析以及两组组间物种差异显著性 Student's T 检验。

1.4 荧光定量 PCR 扩增

荧光定量 PCR 采用同上高通量测序的引物。20 μL 反应体系为: 10 μL 2 X ChamQ SYBR Color qPCR Master Mix, 上下游引物 ($5 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 各 0.8 μL , 2 μL 模板, 0.4 μL 50 X ROX Reference Dye 1, 6 μL ddH₂O。扩增程序为: 95 $^{\circ}\text{C}$ 预变性 3 min; 95 $^{\circ}\text{C}$ 变性 5 s, 58 $^{\circ}\text{C}$ 退火 30 s, 72 $^{\circ}\text{C}$ 延伸 1 min。使用 ABI7300 型荧光定量 PCR 仪 (Applied Biosystems,

USA) 进行扩增。每个样品设置 3 个重复, 以土壤干重计算最终基因丰度。

1.5 试验数据统计分析

通过 Excel2003 和 SPSS19.0 对试验数据进行统计分析。

2 结果

2.1 结皮对土壤理化性质的影响

BC 样本组的各项土壤化学指标均总体上高于其他三个土壤样本组 (表 1)。BC 中有效磷、速效钾、有效氮含量均显著高于 SS 中的含量, 可见结皮层能够有效富集这些速效养分; 相比于 LBSS, LBBC 中有效磷、速效钾、有效氮的含量有升高趋势。BC 中全氮和有机质的含量显著高于 SS 中的含量, LBBC 中全磷和有机质含量高于 LBSS。在 4 个样本组中, BC 的 pH 最低, 其土壤略呈酸性。

土壤结皮显著改变了沙地土壤颗粒组成 (表 2), 其中 BC 和 LBBC 相比于 SS 和 LBSS 有黏粒出现, 其组成比率分别为 2.75% 和 0.18%; BC 和 LBBC 中的粉粒含量分别为 7.57% 和 5.04%, 粗粉砂含量分别为 42.28% 和 48.77%, 2 个指标均显著高于 SS 和 LBSS; 而细砂的含量则显著低于 SS 和 LBSS, 可见 BC 和 LBBC 的土壤样本中颗粒粒径有明显变小的趋势。生物结皮的形成显著增加了土壤中细颗粒物含量。

表 1 不同样本组的土壤化学性质

Table 1 Soil chemical properties of different sample groups

样本类型 Sample type	有效磷 AP /($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	速效钾 AK /($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	有效氮 AN /($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	全磷 TP /($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	全氮 TN /($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	有机质 OM /($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	pH
BC	5.31 \pm 0.21a	208.6 \pm 11.5a	153.0 \pm 11.7a	0.46 \pm 0.02a	0.87 \pm 0.02a	69.85 \pm 12.55a	6.83 \pm 0.04b
LBBC	2.17 \pm 0.64b	100.0 \pm 2.4b	37.33 \pm 6.87b	0.37 \pm 0.08a	0.39 \pm 0.11b	42.99 \pm 4.62ab	7.54 \pm 0.10a
SS	1.56 \pm 0.10b	108.5 \pm 9.1b	42.00 \pm 3.30b	0.29 \pm 0.01a	0.56 \pm 0.06b	13.85 \pm 4.18b	7.32 \pm 0.25ab
LBSS	1.23 \pm 0.08b	91.42 \pm 5.9b	25.67 \pm 5.04b	0.28 \pm 0.03a	0.64 \pm 0.04ab	23.35 \pm 0.92b	7.05 \pm 0.07ab

注: 1) 平均值 \pm 标准误差, 同列不同字母表示试验处理间差异显著 (Duncan method, $P < 0.05$)。2) BC, 结皮层; LBBC, 结皮下方土壤; SS, 裸沙表层土壤; LBSS, 裸沙下层土壤。下同。Note: 1) Means \pm standard error, different letters in the same row mean the significant difference between treatments (Duncan method, $P < 0.05$). 2) BC, Biological soil crusts; LBBC, Layer beneath biological soil crusts; SS, Surface soil; LBSS, Layer beneath surface soil. AP, available phosphorus, AK, available potassium, AN, available nitrogen, TP, total phosphorus, TN, total nitrogen, OM, organic matter. The same below.

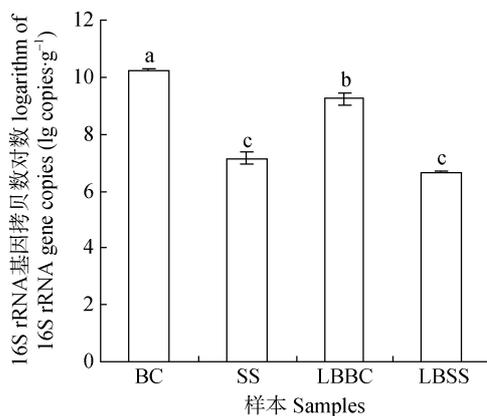
表 2 不同样本组的土壤颗粒组成

Table 2 Soil particle composition of different sample groups (%)

样本类型	粗砂	细砂	粗粉砂	粉粒	黏粒
Sample type	Coarse sand (0.25~1 mm)	Fine sand (0.05~0.25 mm)	Coarse silt (0.02~0.05 mm)	Silt (0.002~0.02 mm)	Clay (<0.002 mm)
BC	4.03±0.01a	43.37±0.09b	42.28±0.09a	7.57±0.15a	2.75±0.37a
LBBC	2.51±0.27bc	43.40±1.73b	48.77±2.61a	5.04±1.50a	0.18±0.15b
SS	1.73±0.32c	71.62±6.58a	25.92±6.26b	0.72±0.34b	0.00±0.00b
LBSS	2.70±0.12b	81.64±0.12a	15.50±0.03b	0.17±0.08b	0.00±0.00b

2.2 结皮对土壤细菌 16S rRNA 基因丰度的影响

荧光定量 PCR 试验结果显示, BC、LBBC、SS、LBSS 四个土壤样本组的 16S rRNA 基因丰度的均值分别为 1.79×10^{10} copies·g⁻¹ 干土、 2.43×10^9 copies·g⁻¹ 干土、 1.99×10^7 copies·g⁻¹ 干土、 4.55×10^6 copies·g⁻¹ 干土。将基因丰度取对数作图 (图 1), 可见 BC 和 LBBC 样本组的细菌丰度均显著高于 SS 和 LBSS 样本组, 并且 BC 样本组也显著高于 LBBC 样本组。



注: 不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。Note: Different letters mean significant difference ($P < 0.05$).

