

DOI: 10.11686/cyxb2024367

http://cyxb.magtech.com.cn

马红钰, 周小国, 王宝, 等. 准噶尔荒漠梭梭和柽柳根际土壤微生物功能基因丰度变化特征. 草业学报, 2025, 34(8): 109-122.

MA Hong-yu, ZHOU Xiao-guo, WANG Bao, et al. Differences in soil microbial functional gene abundance between rhizosphere soils of *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix chinensis* in the Junggar Desert. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(8): 109-122.

准噶尔荒漠梭梭和柽柳根际土壤微生物功能基因丰度变化特征

马红钰^{1,2}, 周小国^{1,2}, 王宝^{1,2}, 宋渝川^{1,2}, 艾克热木·阿不拉提江^{1,2}, 蒋邵丽^{1,2}, 闵九洲^{1,2}, 赵红梅^{1,2}, 程军回^{1,2*}

(1. 新疆农业大学资源与环境学院, 新疆 乌鲁木齐 830052; 2. 新疆土壤与植物生态过程重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830052)

摘要:大量研究表明,陆地生态系统中养分循环显著受到土壤微生物功能基因丰度(soil microbial functional gene abundance, SMFGA)变化的影响。目前,有关荒漠生态系统灌木根际土壤中SMFGA的变化特征仍所知甚少。基于此,本研究以准噶尔荒漠两种共存的优势灌木梭梭和柽柳为目标植物,在采集二者根际和株间空地表层土壤(0~10 cm)的基础上,通过宏基因组测序分析了与土壤碳、氮、磷循环相关的67个SMFGA,旨在揭示根际土壤中SMFGA变化特征及其与土壤理化性质(土壤容重、pH、有机质、全氮、全磷、全钾、铵态氮、硝态氮、速效磷和速效钾)和土壤微生物多样性之间的内在联系。研究结果显示:1)与株间空地相比,梭梭和柽柳根际土壤具有较高的速效态养分(铵态氮、硝态氮和速效磷)含量。2)梭梭和柽柳根际土壤中,细菌Shannon-Wiener指数均高于株间空地。真菌Shannon-Wiener指数仅在梭梭根际和株间空地土壤中存在显著差异。3)参与碳、氮、磷循环的15、17和35个功能基因中,分别有6(*pulA*、*nplT*、*chitinase*、*nagA*、*bglB*和*bglX*)、2(*nrfH*和*napB*)和8个(*gcd*、*phnG*、*phnH*、*phnI*、*phnL*、*phnA*、*phnJ*和*phnM*)功能基因,其相对丰度在梭梭和柽柳根际土壤中显著高于株间空地。4)根际土壤中参与氮、磷循环的SMFGA,与速效钾和pH呈显著正相关关系,而参与碳循环的SMFGA与理化性质和微生物多样性均无显著关系。综合而言,荒漠生态系统中灌木根际效应改变了SMFGA变化特征及其与土壤理化性质和微生物多样性之间的关系。

关键词:土壤微生物功能基因丰度;根际土壤;灌木;荒漠生态系统

Differences in soil microbial functional gene abundance between rhizosphere soils of *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix chinensis* in the Junggar Desert

MA Hong-yu^{1,2}, ZHOU Xiao-guo^{1,2}, WANG Bao^{1,2}, SONG Yu-chuan^{1,2}, Aikeremu·Abulatijiang^{1,2}, JIANG Shao-li^{1,2}, MIN Jiu-zhou^{1,2}, ZHAO Hong-mei^{1,2}, CHENG Jun-hui^{1,2*}

1. College of Resources and Environment of Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; 2. Xinjiang Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes, Urumqi 830052, China

Abstract: Many studies have demonstrated that in terrestrial ecosystems, nutrient cycling is tightly linked with soil microbial functional gene abundance (SMFGA). However, our understanding of the variations in SMFGA in rhizosphere soils among shrubs in desert ecosystems is still limited. In this study, we conducted a comparative analysis of SMFGA in the rhizosphere of two dominant coexisting shrubs in the Junggar Desert, *Haloxylon*

收稿日期: 2024-09-25; 改回日期: 2024-11-11

基金项目: 国家自然科学基金(32260280, 32360300)资助。

作者简介: 马红钰(2000—), 女, 河南焦作人, 在读硕士。E-mail: hongy_m@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: cjhgraymice@126.com

ammodendron and *Tamarix chinensis*. Bulk soil and rhizosphere soil samples were collected from the surface layer (0–10 cm) around *H. ammodendron* and *T. chinensis*. In total, 67 microbial functional genes involved in soil carbon-, nitrogen-, and phosphorus-cycling were detected *via* metagenomic sequencing. We then explored the linkages among SMFGA, soil physical and chemical properties (soil bulk density, pH, soil organic matter, total nitrogen, total phosphorus, total potassium, ammonium nitrogen, nitrate nitrogen, available phosphorus and available potassium), and microbial diversity in the rhizosphere soils. The results show that: 1) Compared with bulk soils, rhizosphere soils of *H. ammodendron* and *T. chinensis* had relatively higher contents of available nutrients (ammonium nitrogen, nitrate nitrogen, and available phosphorus). 2) The Shannon–Wiener index of bacterial diversity was significantly higher in rhizosphere soils of *H. ammodendron* and *T. chinensis* than in the bulk soils, but the fungal Shannon–Wiener index was only significantly higher in the rhizosphere soil of *H. ammodendron*. 3) Six of the 15 microbial genes related to carbon cycling (*pulA*, *nplT*, *chitinase*, *nagA*, *bglB*, and *bglX*), two of the 17 microbial genes related to nitrogen cycling (*nrfH* and *napB*), and eight of the 35 microbial genes related to phosphorus cycling (*gcd*, *phnG*, *phnH*, *phnI*, *phnL*, *phnA*, *phnJ*, and *phnM*) had higher relative abundance in the rhizosphere soils of *H. ammodendron* and *T. chinensis* than in the bulk soils. 4) The abundance of microbial genes involved in nitrogen- and phosphorus-cycling in the rhizosphere soils was positively related to available potassium and soil pH, but no significant associations were detected between microbial genes involved in carbon-cycling and soil physical properties, soil chemical properties, or microbial diversity. In summary, shrubs' rhizospheres affect the abundance of microbial functional genes, which are linked with soil physical and chemical properties and microbial diversity in this desert ecosystem.

Key words: soil microbial functional gene abundance; rhizosphere soil; shrubs; desert ecosystem

基于土壤微生物功能基因丰度(soil microbial functional gene abundance, SMFGA)的变化反映养分循环过程,近几年已经在湿地、农田和森林等生态系统中开展了广泛研究^[1–3]。具体而言,以*rbcS*和*cbbL*(编码核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶)为代表的功能基因,其丰度变化与土壤CO₂固定存在密切联系^[4]。以*narG*和*nosZ*(编码硝酸盐还原酶和一氧化二氮还原酶)为核心的功能基因,其丰度变化直接影响土壤氮矿化速率^[5]。*gcd*作为无机磷溶解过程中的关键功能基因,可通过调控速效磷含量进而影响土壤磷循环^[6]。因此,研究SMFGA变化特征,有助于深入理解土壤微生物与养分循环的关系。

现有研究表明,SMFGA的变化主要受到气候、土壤理化性质和微生物多样性等多个因素的影响^[7–9]。例如,温度升高显著增加了有机磷矿化途径中关键功能基因丰度,从而加速了有机磷矿化过程^[7]。土壤pH作为影响SMFGA变化的主要因素之一,其与土壤碳、氮和磷循环相关的关键功能基因,在不同气候和植被类型下呈多种变化关系^[8]。此外,有研究发现SMFGA与土壤多功能性之间存在显著正相关关系,鉴于土壤多功能性受到土壤微生物多样性的影响^[9],因此SMFGA也可能受到土壤微生物多样性的影响。这些研究虽然极大促进了对SMFGA变化与土壤养分循环的理解,但也存在以下几个亟待解决的问题。首先,前期研究侧重于分析单个因素对SMFGA的影响,当综合考虑土壤理化性质和土壤微生物多样性时,二者与SMFGA的关系尚不十分明确。其次,先前研究将参与碳、氮和磷循环的功能基因分别进行了独立的分析^[10–12],而有关不同影响因素对参与碳、氮、磷循环的SMFGA影响的异同点,仍缺少综合比较和分析^[13]。最后,前期研究侧重于湿地、农田和森林等生态系统中SMFGA的变化特征,有关荒漠生态系统的研究较少^[1–3]。

