

刘文静,胡宜刚,贺祯子,等.植被恢复措施影响沙化高寒草地土壤微生物碳氮功能[J].中国沙漠,2025,45(3):198–209.

# 植被恢复措施影响沙化高寒草地土壤 微生物碳氮功能

刘文静<sup>1,2</sup>, 胡宜刚<sup>3</sup>, 贺祯子<sup>1,2</sup>, 张振华<sup>4</sup>, 李以康<sup>4</sup>

(1.中国科学院西北生态环境资源研究院 沙坡头沙漠研究试验站,甘肃 兰州 730000; 2.中国科学院大学,北京 100049; 3.四川师范大学 西南土地资源评价与监测教育部重点实验室,四川 成都 610068; 4.中国科学院西北高原生物研究所,青海 西宁 810008)

**摘要:**为探讨植被恢复措施对青藏高原沙化高寒草地与碳氮循环相关的土壤微生物的影响,以分别采用草本和灌丛在沙化草地进行人工植被重建的恢复草地为研究对象,运用宏基因组测序技术对比研究了两种恢复措施对碳氮循环相关土壤微生物功能群结构及其潜在功能的影响。结果表明:植被恢复显著提升了沙化草地中与碳氮循环相关的土壤微生物功能群的多样性、丰富度和均匀度。草地沙化和两种植被恢复措施均显著改变了与碳氮循环相关的土壤微生物功能群结构,进而影响了其潜在生态功能。人工植被恢复草地的绝大多数土壤微生物碳代谢功能与天然草地无显著差异,而大部分氮循环功能仍与天然草地具有明显差异,表明沙化高寒草地土壤微生物碳代谢功能的恢复效果比氮循环功能更佳。碳氮循环相关土壤微生物功能群与植被和土壤环境的改善显著正相关。人工植被重建重塑了沙化高寒草地的土壤微生物功能群结构,但不同植被恢复措施对土壤微生物碳氮循环潜在功能的影响差异不明显。

**关键词:**草地退化;人工植被重建;碳氮循环;宏基因组;微生物功能群

**文章编号:** 1000-694X(2025)03-198-12

**DOI:** 10.7522/j.issn.1000-694X.2025.00037

**中图分类号:** Q938

**文献标志码:** A

## 0 引言

青藏高原是世界上海拔最高且面积最大的高原,发育着草甸、草原、荒漠、湿地等高寒生态系统。由于在生物多样性保育、水源涵养、碳储存、全球气候调节等诸多生态方面的突出作用,青藏高原被列为中国重要的生态安全屏障<sup>[1]</sup>。其中,以高寒草甸和高寒草原为主体的高寒草地生态系统占整个高原面积的50%以上<sup>[2]</sup>。由于地处高寒区域,高寒草地具有土壤形成过程缓慢、养分可利用性低、生长季短的特点,决定了其生态系统的脆弱性和对各类干扰的高度敏感性,一旦退化就很难被恢复<sup>[3]</sup>。近些年来,在气候变化和人类活动(如放牧、开垦和城市化)的双重压力下<sup>[4-5]</sup>,青藏高原近一半的高寒草地已发生了不同程度的退化<sup>[6]</sup>,成为全球草地退化的热点区域。这种以草地的生产和生态功能下降

为主要特征的草地退化,极大地威胁青藏高原生态安全屏障作用的稳定发挥。在此背景下,中国通过颁布和实施草原法、建立自然保护区、划区轮牧、补播、施肥等多项政策与管理措施相结合进行草地保护与恢复,在区域尺度上取得了不错的成效<sup>[7]</sup>。然而,局部地区的草地退化现象仍非常普遍,高寒草甸退化形成的“黑土滩”和高寒草原的草地沙化形势依然严峻<sup>[8-9]</sup>。在此类极度退化的草地上进行人工植被重建是高寒退化草地恢复的必然选择。

针对不同程度的草地退化已经开展了大量的研究和恢复实践,也形成了众多的恢复技术和措施<sup>[9]</sup>,其恢复效果以地上植被的覆盖度、生产力和土壤养分水平的提高为主要评判指标<sup>[10]</sup>。值得注意的是,长期的恢复实践也促使人们逐渐认识到近自然恢复的重要性,它强调了基于生物多样性、生态

收稿日期:2024-11-27; 改回日期:2025-02-28

资助项目:国家自然科学基金项目(32271689,31971749)

作者简介:刘文静(1998—),女,甘肃定西人,硕士研究生,主要从事土壤微生物生态学研究。E-mail: lwenjing0920@163.com

通信作者:胡宜刚(E-mail: huyig@lzb.ac.cn)

系统多功能性和多服务性及生态系统稳定性为目标的协同恢复<sup>[11]</sup>。其中,适宜物种的选择与搭配是近自然恢复面临的重要问题,特别是在极度退化草地上进行人工植被重建时,可供选择的植物物种非常有限<sup>[11]</sup>。目前,许多学者已从植被<sup>[12]</sup>、土壤<sup>[12]</sup>和土壤微生物<sup>[13-14]</sup>等方面研究评价了高寒草地生态恢复一段时间后的成效,但很少有研究从土壤微生物功能的角度对比不同恢复措施之间的优劣性,导致近自然恢复为目标的评价体系不够全面。众所周知,土壤微生物在介导生态系统内部及其与外界之间物质与能量循环方面起着不可替代的作用,从而直接或间接地影响生态系统的结构和功能<sup>[15]</sup>。其中,碳氮循环作为维持生态系统稳定的关键过程而备受人们的关注<sup>[16]</sup>。

近年来,随着分子生物学技术的迅速发展和逐渐成熟,尤其是以基因组学为代表的分子生物学技术的广泛应用,极大地丰富和加深了我们对土壤微生物结构和功能的认知<sup>[17]</sup>。其中,宏基因组测序技术就是一项剖析土壤微生物结构和功能的重要手段<sup>[18]</sup>。本文以青藏高原高寒草原沙化后的恢复草地为研究对象,以宏基因组测序技术为手段,对比分析了恢复22年后分别由草本植物和灌木植物构建的与碳氮循环相关的土壤微生物功能群的差异,并剖析了其关键影响因素,从微生物功能的角度为青藏高原高寒退化草地的恢复与治理提供

依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于青海省贵南县过马营镇,平均海拔3 107 m。该区域属于典型的大陆性高原气候,雨热同期。年平均气温2.3℃,年降水量391 mm,降水集中在7—8月,年蒸发量超过1 300 mm。自然景观以天然草地和人工饲草地为主,主要优势植物包括早熟禾(*Poa annua*)、丛生黄耆(*Astragalus confertus*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、多色苦菜(*Ixeris chinensis*)等。土壤类型以栗钙土为主。自20世纪80年代以来,该地区由于过度放牧、气候变化、自然侵蚀以及不合理的人为活动等多种因素共同作用,陆续出现了以植被覆盖度降低、生产力下降、生物多样性丧失为主要特征的草地退化现象,部分区域,特别是较为干旱的山地南坡草地,已经出现了完全沙化的极度退化现象(图1)。为了遏制草地的进一步退化,当地政府和牧民陆续采取了围封、减畜、划区轮牧、人工饲草地建植等一系列的草地管理措施。针对完全沙化的重度退化草地,分别利用草本植物(早熟禾、丛生黄耆等)和灌木(如柠条*Caragana korshinskii*)物种进行人工植被重建,有效促进了当地的生态恢复<sup>[13-14]</sup>。