图 1 苔藓结皮对细菌丰度的影响

Fig. 1 Effects of moss crust on the abundance of bacteria

2.3 结皮对土壤细菌多样性的影响

样本高通量测序稀释曲线皆趋于平缓, 测序深度合理。LBBC 的香农指数和辛普森指数值在四组样本中最大, 其微生物多样性在四组样本中最高。LBSS 的香农指数和辛普森指数值居中。BC 和 SS 的多样性指数值非常接近, 均低于 LBBC 和 LBSS 土壤样本组 (表 3)。

表 3 不同样本组的多样性指数

Table 3 Diversity indexes of different sample groups

样本类型	香农指数	辛普森指数
Sample type	Shannon index	Simpson index
BC	5.442±0.075b	0.984±0.002b
SS	5.426±0.247b	0.987±0.002b
LBBC	6.304±0.016a	0.995±0.001a
LBSS	5.677±0.152b	0.991±0.002ab

2.4 结皮对土壤细菌群落组成的影响

在门 (phylum) 水平上绘制细菌群落组成柱形图 (图 2), 将相对丰度小于 0.01 归为 others (图中显示相对丰度前 13 的细菌门)。各样本组相对丰度排在前 5 的细菌门分别为: BC 样本组中, Actinobacteria (38.52%)、Proteobacteria (26.01%)、Acidobacteria (8.59%)、Cyanobacteria (8.12%)、Chloroflexi (7.66%); SS 样本组中, Actinobacteria (32.22%)、Proteobacteria (27.18%)、Bacteroidetes (15.62%)、Acidobacteria (8.08%)、Chloroflexi (6.10%); LBBC 样本组中, Actinobacteria (31.01%)、Proteobacteria (23.72%)、Acidobacteria (16.20%)、Chloroflexi (13.43%)、Gemmatimonadetes (4.18%); LBSS 样本组中, Actinobacteria (33.40%)、Proteobacteria (30.84%)、Acidobacteria (10.00%)、Chloroflexi (8.94%)、Bacteroidetes (5.92%)。

在属 (genus) 水平上绘制细菌群落组成柱形图 (图 3), 将相对丰度小于 0.04 归为 others (图中显示相对丰度前 15 的细菌属)。各样本组相对丰度排在前 5 的细菌属分别为: BC 样本组中, unclassified_f_Micromonosporaceae (11.58%)、norank_c_Cyanobacteria (7.13%)、RB41 (4.35%)、