与其他陆地生态系统相比,荒漠生态系统中由于气候干燥且植被稀疏,其SMFGA变化也存在独特性。例如,荒漠生态系统中植被以乔灌木为主,其可通过凋落物返还和树冠对沙尘的拦截,在冠下形成“肥岛”效应^[14],即与株间空地相比,灌木根际养分含量和微生物多样性普遍较高^[15–16]。鉴于土壤理化性质、微生物多样性与SMFGA之间存在密切关系^[8–9],有理由相信,灌木根际土壤中微生物功能基因丰度变化特征也有别于株间空地。

基于此,本研究以准噶尔荒漠内两种共存的灌木梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和怪柳(*Tamarix chinensis*)为目标植物,在采集二者根际和株间空地土壤的基础上,通过测定土壤理化性质、土壤微生物多样性和功能基因

丰度,重点解决以下几个科学问题:以株间空地土壤为对照,1)土壤理化性质和微生物多样性在两个物种根际土壤中呈何种变化特征;2)梭梭和怪柳根际土壤中与碳、氮和磷循环相关的微生物功能基因,其丰度变化有何不同;3)土壤理化性质、土壤微生物多样性与微生物功能基因丰度之间,呈何种内在联系?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究位于新疆维吾尔自治区准噶尔盆地南缘荒漠区(44.39°N,87.91°E),海拔457.1m。研究区属于典型的温带大陆性干旱半干旱气候,夏季炎热干燥而冬季寒冷,年平均温度5.0~5.7℃^[17]。年平均降水量70~150mm,冬季降雪量和春秋降水分别占总降水量的60%和40%^[18]。年平均潜在蒸发量超过2000mm^[17,19]。该区域土壤以风沙土为主,土壤养分贫瘠、有机质含量较低^[20]。研究区沙丘近南北走向,呈梁窝状和树状分布^[21]。以多年生灌木和一年生短命植物为主。其中,常见灌木为梭梭、怪柳和琵琶柴(*Reaumuria soongorica*)等,短命植物以尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxycorythum*)和涩芥(*Strigosella africana*)等为主^[21-22]。

1.2 目标植物调查

研究区灌木以梭梭和怪柳为主,为避免沙丘坡度、坡向和不同群落微生境的影响,选择沙丘间地势平坦处且梭梭和怪柳共存的群落开展调查。首先,在研究区域随机设置4个20m×20m的样方^[23],测定梭梭和怪柳个体株高。其次,为避免灌木个体大小对土壤理化性质等因素的影响,根据文献^[24]介绍选择成熟个体作为目标植物。最后,针对梭梭和怪柳成熟个体,各随机选择4株进行土壤样品采集。本研究中梭梭和怪柳株高分别为324.25±34.83cm(平均值±标准误)和241.00±14.11cm。

1.3 土壤样品采集

针对随机选择的成熟灌木个体,参照前人研究中采样深度和采样时期^[5,25],于2023年10月初分别采集了根际和株间空地表层土壤。为避免空间异质性的影响,在各个体冠下去除地表凋落物后,分别在东—南—西—北方向同时采集根际和株间空地土壤。首先,在距离灌木基部5cm处,移除根际周围的土壤直至露出根系,用毛刷轻轻收集细根周围1~3mm的土壤^[26-27]。其次,以灌木基部为中心向外延伸200cm采集株间空地土壤样品^[27]。按照文献^[5]介绍,根际土壤和株间空地的采样深度均为0~10cm。最后,将同一灌木个体不同采样方向的土样,混合后作为两个综合土样(根际和株间空地),共计16个土壤样品(2物种×4个体·物种⁻¹×2位置·个体⁻¹)。综合土样进一步分为两部分,一部分保存在无菌试管冷冻后用于测定微生物功能基因丰度^[6],另一部分用于实验室测定土壤理化性质。此外,在每个灌木根际和株间空地,同样在4个方向用环刀法^[28]采集土壤样品,用于测定容重和土壤含水量。

1.4 土壤微生物功能基因界定和相对丰度计算

微生物功能基因由北京奥维森基因科技有限公司进行宏基因组测序。具体流程如下:采用FastDNA®Spin Kit for Soil试剂盒提取土壤DNA,经琼脂糖凝胶电泳、Qubit™4 Fluorometer荧光仪检测和DNA质量控制后,使用NEBNext™ Ultra DNA Library Prep Kit for Illumina试剂盒构建文库。利用fastp软件进行序列剪切以提高测序读长(reads)准确性,使用Prodigal软件对拼接的连续序列进行开放阅读框(open reading frame, ORF)预测和氨基酸序列翻译,采用CD-HIT软件获得非冗余的初始基因目录,通过bowtie 2软件将经过质量控制和去污染处理后,质量较高的DNA序列与非冗余基因集比对并统计基因信息丰度^[29]。最后,通过与京都基因与基因组百科全书(kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)数据库比对,获得微生物功能注释信息^[30]。

在上述宏基因组测序的基础上,参考相关文献^[31-36],将微生物功能基因进一步归纳为与碳循环、氮循环和磷循环相关的3类。其中,与碳循环相关的包括2个途径(碳固定和碳降解)共15种功能基因(*rbcS*和*pulA*等)^[31-32](表1)。与氮循环相关的包括5个途径(异化硝酸盐还原、反硝化、硝化、同化硝酸盐还原和厌氧氨氧化)共17种功能基因(*napB*、*norC*、*amoA*、*narB*和*nirS*等)^[33-34](表1)。与磷循环相关的包括4个途径(有机磷矿化、无机磷溶解、磷的转运和吸收以及磷缺乏响应调控)共35种功能基因(*phnN*、*gcd*、*ugpC*和*phoR*等)^[35-36](表1)。针对以上3类11个途径67种功能基因,按照Lin等^[37]的方法,对每个样本的基因读取数进行归一化处理,并计算各类功能基因的相对丰度。

表 1 参与土壤碳、氮和磷循环的微生物功能基因

Table 1 Microbial functional genes involved in soil carbon, nitrogen and phosphorus cycles

基因名称 Gene names	功能注释 Functional annotation	KEGG 编号 KEGG ID	参考文献 References
参与土壤碳循环的微生物功能基因 Microbial functional genes involved in soil carbon cycle			
碳固定 Carbon fixation			
<i>rbcS</i>	核糖-1,5-二磷酸羧化酶小亚基 Ribulose-bisphosphate carboxylase small chain	K01602	[31]
<i>cbbL</i>	核糖-1,5-二磷酸羧化酶大亚基 Ribulose-bisphosphate carboxylase large chain	K01601	[31]
<i>accA</i>	乙酰辅酶 A 羧化酶羧基转移酶亚基 Acetyl-CoA carboxylase carboxyl transferase subunit alpha	K01962	[31]
<i>acsA</i>	乙酰辅酶 A 合成酶 Acetoacetyl-CoA synthetase	K01907	[31]
碳降解 Carbon degradation			
<i>pulA</i>	支链淀粉酶 Pullulanase	K01200	[31-32]
<i>nplT</i>	新普鲁兰酶 Neopullulanase	K01208	[31]
<i>pel</i>	果胶裂解酶 Pectate lyase	K01728	[31-32]
<i>chitinase</i>	几丁质酶 Chitinase	K01183	[31]
<i>amyA</i>	α -淀粉酶 Alpha-amylase	K01176	[31-32]
<i>nagA</i>	N-乙酰氨基葡萄糖-6-磷酸脱乙酰酶 N-acetylglucosamine-6-phosphate deacetylase	K01443	[31]
<i>abfA</i>	α -L-阿拉伯呋喃糖苷酶 Alpha-L-arabinofuranosidase	K01209	[31]
<i>bglB</i>	β -葡萄糖苷酶 Beta-glucosidase	K05350	[31]
<i>xyIA</i>	木糖异构酶 Xylose isomerase	K01805	[31-32]
<i>bglX</i>	β -葡萄糖苷酶 Beta-glucosidase	K05349	[31]
<i>endoglucanase</i>	内切葡聚糖酶 Endoglucanase	K01179	[31]
参与土壤氮循环的微生物功能基因 Microbial functional genes involved in soil nitrogen cycle			
异化硝酸盐还原作用 Dissimilatory nitrate reduction			
<i>napB</i>	周质硝酸盐还原酶电子转移亚基 Periplasmic nitrate reductase electron transfer subunit	K02568	[33-34]
<i>narI</i>	硝酸还原酶 1, γ 亚基 Nitrate reductase 1, gamma subunit	K00374	[33-34]
<i>narJ</i>	硝酸还原酶 1, δ 亚基 Nitrate reductase 1, delta subunit	K00373	[33]
<i>nrFH</i>	细胞色素 c 亚硝酸盐还原酶小亚基 Cytochrome c nitrite reductase small subunit	K15876	[33-34]
<i>narH</i>	硝酸还原酶 1, β 亚基 Nitrate reductase 1, beta subunit	K00371	[33-34]
<i>nrFA</i>	细胞色素 c-552 型亚硝酸盐还原酶 Nitrite reductase (cytochrome c-552)	K03385	[33-34]
<i>narG</i>	硝酸还原酶 1, α 亚基 Nitrate reductase 1, alpha subunit	K00370	[33-34]
<i>nirD</i>	亚硝酸盐还原酶 (NADH) 小亚基 Nitrite reductase (NADH) small subunit	K00363	[33-34]
<i>nirB</i>	亚硝酸盐还原酶 (NADH) 大亚基 Nitrite reductase (NADH) large subunit	K00362	[33-34]
反硝化作用 Denitrification			
<i>norC</i>	一氧化氮还原酶亚基 C Nitric-oxide reductase subunit C	K02305	[33-34]
<i>nosZ</i>	一氧化二氮还原酶 Nitrous-oxide reductase	K00376	[33-34]
硝化作用 Nitrification			
<i>amoA</i>	氨单加氧酶亚基 A Ammonia monooxygenase subunit A	K10944	[33-34]
<i>amoB</i>	氨单加氧酶亚基 B Ammonia monooxygenase subunit B	K10945	[33-34]
同化硝酸盐还原作用 Assimilatory nitrate reduction			
<i>narB</i>	硝酸铁氧还蛋白还原酶 Ferredoxin-nitrate reductase	K00367	[33-34]
<i>nasA</i>	同化硝酸还原酶催化亚基 Assimilatory nitrate reductase catalytic subunit	K00372	[33-34]
<i>nirA</i>	铁氧还蛋白-亚硝酸盐还原酶 Ferredoxin-nitrite reductase	K00366	[33]

