

邓杰文, 石杨, 李斌, 汪梦婷, 杜志焯, 廖恒毅, 陈稷, 黄进. 微生物在沙化土壤修复中的应用研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28 (5): 1367-1374
Deng JW, Shi Y, Li B, Wang MT, Du ZY, Liao HY, Chen J, Huang J. Research progress on the application of microorganisms in sandy land remediation [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, 28 (5): 1367-1374

微生物在沙化土壤修复中的应用研究进展

邓杰文¹ 石杨¹ 李斌¹ 汪梦婷¹ 杜志焯¹ 廖恒毅¹ 陈稷²✉ 黄进¹✉

¹成都理工大学生态环境学院 成都 610059

²四川农业大学农学院 成都 611130

摘要 土壤沙化问题在全球范围内受到关注, 成因主要包括干旱气候和人为活动, 尤其人为活动加剧了干旱和风蚀, 植被覆盖度降低, 进而导致土壤沙化. 除了常规治理方法, 土壤微生物或微生物与植物联合修复方法日益受到关注并成为当前科研和应用热点. 本文介绍微生物对沙化土壤理化性质、植物生长、沙化土壤-植物良性互作的影响以及在沙化地区土壤生态恢复过程中发挥的重要作用及最新研究进展. 目前较为前沿的微生物固沙技术包括利用蓝藻等微生物的生物结皮技术与微生物诱导碳酸盐沉淀技术等. 此外, 将微生物与传统的草方格固沙技术、土壤固定剂或生物炭等联合使用, 以提高土壤养分、增加土壤团聚体和有机碳含量, 也成为微生物固沙研究和应用的一个热门方向. 最后分析了针对土壤沙化地区微生物可能面临的降雨少、盐分高、辐射强、养分低等不利环境条件, 建议利用组学、材料学等技术在微生物的筛选、驯化及微生物与材料或其他传统固沙技术的联合等方面开展研究. (图1 表1 参71)

关键词 土壤微生物; 植物根系; 土壤-微生物-植物互作; 生物结皮; 沙化防治

Research progress on the application of microorganisms in sandy land remediation

DENG Jiewen¹, SHI Yang¹, LI Bin¹, WANG Mengting¹, DU Zhiye¹, LIAO Hengyi¹, CHEN Ji²✉ & HUANG Jin¹✉

¹ College of Ecology and Environment, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China

² College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract Desertification has become a global problem due to arid climates and human activities. Among these two reasons, human activities are more critical, as they aggravate drought and wind erosion, reduce vegetation coverage, and lead to soil desertification. In addition to traditional management strategies, microorganism-based or joint methods have become a hot topic in current scientific research and applications. This review describes recent research progress on how soil microorganisms affect the physical and chemical properties of sandy soil, the growth of plants, and the benign interaction between sandy soil and plants. Current microbial sand fixation technologies include biological crust technology based on microorganisms such as cyanobacteria and microbial-induced carbonate precipitation technology. In addition, combining microorganisms with traditional sand fixation technology, soil fixatives, or biochar has been proven to be an effective strategy for improving soil nutrients, increasing soil aggregates, and organic carbon content has also become a hot research topic. Finally, studies involving omics and materials science research on the screening and taming of microorganisms and joint applications of microorganisms with traditional sand fixation technology or new materials have been put forward.

Keywords soil microorganism; plants root system; soil-microorganism-plant interaction; biological crust; desertification control

人类活动, 如滥牧、滥伐、滥挖、滥垦以及水资源的无序利用等, 是导致土壤沙化的主要原因. 在土壤沙化过程中出现的草地退化、森林被破坏、植被覆盖度降低、水土流失严重等现象导致可耕地减少和牧场大幅度退化, 同时带来严重的环境问题, 威胁人类的生存空间. 因此如何解决土壤沙化问

题, 即如何阻止、修复土壤沙化成为亟待解决的问题. 当前沙化土壤修复主要可分为3类方法: 物理方法、化学方法及生物方法. 但物理法人力物力耗费较高, 化学固沙不但成本较高且有可能对环境造成影响, 而生物法中利用植物进行修复的方法周期长、见效慢. 近年来, 生物中重要的组成部分——微生

收稿日期 Received: 2021-04-20 接受日期 Accepted: 2021-06-25

国家自然科学基金项目(31870383)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870383)