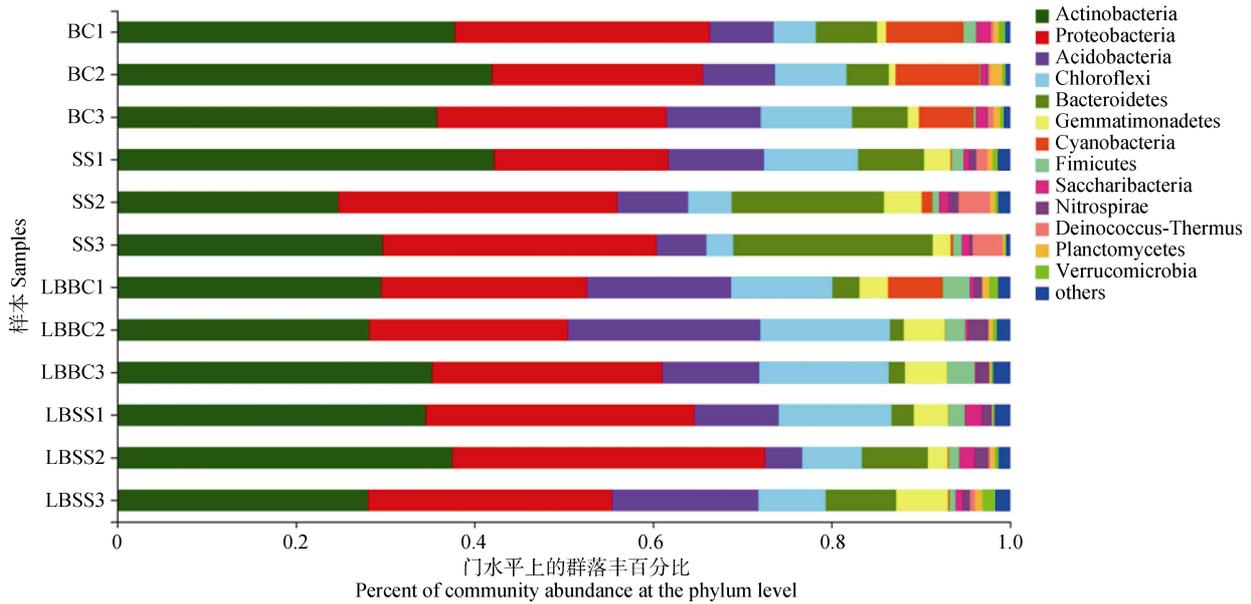


图 2 门水平上土壤样本细菌群落组成

Fig. 2 Bacterial community composition of soil samples at the phylum level

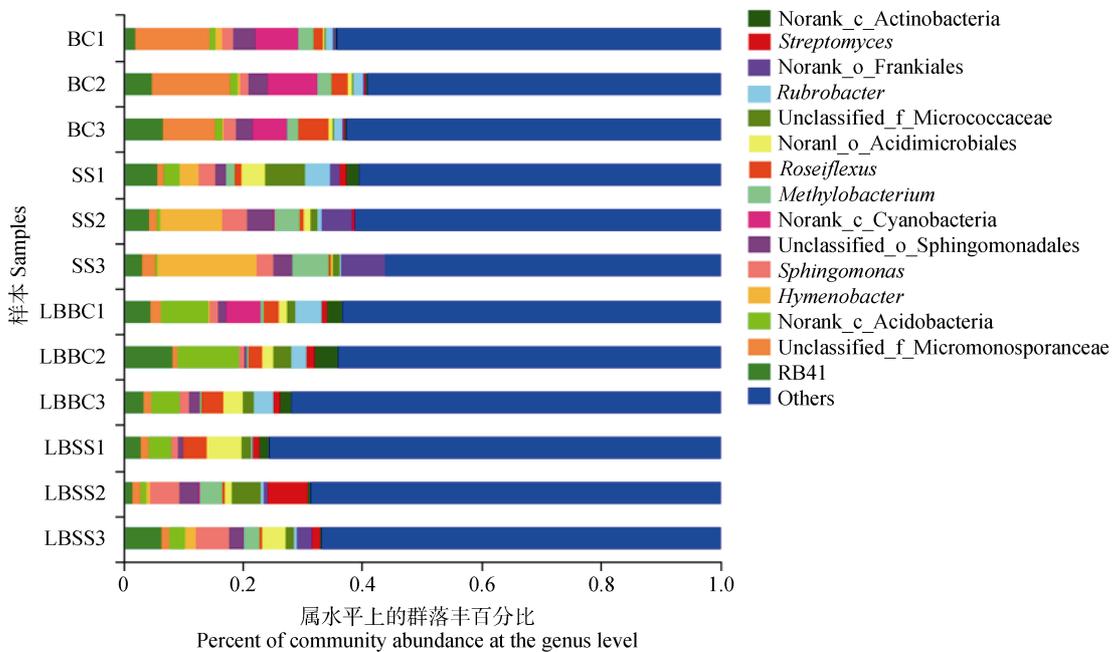


图 3 属水平上土壤样品细菌群落组成

Fig. 3 Bacterial community composition of soil samples at the genus level

unclassified_o_Sphigomonoadales (3.18%)、*Roseiflexus* (3.16%); SS 样本组中, *Hymenobacter* (10.22%)、norank_o_Frankiales (4.72%)、RB41 (4.25%)、*Methylobacterium* (3.91%)、*Sphingomonas* (3.22%); LBBC 样本组中, norank_c_Acidobacteria (7.59%)、RB41 (5.30%)、*Rubrobacter* (3.38%)、norank_c_Actinobacteria (2.84%)、*Roseiflexus*

(2.77%); LBSS 样本组中, *Sphingomonas* (3.84%)、norank_o_Acidimicrobiales (3.54%)、RB41 (3.51%)、*Streptomyces* (3.00%)、unclassified_f_Micrococcaceae (2.70%)。

2.5 结皮对土壤细菌群落组成组间差异的影响

在 PCA (Principal component analysis) 分析中 PC1 轴和 PC2 轴的贡献率分别为 41.23% 和 27.73% ,

两者贡献率之和为 68.96%。由于 4 个样本组在 PCA 分析中的排序结果与 RDA 分析 (图 4) 相比没有差异, 故 PCA 分析排序结果参见图 4。BC 在 PC1 轴上与其他三个土壤样本组能够区分明晰, 表示 BC 与其他三个土壤样本组的细菌群落组成存在明显差异。BC 与 SS 之间间隔最远, 两者之间群落组成差异最大; LBBC 与 LBSS 的样本点分布分别呈两个方向, 说明在 BC 的影响下, LBBC 的细菌群落组成与 LBSS 相比出现差异。

2.6 环境因子与土壤细菌群落组成之间的关系

图 4a 为土壤化学性质与细菌群落组成之间的

RDA (Redundancy analysis) 分析图, RDA1 轴和 RDA2 轴的解释度分别为 38.88% 和 16.63%, 两者之和的解释度为 55.51%。各环境因子对样本细菌群落组成的影响程度为有效磷、速效钾、有效氮的影响最大; 有机质、全磷和全氮影响次之; pH 影响最小。图 4b 为土壤颗粒组成与细菌群落组成之间的 RDA 分析图, RDA1 轴的解释度为 39.73%, RDA2 轴的解释度为 25.58%, 两者之和的解释度为 65.31%。土壤颗粒组成对样本细菌群落组成的影响程度为粉砂、黏粒、粗砂的影响最大, 细砂次之, 粗粉砂最小。

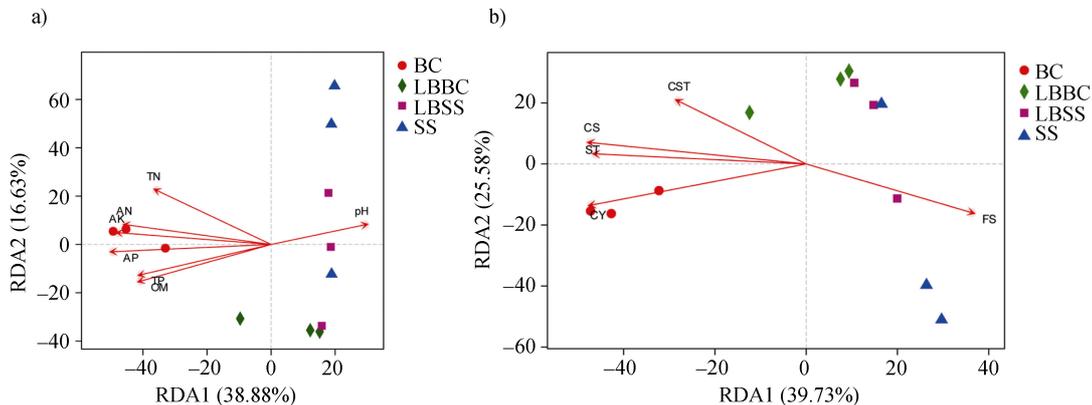


图 4 细菌群落组成与土壤化学性质 (a) 和土壤颗粒组成 (b) 的 RDA 分析

Fig. 4 Redundancy analysis of bacterial community composition and soil chemical properties (a) and soil particle composition (b)