续表 Continued Table

基因名称 Gene names	功能注释 Functional annotation	KEGG 编号 KEGG ID	参考文献 References
厌氧氨氧化作用 Anammox			
<i>nirS</i>	亚硝酸盐还原酶 Nitrite reductase	K15864	[33]
参与土壤磷循环的微生物功能基因 Microbial functional genes involved in soil phosphorus cycle			
有机磷矿化 Organic phosphorus mineralization			
<i>phnN</i>	核糖 1,5-二磷酸激酶 Ribose 1,5-bisphosphokinase	K05774	[35-36]
<i>phnX</i>	亚磷酸乙酰醛水解酶 Phosphonoacetaldehyde hydrolase	K05306	[35-36]
<i>phnG</i>	α -D-核糖 1-甲基膦酸盐 5-三磷酸合成酶亚基 Alpha-D-ribose 1-methylphosphonate 5-triphosphate synthase subunit	K06166	[35-36]
<i>phnH</i>	α -D-核糖 1-甲基膦酸盐 5-三磷酸合成酶亚基 Alpha-D-ribose 1-methylphosphonate 5-triphosphate synthase subunit	K06165	[35-36]
<i>phnI</i>	α -D-核糖 1-甲基膦酸盐 5-三磷酸合成酶亚基 Alpha-D-ribose 1-methylphosphonate 5-triphosphate synthase subunit	K06164	[35-36]
<i>phnL</i>	α -D-核糖 1-甲基膦酸盐 5-三磷酸合成酶亚基 Alpha-D-ribose 1-methylphosphonate 5-triphosphate synthase subunit	K05780	[35-36]
<i>phnA</i>	亚磷酸乙酰酯水解酶 Phosphonoacetate hydrolase	K06193	[35-36]
<i>glpB</i>	甘油-3-磷酸脱氢酶亚单元 B Glycerol-3-phosphate dehydrogenase subunit B	K00112	[35]
<i>glpC</i>	甘油-3-磷酸脱氢酶亚单元 C Glycerol-3-phosphate dehydrogenase subunit C	K00113	[35]
<i>phnI</i>	α -D-核糖 1-甲基膦酸盐 5-磷酸 C-P 裂解酶 Alpha-D-ribose 1-methylphosphonate 5-phosphate C-P lyase	K06163	[35]
<i>phnM</i>	α -D-核糖 1-甲基膦酸盐 5-三磷酸二磷酸酶 Alpha-D-ribose 1-methylphosphonate 5-triphosphate diphosphatase	K06162	[35-36]
<i>phnW</i>	2-氨基乙基膦酸-丙酮酸转氨酶 2-aminoethylphosphonate-pyruvate transaminase	K03430	[35-36]
<i>PhoN</i>	酸性磷酸酶(A) Acid phosphatase (class A)	K09474	[35-36]
<i>glpQ</i>	周质甘油磷酸酯磷酸二酯酶 Periplasmic glycerophosphoryl diester phosphodiesterase	K01126	[35]
<i>phnP</i>	磷酸核糖基 1,2-环磷酸二酯酶 Phosphoribosyl 1,2-cyclic phosphate phosphodiesterase	K06167	[35-36]
<i>phoD</i>	碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase	K01113	[35-36]
<i>glpK</i>	甘油激酶 Glycerol kinase	K00864	[35]
<i>glpA</i>	甘油-3-磷酸脱氢酶 Glycerol-3-phosphate dehydrogenase	K00111	[35]
无机磷溶解 Inorganic phosphorus solubilization			
<i>gcd</i>	醌蛋白葡萄糖脱氢酶 Quinoprotein glucose dehydrogenase	K00117	[35-36]
<i>ppa</i>	无机焦磷酸酶 Inorganic pyrophosphatase	K01507	[35-36]
<i>ppx</i>	鸟苷-5'-三磷酸,3'-二磷酸焦磷酸酶 Guanosine-5'-triphosphate,3'-diphosphate pyrophosphatase	K01524	[35-36]
<i>ppk</i>	多聚磷酸激酶 Polyphosphate kinase	K00937	[35-36]
磷的转运和吸收 Uptake and transport of phosphorus			
<i>ugpC</i>	sn-甘油-3-磷酸运输系统 ATP 结合蛋白 Sn-glycerol 3-phosphate transport system ATP-binding protein	K05816	[35-36]
<i>ugpB</i>	sn-甘油-3-磷酸运输系统底物结合蛋白 Sn-glycerol 3-phosphate transport system substrate-binding protein	K05813	[35-36]
<i>ugpE</i>	sn-甘油-3-磷酸运输系统渗透蛋白 Sn-glycerol 3-phosphate transport system permease protein	K05815	[35-36]
<i>phnC</i>	膦酸酯运输系统 ATP 结合蛋白 Phosphonate transport system ATP-binding protein	K02041	[35-36]
<i>ugpA</i>	sn-甘油-3-磷酸运输系统渗透蛋白 Sn-glycerol 3-phosphate transport system permease protein	K05814	[35-36]
<i>phnD</i>	膦酸酯运输系统底物结合蛋白 Phosphonate transport system substrate-binding protein	K02044	[35-36]
<i>phnE</i>	膦酸酯运输系统渗透蛋白 Phosphonate transport system permease protein	K02042	[35-36]
<i>pstA</i>	磷酸运输系统渗透蛋白 Phosphate transport system permease protein	K02038	[35-36]
<i>pstC</i>	磷酸运输系统渗透蛋白 Phosphate transport system permease protein	K02037	[35-36]
<i>pstB</i>	磷酸运输系统 ATP 结合蛋白 Phosphate transport system ATP-binding protein	K02036	[35-36]
<i>pstS</i>	磷酸运输系统底物结合蛋白 Phosphate transport system substrate-binding protein	K02040	[35-36]
磷缺乏响应调控 Regulation of phosphorus starvation responses			
<i>phoR</i>	磷酸盐调节感应激酶 Phosphate regulation sensor histidine kinase	K07636	[35-36]
<i>phoB</i>	磷酸盐调节反应调控子 Phosphate regulation response regulator	K07657	[35-36]