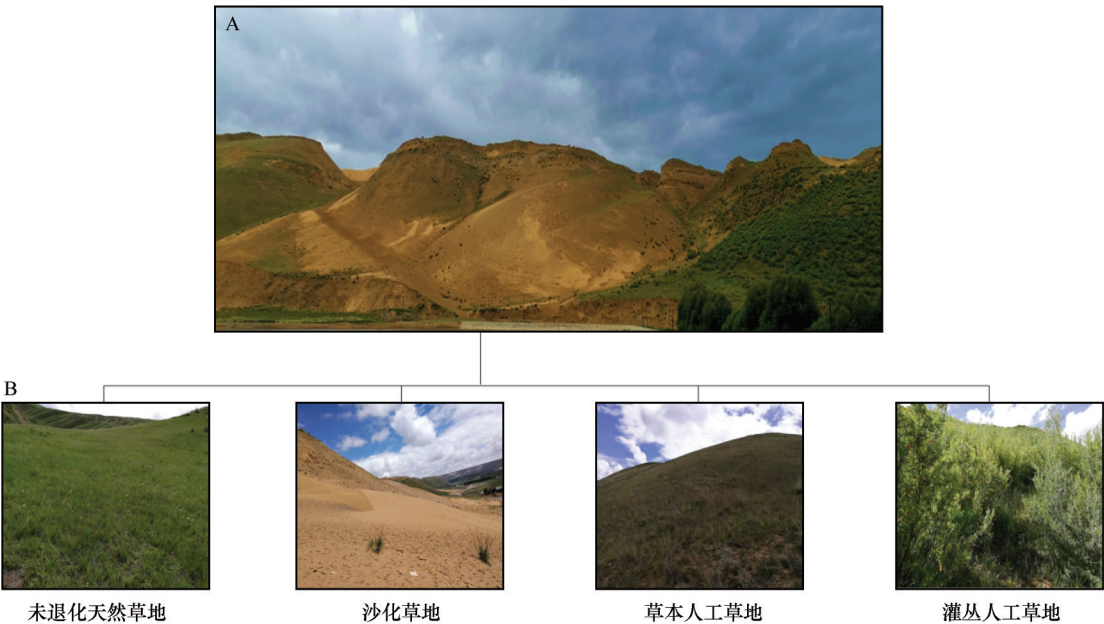


图1 研究区不同草地类型景观  
Fig.1 The views of different grasslands

## 1.2 样地设置和样品采集

2020年7月,选取了位于同一坡面的天然草地、沙化草地、建植22年的草本人工草地和灌丛人工草地作为研究样地。其中,草本人工草地和灌丛人工草地为1998年在完全沙化草地上人工建植而成。在每个样地设置一条100 m的样线,沿这条样线每隔10 m布置一个10 m×10 m的样方,每个样地5个样方。在每个100 m<sup>2</sup>的样方内沿对角线均匀设置3个1 m×1 m的样方,记录植被盖度和组成。随后,齐地面剪取0.5 m×0.5 m范围内的地上植被,带回实验室后在65 °C下烘干并称重,作为地上生物量(ABs)。从每个1 m<sup>2</sup>样方的4个角和中心位置分别钻取1钻10 cm土壤,混合为1个样品。用环刀法(100 cm<sup>3</sup>)测定1 m<sup>2</sup>样方内0~10 cm的土壤容重(BD)。土壤样品过2 mm筛后充分混合,分为3份。1份用于测定土壤水分和无机氮的提取,1份在室内自然风干,用于测定土壤理化性质,剩余样品保存在-80 °C下,用于总DNA的提取。

## 1.3 土壤理化性质的测定

土壤水分采用烘干法测定,在105 °C下烘干至恒重后称重,计算土壤含水量(SM)。采用电位法(土:水=1:2.5)测定pH值和电导率(EC)。利用Costech元素分析仪(ESC4010, Valencia, CA)测定总有机碳(TOC)和全氮(TN)。全磷(TP)采用酸溶-钼锑抗比色法进行测定,有效磷(AP)采用NaHCO<sub>3</sub>浸提-钼锑抗比色法测定<sup>[19]</sup>。有效钾(AK)采用NH<sub>4</sub>OAc浸提火焰光度计法进行测定<sup>[20]</sup>。用2 mol·L<sup>-1</sup> KCl(水:土=1:2.5)提取40 g鲜土中的无机氮,在室温下震荡1 h后静置30 min,再用#40滤纸过滤后在连续流动分析仪(Skalar Analytical, 荷兰)上测定滤液中的硝态氮(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)和铵态氮(NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N)的浓度。

## 1.4 DNA提取和宏基因组测序

采用E.Z.N.A.® DNA试剂盒(Omega Bio-tek, 美国)提取土壤样品中的总DNA,用1%的琼脂糖凝胶电泳和Nanodrop®ND-2000紫外分光光度计(NanoDrop Technologies, DE, 美国)测定260/280 nm和260/230 nm的吸光值来检测DNA的纯度和浓度。提取的DNA稀释后保存于TE缓冲液中(10 mM Tris-HCl, 1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA, pH 8.0),在-20 °C下保存备用。用超声波破碎仪(Covaris

M220, 美国)将DNA碎片化至约350 bp大小,在Illumina Novaseq 6000(Illumina, 美国)测序平台进行宏基因组测序,测序工作由上海美吉生物医药科技有限公司完成。

## 1.5 宏基因组数据处理

采用fastp(v 0.20.0)软件对原始测序数据进行质控和优化,去除接头和长度小于50 bp、平均碱基质量值低于20以及含N碱基的低质量DNA片段。然后,用Megahit(v 1.1.2)软件对优化后的DNA序列进行拼接和组装为≥300 bp的contigs,利用Prodigal(v 4.6.3)对拼接结果中的contigs进行ORF预测<sup>[21]</sup>。选择核酸长度≥100 bp的基因将其翻译为氨基酸序列。再利用CD-HIT软件在相似度和覆盖度均为90%的条件下将ORFs进行聚类,构建非冗余基因集,并用SOAPaligner(v 2.21)软件在95%的识别率下分别将每个样品的高质量reads与非冗余基因集进行比对,统计基因在对应样品中的丰度信息。

根据KEGG(Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes)数据库(<https://www.genome.jp/kegg>)中与碳氮循环相关的功能基因KO编号对宏基因组测序数据进行筛选,保留与碳氮循环相关的基因构建非冗余基因集。使用DIAMOND软件(<http://ab.inf.uni-tuebingen.de/software/diamond/>)将非冗余基因集与NR数据库进行Blastp(v 2.2.28)比对,获取微生物分类信息。再将非冗余基因集与KEGG数据库进行Blastp(v 2.2.28)比对,期望值为1×10<sup>-5</sup>,根据比对结果用KOBAS 2.0(KEGG Orthology Based Annotation System)进行功能基因注释,获取KO和模块(Module)的相对丰度。

## 1.6 数据分析与处理

利用Mothur(v 1.30.2)软件在种水平上计算碳氮循环相关微生物功能群的α多样性;采用主坐标分析(Principal Coordinate Analysis, PCoA)判别基于Bray-Curtis距离的各草地类型间微生物功能群结构的差异显著性;采用Kruskal-Wallis秩和检验微生物功能群α多样性、物种和功能丰度在不同草地类型之间的显著性差异;利用物种和功能丰度数据进行二者之间的关联分析,确定物种对不同功能模块的贡献度;采用Mantel tests和db-RDA分析微生物功能群KOs结构与环境因子之间的相关性。所有数