在图 4a 和图 4b 中样本点均分布在两个区域, I 区为 RDA1 正半轴部分, SS 和 LBSS 样本点在此分布; II 区为 RDA1 负半轴部分, BC 样本点在此分布; LBBC 样本点在 I 区和 II 区都有分布。在图 4a 中, I 区分布的 SS 和 LBSS 样本组的细菌群落组成除与 pH 呈正相关外, 与其他因子均呈负相关; II 区分布的 BC 样本组的细菌群落组成除与 pH 值呈负相关外, 与其他因子均呈正相关。在图 4b 中, I 区分布的 SS 和 LBSS 样本组的细菌群落组成与粗粉砂、粗砂、粉粒、黏粒呈负相关, 与细砂呈正相关; II 区分布的 BC 样本组的细菌群落组成与粗粉砂、粗砂、粉粒、黏粒呈正相关, 与细砂呈负相关。

对与 BC 样本组细菌群落组成呈正相关的土壤化学因子 (有效磷、速效钾、有效氮、全磷、全氮、有机质) 和土壤颗粒组成 (粗砂、粗粉砂、粉粒、黏粒) 之间进行 VPA 分析, 结果显示土壤颗粒组成的单独解释度为 0.075, 高于土壤化学因子的单独解释度 0.057。对与 BC 样本组细菌群落组成呈负相关

的土壤化学因子 (pH) 和土壤颗粒组成 (细砂) 之间进行 VPA 分析, 结果显示细砂的单独解释度为 0.238, 高于 pH 的单独解释度 0.078。综合来看, 在微生物组成影响方面, 土壤颗粒组成的影响权重高于土壤化学因子。

2.7 组间物种差异

选取属水平上相对丰度前 15 的物种进行组间差异性分析。图 5a 为 BC 和 SS 样本组之间物种差异性分析。可看出 BC 与 SS 比较中在 unclassified_f_Micromonosporaceae (属于小单孢菌科的 1 个未知属), norank_c_Cyanobacteria (属于蓝藻纲的 1 个未知属) 以及 *Pseudonocardia* (假诺卡氏菌属) 方面存在极显著差异, 且均为 BC 中的相对丰度高于 SS 中的相对丰度。由图 5b 可知, LBBC 与 LBSS 两个样本组之间在 *Rubrobacter* (红色杆菌属) 存在极显著差异, 在 norank_c_Acidobacteria (属于酸杆菌纲的 1 个未知属) 存在显著差异, 且均为 LBBC 中的相对丰度高于 LBSS 中的相对丰度。