✉通信作者 Corresponding authors (E-mail: jichen@sicau.edu.cn; huangjin18@cdu.edu.cn)

物在沙化土壤中的作用日益受到了重视。土壤中的微生物可分解植物凋落物及土壤中死亡的动植物残骸使其变为腐殖质,改变土壤矿物元素价态,使其转化为植物可利用的形式。与此同时,微生物也向细胞外分泌大量的胞外代谢物胶结土壤颗粒,而生长受到微生物促进的植物及其根系也可以共同参与土壤的固定。此外,受到微生物促生作用的植物根系又可以分泌营养物质进而进一步促进土壤微生物的生长^[1-2]。因此这种微生物-植物互相作用并共同改善土壤的模式机理研究及其在沙化土壤的治理是非常值得深入探讨的问题。相比于物理、化学等方法,基于微生物的沙化治理不会造成环境的二次污染,是一种低成本、高效率、可持续的固沙新途径。近年来将微生物应用于重金属污染土壤修复的研究和应用已经比较广泛,虽然也有将蓝藻、地衣等微生物应用于沙化土壤修复的研究和应用,但整体上来说将土壤微生物应用于沙化治理的研究和应用仍然很有限。本文就土壤微生物在土壤中对植物生长发育及土壤理化性质的影响进行分析,并就如何发挥土壤微生物的这些特点并应用于沙化土壤治理及未来在应用中可能面临的难题等进行了展望。

1 土壤微生物对沙化土壤生态系统的积极影响

1.1 土壤微生物对土壤理化性质的影响

土壤的理化性质主要包括土壤的容重、比重、通气性、透水性、养分状况及土壤团粒结构等。由于土壤具备了各种微生物生长发育所需要的营养、水分、空气、酸碱度、渗透压和温度等条件,所以成了微生物生活的良好环境。而微生物作为土壤生态系统中最为活跃的组成部分,参与了许多关键的土壤过程和陆地生态系统服务,对土壤理化性质变化有着重要的意义。沙化土壤结构松散,有机质含量低,因此其流动性强、保水、保肥能力差,不利于植物、微生物的生长。

沙化土地的一个重要问题在于因沙粒的流动性造成治理困难,因此沙化治理的第一步就是降低沙土的流动性。而微生物可以通过其胞外多糖或者菌丝的缠绕形成聚集体,在降低流动性的同时提高保水、保肥能力,促进植物生长,将沙化土地上植物、微生物及土地的理化性质向良性循环方向促进。有研究表明,细菌和真菌在土壤团聚的过程中发挥极其重要的作用。细菌主要以单个细胞、微菌落或生物膜的形式存在于土壤团聚体孔隙内的水溶液中,并且分解有机物从而形成有机矿物质,并且微生物通过胞外聚合物(exopoly saccharides, EPS)与土壤颗粒粘结合形成稳定的微团聚体(直径2-20 μm)^[3]。这些小的微聚集体又被细菌和腐生真菌的菌丝及分泌物结合起来,形成稍大的聚集体。比如聚糖醛酸和氨基酸等带负电荷的多糖,它们具有黏性,能够粘连土颗粒形成结合物,从而使聚集体黏附在一起形成大聚集体(直径> 250 μm),增加了土颗粒间的内聚力^[4]。除了细菌,也有研究表明一些腐生真菌也可产生一些可促进水稳定聚集体的胞外分泌物,如担子菌和毛囊菌科真菌分泌的多糖,除可将土壤颗粒结合成团聚体外,还增强了这些团聚体结合水的稳定性^[5]。

养分的流失是导致土壤沙化的关键因素之一。通常来说养分循环是养分元素从外界环境进入土壤,经过各种变化,再从土壤回到外界环境的一种周而复始的过程。就质量而言,土壤微生物占土壤质量的不到0.5%,但它们在土壤养分特性的决定和养分循环过程中起着关键作用。一方面,土壤养分是微