据分析均在 R(v 3.3.1) 软件上完成。

2 结果与分析

2.1 碳氮循环相关微生物功能群落 α 多样性

基于 NR 数据库物种注释结果,草本恢复草地

和灌丛恢复草地的碳氮循环相关微生物功能群的丰富度和 Shannon-Wiener 指数最高,均显著高于沙化草地,但与天然草地差异不显著(表 1)。同时,草本恢复草地和灌丛恢复草地两类微生物功能群的 Simpson 指数显著低于沙化草地,而与天然草地无显著差异。

表 1 碳氮循环相关土壤微生物群落 α 多样性指数  
Table 1 The α-diversities of C and N cycles related soil microbial communities in different grasslands

草地类型	碳循环			氮循环		
	丰富度	Shannon-Wiener 指数	Simpson 指数	丰富度	Shannon-Wiener 指数	Simpson 指数
天然草地	5 770±292 <sup>b</sup>	5.82±0.09 <sup>a</sup>	0.024±0.003 <sup>a</sup>	661±47 <sup>b</sup>	5.41±0.07 <sup>a</sup>	0.011±0.001 <sup>a</sup>
沙化草地	6 105±227 <sup>a</sup>	5.12±0.05 <sup>b</sup>	0.057±0.004 <sup>a</sup>	746±46 <sup>a</sup>	4.90±0.05 <sup>b</sup>	0.039±0.004 <sup>a</sup>
草本人工草地	6 389±272 <sup>a</sup>	6.21±0.03 <sup>a</sup>	0.014±0.001 <sup>b</sup>	779±31 <sup>a</sup>	5.74±0.03 <sup>a</sup>	0.007±0.001 <sup>b</sup>
灌丛人工草地	6 298±333 <sup>a</sup>	6.24±0.11 <sup>a</sup>	0.013±0.002 <sup>b</sup>	783±73 <sup>a</sup>	5.73±0.09 <sup>a</sup>	0.007±0.001 <sup>b</sup>

注:不同字母表示各草地类型之间差异显著(P<0.05)。

2.2 碳氮循环相关微生物功能群结构差异

基于 NR 物种注释结果,分别获得碳氮循环相关微生物物种共 10 843 种和 1 713 种,其中 61.5% 和 44.2% 的碳氮循环相关微生物物种为 4 种草地类型所共有。天然草地、沙化草地、草本人工草地和灌丛人工草地特有的与碳循环相关微生物物种分别为 214、578、237、263 种,占有所有物种的 2.0%~5.3%,其所特有的与氮循环相关微生物物种分别为 59、135、46、83 种,仅占有所有物种 2.7%~5.3%(图 2)。

放线菌门(Actinobacteria)和变形菌门(Proteobacteria)为 4 种草地类型最优势的与碳氮循环相关的微生物物种,分别占碳氮循环相关总物种数的 53.2%~73.3% 和 14.2%~28.0%。除此之外,碳循环相关微生物物种中,绿弯菌门(Chloroflexi)和酸杆菌门(Acidobacteria)也占有较高的比例(4.4%~7.3%)。氮循环相关微生物中,天然草地中奇古菌门(Thaumarchaeota)的丰度较高(5.0%),浮霉菌门(Planctomycetes)在沙化草地中的丰度相对较高(2.8%)。

2.3 碳氮循环相关微生物功能差异

在 KEGG 数据库注释的 KO 水平上,恢复草地与其他草地类型的碳氮循环相关微生物功能群结构在空间上相互分离,总体差异显著(P<0.01),各样地两两之间的碳氮循环相关微生物功能群 KO 群落结构存在显著差异(P<0.05)。PCoA 的前两轴分别

解释了 94.8% 和 86.1% 的碳氮循环相关微生物功能群 KO 结构的变异。尽管草本人工草地和灌丛人工草地的微生物 KO 群落结构更为相似(图 3),Anosim 方差分析结果显示二者之间的碳(P=0.047)氮(P=0.014)循环相关微生物功能群 KO 群落结构存在显著差异(表 2)。

相对丰度位列前十的碳循环相关 KEGG 功能模块在 4 个草地类型中均存在显著性差异(图 4)。相比于天然草地,草地沙化显著降低了柠檬酸循环、还原性柠檬酸循环、二羧酸-羟基丁酸循环和丙酮酸氧化作用的相对丰度,却显著增加了糖酵解、3-羟基丙酸循环、戊糖磷酸循环、卡尔文循环和糖异生的相对丰度。相反,与沙化草地相比而言,草地恢复显著提高了柠檬酸循环、还原性柠檬酸循环、柠檬酸循环二次碳氧化、二羧酸-羟基丁酸循环和丙酮酸氧化作用的相对丰度。然而,绝大多数位列前十的碳循环相关 KEGG 功能模块的相对丰度在草本人工草地和灌丛人工草地之间无显著性差异。

与氮循环相关的前七位相对丰度最高的 KEGG 功能模块在 4 个草地类型间也存在显著性差异。沙化草地的异化硝酸盐还原和同化硝酸盐还原的相对丰度显著高于天然草地,而其反硝化作用、氨氧化作用、硝化作用、厌氧氨氧化和固氮作用的相对丰度则显著低于天然草地。相比于沙化草地,草本人工草地和灌丛人工草地的异化硝酸盐还原和固