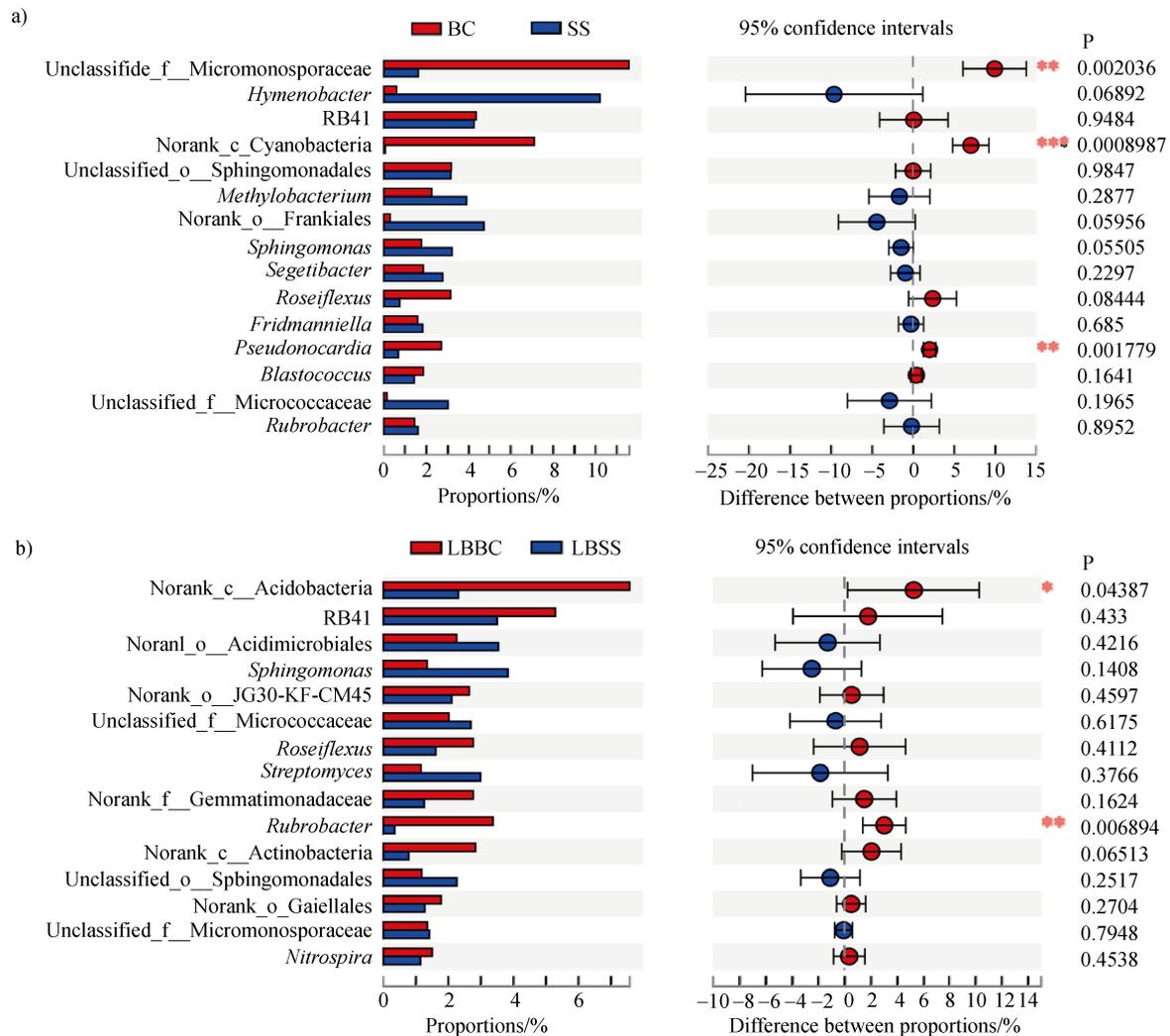


图5 属水平上 BC 与 SS (a) 和 LBBC 与 LBSS (b) 的组间物种差异分析

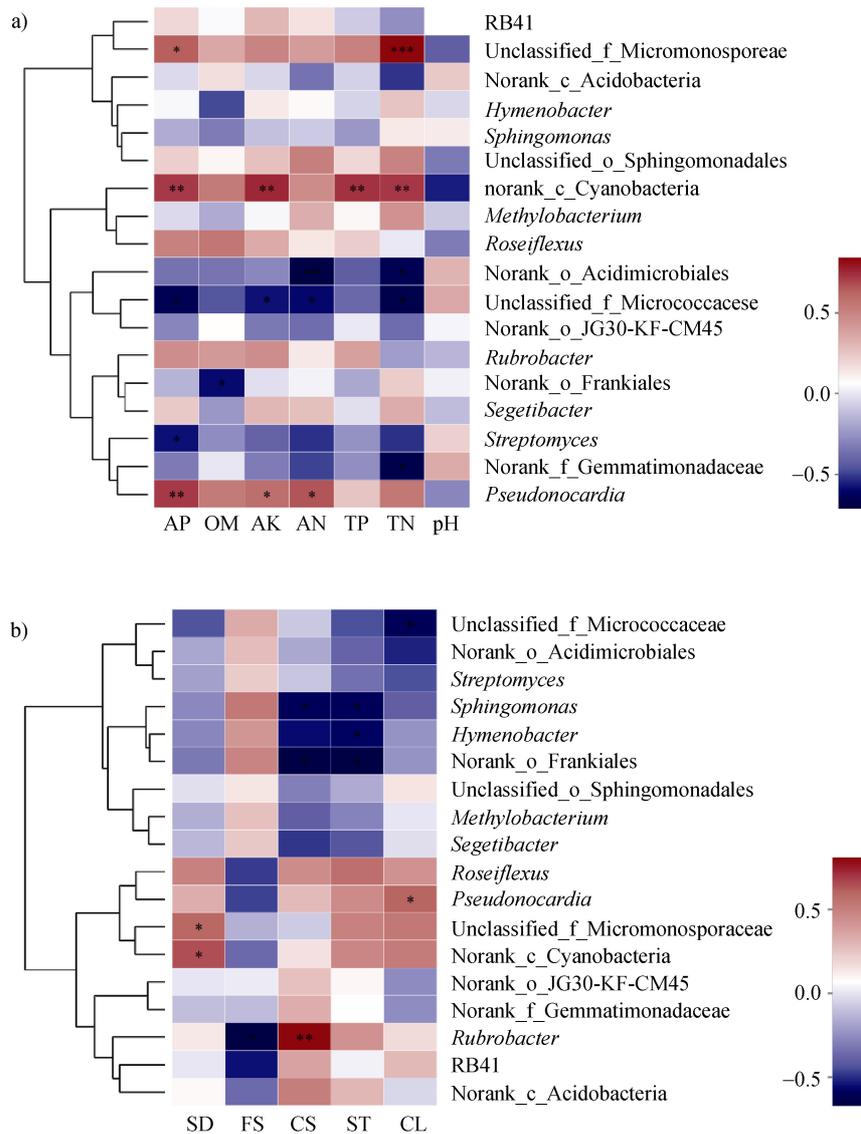
Fig. 5 Analysis of bacterial types differences between BC and SS (a) and between LBBC and LBSS (b) at the genus level

2.8 微生物种类与环境因子的相关性热图

选取属水平上相对丰度前 18 的物种与土壤化学性质绘制相关性 Heatmap 图。如图 6a 所示, 与 SS 相比在 BC 中相对丰度有显著优势的 unclassified_f_Micromonosporaceae、norank_c_Cyanobacteria 和 *Pseudonocardia* 均与 AP、OM、AK、AN、TP、TN 呈正相关, 都与 pH 呈负相关。其中, unclassified_f_Micromonosporaceae 与 TN 呈极显著正相关, 与 AP 呈显著正相关; norank_c_Cyanobacteria 与 AP、AK、TP、TN 均呈极显著正相关; *Pseudonocardia* 与 AP 呈极显著正相关, 与 AK、AN 呈显著正相关。与 LBSS 相比在 LBBC 中相对丰度有显著优势的 norank_c_Acidobacteria, 除与 OM 呈正相关外, 与其他测定的土壤养分, 包括

AP、AK、AN、TP、TN, 均呈负相关; *Rubrobacter* 除与 TN 呈负相关外, 与 AP、OM、AK、AN、TP 均呈正相关。

选取属水平上相对丰度前 18 的物种与土壤颗粒组成绘制相关性 Heatmap 图。如图 6b 所示, 与 SS 和 LBSS 分别相比在 BC 和 LBBC 中相对丰度有显著优势的 5 个属 (*Pseudonocardia*、unclassified_f_Micromonosporaceae、norank_c_Cyanobacteria、*Rubrobacter*、norank_c_Acidobacteria) 均与 FS (裸沙地的主要颗粒组成) 呈负相关, 其中 *Rubrobacter* 与 FS 呈显著负相关; 并且该 5 个属与 ST (结皮土壤含量显著增多) 均呈正相关。此外, *Pseudonocardia*、norank_c_Cyanobacteria、*Rubrobacter*、norank_c_Acidobacteria 这 4 个属与 CST (同样是



*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$.