1.5 土壤理化性质测定

土壤样品经阴干和过筛后,参照《土壤农化分析》^[28]分别测定 pH、土壤有机质(soil organic matter, SOM)、全氮(total nitrogen, TN)、全磷(total phosphorus, TP)、全钾(total potassium, TK)、铵态氮(ammonium nitrogen, NH_4^+ -N)、硝态氮(nitrate nitrogen, NO_3^- -N)、速效磷(available phosphorus, AP)和速效钾(available potassium, AK)含量。pH在土水比1:5下测定。分别用重铬酸钾法和凯氏定氮法测定 SOM 和 TN 含量。分别用靛酚蓝比色法和紫外分光光度法测定 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 含量,分别采用钼锑抗比色法和碳酸氢钠浸提-硫酸钼锑抗比色法测定 TP 和 AP 含量。采用火焰光度计法测定 TK 和 AK 含量。采用环刀法采集土壤样品,通过烘干法测定容重和含水量^[28]。

1.6 统计分析

针对科学问题1和2,为了控制物种引起的变异,更好地评估灌木根际和株间空地之间的差异,通过双因素方差分析,以物种和空间位置为固定因素,分析土壤理化性质、微生物多样性和功能基因丰度的变化特征。采用最小显著差异(least significant difference, LSD)法进行多重比较。针对科学问题3,通过Mental's相关性分析,揭示土壤理化性质和微生物多样性与微生物功能基因丰度之间的关系。上述所有分析均在R软件(4.2.1版)完成。其中,方差分析通过R软件基本包中“aov”函数分析。多重比较采用“agricolae包”中“LSD.test”函数分析^[38]。微生物多样性指数计算和Mental's相关性分析分别通过“vegan”和“linkET”包实现^[39-40]。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质变化特征

双因素方差分析结果表明,除土壤含水量、土壤有机质、全氮、全磷和全钾无显著变化外,物种和空间位置对其余6个指标均有显著影响($P < 0.05$),但变化特征因指标不同而异(表2)。具体而言,梭梭和怪柳根际土壤 NH_4^+ -N、 NO_3^- -N 和 AP 含量均显著高于株间空地($P < 0.05$)。容重则呈相反的变化趋势,即灌木根际土壤容重显著低于株间空地土壤($P < 0.05$)。此外,梭梭根际土壤 pH 和 AK 含量显著高于株间空地($P < 0.05$)。上述结果表明,与株间空地相比,灌木的存在显著改变了根际土壤速效养分含量。

表2 梭梭和怪柳根际与株间空地土壤理化性质变化特征(平均值±标准误)

Table 2 Variations of soil physical and chemical properties between rhizosphere soils of *H. ammodendron* and *T. chinensis* and bulk soils (mean±standard error)

土壤理化性质 Soil physical and chemical properties	梭梭 <i>H. ammodendron</i>		怪柳 <i>T. chinensis</i>	
	根际土壤 Rhizosphere soil	株间空地 Bulk soil	根际土壤 Rhizosphere soil	株间空地 Bulk soil
pH	9.69±0.23a	8.72±0.08b	8.01±0.01c	8.27±0.03c
土壤含水量 Soil moisture content (SWC, %)	2.14±0.49a	2.15±0.17a	2.53±0.19a	2.61±0.36a
容重 Bulk density (BD, $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$)	1.39±0.04b	1.49±0.02a	1.36±0.02b	1.51±0.02a
土壤有机质 Soil organic matter (SOM, $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	4.08±0.76ab	3.36±0.99b	6.06±0.51a	5.14±1.00ab
全氮 Total nitrogen ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	0.50±0.04a	0.52±0.04a	0.46±0.02a	0.54±0.08a
全磷 Total phosphorus ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	0.48±0.04a	0.46±0.03a	0.52±0.03a	0.57±0.04a
全钾 Total potassium ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	1.09±0.19a	0.66±0.23a	0.85±0.12a	0.92±0.20a
NH_4^+ -N ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	1.04±0.12a	0.39±0.04b	0.97±0.10a	0.60±0.05b
NO_3^- -N ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	11.32±2.29a	2.56±0.63b	12.11±1.15a	6.58±0.78b
土壤速效磷 Available phosphorus ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	26.39±2.19c	14.08±2.82d	52.47±1.78a	38.72±2.27b
土壤速效钾 Available potassium ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	171.76±15.69a	86.04±8.96b	107.91±7.78b	114.61±1.80b

注:同行不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters within the same row indicate significant differences ($P < 0.05$), the same below.

2.2 微生物多样性变化特征

双因素方差分析结果显示(表 3),梭梭根际土壤中细菌和真菌 Shannon-Wiener 指数均显著高于株间空地,增幅分别为 14.97% 和 9.52% ($P < 0.05$)。柽柳根际土壤中仅细菌 Shannon-Wiener 指数显著高于株间空地,增幅为 8.10% ($P < 0.05$)。

表 3 土壤细菌与真菌香农-威纳指数变化特征(平均值±标准误)

Table 3 Variations of Shannon-Wiener index of soil bacterial and fungi (mean±standard error)

香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	梭梭 <i>H. ammodendron</i>		柽柳 <i>T. chinensis</i>	
	根际土壤 Rhizosphere soils	株间空地 Bulk soils	根际土壤 Rhizosphere soils	株间空地 Bulk soils
细菌 Bacterial	6.45±0.12a	5.61±0.11c	6.54±0.07a	6.05±0.09b
真菌 Fungi	4.14±0.05a	3.78±0.18b	4.17±0.11a	4.11±0.02ab

2.3 微生物功能基因丰度变化特征

与碳降解途径相关的 11 个功能基因中,6 个功能基因(*pulA*、*nplT*、*chitinase*、*nagA*、*bglB* 和 *bglX*)相对丰度在两个灌木根际土壤均显著高于株间空地($P < 0.05$, 图 1),其他 5 个功能基因相对丰度因物种和位置而异。与碳固定途径相关的 4 个功能基因,其相对丰度在柽柳根际土壤与株间空地之间均无显著差异。除 *accA* 基因外,其他 3 个基因相对丰度在梭梭根际土壤中显著低于株间空地($P < 0.05$)。

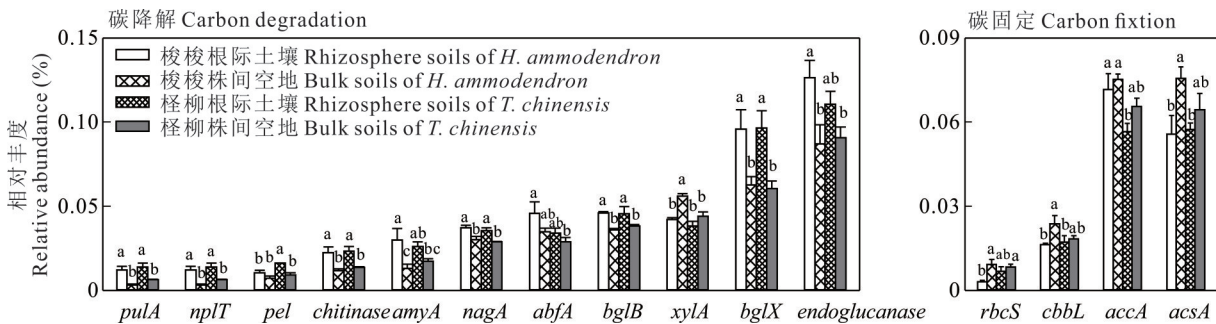


图 1 参与碳循环的土壤微生物功能基因丰度变化特征

Fig. 1 Variations of soil microbial functional gene abundance related with carbon cycle

不同小写字母表示两个物种(梭梭和柽柳)在不同位置(根际和株间空地)间存在显著差异($P < 0.05$),下同。Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between two species (*H. ammodendron* and *T. chinensis*) in different locations (rhizosphere and bulk soils), the same below.