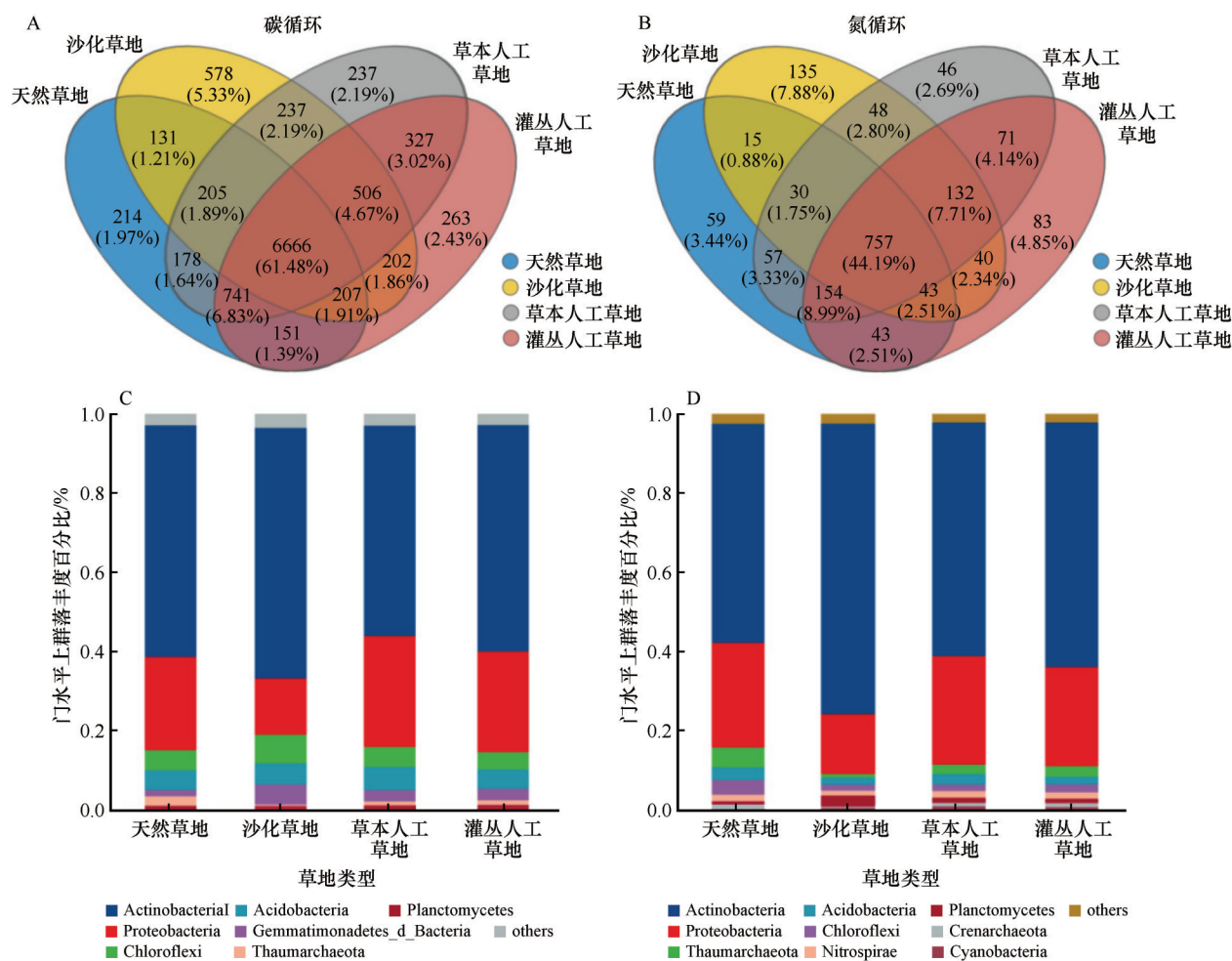


图2 不同草地类型碳氮循环相关土壤微生物群落 Venn 图和群落组成

Fig.2 Venn diagrams and C and N cycles related soil microbial structures in different grasslands

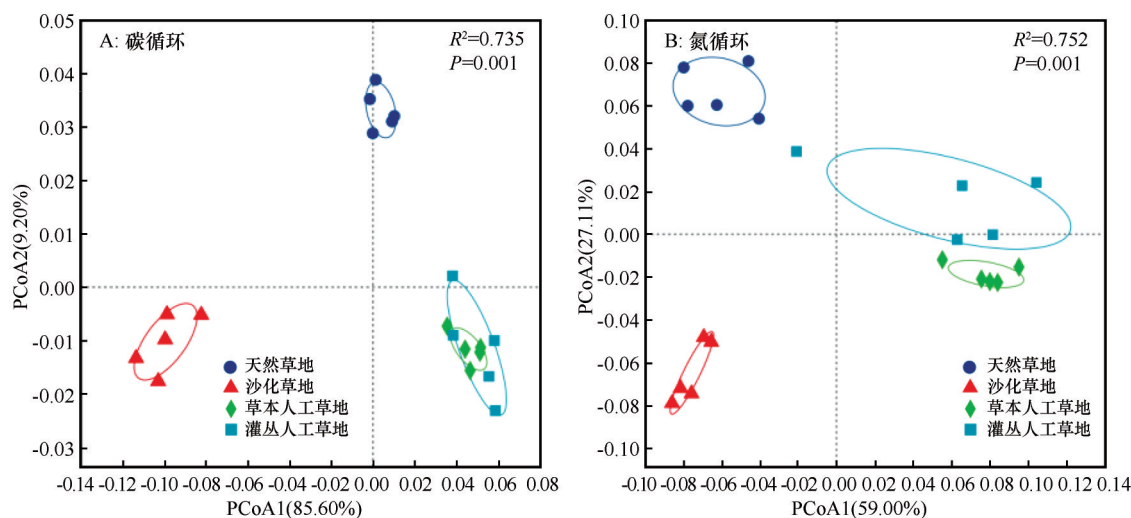


图3 KO 水平上碳氮循环相关土壤微生物群落主坐标分析

Fig.3 PCoA of C and N cycles related soil microbial communities at the KO level across different grasslands

氮作用的相对丰度得以显著提高,但绝大多数功能模块的相对丰度在两个草地类型之间并无显著差异。

位列前十和前七的碳氮循环相关功能模块中,放线菌门和变形菌门是碳循环模块的主要贡献者,4个草地类型的相对贡献分别平均为59.0%和21.9%,

表 2 碳氮循环相关土壤微生物群落结构多元非参数检验  
Table 2 Multivariate nonparametric tests (ANOSIM)  
based on Bray-Curtis distance of C and N cycles related  
soil microbial communities structures among grasslands

草地类型	碳循环		氮循环	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
天然草地-沙化草地	1	0.004	1	0.004
天然草地-草本人工草地	1	0.004	1	0.004
天然草地-灌丛人工草地	1	0.004	0.98	0.004
沙化草地-草本人工草地	1	0.004	1	0.004
沙化草地-灌丛人工草地	1	0.004	1	0.004
草本人工草地-灌丛人工草地	0.292	0.047	0.644	0.014

酸杆菌门和绿弯菌门的贡献度次之,平均贡献度分别为 5.3% 和 4.9%。在沙化草地中,放线菌门对这十个功能模块的贡献度比天然草地、草本人工草地和灌丛人工草地高,而变形菌门则刚好相反。在氮循环相关功能模块中,放线菌门、硝化螺旋菌门(Nitrospirae)、变形菌门、奇古菌门和泉古菌门(Crenarchaeota)是反硝化作用和氨氧化作用的主要功能微生物,其平均贡献度分别为 35.3%、18.2%、16.9%、13.5% 和 6.0%。变形菌门、奇古菌门和泉古菌门在硝化作用和厌氧氨氧化作用中占主导,其平均贡献度分别为 18.2%、53.0% 和 10.7%。在沙化草地的氮循环过程中变形菌门在反硝化作用、完全氨氧化、硝化作用中的贡献度较天然草地、草本人工草地和灌丛人工草地高,而奇古菌门刚好相反,其在沙化草地中的贡献度较天然草地、草本人工草地和灌丛人工草地中低。超过 99.9% 的固氮作用来自于变形菌门(图 5)。

2.4 环境因子对不同草地类型碳氮循环 KOs 影响

基于 Bray-Curtis 距离的 KEGG 注释 KOs 结构与环境因子的 Mantel test 分析结果显示,碳氮循环相关微生物 KOs 与植被盖度、地上生物量和 α 多样性(丰富度和 Shannon-Wiener 指数)及土壤电导率、水分、总有机碳、全氮、硝态氮、有效磷和速效钾显著正相关,碳氮循环相关微生物 KOs 与土壤全磷和铵态氮不相关。虽然土壤容重和 pH 与氮循环微生物 KOs 显著正相关,但与碳循环相关微生物 KOs 无显著相关性(表 3)。基于距离的冗余分析(db-RDA)表明,CAP1 和 CAP2 两轴分别解释了 49.9% 和 57.8% 的碳循环和氮循环相关微生物 KOs 结构