图 6 属水平上细菌种类与土壤化学性质 (a) 和土壤颗粒组成 (b) 的相关性热图

Fig. 6 A correlation heatmap of bacterial types and soil chemical properties (a) and soil particle composition (b) at the genus level

结皮土壤中含量显著增多) 均呈正相关, 而且 *Rubrobacter* 与 CST 呈极显著正相关。此外, *Pseudonocardia*、unclassified_f_Micromonosporaceae、norank_c_Cyanobacteria、*Rubrobacter* 这 4 个属与 CY 呈正相关, 并且 *Pseudonocardia* 与 CY 呈显著正相关。

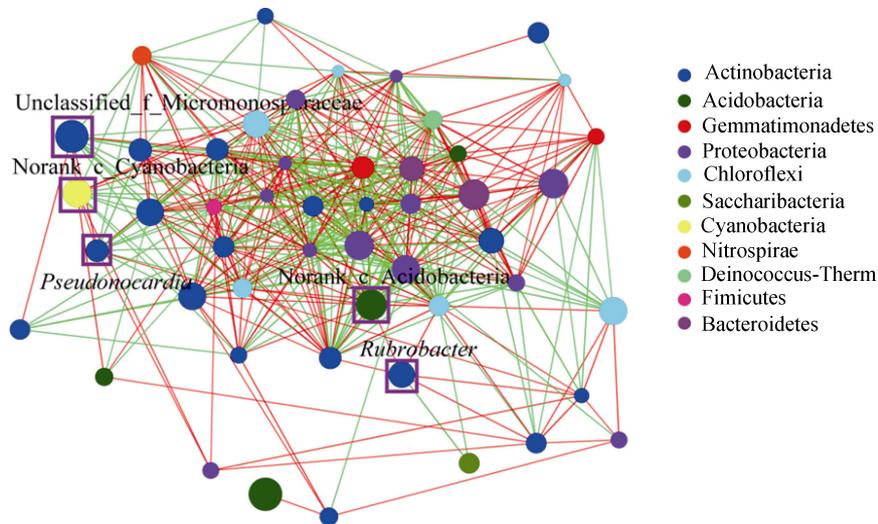
2.9 共现性网络

苔藓结皮的形成影响 BC 和 LBBC 中细菌的群落组成, 与裸沙地表层和下层的对照分别相比其相对丰度具有显著优势的物种中, norank_c_

Acidobacteria 在共现性网络 (图 7) 中与其他细菌之间的联系最密切, 连接度 (the degree of connections) 最高, 且多为正相关作用关系; unclassified_f_Micromonosporaceae、norank_c_Cyanobacteria 和 *Pseudonocardia* 与其他细菌之间的联系程度次之, 且 unclassified_f_Micromonosporaceae 和 *Pseudonocardia* 多为负相关作用关系, norank_c_Cyanobacteria 的正、负相关作用关系参半; *Rubrobacter* 与其他细菌之间的联系程度最小。与 SS 相比在 BC 中相对丰度有显著优势的 unclassified_

f_Micromonosporaceae、norank_c_Cyanobacteria 和 *Pseudonocardia* 三者之间互为正相关作用关系，与 LBSS 相比在 LBBC 中相对丰度有显著优势的

norank_c_Acidobacteria 和 *Rubrobacter* 之间亦为正相关作用关系。此外，放线菌门（蓝色结点所示）在苔藓结皮区域土壤中占有非常重要的地位。



注：红色线表示相互作用关系为正，绿色线表示相互作用关系为负，节点上标记的为显著差异物种， $P < 0.05$ 。Note: The red line indicates positive interaction, the green line indicates negative interaction, marked nodes represent significantly different species, $P < 0.05$.

图 7 苔藓结皮影响下细菌共现性网络

Fig. 7 Co-occurrence network of bacteria under the influence of moss crust

3 讨论

3.1 苔藓结皮对沙化土壤物理和化学性质的影响

苔藓结皮层所测定的各项土壤养分指标均高于裸沙表层、结皮下方沙土和裸沙下层。从水平方向上看，生物土壤结皮的速效养分含量显著高于裸沙表层，这是因为苔藓结皮中的微生物及植物能够有效地富集速效养分。生物土壤结皮的 pH 值略低于 7，在 4 个样本组中最低，可能是结皮层中的微生物能够分泌酸性物质所致^[12-13]。生物结皮的形成使得土壤化学性质发生改变，结皮中的微生物群落结构与环境化学存在密切联系^[14]。当生物结皮将养分富集后，植被灌丛可以有效利用这些养分而得到生长，而且植物可以减少干扰并提供遮阴条件，促进生物结皮的生长^[15]，并且不同植被类型对生物结皮的发育影响不同^[16]。在这样的相互促进下，植物和结皮共同生长，起到固沙的作用。结皮下方土壤的有效磷、有效氮、速效钾含量均高于裸沙下层土壤，可见在结皮层的影响下，结皮下方土壤中的速效养分含量有所增加。在土壤粒度组成方面，苔藓结皮层与结皮下方土壤均有黏粒出现，且粉粒和粗粉砂的

含量分别高于裸沙表层和裸沙下层，说明生物土壤结皮的土壤粒径小于裸沙土壤。大量粗粉砂的出现是生物结皮形成的前提条件和物质基础，而结皮层的发育又促进了粗粉砂风化，故而逐渐有了黏粒的出现^[13]。生物结皮层具有明显富集细颗粒物的能力，并随着生物结皮层形成年份的延长逐渐增加，这种能力对改善沙土土壤理化性质，对沙土发育演变过程具有积极作用^[17-18]。

3.2 苔藓结皮对沙化土壤细菌群落的影响

细菌群落组成柱形图分析结果显示，在门水平上，结皮层样本中 Actinobacteria 和 Cyanobacteria 的相对丰度分别为 38.52% 和 8.12%，明显高于裸沙表层样本；在属水平上，结皮层样本中 unclassified_f_Micromonosporaceae（属于小单孢菌科的 1 个未知属，归于 Actinobacteria 门）和 norank_c_Cyanobacteria（属于蓝藻纲的 1 个未知属，归于 Cyanobacteria 门）的相对丰度分别为 11.58% 和 7.13%，也明显高于裸沙表层样本。可见无论从门水平还是属水平上分析苔藓结皮优势菌群的结果一致，其对生物固沙具有重要作用。结皮层的样本点最为集中，说明其组内样本之间细菌群落