生物群落稳定的能量和营养来源,是土壤微生物群落形成的必要因素;另一方面,土壤微生物通过凋落物分解及与植物根系分泌物的相互作用,进一步促进土壤养分的积累,是土壤改良的主要动力,特别是细菌、古细菌和真菌对于土壤中几种重要的无机养分的循环至关重要^[6]。微生物通过氧化、氨化、固氮及其他过程,将有机物质分解,并将必需的无机植物养分释放到土壤中,如土壤中硝酸盐(通过亚硝酸细菌和硝酸细菌硝化)、硫酸盐(通过硫氧化菌和硫酸盐还原菌硫氧化)、磷酸盐(通过聚磷菌磷矿化)均主要依靠微生物转化作用而来。在此过程中,土壤酶作为土壤有机物的代谢动力,在土壤生态系统的物质循环和能量流动中扮演着重要的角色。沙化土壤中的养分是极度缺乏的,因此不利于植物的生长及其他生物的生存,微生物的存在可以增加土壤中的养分含量及养分循环。综上所述,微生物对改善沙化土壤养分的贫瘠,促进植物生长并最终改善生态系统有重要的意义。

1.2 土壤微生物对植物的影响

植物不仅是整个生态系统中重要的组成部分,更是生态系统中物质循环的载体与能量流动的中心。植物在其生长发育过程中,应对不同的环境会产生一系列化合物和信号分子,以防御有害生物并吸引对其自身有益的其他生物^[7]。其中一些化合物通过分泌作用进入土壤,成为土壤微生物用于产生能量及用于其他代谢的根系分泌物。植物可能会将5%-20%的光合作用产物释放到土壤中,用于建立植物与微生物的相互作用,这些相互作用可以增加植物对矿质养分的利用率或促进植物激素的产生^[8]。

沙化土壤中的植物可通过微生物更好地获得有机和无机营养。通常情况下,沙化土壤中的养分尤其是有机养分十分匮乏,而土壤中有机养分的主要来源是植物凋谢物和残体,但他们要依靠微生物的作用后才能被植物吸收、利用。此外,微生物依靠固氮及溶磷、解钾等作用可有效改善沙化土壤中的养分条件,使之有利于植物的生长。而植物的生长也最终改善了沙化土壤有机养分匮乏的问题。植物根系与微生物之间的作用方式是相互的,如菌根真菌可以将植物和土壤有机联合起来,不仅将土壤的矿物营养提供给植物,而且把寄主植物的碳水化合物提供给土壤和土壤生物体,由此可见菌根真菌是植物营养和土壤营养的互动桥梁^[9]。菌根真菌的菌丝还能大大增加根的吸收表面积,其外延菌丝可分布到根周围的营养缺乏区之外,帮助植物吸收有机营养、水分及矿物质^[10]。

根际微生物可提高沙化土壤中植物的节水抗旱能力。有研究表明,促进植物生长的根际微生物(plant growth promoting rhizobacteria, PGPR)及其胞外多糖(EPS)对植物的生长和抗旱性也有很大的影响^[11]。不同组织水平的细菌对干旱胁迫的反应不同,因此PGPR可以有效地用于制定策略以促进植物的节水策略。他们有能力通过提高植物激素、铁载体、生物膜、通过增加根际中的养分利用率或间接保护植物免受病原体的侵害来生产胞外多糖^[12]。产生EPS的细菌即使在严重的干燥沙质土壤下也能够维持较高的土壤水分含量和植物生长。沙漠土壤中根际细菌的产生和沙漠土壤中有效根瘤的形成,证明了低水分条件下根际细菌的生存能力。除此之外,PGPR分泌的EPS会在根部周围形成微生物被膜,从而在更长的时间内保护植物根部免于干燥。

也有研究表明微生物的生物类群对沙化地区的植物的耐旱性也存在一定的影响。如在世界上最干旱的阿塔卡马沙漠中,在盐碱、干旱和极端温度常见的环境条件下,通过对当地

两种植物 *Baccharis scandens* 和 *Solanum chilense* 根际真菌和细菌群落组成的研究, 发现两种植物根际中的主要微生物的种类、丰度等均比较相似, 表明微生物与植物共同适应了不利的生存环境, 并暗示这些核心微生物可能在提高植物抗旱性的应用上具有潜力^[13]。

1.3 土壤微生物可促进沙化土壤与植物良性循环的建立

在土壤中植物根系分泌物为微生物提供营养和能量, 微生物大量聚集根系周围通过分解有机营养(促进养分的循环)及分解为植物提供养分, 活化土壤中无效的矿质营养元素, 并且通过合成植物激素影响植物的生长, 尤其是植物根系的生长和发育。例如在天然土壤中, 绝大多数N、P和S原子是有有机状态的, 而在大气中, 绝大多数N包含在N₂分子中^[14]。由于植物和微生物的代谢方式不同, 植物对这些养分的生物利用度很低, 但它们却可以被各种土壤微生物代谢。因此植物可利用这些经过微生物代谢过的养分来以用于自身的生长发