的变异(图 6)。

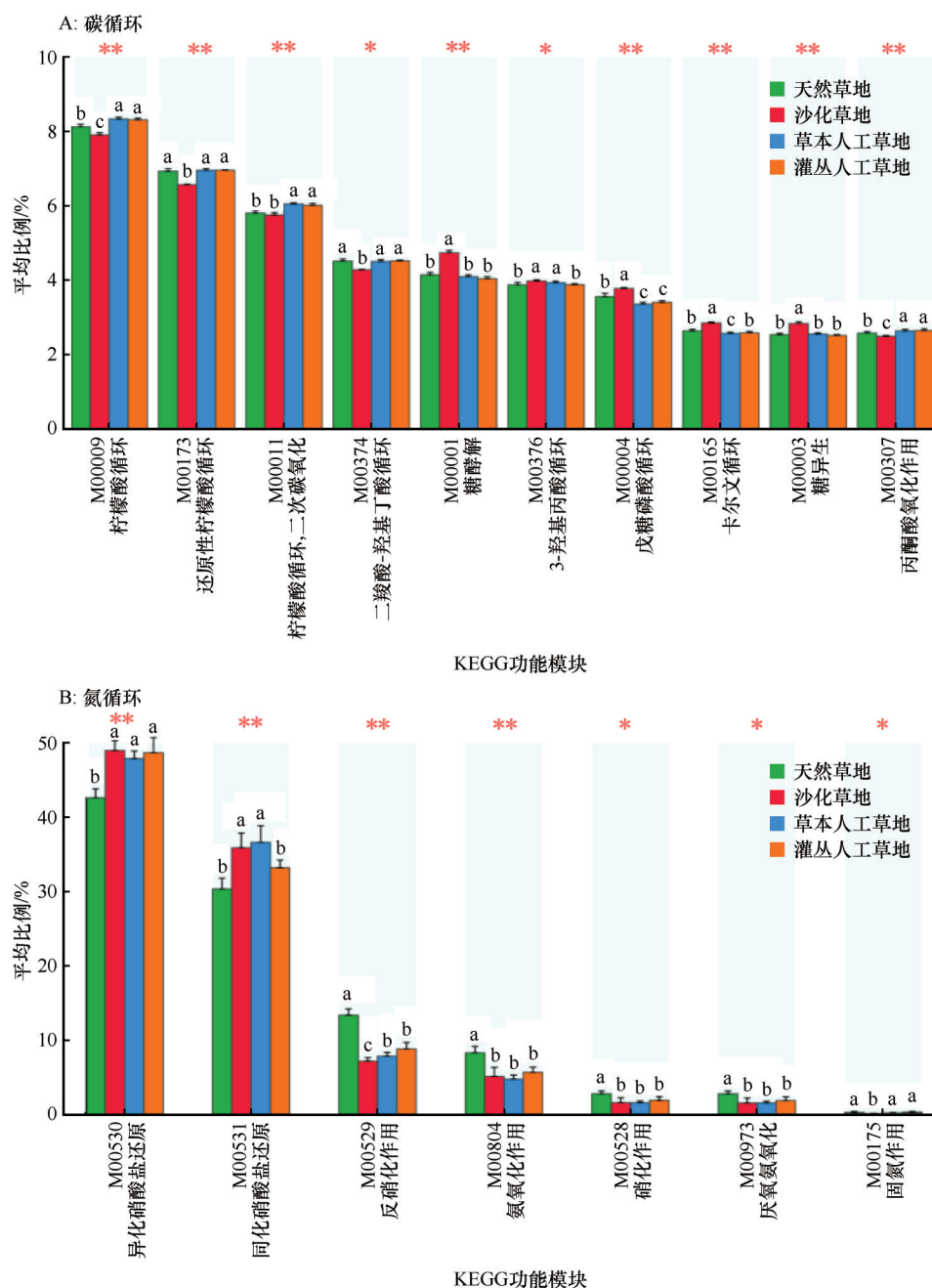
3 讨论

3.1 草地恢复与碳氮循环相关微生物群落结构

土壤微生物群落结构特征是指退化草地生态恢复状况的关键指标<sup>[22-26]</sup>。作为驱动碳氮循环的关键生物类群,与碳氮循环相关的微生物功能群的结构对于土壤碳氮循环过程至关重要<sup>[27-28]</sup>。本研究发现,草地沙化显著降低了参与碳氮循环的土壤微生物功能群的 Shannon-Wiener 多样性指数,人工植被重建则使其得以显著提升,这与大多数之前的报道一致,主要与土壤环境的恶化或改善密切相关<sup>[29]</sup>。同时,人工植被与微生物之间的相互作用(如根际微生物的共生关系)可能进一步促使此类功能微生物多样性的增加<sup>[30]</sup>。然而,沙化草地和恢复草地与碳氮循环相关的微生物功能群的丰富度显著高于未退化的天然草地,表明高寒草地沙化和人工恢复草地中定居了更多与碳氮循环相关的外来微生物物种,其相对较高的特有物种数比例也间接印证了这一点(图 2)。草本人工草地和灌丛人工草地的 Simpson 指数显著低于沙化草地,表明人工植被重建不仅提高了土壤中与碳氮循环相关微生物功能群的丰富度,也增加了其均匀度,这可能是由于在相对一致的沙化土壤环境上重建的人工植被为此类微生物提供了相对均匀的生境和资源,从而促进了这些微生物群落的均衡发展<sup>[31]</sup>。

尽管不同草地类型与碳氮循环相关的微生物功能群结构存在显著差异(图 3),但仍有近一半或以上的微生物功能群被所有草地类型所共有(图 2)。其中,放线菌门和变形菌门在所有草地类型中均占据主导地位,表明这类微生物在碳氮循环中,尤其是在碳的固定与分解和氮转化过程中均扮演着关键角色<sup>[32-33]</sup>,因此其群落结构的构建和功能是今后研究中需要关注的重点。值得注意的是,草地沙化后放线菌门的相对丰度增加,而变形菌门的相对丰度却明显降低,人工植被重建后其变化则恰好相反,这一发现支持了两类微生物对营养型偏好的差异<sup>[34-35]</sup>。此外,绿弯菌门和酸杆菌门在碳循环中也占有一定比例<sup>[36]</sup>。奇古菌门在天然草地中的丰度比其他草地类型更高,这类古菌通过催化氨氧化获取能量并进行自养生长的代谢<sup>[37]</sup>,天然草地中较





注: “\*\*”和“\*”分别表示在 $P<0.01$ 和 $P<0.05$ 水平上差异显著,不同小写字母表示各草地类型间差异显著( $P<0.05$ )

图4 KEGG注释的Module水平上碳氮循环相关土壤微生物组成差异

Fig.4 Differences in the relative proportion of C and N cycles related soil microbial communities at the KEGG module level

高的有机质含量和适宜的环境条件可能有利于氨氧化古菌的生长<sup>[38]</sup>。浮霉菌门的相对丰度在沙化草地较其他草地类型更高,这可能与它们对环境的较强适应性有关<sup>[39]</sup>。

### 3.2 草地恢复与碳氮循环相关微生物功能

不同草地类型之间与碳氮循环相关的微生物功能群在结构上差异显著(图3),草本人工草地与

灌丛人工草地之间的碳氮循环相关的微生物功能群结构更为相似,但二者之间仍存在显著差异。这表明草地退化和恢复均能有效地重塑此类功能微生物的结构而导致其潜在生理生态代谢功能和能量产生方面的差异(图4),这些变化与不同草地类型中植物组成和微生物功能群的生长状况密切相关<sup>[40]</sup>。然而,即使是在长达22年的生态恢复实践后,不同植被类型的碳氮循环相关微生物功能群依