组成差异最小; 在结皮层影响下, 结皮下方土壤组内样本之间细菌群落组成差异小于裸沙下层土壤。说明苔藓结皮的形成可使土壤细菌群落组成组内之间差异变小。苔藓结皮的形成使结皮层及其下方土壤中的细菌丰度均显著高于裸沙表层和下层, 并且结皮层中的细菌丰度最高。在四组样本中, 结皮下方土壤细菌多样性最高, 而非结皮层土壤细菌多样性最高。唐凯^[19]对浑善达克沙地生物土壤结皮研究发现结皮层的细菌多样性低于结皮下方土壤。从共现性网络分析可知, 在苔藓结皮层相对丰度最高的 unclassified_f_Micromonosporaceae (属于小单孢菌科的 1 个未知属) 与其他细菌之间多为负相关作用关系, 可能与小单孢菌科的微生物能够分泌抗生素有关^[20]; 而结皮下方土壤中相对丰度最高的 norank_c_Acidobacteria (属于酸杆菌纲的 1 个未知属) 与其他细菌之间多为正相关作用关系。土壤细菌群落中优势菌群与其他细菌之间的正、负相关作用关系可能会影响土壤细菌群落的多样性。苔藓结皮层的形成对沙地原有表层细菌群落产生重要影响, unclassified_f_Micromonosporaceae 和 norank_c_Cyanobacteria 的相对丰度明显高于裸沙表层; 并且在土壤理化性质方面使其各项土壤养分指标均明显高于裸沙表层, 但对 pH 影响较小。从 Heatmap 分析可以看出, pH 对 4 个样本组中的细菌种类没有显著影响, 而有效磷、速效钾、全磷、全氮等因子对结皮样本组中的优势细菌 unclassified_f_Micromonosporaceae 和 norank_c_Cyanobacteria 具有显著或极显著影响。说明结皮的形成对细菌群落的影响大于 pH。

在之前的研究中, 缺少对裸沙地进行表层和下层的分层取样, 故而在进行结皮与裸沙的对比分析时针对性不足。而从细菌群落组成分析中可知, 裸沙表层和裸沙下层土壤之间存在明显差异, 将对照沙地进行分层取样, 对比分析才更准确。在毛乌素沙地苔藓结皮的影响下, 不同深度土壤细菌群落中的一些物种发生显著变化。且 unclassified_f_Micromonosporaceae 和 norank_c_Cyanobacteria 在苔藓结皮中的相对丰度位于前两位, norank_c_Acidobacteria 在结皮下方土壤中的相对丰度排在首位, 进一步说明苔藓结皮的形成对结皮层土壤及其下方土壤细菌群落中优势物种的形成具有重要影响。丛枝菌根真菌在生物土壤结皮中广泛存在,

对于荒漠生态系统具有重要作用, 其群落多样性与生物结皮之间关联密切^[21]。在后续研究中可考虑对裸沙和生物结皮进行分层取样, 更加细致地对比分析结皮形成对荒漠土壤丛枝菌根真菌群落的影响。

3.3 苔藓结皮及其下方土壤中丰度显著增加的细菌的固沙能力

与裸沙表层和下层土壤分别相比, 在毛乌素沙地苔藓结皮和其下方土壤中相对丰度显著增加的物种, 在固沙过程中应具有重要作用。其中, unclassified_f_Micromonosporaceae、Pseudonocardia 和 Rubrobacter 同属于放线菌门 (Actinobacteria), Actinobacteria 是常见的土壤寄居者, 有极强的黏附能力, 可以成为贮菌源, 其分泌出来的黏液可以将沙土黏结^[22], 其丝状菌体也利于结皮层结构的稳定。并且 Actinobacteria 是土壤团聚体的重要组成部分, 负责稳定土壤团聚体的结构^[23-24]。细菌 norank_c_Cyanobacteria 属于蓝藻门 (Cyanobacteria), Cyanobacteria 在苔藓结皮中占有重要地位^[25-26], 生物结皮演替早期阶段的藻结皮具有显著高于地衣结皮和苔藓结皮的固氮能力, 有助于荒漠生态系统进行原始养分积累; 在维管植物大规模出现后, 可以继续固定大气中的氮素, 不断积累土壤有机质, 为周围的维管植物和土壤微生物提供养分来源, 促进了荒漠生态系统的正向演替^[27-28]。此外, 扫描电子显微镜观察发现丝状蓝藻与胞外多聚分泌物形成一个错综复杂的网络, 能够在土壤表面结合、附着矿物颗粒, 增强了生物结皮的结构稳定性^[29]。细菌 norank_c_Acidobacteria 属于酸杆菌门 (Acidobacteria), 同 Actinobacteria 一样, Acidobacteria 也是土壤团聚体的重要组成部分, 在稳定土壤团聚体的结构方面发挥着重要作用^[23-24]。

4 结 论

沙地苔藓结皮能有效富集速效养分和全效养分, 并细化沙粒。有效磷、速效钾、有效氮、黏粒、粉粒、粗砂是影响沙地苔藓结皮区域细菌群落组成的重要环境因子。苔藓结皮层中 16S rRNA 基因拷贝数最高, 结皮下方土壤中微生物多样性最高。在研究生物结皮的过程中, 对照沙地也要分层取样, 微生物群落对比分析才更准确。苔藓结皮的形成对结皮层土壤及其下方土壤细菌群落中优势物种的形

成具有重要影响, 这些物种对稳定沙地土壤结构具有重要作用。因此, 苔藓结皮的形成对沙地原有表层及下层土壤的细菌群落产生显著影响, 利于生物固沙。

参考文献 (References)