育, 因此在这个过程中也促进了植物根系对土壤的固定作用。并且在这些过程中, 植物的根系分泌大量物质作为土壤团粒的胶结剂, 加上大量根系穿插并挤压土壤, 稳定了土壤结构, 增加了土壤的抗侵蚀能力, 避免沙土流失。种群数量增加的微生物胞外分泌物, 进一步促进了土壤团聚, 且在植物死亡后降解其残骸并合成腐殖质将土壤颗粒紧密结合在一起, 从而进一步固定土壤并提供大量的有机质, 促进新一批植物生长。微生物对土壤理化性质和植物生长的作用如表1所示。

如之前所述, 由于土壤微生物可促使土壤的发生团聚、促进植物对养分的吸收、分泌或者降解植物激素以提高植物的生长或者对不良环境的抵抗能力, 而受益于微生物的植物又可通过其根系分泌物进一步吸引并促进与其互作土壤微生物的生长和繁殖, 由此形成土壤-微生物-植物三者的良性互动, 如图1所示。由此, 只要合理调控沙化土壤中土壤-微生物-植物三者关系向着良性循环方向转动, 即利用微生物打破沙化土地上三者的现有平衡状态, 使其形成新的良性平衡, 即可有

表1 微生物对土壤理化性质和植物生长的作用

Table 1 Effects of microorganisms on soil physical and chemical properties and plant growth

土壤微生物 Soil microorganism	作用 Effect	参考文献 Reference
放线菌、丙酸杆菌、拟杆菌 <i>Actinomycetes, Propionibacterium, Bacteroides</i>	分解有机物, 促进土壤C、N、P和S的循环 Decomposing organic matter and promoting the cycling of soil C, N, P and S	[15-16]
微球菌 <i>Micrococcus</i>	降解木质纤维化合物, 增加土壤有机质 Degradation of lignocellulose compounds and increase of soil organic matter	[17]
鞘氨醇单胞菌 <i>Sphingomonas sp.</i>	降解广泛类有机化合物 Degradation of organic compounds	[18]
丛枝菌根真菌 Arbuscular mycorrhizal fungi	抵御侵蚀, 提高土壤肥力, 减少土壤淋失, 增强植物对营养物质的吸收 Resisting erosion, improving soil fertility, reducing soil leaching, and enhancing plant absorption of nutrients	[19-20]
铜绿假单胞菌、荧光假单胞菌、恶臭假单胞菌 <i>Pseudomonas aeruginosa, Pseudomonas fluorescens, Pseudomonas putida</i>	抑制病原菌的生长 Inhibition of pathogen growth	[21]
木霉菌 <i>Trichoderma virid</i>	竞争、抗生、寄生及溶菌作用拮抗病原菌 Competition, resistance, parasitism, and lysozyme antagonism of pathogens	[22]
肠杆菌 <i>Enterobacter</i>	增加植物生物量和金属Ni、Cr的吸收, 磷酸盐溶解 Increasing plant biomass, absorption of Ni and Cr, phosphate dissolution	[23]
黄杆菌 <i>Flavobacterium</i>	增加根长和植物生物量, 吸收金属Zn Increasing root length and plant biomass, and absorption of Zn	[24]
红螺菌 <i>Rhodospirillaceae</i> bacterium	固定CO ₂ 合成有机物 Synthesis of organic compounds with fixed CO ₂	[25]
固氮菌、固氮螺菌、根瘤菌、中华根瘤菌 Nitrogen-fixing bacteria, Azospirillum, root nodule bacteria, <i>Sinorhizobium sp.</i>	固定大气中的氮改善植物对矿物的吸收; 磷酸盐溶解, 生成IAA Fixing nitrogen in the atmosphere; improving the absorption of minerals by plants; dissolving phosphate to form IAA	[26-27]
链霉菌 <i>Streptomyces</i>	分泌抗菌物质和胞外酶, 抑制或溶解病原菌体, 减少金属吸收并增加Fe含量 Secreting antibacterial substances and extracellular enzymes, inhibiting or dissolving pathogenic bacteria, reducing metal absorption and increasing Fe content	[28-30]
伯克霍尔德氏菌、阴沟肠杆菌 <i>Burkholderia sp., Enterobacter cloacae</i>	分泌细胞分裂素和生长素, 促进植物根和芽的生长; 分泌抗菌素、嗜铁素, 抑制病原菌生长 Secreting cytokinin and auxin to promote the growth of roots and buds, Secreting antibiotics and ferritin, and inhibiting the growth of pathogens	[31-32]
变形杆菌 <i>Proteus</i>	释放酶和有机酸来溶解P Releasing enzymes and organic acids to dissolve P	[33]
条纹假单胞菌 <i>Pseudomonas striata</i>	分泌有机酸溶解难溶性无机磷酸盐, 释放出生物有效磷 Secreting organic acids to dissolve insoluble inorganic phosphate and releasing bioavailable phosphorus	[34]
巨大芽孢杆菌 <i>Bacillus megaterium</i>	分泌铁载体, 参与植物细胞的代谢活动; N固定, P、K增溶, 增加植物生物量 Secreting iron carriers and participating in the metabolic activities of plant cells; N fixation, P and K solubilization, and increasing plant biomass	[35-36]
皮氏无色杆菌 <i>Achromobacter piechaudii</i>	分泌1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 脱氨酶, 降低植物内部的ACC, 增加植物对盐胁迫的抗性 Secreting 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) deaminase to reduce ACC in plants and to increase their resistance to salt stress	[37]
枯草芽孢杆菌、乳酸杆菌 <i>Bacillus subtilis, Lactobacillus</i>	生成IAA; P增溶; Ni生物富集 Synthesizing IAA; P solubilization and Ni bioaccumulation	[38-39]
短杆菌 <i>Brevibacterium</i>	生成IAA; N、P积累, 对Zn生物吸附 Synthesizing IAA; accumulating P & K and Zn biosorption	[40]
硫杆菌 <i>Thiobacillus sp.</i>	产生H ₂ SO ₄ 溶解金属; 产生氨或有机碱沉淀金属氧化物; 铁和锰以及氢氧化物或其他不溶性金属以盐的形式固定在细胞表面; 生物转化 Producing H ₂ SO ₄ , ammonia or organic alkali to precipitate metal oxide; iron and manganese, hydroxides or other insoluble metals are fixed on the cell surface in the form of salts.	[41]