与异化硝酸盐还原途径相关的 9 个功能基因中,4 个功能基因(*narI*、*narJ*、*narH*、*narG*)相对丰度在两种灌木根际土壤与株间空地之间均无显著差异(图 2),2 个基因(*napB* 和 *nrjH*)相对丰度在梭梭和柽柳根际土壤均显著高于株间空地,其他 3 个功能基因相对丰度因物种和位置而异。与反硝化和厌氧氨氧化途径相关的 3 个功能基因(*norC*、*norZ* 和 *nirS*),其相对丰度仅在梭梭根际土壤中显著高于株间空地。而与硝化和同化硝酸盐还原途径相关的 *amoA* 和 *nirA* 基因,其相对丰度仅在梭梭根际土壤显著低于株间空地。

与磷循环相关的 35 个功能基因中,参与有机磷矿化的 7 个基因(*phnG*、*phnH*、*phnI*、*phnL*、*phnA*、*phnJ* 和 *phnM*)相对丰度在两种灌木根际土壤中显著高于株间空地土壤($P < 0.05$, 图 3)。参与无机磷溶解的 *gcd* 基因也表现出相同的变化特征($P < 0.05$)。除此之外,梭梭根际土壤中参与土壤磷循环的 11 个功能基因(*phoN*、*phnP*、*ugpE*、*phnC*、*phnE*、*pstA*、*pstC*、*pstS*、*ppx*、*phoB*、*phoR*)丰度显著高于株间空地。柽柳根际土壤中 8 个参与磷循环的功能基因(*phnX*、*glpB*、*glpC*、*phnJ*、*phnW*、*glpQ*、*glpA*、*phnD*)也呈相同趋势,但参与磷转运和吸收的 *pstB* 基因显著低于株间空地。

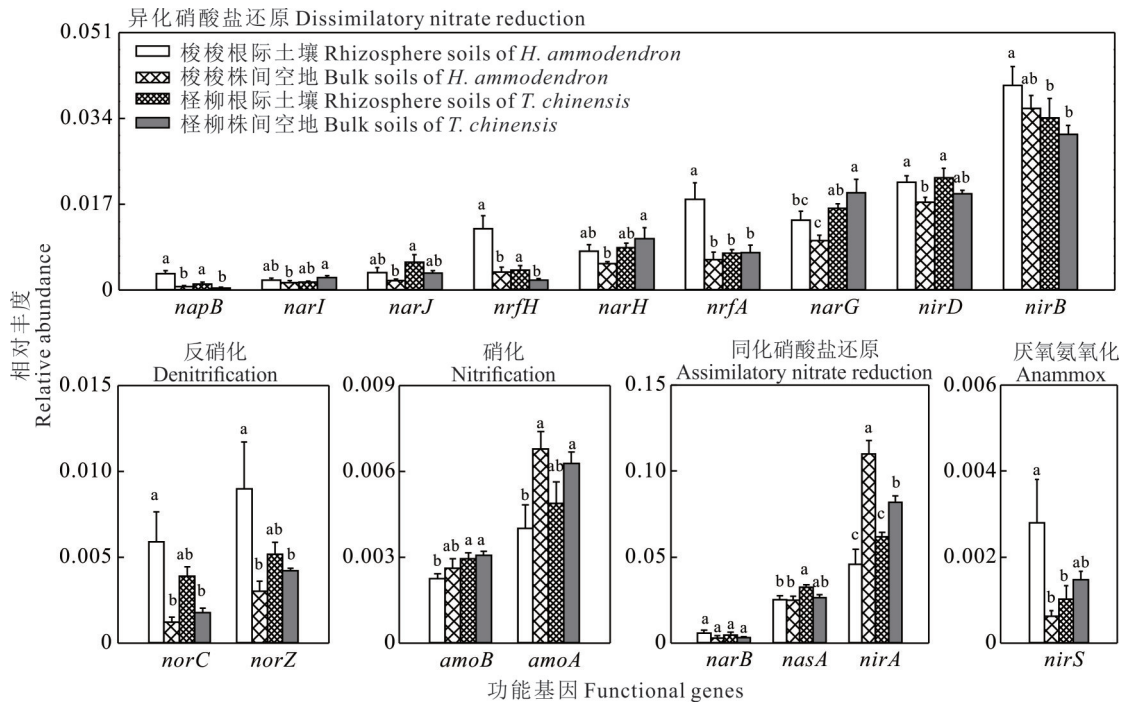


图2 参与氮循环的土壤微生物功能基因丰度变化特征
 Fig. 2 Variations of soil microbial functional gene abundance related with nitrogen cycle

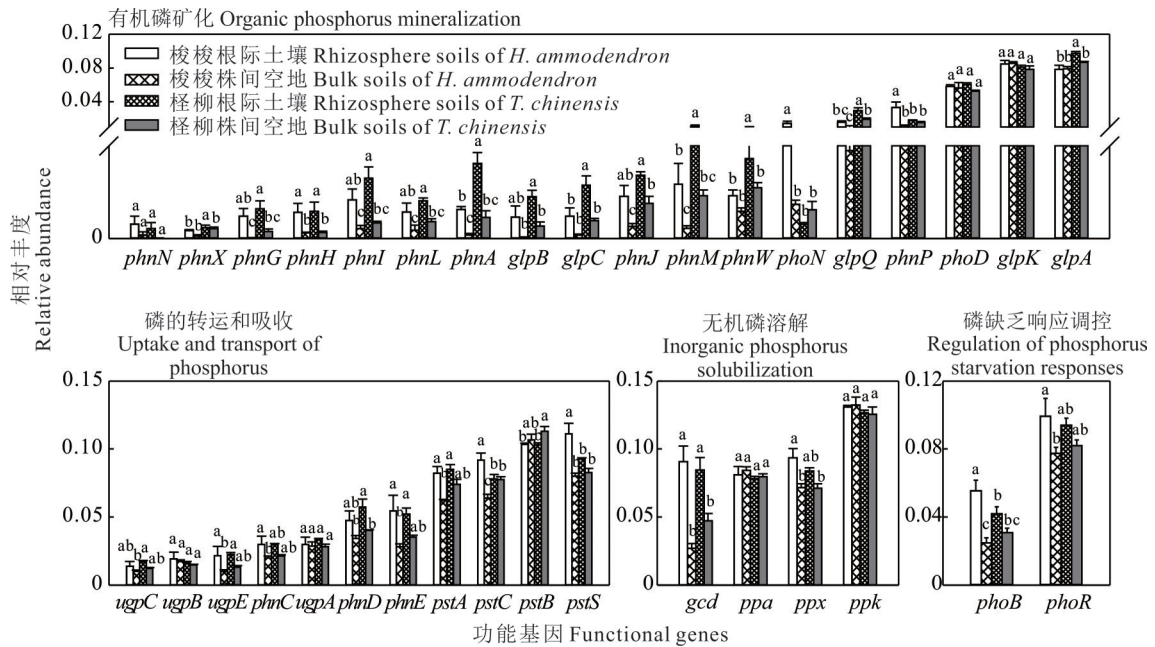


图3 参与磷循环的土壤微生物功能基因丰度变化特征
 Fig. 3 Variations of soil microbial functional gene abundance related with phosphorus cycle

2.4 土壤理化性质、微生物多样性与SMFGA之间的关系

由于大多数参与土壤碳、氮和磷循环的功能基因,其相对丰度在灌木根际和株间空地土壤之间存在显著差异。因此,本研究将二者根际土壤和株间空地SMFGA分别合并后,分析了土壤理化性质、微生物多样性与SMFGA的相关性。对于碳循环功能基因而言,仅株间空地土壤与TK和AP呈显著正相关关系($P < 0.05$,图4)。对于氮循环功能基因而言,根际土壤和株间空地土壤均与AP和AK呈显著正相关关系($P < 0.05$)。除此之外,根际土壤与pH呈显著正相关关系,株间空地与硝态氮和细菌多样性呈显著正相关关系($P < 0.05$)。对于磷

循环功能基因而言,根际土壤与 pH、TP、AK 呈显著正相关关系 ($P < 0.05$),而株间空地土壤与 pH、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP 和细菌多样性呈显著正相关关系 ($P < 0.05$)。这些结果表明荒漠生态系统中,灌木的存在改变了土壤微生物功能基因与理化性质和微生物多样性之间的关系。

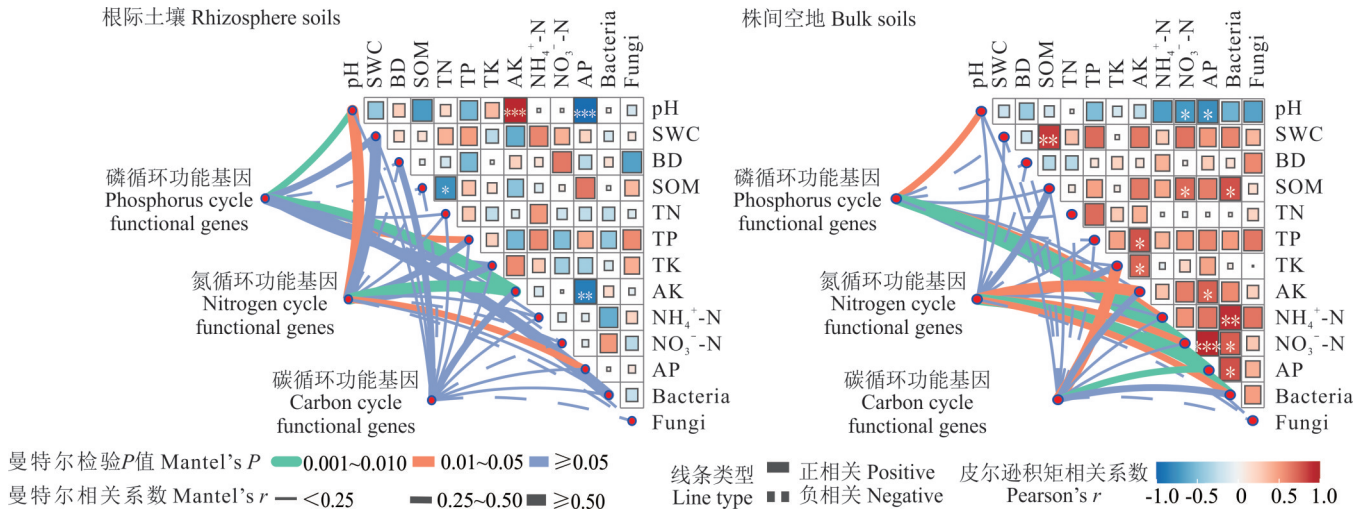


图 4 碳、氮、磷循环功能基因与土壤理化性质及微生物多样性之间的关系

Fig. 4 The relationship between carbon, nitrogen, and phosphorus cycling functional genes with soil physical-chemical properties as well as microbial diversity