- [1] Zhou Y, Yang X C, Jin Y X, et al. Classification of the desertification control models in North China[J]. *Journal of Desert Research*, 2020, 40 (3): 106—114. [周颖, 杨秀春, 金云翔, 等. 中国北方沙漠化治理模式分类[J]. *中国沙漠*, 2020, 40 (3): 106—114.]
- [2] Gao L Q, Bowker M A, Xu M X, et al. Biological soil crusts decrease erodibility by modifying inherent soil properties on the Loess Plateau, China[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 105: 49—58.
- [3] Li X R, Tan H J, Hui R, et al. Researches in biological soil crust of China: A review[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2018, 63 (23): 2320—2334. [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.]
- [4] Young M H, Fenstermaker L F, Belnap J. Monitoring water content dynamics of biological soil crusts[J]. *Journal of Arid Environments*, 2017, 142: 41—49.
- [5] 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.
- [6] Chiquoine L P, Abella S R, Bowker M A. Rapidly restoring biological soil crusts and ecosystem functions in a severely disturbed desert ecosystem[J]. *Ecological Applications*, 2016, 26 (4): 1260—1272.
- [7] Maier S, Schmidt T S B, Zheng L J, et al. Analyses of dryland biological soil crusts highlight lichens as an important regulator of microbial communities[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2014, 23 (7): 1735—1755.
- [8] Bates S T, Nash T H III, Sweat K G III, et al. Fungal communities of lichen-dominated biological soil crusts: Diversity, relative microbial biomass, and their relationship to disturbance and crust cover[J]. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74 (10): 1192—1199.
- [9] Liu Y M, Li X R, Xing Z S, et al. Responses of soil microbial biomass and community composition to biological soil crusts in the revegetated areas of the Tengger Desert[J]. *Applied Soil Ecology*, 2013, 65: 52—59.
- [10] Jia L J, Tang K, Lan H Q, et al. Diversity and structure of hypolithic bacteria community of Zhongyang Gobi[J]. *Microbiology China*, 2018, 45 (12): 2603—2613. [贾丽娟, 唐凯, 兰慧青, 等. 中央戈壁石下生物土壤结皮中细菌群落结构和多样性[J]. *微生物学通报*, 2018, 45 (12): 2603—2613.]
- [11] Zhang B. Characteristics of coupled ultrasonic and alkaline pretreatment on enhancing anaerobic digestion of high-solid sludge[D]. Tianjin: Tianjin University, 2017. [张博. 超声耦合碱解预处理促进高固污泥厌氧消化的工艺特性研究[D]. 天津: 天津大学, 2017.]
- [12] Kakeh J, Gorji M, Sohrabi M, et al. Effects of biological soil crusts on some physicochemical characteristics of rangeland soils of Alagol, Turkmen Sahra, NE Iran[J]. *Soil & Tillage Research*, 2018, 181: 152—159.
- [13] Yang J Z, Bu C F, Zhang X C. Primary study on development characteristics of biological soil crust in Mu Us Sandy Land in Northern Shaanxi[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2009, 23 (6): 162—165, 189. [杨建振, 卜崇峰, 张兴昌. 陕北毛乌素沙地生物结皮发育特征的初步研究[J]. *水土保持学报*, 2009, 23 (6): 162—165, 189.]
- [14] Swenson T L, Karaoz U, Swenson J M, et al. Linking soil biology and chemistry in biological soil crust using isolate exometabolomics[J]. *Nature Communications*, 2018, 9: 19.
- [15] Ghiloufi W, Chaieb M. Vascular plant diversity associated with biological soil crusts: Insights from Mediterranean arid ecosystem[J]. *African Journal of Ecology*, 2017, 55 (2): 252—255.
- [16] Wu Y S, Yin R P, Tian X M, et al. Development characteristics of biological crusts under artificial vegetation in southern mu us sandy land[J]. *Journal of Desert Research*, 2018, 38 (2): 339—344. [吴永胜, 尹瑞平, 田秀民, 等. 毛乌素沙地南缘人工植被区生物结皮发育特征[J]. *中国沙漠*, 2018, 38 (2): 339—344.]
- [17] Yan D R, Huang H G, Zhang S N, et al. Nutrients and particle composition characteristics in moss biological crusts[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2018, 32 (10): 111—116. [闫德仁, 黄海广, 张胜男, 等. 沙漠苔藓生物结皮层养分及颗粒组成特征[J]. *干旱区资源与环境*, 2018, 32 (10): 111—116.]
- [18] He F L, Guo C X, Wu H, et al. Effect of biological soil crust succession on soil texture, nutrient contents, and microbial populations of dune surfaces at the edge of the Minqin Oasis[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37 (18): 6064—6073. [何芳兰, 郭春秀, 吴昊, 等. 民勤绿洲边缘沙丘生物土壤结皮发育对浅层土壤质地、养分含量及微生物数量的影响[J]. *生态学报*, 2017, 37 (18): 6064—6073.]
- [19] Tang K. Community structure and diversity of bacteria in biological soil crusts of Hunshandake deserts[D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2016. [唐凯. 浑善达克沙地生物土壤结皮细菌多样性和群落结构研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2016.]
- [20] Adnani N, Vazquez-Rivera E, Adibhatla S, et al.

- Investigation of interspecies interactions between marine Micromonosporaceae for identification of novel antibiotics[J]. *Planta Medica*, 2015, 81 (11): 913.
- [21] Qi J H, Liu Y B, Li X R, et al. AMF diversity analysis of lichen and moss biocrusts in Shapotou region[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2020, 57 (4): 986—994. [漆婧华, 刘玉冰, 李新荣, 等. 沙坡头地区地衣和藓类结皮丛枝菌根真菌多样性研究[J]. *土壤学报*, 2020, 57 (4): 986—994.]
- [22] Cong L S. Investigation of bacterial community structure in biological soil crusts of Inner Mongolia deserts[D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2010. [丛立双. 内蒙古荒漠生物结皮中细菌群落分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.]
- [23] Mummey D, Holben W, Six J, et al. Spatial stratification of soil bacterial populations in aggregates of diverse soils[J]. *Microbial Ecology*, 2006, 51 (3): 404—411.
- [24] Zheng H, Wang X, Luo X X, et al. Biochar-induced negative carbon mineralization priming effects in a coastal wetland soil: Roles of soil aggregation and microbial modulation[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 610/611: 951—960.
- [25] Maier S, Tamm A, Wu D M, et al. Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12 (4): 1032—1046.
- [26] Chilton A M, Neilan B A, Eldridge D J. Biocrust morphology is linked to marked differences in microbial community composition[J]. *Plant and Soil*, 2018, 429 (1/2): 65—75.
- [27] Chamizo S, Cantón Y, Miralles I, et al. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2012, 49: 96—105.
- [28] Zhang B C, Li R H, Xiao P, et al. Cyanobacterial composition and spatial distribution based on pyrosequencing data in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2016, 56 (3): 308—320.
- [29] Malam Issa O, Le Bissonnais Y, Défarge C, et al. Role of a cyanobacterial cover on structural stability of sandy soils in the Sahelian part of western Niger[J]. *Geoderma*, 2001, 101 (3/4): 15—30.

(责任编辑: 卢 萍)