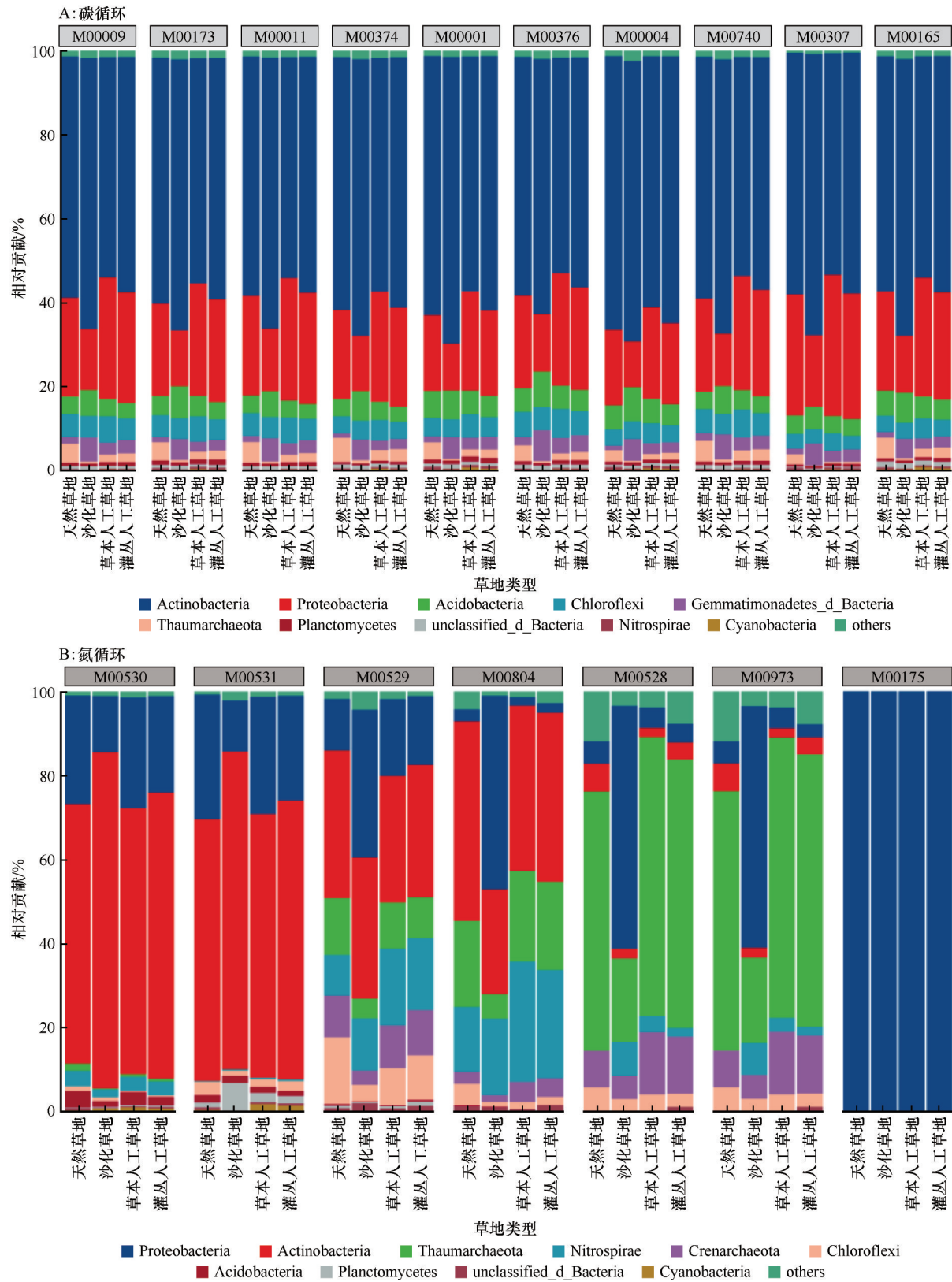


图5 土壤微生物对碳氮循环主要功能模块的相对贡献度

Fig.5 The relative contributions of soil microbial communities to the key functional modules of C and N cycles

然与天然草地存在显著差异。因此,保护青藏高原高寒草地,防治其退化对于维持土壤微生物功能群的原真性和完整性具有重要意义<sup>[41]</sup>。

草地沙化后其碳循环相关微生物功能群在有



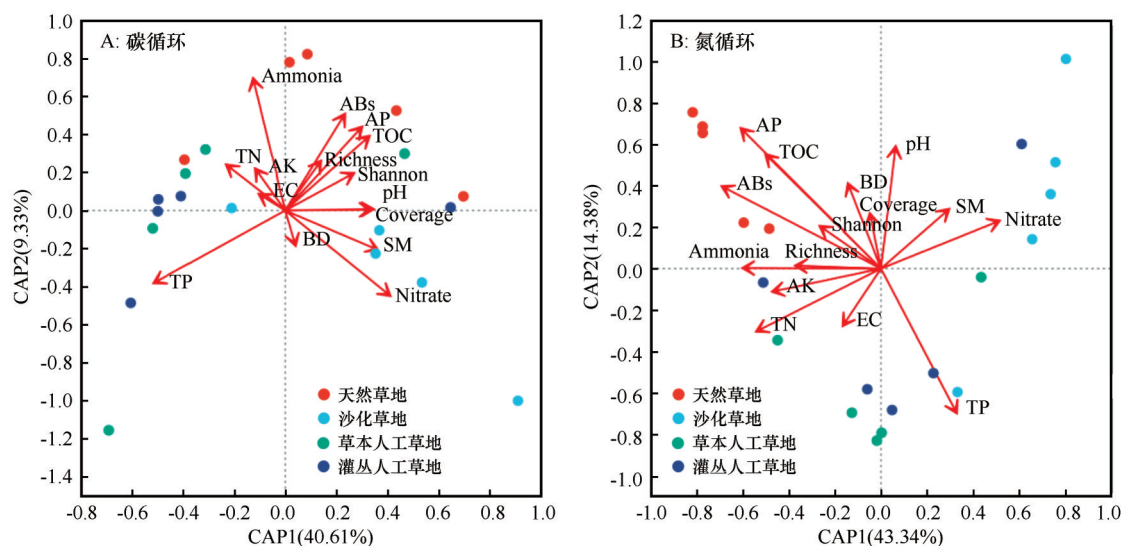
表3 碳氮循环相关微生物 KOs 结构与环境因子之间的 Mantel test 分析

Table 3 Mantel test for the correlations of C and N cycles related microbial KOs with vegetation and soil properties

环境因子	碳循环		氮循环	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
植被盖度	0.69	<b>0.001</b>	0.65	<b>0.001</b>
植被地上生物量	0.70	<b>0.001</b>	0.63	<b>0.001</b>
植被丰富度	0.67	<b>0.001</b>	0.64	<b>0.002</b>
植被 Shannon 指数	0.67	<b>0.001</b>	0.64	<b>0.002</b>
土壤 pH	0.13	0.107	0.28	<b>0.018</b>
土壤电导率	0.52	<b>0.001</b>	0.67	<b>0.001</b>
土壤容重	0.16	0.135	0.32	<b>0.017</b>
土壤水分	0.62	<b>0.001</b>	0.57	<b>0.001</b>
土壤总有机碳	0.68	<b>0.001</b>	0.62	<b>0.001</b>
土壤全氮	0.34	<b>0.002</b>	0.44	<b>0.001</b>
土壤全磷	-0.11	0.893	-0.04	0.640
土壤铵态氮	0.01	0.405	0.10	0.159
土壤硝态氮	0.62	<b>0.001</b>	0.60	<b>0.001</b>
土壤有效磷	0.35	<b>0.005</b>	0.34	<b>0.006</b>
土壤速效钾	0.23	<b>0.016</b>	0.39	<b>0.002</b>

机酸氧化(如柠檬酸循环、二羧基-羟基丁酸循环和丙酮酸氧化)方面的潜力明显减弱,而其在糖酵解、卡尔文循环和糖异生作用方面的潜能显著增加(图4),这可能是微生物对土壤中可利用性碳的降低及