SWC: 土壤含水率 Soil water content; BD: 容重 Bulk density; SOM: 土壤有机质 Soil organic matter; TN: 全氮 Total nitrogen; TP: 全磷 Total phosphorus; TK: 全钾 Total potassium; $\text{NH}_4^+\text{-N}$: 铵态氮 Ammonium nitrogen; $\text{NO}_3^-\text{-N}$: 硝态氮 Nitrate nitrogen; AP: 速效磷 Available phosphorus; AK: 速效钾 Available potassium. Bacteria 和 Fungi 分别为细菌和真菌香农-威纳指数 Shannon-Wiener index of bacterial and fungi. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

3 讨论

3.1 根际土壤理化性质变化特征

本研究发现准噶尔荒漠中,梭梭和怪柳根际土壤中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 AP 含量均显著高于株间空地。这与全球尺度上 Meta 分析结果一致^[41]。根际土壤中较高的氮磷含量,主要由以下两个原因所致:首先,荒漠生态系统植物通过减少氮吸收来应对干旱胁迫,导致未被吸收的氮以无机态的形式保留在土壤中^[42]。其次,根际土壤拥有较高的微生物活性,通过促进有机质的分解增加根际土壤中磷含量^[41]。此外,本研究发现 pH 在梭梭根际土壤中显著高于株间空地,但在怪柳不同位置无显著差异,这与前期研究结果相同^[43]。之前研究显示,梭梭和怪柳在根际分泌物和呼吸速率等方面存在差异,进而引起 pH 变化的不同^[43-44]。最后,本研究发现灌木根际土壤拥有较低的容重,这是因为随着凋落物分解和灌木对沙尘的截留,增加了根际土壤中的粉粒^[24]。

3.2 根际土壤微生物多样性变化特征

本研究发现灌木根际土壤中,细菌多样性均显著高于株间空地,这与 Wu 等^[16]在该区域的研究结果一致。首先,在养分资源稀缺的荒漠生态系统中,微生物为了满足其自身生长所需要养分,倾向于聚集在养分较为富集根际土壤^[27]。其次,植物根系分泌的碳水化合物、氨基酸和有机酸等物质,可进一步促进微生物的生长^[45]。此外,本研究中真菌多样性在梭梭根际土壤中显著高于株间空地,而怪柳在两个位置间无显著差异,这与前人在古尔班通古特沙漠^[27]和塔里木河^[46]的研究结果一致。现有研究表明,荒漠生态系统中土壤真菌多样性与 pH 存在显著正相关关系^[47]。考虑到本研究中土壤 pH 在怪柳根际和株间空地中无显著差异,可能是导致真菌多样性无明显变化的原因。

3.3 根际土壤微生物功能基因丰度变化特征

本研究中参与几丁质(*chitinase*和*nagA*)、纤维素(*bglX*和*bglB*)和淀粉(*nplT*和*pulA*)降解的功能基因,其丰度在根际土壤高于株间空地。主要原因是植物将大部分光合产物以根际分泌物的形式沉积在根际,使微生物在根际土壤中更容易获得养分,促进根际土壤中碳降解过程进而增加了相关功能基因的丰度^[48]。此外,本研究发现参与碳固定(*rbcS*、*cbbL*和*acsA*)的功能基因,其丰度仅在梭梭根际表现出显著变化。前人在草原生态系统中的研究表明,碳固定功能基因(*rbcS*和*acsA*)与土壤pH存在显著负相关关系^[49]。而本研究中梭梭根际土壤中较高的pH可能是导致碳固定功能基因丰度降低的原因。

本研究中参与异化硝酸盐还原(*napB*和*nrfH*)的基因丰度在两种灌木根际土壤显著高于株间空地,而参与同化硝酸盐还原(*nirA*)的基因丰度显著低于株间空地。首先,细菌可以利用硝酸根和亚硝酸根作为电子受体进行无氧呼吸,从而促进硝酸盐通过异化途径被还原成铵^[50]。考虑到本研究中根际土壤较高的细菌多样性,可能是*napB*和*nrfH*的基因丰度高于株间空地的原因。其次,硝酸盐的同化依赖于腺嘌呤核苷三磷酸(adenosine triphosphate, ATP)转运蛋白将硝酸盐转运到细胞内,这种对能量的需求,使*nirA*基因编码的同化硝酸还原酶活性通常被高浓度 NH_4^+ 抑制^[51]。考虑到本研究根际土壤中 NH_4^+ -N含量较高,可能是造成*nirA*基因丰度较低的原因。此外,本研究发现梭梭根际土壤中参与硝化作用(*amoB*)的基因丰度低于株间空地。这可能是由于土壤中较高的铵态氮含量会引起硝化过程产生硝化抑制剂,从而抑制与氮循环相关的微生物^[52-53]。但参与异化硝酸盐还原(*nrfA*和*nirD*)、反硝化作用(*norZ*和*norC*)和厌氧氨氧化(*nirS*)的功能基因在梭梭根际则呈现相反的趋势,即根际土壤中相对丰度显著高于株间空地,这与前人对根际土壤氮循环功能基因预测的结果一致^[13]。

本研究中参与磷循环的35个功能基因丰度普遍呈现出根际土壤高于株间空地的现象。其中,梭梭和柽柳根际土壤中分别有18和15个功能基因丰度显著高于株间空地,这与前人在中国新疆艾比湖地区、西双版纳傣族自治州的研究结果一致^[54-55]。导致这种现象的主要原因为:首先,根际土壤中有效磷含量显著高于株间空地土壤,而有效磷与磷循环功能基因的丰度之间具有显著的相关性^[56]。其次,土壤微生物可通过释放碱性磷酸酶、酸性磷酸酶和植酸酶等水解酶促进有效磷积累,使土壤有机磷矿化,从而增加了磷循环功能基因丰度^[57]。

3.4 土壤理化性质、微生物多样性与SMFGA之间的关系

前期研究显示,参与土壤碳(*prkB*和*coxA*等)、氮(*norZ*、*napB*和*nirS*等)、磷(*ppa*、*phoD*和*ppk*等)循环的功能基因丰度与土壤pH之间存在密切关系^[8]。本研究根际土壤中,参与氮、磷循环的功能基因,其丰度与土壤pH存在正相关关系,而参与碳循环的功能基因,其丰度与土壤pH之间的关系并不显著。可能是由于荒漠生态系统中植物多样性较低,光合作用固定的 CO_2 也相对较少,这些因素使得土壤碳循环相对稳定^[58-59]。另外,本研究发现根际土壤中速效钾含量与氮和磷循环的功能基因呈显著正相关关系,而与碳循环功能基因之间的关系不显著,这与前人在森林生态系统中的研究结果一致^[60]。除此之外,本研究发现功能基因丰度与微生物多样性之间的关系,在根际土壤和株间空地存在明显不同,表明灌木根际对SMFGA影响较为复杂,具体原因有待进一步研究。

4 结论

本研究发现梭梭和柽柳作为准噶尔荒漠的建群种和优势种,其根际土壤中的速效态养分、细菌多样性及部分与碳、氮、磷循环相关的SMFGA,在灌木根际土壤中显著高于株间空地。根际和株间空地土壤中参与氮循环的功能基因丰度均与速效磷和速效钾之间存在显著相关性,参与磷循环的功能基因丰度均与土壤pH呈显著正相关关系。此外,参与碳、氮、磷循环的功能基因丰度与其余9个土壤理化指标、细菌多样性和真菌多样性之间的关系,因位置而异。