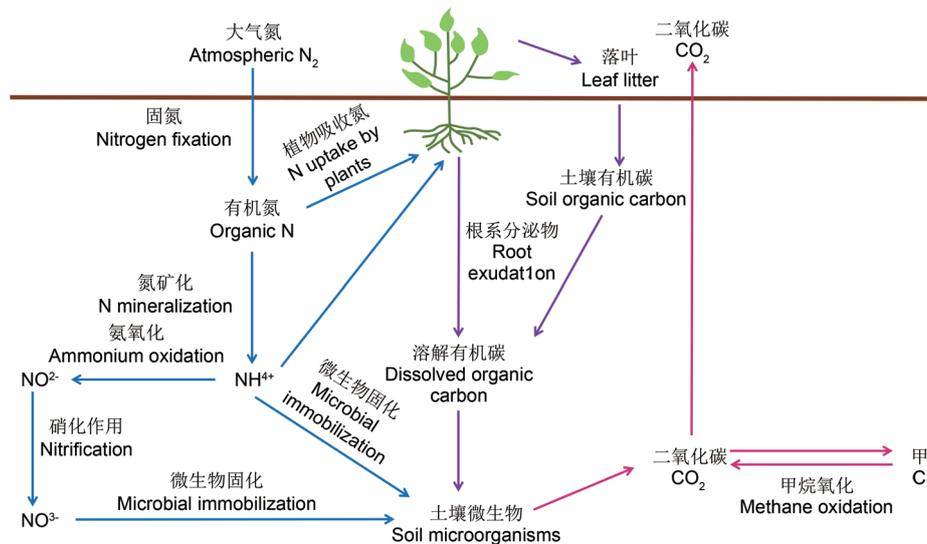


图1 微生物-土壤-植物之间的相互作用。

Fig. 1 The microorganism-soil-plant interaction.