其环境恶化的生理生态响应<sup>[42]</sup>。然而,两类人工草地的绝大多数碳氮循环相关功能模块的相对丰度并没有差异,且一些关键的碳循环功能模块(如柠檬酸循环)的丰度甚至超过了天然草地,表明不同植被恢复措施在碳循环关键环节的潜在功能可能也没有差异,也预示着人工植被重建在加速退化草地碳循环关键功能方面具有很好的潜力。尽管人工草地中的固氮作用已恢复到了天然草地的水平,但沙化草地和人工草地的硝酸盐还原能力仍高于天然草地,表明其将土壤中的硝酸盐还原为亚硝酸、氨和氮气的能力更强,从而可能加剧生态系统的氮限制<sup>[43]</sup>。同时,人工草地的氨氧化作用、硝化作用和反硝化作用的相对丰度仍然显著低于天然草地,表明土壤氮素转化潜能依然没有得到较好的恢复。由此可见,大多数情况下两种恢复措施对高寒沙化草地碳氮循环关键功能的恢复没有显著差异,但却是不同步的,碳循环相关功能的恢复优于氮循环功能。放线菌门和变形菌门是碳氮循环重要功能模块的主要贡献者,草地沙化增加了放线菌门对多个碳循环功能模块的贡献度,却降低了变形菌门的贡献度(图5),可能与两个功能类群不同的营养偏好有关<sup>[44]</sup>。虽然不同微生物类群对关键碳氮循环功能模块的贡献度因草地类型的不同而异,人工草地和沙化草地之间大多数氮循环关键功能的丰度并没有差异,这在很大程度上归因于微生物的功能冗余<sup>[45]</sup>。



注: Richness: 植物丰富度; ABs: 地上生物量; SM: 土壤水分; BD: 容重; TP: 全磷; AP: 有效磷; AK: 速效钾; Ammonia: 铵态氮

图6 碳氮循环相关微生物 KOs 结构与环境因子之间的 db-RDA 分析

Fig.6 db-RDA between C and N cycle related microbial KOs and environmental factors

### 3.3 环境因子驱动碳氮循环相关微生物功能群的演替

目前,土壤微生物结构和功能与环境因子之间密切相关已达成广泛共识<sup>[46]</sup>。草地沙化和植被重建往往通过改变土壤的理化属性来重塑高寒草地土壤微生物的群落结构<sup>[15-16]</sup>。类似地,本研究也发现与碳氮循环相关的微生物功能群结构与绝大多数环境因子之间存在正相关关系(表3),环境因子对这类功能群结构变异的解释度高达50%,表明植被和土壤质量的改善是高寒草甸稳定发挥其碳氮循环功能的关键,也是退化草地进行恢复实践所要关注的重点。植被盖度、植物物种多样性与碳氮循环的相关微生物功能群结构显著正相关,反映了草地生产力和群落结构的稳定性对于碳氮循环微生物功能群的积极影响。一方面,高的植被盖度和多样性会增加植物的光合作用和生物量的积累,从而为相关功能微生物提供更多的碳源和氮源<sup>[47]</sup>。另一方面,植物根系分泌物的输入和根际微生物的定居也会协同促进土壤中碳氮的积累和转化<sup>[48]</sup>。较高的物种多样性也可能会提高微生物群落对环境变化的适应性,从而有利于土壤的碳氮循环过程<sup>[49]</sup>。土壤水分不仅直接影响微生物的活性,还间接调控植物的水分吸收和生长状态,进而又间接影响土壤中与碳氮循环相关的微生物功能群的结构和活性<sup>[21]</sup>。土壤全氮和总有机碳水平反映了其碳氮的储存和供应能力,这些因子会进一步通过影响微生物的代谢活性来改变碳氮循环的效率。然而,一些指标(如pH、容重、全磷和铵态氮)与碳氮循环相关微生物功能群结构并不相关,这说明环境因子对微生物功能群的相对重要性存在差异,并因微生物功能群的不同而异。

## 4 结论

经过22年的植被恢复,沙化高寒草地的植被和土壤环境明显改善,与碳氮循环相关的土壤微生物相关功能群的多样性、丰富度和均匀度均显著增加,表明人工植被重建有效促进了土壤微生物功能群的恢复,但不同恢复措施间并无显著差异。沙化和植被重建重塑了与天然草地有显著差异的碳氮循环相关土壤微生物功能群结构,从而影响了其潜在生理生态功能。人工草地的绝大多数碳代谢功能与天然草地无显著差异,而大部分氮代谢功能仍

然与天然草地存在显著差异。放线菌门和变形菌门是碳循环的主要微生物,而氮循环相关微生物因功能模块不同而异。沙化和植被恢复均改变了微生物类群的相对贡献度。因此,未来生态恢复实践需更加关注土壤微生物功能群结构及其生态功能的协同恢复。

### 参考文献:

- [1] 傅伯杰,王晓峰,冯晓明,等.国家生态屏障区生态系统评估[M].北京:科学出版社,2017.
- [2] Zhang H, Tang Z, Wang B, et al. A 250 m annual alpine grassland AGB dataset over the Qinghai-Tibet Plateau (2000–2019) in China based on in situ measurements, UAV photos, and MODIS data[J]. *Earth System Science Data*, 2023, 15: 821–846.
- [3] Niu Y, Zhu H, Yang S, et al. Overgrazing leads to soil cracking that later triggers the severe degradation of alpine meadows on the Tibetan Plateau [J]. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(5): 1243–1257.
- [4] Liu Y, Zhang Z, Tong L, et al. Assessing the effects of climate variation and human activities on grassland degradation and restoration across the globe [J]. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105504.
- [5] Yuan Q, Yuan Q Z, Ren P, et al. Coupled effect of climate change and human activities on the restoration/degradation of the Qinghai-Tibet Plateau grassland [J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2021, 31(8): 1299–1327.
- [6] Gang C, Zhou W, Chen Y, et al. Quantitative assessment of the contributions of climate change and human activities on global grassland degradation [J]. *Environment Earth Science*, 2014, 72(7): 4273–4282.
- [7] Cai H, Yang X, Xu X, et al. Human-induced grassland degradation/restoration in the central Tibetan Plateau: the effects of ecological protection and restoration projects [J]. *Ecological Engineering*, 2015, 83: 112–119.
- [8] Niu Y, Squires V R, Hua L, et al. High-altitude aeolian desertification and sand dunes on the Tibetan Plateau, China [M]. *Sand Dunes of the Northern Hemisphere*. Boca Raton: CRC Press, 2023: 179–194.
- [9] 胡宜刚,李睿,辛玉琴,等.青藏铁路植被恢复和黑土型退化草地治理的实践与启示[J]. *草业科学*, 2015, 9(9): 1413.
- [10] 张骞,马丽,张中华,等.青藏高原退化草地生态恢复:退化现状、恢复措施、效应与展望[J]. *生态学报*, 2019, 39(20): 7441–7451.
- [11] 贺金生,卜海燕,胡小文,等.退化高寒草地的近自然恢复:理论基础与技术途径[J]. *科学通报*, 2020, 65(34): 3898–3908.
- [12] 晏和飘,李文龙,梁天刚,等.青藏高原退化高寒草地恢复对不同措施响应的Meta分析[J]. *草地学报*, 2021, 29(增刊1): 190–198.
- [13] 王亚妮,胡宜刚,王增如,等.人工植被重建对沙化高寒草地土壤真菌群落特征的影响[J]. *土壤学报*, 2023, 60(1):