参考文献 References:

- [1] Long Y C, Ma W W, Song L C, et al. The key microbial functional gene of soil nitrogen transformation in different degradation

- stages of Gahai wetland. *Chinese Journal of Ecology*, 2022, 41(10): 1923–1931.
- 龙永春, 马维伟, 宋良翠, 等. 尕斯库勒湖不同退化阶段土壤氮转化的关键微生物功能基因. *生态学杂志*, 2022, 41(10): 1923–1931.
- [2] Wang Q, Liu H W, Jia S X, *et al.* Effect of conservation tillage on microbial functional genes related to carbon cycle of black soil. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(11): 4760–4771.
- 王倩, 刘红文, 贾淑霞, 等. 保护性耕作对东北黑土微生物碳循环功能基因的影响. *生态学报*, 2023, 43(11): 4760–4771.
- [3] Zhang Q F, Zhou J C, Li X J, *et al.* Contrasting effects of warming and N deposition on soil microbial functional genes in a subtropical forest. *Geoderma*, 2022, 408(4): 115588.
- [4] Zhao K, Kong W D, Wang F, *et al.* Desert and steppe soils exhibit lower autotrophic microbial abundance but higher atmospheric CO₂ fixation capacity than meadow soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127(12): 230–238.
- [5] Zhao Y P, Zhao Y Q, Zhang S H, *et al.* N-cycle gene abundance determination of N mineralization rate following re-afforestation in the Loess Plateau of China. *Soil Ecology Letters*, 2024, 6(1): 230188.
- [6] Liu S W, Zeng J X, Yu H, *et al.* Antimony efflux underpins phosphorus cycling and resistance of phosphate-solubilizing bacteria in mining soils. *The ISME Journal*, 2023, 17(8): 1278–1289.
- [7] Wang X W, Guo H, Wang J N, *et al.* Microbial phosphorus-cycling genes in soil under global change. *Global Change Biology*, 2024, 30(4): e17281.
- [8] Wang C, Yu Q Y, Ji N N, *et al.* Bacterial genome size and gene functional diversity negatively correlate with taxonomic diversity along a pH gradient. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 7437.
- [9] Hu M J, Sardans J, Sun D Y, *et al.* Microbial diversity and keystone species drive soil nutrient cycling and multifunctionality following mangrove restoration. *Environmental Research*, 2024, 251(2): 118715.
- [10] Liu S, Yao J N, Zhang J J, *et al.* Functional gene abundance and community diversity of ammonia-oxidizing and denitrifying microorganisms in the rhizosphere soil of desert leguminous shrubs. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(5): 115–127.
- 刘爽, 姚佳妮, 张钧杰, 等. 荒漠豆科灌丛根际土壤氨氧化和反硝化微生物功能基因丰度及群落多样性特征. *草业学报*, 2024, 33(5): 115–127.
- [11] Zhi R C, Deng J, Xu Y L, *et al.* Altered microbial P cycling genes drive P availability in soil after afforestation. *Journal of Environmental Management*, 2023, 328(4): 116998.
- [12] Trivedi P, Delgado-Baquerizo M, Trivedi C, *et al.* Microbial regulation of the soil carbon cycle: evidence from gene-enzyme relationships. *The ISME Journal*, 2016, 10(11): 2593–2604.
- [13] Ling N, Wang T T, Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions. *Nature Communications*, 2022, 13(1): 836.
- [14] Liu X D, Chen L, Yang X G, *et al.* “Fertile island” effect of soil nutrients occurring in *Caragana korshinskii* and *Artemisia ordosica* shrubs in desert steppe. *Journal of Northwest Forestry University*, 2016, 31(4): 26–32.
- 刘学东, 陈林, 杨新国, 等. 荒漠草原2种柠条(*Caragana korshinskii*)和油蒿(*Artemisia ordosica*)灌丛土壤养分“肥岛”效应. *西北林学院学报*, 2016, 31(4): 26–32.
- [15] Sun M M, Tian L, Qiao Z W, *et al.* Physicochemical properties and fungal community characteristics of rhizosphere and non-rhizosphere soils of *Hippophae rhamnoides* in Pisha sandstone area of Inner Mongolia. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(6): 1747–1765.
- 孙美美, 田丽, 乔紫薇, 等. 内蒙古砒砂岩地区沙棘根际和非根际土壤理化性质及真菌群落特征. *微生物学报*, 2024, 64(6): 1747–1765.
- [16] Wu D Y, Jiang L M, Li W J, *et al.* Drivers of rhizosphere microbial differences in desert genus *Haloxylon*. *Land Degradation & Development*, 2023, 34(12): 3513–3524.
- [17] Liu H X, Sun Z J, Dong Y Q, *et al.* Precipitation drives the accumulation of soil organic carbon in the sandy desert of the Junggar Basin, Northwest China. *Ecological Indicators*, 2022, 142(9): 109224.
- [18] Zhou H F, Li Y, Tang Y, *et al.* The characteristics of the snow-cover and snowmelt water storage in Gurbantunggut Desert. *Arid Zone Research*, 2009, 26(3): 312–317.
- 周宏飞, 李彦, 汤英, 等. 古尔班通古特沙漠的积雪及雪融水储存特征. *干旱区研究*, 2009, 26(3): 312–317.
- [19] Zhang S H, Tao Y, Chen Y S, *et al.* Spatial pattern of soil multifunctionality and its correlation with environmental and

- vegetation factors in the Junggar Desert, China. *Biodiversity Science*, 2022, 30(8): 140–150.
- 张世航, 陶冶, 陈玉森, 等. 准噶尔荒漠土壤多功能性的空间变异特征及其驱动因素. *生物多样性*, 2022, 30(8): 140–150.
- [20] Ji F, Fan Z L, Zhao G H. Comparative analysis of soil physicochemical characteristics of aeolian sandy soil in two deserts in Xinjiang. *Arid Zone Research*, 1995, 12(1): 19–25.
- 季方, 樊自立, 赵贵海. 新疆两大沙漠风沙土土壤理化特性对比分析. *干旱区研究*, 1995, 12(1): 19–25.
- [21] Qian Y B, Zhang L Y, Wu Z N, *et al.* Characteristics of eco-environment in the margin regions of the Junggar Basin, Xinjiang. *Arid Land Geography*, 2003, 26(1): 30–36.
- 钱亦兵, 张立运, 吴兆宁, 等. 新疆准噶尔盆地边缘部分地段生态环境特征. *干旱区地理*, 2003, 26(1): 30–36.
- [22] Liu Z Q, Liu T, Zhang R, *et al.* Species diversity and spatial differentiation of ephemeral plant community in southern Gurbantunggut Desert. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(1): 45–52.
- 刘忠权, 刘彤, 张荣, 等. 古尔班通古特沙漠南部短命植物群落物种多样性及空间分异. *生态学杂志*, 2011, 30(1): 45–52.
- [23] Pan S Y, Song Y C, Yuan R Y, *et al.* Variations in soil inorganic nitrogen content under canopies of two shrubs in the Junggar Desert. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(5): 183–195.
- 潘斯瑶, 宋渝川, 袁如慧, 等. 准噶尔荒漠两种灌木冠下土壤无机氮含量变化特征. *草业学报*, 2024, 33(5): 183–195.
- [24] Liu Y H, Sheng J D, Wu H Q, *et al.* Study on variation features of soil particles in “fertile islands” of three desert vegetations in arid region. *Soils*, 2011, 43(6): 975–980.
- 刘耘华, 盛建东, 武红旗, 等. 干旱区三种荒漠植被“肥岛”土壤颗粒变异特征研究. *土壤*, 2011, 43(6): 975–980.
- [25] Chen X M, He B, Ding C, *et al.* Diversity and functional distribution characteristics of myxobacterial communities in the rhizosphere of *Tamarix chinensis* Lour in Ebinur Lake Wetland, China. *Microorganisms*, 2023, 11(8): 1924.
- [26] Liu L X, Ma L Y, Zhu M M, *et al.* Rhizosphere microbial community assembly and association networks strongly differ based on vegetation type at a local environment scale. *Frontiers in Microbiology*, 2023, 14(1): 1129471.
- [27] Cao Y F, Li Y, Li C H, *et al.* The spatial distribution of soil microbes around a desert shrub of *Haloxylon ammodendron*. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(6): 1628–1635.
- 曹艳峰, 李彦, 李晨华, 等. 荒漠灌木梭梭(*Haloxylon ammodendron*)周围土壤微生物的空间分布. *生态学报*, 2016, 36(6): 1628–1635.
- [28] Bao S D. *Soil and agricultural chemistry analysis (the third edition)*. Beijing: China Agricultural Press, 2000.
- 鲍士旦. *土壤农化分析(第三版)*. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [29] Fu L M, Niu B F, Zhu Z W, *et al.* CD-HIT: accelerated for clustering the next-generation sequencing data. *Bioinformatics*, 2012, 28(23): 3150–3152.
- [30] Kanehisa M, Goto S, Kawashima M, *et al.* KEGG as a reference resource for gene and protein annotation. *Nucleic Acids Research*, 2016, 44(1): 457–462.
- [31] He Z L, Deng Y, Van Nostrand J D, *et al.* GeoChip 3.0 as a high-throughput tool for analyzing microbial community composition, structure and functional activity. *The ISME Journal*, 2010, 4(9): 1167–1179.
- [32] Qin J Q, Xiao Z R, Ming A G, *et al.* Effect of monoculture and mixed plantation with coniferous and broadleaved tree species on soil microbial carbon cycle functional gene abundance. *Ecology and Environmental Sciences*, 2023, 32(10): 1719–1731.
- 秦佳琪, 肖指柔, 明安刚, 等. 针阔人工混交林及其纯林对土壤微生物碳循环功能基因丰度的影响. *生态环境学报*, 2023, 32(10): 1719–1731.
- [33] Zhao M Y, Shen H H, Zhu Y K, *et al.* Asymmetric responses of abundance and diversity of N-cycling genes to altered precipitation in arid grasslands. *Functional Ecology*, 2023, 37(11): 2953–2966.
- [34] Zhang B Y, Yu K. Application of microbial gene databases in the annotation of nitrogen cycle functional genes. *Microbiology China*, 2020, 47(9): 3021–3038.
- 张博雅, 余珂. 微生物基因数据库在氮循环功能基因注释中的应用. *微生物学通报*, 2020, 47(9): 3021–3038.
- [35] Liu J, Cade-Menun B J, Yang J J, *et al.* Long-term land use affects phosphorus speciation and the composition of phosphorus cycling genes in agricultural soils. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9(1): 1643.
- [36] Tang Z X, Gao J S, Song A L, *et al.* Impact of green manure on microbial phosphorus cycling genes in rice rhizosphere as

- investigated by metagenomics. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(9): 1578–1590.
- 唐治喜, 高菊生, 宋阿琳, 等. 用宏基因组学方法研究绿肥对水稻根际微生物磷循环功能基因的影响. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(9): 1578–1590.
- [37] Lin Q, Xiao Z R, Ming A G, *et al.* Soil phosphorus cycling microbial functional genes of monoculture and mixed plantations of native tree species in subtropical China. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15(1): 1419645.
- [38] De Mendiburu F. *Agricolae: statistical procedures for agricultural research*. R package version 1.3-7. (2023-11-12)[2024-06-01]. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>.
- [39] Oksanen J, Simpson G L, Blanchet F G, *et al.* *Vegan: Community ecology package*. R package version 2.6-8. (2022-10-11)[2024-06-17]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [40] Huang H Y. *linkET: Everything is linkable*. R package version 0.0.7.4. (2023-06-30)[2024-06-25]. <https://github.com/Hy4m/linkET>.
- [41] Liu S B, He F K, Kuzyakov Y, *et al.* Nutrients in the rhizosphere: A meta-analysis of content, availability, and influencing factors. *Science of the Total Environment*, 2022, 826(25): 153908.
- [42] Deng L, Peng C H, Kim D G, *et al.* Drought effects on soil carbon and nitrogen dynamics in global natural ecosystems. *Earth-Science Reviews*, 2021, 214(3): 103501.
- [43] Yang R H, Zhao C Y, Wang X J, *et al.* Phylogenetic diversity preliminary analysis of *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix ramosissima* soil bacteria. *Soils*, 2016, 48(6): 1120–1130.
- 杨瑞红, 赵成义, 王新军, 等. 梭梭和柽柳土壤微生物多样性初步分析. *土壤*, 2016, 48(6): 1120–1130.
- [44] Martens R. Contribution of rhizodeposits to the maintenance and growth of soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry*, 1990(1): 141–147.
- [45] Chen H, Tang H Y, Guo J H, *et al.* Root exudates' roles and analytical techniques progress. *Soils*, 2023, 55(2): 225–233.
- 陈虹, 唐昊治, 郭家欢, 等. 根系分泌物主要作用及解析技术进展. *土壤*, 2023, 55(2): 225–233.
- [46] Xiao F N, Jiang M, Li Y Y, *et al.* Community structure and diversity of soil fungi in *Tamarix chinensis* shrubs in the lower reaches of Tarim River. *Arid Land Geography*, 2021, 44(3): 759–768.
- 肖方南, 姜梦, 李媛媛, 等. 塔里木河下游柽柳灌丛土壤真菌群落结构及多样性分析. *干旱区地理*, 2021, 44(3): 759–768.
- [47] Chen F, Zhang J, Han E N, *et al.* Soil microbial diversity and its relationship with soil physicochemical properties in Urat natural *Haloxylon ammodendron* forest. *Journal of Desert Research*, 2022, 42(2): 207–214.
- 陈峰, 张静, 韩二牛, 等. 乌拉特天然梭梭(*Haloxylon ammodendron*)林土壤微生物多样性及其与土壤性质的关系. *中国沙漠*, 2022, 42(2): 207–214.
- [48] Domeignoz-Horta L A, Pold G, Liu X A, *et al.* Microbial diversity drives carbon use efficiency in a model soil. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 3684.
- [49] Liao J J, Dou Y X, Yang X, *et al.* Soil microbial community and their functional genes during grassland restoration. *Journal of Environmental Management*, 2023, 325(1): 116488.
- [50] Liu S Y, Dai J H, Wei H H, *et al.* Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) and denitrification pathways are leveraged by cyclic AMP receptor protein (CRP) paralogues based on electron donor/acceptor limitation in *Shewanella loihica* PV-4. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, 87(2): e01964–20.
- [51] Kuypers M M M, Marchant H K, Kartal B. The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(5): 263–276.
- [52] Lata J C, Degrange V, Raynaud X, *et al.* Grass populations control nitrification in savanna soils. *Functional Ecology*, 2004, 18(4): 605–611.
- [53] Zakir H A K M, Subbarao G V, Pearse S J, *et al.* Detection, isolation and characterization of a root-exuded compound, methyl 3-(4-hydroxyphenyl) propionate, responsible for biological nitrification inhibition by sorghum (*Sorghum bicolor*). *New Phytologist*, 2008, 180(2): 442–451.
- [54] Richardson A E, Simpson R J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability update on microbial phosphorus. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 989–996.
- [55] Li W J, Wang J L, Jiang L M, *et al.* Rhizosphere effect and water constraint jointly determined the roles of microorganism in

- soil phosphorus cycling in arid desert regions. *Catena*, 2023, 222(3): 106809.
- [56] Bi B, Li G, Goll D S, *et al.* Soil phosphorus availability and altered root phosphorus-acquisition strategies. *Global Change Biology*, 2024, 30(5): e17310.
- [57] Wang S Q, Song M H, Wang C M, *et al.* Mechanisms underlying soil microbial regulation of available phosphorus in a temperate forest exposed to long-term nitrogen addition. *Science of the Total Environment*, 2023, 904(50): 166403.
- [58] Tao Y, Liu Y B, Wu G L, *et al.* Regional-scale ecological stoichiometric characteristics and spatial distribution patterns of key elements in surface soils in the Junggar Desert, China. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(7): 13–23.
陶冶, 刘耀斌, 吴甘霖, 等. 准噶尔荒漠区域尺度浅层土壤化学计量特征及其空间分布格局. *草业学报*, 2016, 25(7): 13–23.
- [59] Su P X. Review and prospect of the researches on C₄ woody plants and soil inorganic carbon sequestration in deserts of China. *Journal of Desert Research*, 2022, 42(1): 23–33.
苏培玺. 中国荒漠C₄木本植物和土壤无机固碳研究回顾与展望. *中国沙漠*, 2022, 42(1): 23–33.
- [60] Zhang Y, He G X, Yang L L, *et al.* Phosphorus fertilizer application shifts the rhizosphere bacterial community and their carbon, nitrogen and phosphorus-cycle genes in a *Phoebe bournei* young plantation. *Applied Soil Ecology*, 2024, 198(6): 105391.