- 280–291.
- [14] 王亚妮, 胡宜刚, 王增如, 等. 沙化和人工植被重建对高寒草地土壤细菌群落特征的影响[J]. 草业学报, 2022, 31(5): 26–39.
- [15] Hartmann M, Six J. Soil structure and microbiome functions in agroecosystems [J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2023, 4: 4–18.
- [16] Jiang J, Song M H. Review of the roles of plants and soil microorganisms in regulating ecosystem nutrient cycling [J]. *Plant Ecology*, 2010, 34(8): 979–990.
- [17] Wilhelm R C, Amsili J P, Kurtz K S M, et al. Ecological insights into soil health according to the genomic traits and environment-wide associations of bacteria in agricultural soils [J]. *ISME Communications*, 2023, 3: 1.
- [18] Bahram M, Hildebrand F, Forslund S K, et al. Structure and function of the global topsoil microbiome [J]. *Nature*, 2018, 560: 233–237.
- [19] Olsen S R, Sommers L E. *Methods of Soil Analysis* [M]. Madison, USA: American Society of Agronomy, 1982: 403–430.
- [20] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [21] Hyatt D, Chen G L, LoCascio P F, et al. Prodigal: prokaryotic gene recognition and translation initiation site identification [J]. *BMC Bioinformatics*, 2010, 11: 119.
- [22] Hu Y F, Peng J J, Yuan S, et al. Influence of ecological restoration on vegetation and soil microbiological properties in alpine-cold semi-humid desertified land [J]. *Ecological Engineering*, 2016, 94: 88–94.
- [23] Ma W W, Li G, Wu J H, et al. Response of soil labile organic carbon fractions and carbon-cycle enzyme activities to vegetation degradation in a wet meadow on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Geoderma*, 2020, 377: 114565.
- [24] Wieder W R, Bonan G B, Allison S D. Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes [J]. *Nature Climate Change*, 2013, 3: 909–912.
- [25] Sokol N W, Bradford M A. Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input [J]. *Nature Geoscience*, 2019, 12: 46–53.
- [26] Wang X, Zhou M, Yue H, et al. Effects of different artificial vegetation restoration modes on soil microbial community structure in the soil erosion area of southern China [J]. *CATENA*, 2024, 237: 107803.
- [27] 张志永, 樊宝敏, 宋超, 等. 根系构型研究进展: 功能、影响因素和研究方法 [J]. 资源与生态学报, 2023, 14(1): 15–24.
- [28] Li Y, Jiang L, Yuan H, et al. The impact of artificial afforestation on the soil microbial community and function in desertified areas of NW China [J]. *Forests*, 2024, 15(7): 1140.
- [29] Kang L, Song Y, Mackelprang R, et al. Metagenomic insights into microbial community structure and metabolism in alpine permafrost on the Tibetan Plateau [J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 5920.
- [30] 孙政国, 孙成明, 李建龙, 等. 我国草地生态系统碳循环机制及碳蓄积核算研究回顾与展望 [J]. *草地科学*, 2021, 28(9): 1611–1616.
- [31] Celaya-Herrera S, Casados-Vázquez L E, Valdez-Vázquez I, et al. A Cellulolytic *Streptomyces* Sp. isolated from a highly oligotrophic niche shows potential for hydrolyzing agricultural wastes [J]. *Bioenergy Research*, 2021, 14: 333–343.
- [32] Xie G, Zhang Y, Gong Y, et al. Extreme trophic tales: deciphering bacterial diversity and potential functions in oligotrophic and hypereutrophic lakes [J]. *BMC Microbiology*, 2024, 24: 348.
- [33] Islam Z F, Cordero P R F, Feng J, et al. Two Chloroflexi classes independently evolved the ability to persist on atmospheric hydrogen and carbon monoxide [J]. *ISME Journal*, 2019, 13: 1801–1813.
- [34] Konneke M, Bernhard A E, de la Torre J R, et al. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon [J]. *Nature*, 2005, 437: 543–546.
- [35] Jung M Y, Sedlacek C J, Kits K D, et al. Ammonia-oxidizing archaea possess a wide range of cellular ammonia affinities [J]. *ISME*, 2022, 16: 272–283.
- [36] Nikitin D A, Ivanova E A, Semenov M V, et al. Diversity, ecological characteristics and identification of some problematic phytopathogenic fusarium in soil: a review [J]. *Diversity*, 2023, 15(1): 49.
- [37] Bai Y, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: current understanding, challenges, and solutions [J]. *Science*, 2022, 377(6606): 603–608.
- [38] Wang D, Zhou H, Zuo J, et al. Responses of soil microbial metabolic activity and community structure to different degraded and restored grassland gradients of the Tibetan Plateau [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 770315.
- [39] 吴希慧, 王蕊, 高长青, 等. 土地利用驱动的土壤性状变化影响微生物群落结构和功能 [J]. *生态学报*, 2021, 41(20): 7989–8002.
- [40] Luo Y, Su B, Currie W S, et al. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide [J]. *BioScience*, 2004, 54(8): 731–739.
- [41] 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.
- [42] 方海富, 陈翔, 杨红玲, 等. 草地土壤 N<sub>2</sub>O 排放对人为干扰的响应研究进展 [J]. *中国沙漠*, 2025, 45(2): 184–190.
- [43] Wang M, Li D, Frey B, et al. Land use modified impacts of global change factors on soil microbial structure and function: a global hierarchical meta-analysis [J]. *Science of The Total Environment*, 2024, 935: 173286.
- [44] Chen J, Li F C, Jia B, et al. Regulation of soil nitrogen cycling by shrubs in grasslands [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 191: 109327.
- [45] Wu D, He X, Jiang L, et al. Root exudates facilitate the regula-



- tion of soil microbial community function in the genus *Haloxylon*[J]. *Frontiers Plant Science*, 2024, 15: 1461893.
- [46] Yang Y, Zheng L, Zhou Y, et al. Changes in soil microbial community structure and function following degradation in a temperate grassland [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14 (3) : 384–397.

## Vegetation restoration measures affect soil microbial carbon and nitrogen functions in desertified alpine grassland

Liu Wenjing<sup>1,2</sup>, Hu Yigang<sup>3</sup>, He Zhenzi<sup>1,2</sup>, Zhang Zhenhua<sup>4</sup>, Li Yikang<sup>4</sup>

(1. *Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China*; 2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*; 3. *MOE Key Laboratory of Land Resources Evaluation and Monitoring in Southwest, Sichuan Normal University, Chengdu 610068, China*; 4. *Institute of Northwest Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China*)

**Abstract:** To explore the effects of vegetation to restore the measures on carbon and nitrogen cyclings related soil microorganisms in the desertified Tibetan alpine meadow, this study selected artificially revegetated grasslands using herbs and shrubs to restore the desertified alpine grassland. We compared the structures and potential functions of carbon and nitrogen cyclings related soil microbial communities between the two revegetated grasslands using metagenomic sequencing technology. The results showed that vegetation revegetation significantly improved the Shannon-Wiener diversity, richness and evenness of carbon and nitrogen cyclings related soil microbial functional communities, and thereby affected the potential ecological functions. While there was no significant differences in most soil microbial carbon metabolic functions between revegetated grasslands and the natural desert, many nitrogen cycling related functions showed significant difference, indicating that the restoration of soil microbial carbon metabolic functions in the desertified alpine grassland due to revegetation was better than that of nitrogen cycling related functions. The carbon and nitrogen cyclings related soil microbial functional communities were significantly positively associated with the improvements of vegetation and soil environmental conditions. These results showed that despite artificial revegetation restructured the structures of carbon and nitrogen cycles related soil microbial functional communities in desertified alpine grassland, the effects of different revegetation measures on potential carbon and nitrogen functions of soil microbial communities were limited.

**Key words:** grassland degradation; artificial revegetation; carbon and nitrogen cycling; metagenomics; microbial functional community