效改善土壤的理化状态及其承载的生态系统。而加强对三者相互关系的研究及思考如何将其推广、应用于沙化治理是值得我们深入思考和探索的问题。此外，对于哪些的微生物对植物有促进作用及各种微生物是如何协同促进植物生长的及其机理也并未阐明，如果对应机理微生物得到阐明，可以根据其功能，根据生态环境的变化有目的、有计划地分批次添加，以实现修复土壤结构—增加养分—促进植物生长—恢复生态平衡的目的。

2 微生物固沙及与其他技术相结合的应用现状

2.1 微生物固沙技术应用现状

目前，微生物运用于沙化土壤修复的主要的方法是利用生物结皮。生物结皮是指由细菌、真菌、藻类、地衣、苔藓植物等孢子植物类群与土壤形成的有机复合体。生物结皮能够稳定土壤，从而减少风蚀和灰尘颗粒产量，也可以影响土壤温度，促进土壤碳和氮向生态系统的输入，并为植物的发芽和定植提供良好的条件。但由于大多数沙化地区降水量较少，而生物结皮中的生物活性会受到水分的严格限制，而且功能比较完善的生物结皮的形成据估计至少数十年时间，因此利用该方法对沙化土地的恢复是一个缓慢的过程。

目前研究和应用比较广泛的是利用蓝藻生物结皮以改善沙化土壤，但对其在沙化治理中的应用仍受到诸多限制。蓝藻是表层土壤中关键的微生物，它们在防止土壤侵蚀，碳、氮的固定及保水等方面发挥着重要的作用^[42-44]。形态复杂的丝状蓝藻通过增加有机物和分泌细胞外聚合物（EPS）来改善土壤团聚体的稳定性^[45]。蓝藻还可以在极端环境条件下生存，例如高温或低温，酸性或碱性环境，盐度，强辐射和干燥等。此外，蓝藻还具有提高矿物螯合能力，截留灰尘和固定养分的功能，这均有利于稳定、改善其生存的生态环境^[46]。在目前研究中，一般的做法是将实验室或在室外培养的蓝藻然后接种到松散土粒，随后可在土壤表面形成生物结皮。但有研究发现，生物结皮的类型和地理位置对于蓝藻的多样性有明显的影响，对于物种丰度却并无明显影响。因此，在人工接种生物

结皮的过程中，应进一步对相关机理进行深入的研究，以便在人工结皮物种选择等方面进行优化。另外沙化土壤所在地区的降雨量及土壤的理化性质包括土壤结构、养分及养分水平等均可影响到蓝藻的数量及种群的多样性。在腾格里沙漠地区进行的生物结皮对降水及水分在土壤中的分配影响的研究发现，无论是藻类还是藓类结皮，均会阻碍降水在土壤中的入渗，并造成水分在土壤中分布的浅层化，而这也造成浅根植物相对于深根植物在该地区更具有竞争力并逐渐占据优势^[47]。因此，在沙化土壤恢复过程中，如何将生物结皮与植被合理搭配及在不同阶段如何进行适度的人工干预仍需要深入的研究。

目前比较成熟的蓝藻培养方法是将接种物（例如蓝藻）置于纤维载体上，在温室条件下培养，即浮法纤维素组织法^[48]。但利用该方法生产的接种物数量有限，因此其实际应用效果尚有待检验。同时，引入菌株对当时环境的适应性及人为接种异源菌株的入侵物种风险等因素也是在实际应用中必须考虑的问题。针对浮法纤维素组织法生产接种物产量有限的问题，最近有研究报道了一种基于土壤基质雾灌溉（fog-irrigated soil substrate, FISS）的蓝藻生物结皮接种生产新方法^[49]。该方法利用超声雾生成器使半封闭的透明腔室充满雾气，不但接种物的产量远超浮法纤维素组织方法，而且可确保天然土壤基质饱和而不会被过度浇灌，同时仅需极少量的原料。但由于FISS采用的并不是完全无菌的环境，因此应定期采用显微镜观察以排除污染隐患。另外，虽然此方法需要更多的时间才能达到生物量的峰值，但其可以通过消除大量接种和监测具有动态变化动态的纤维素过滤器来抵消成本。因此，虽然FISS方法具有效率、便携性及自动化均较高等优点，此方法在实际应用中的效果还有待进一步的研究。

2.2 微生物与其他技术相结合的应用现状

虽然应用微生物治理沙化土地具有巨大潜力，但传统方法具有技术成熟及普及性高等优点，因此如何合理地将微生物治沙等方法与传统治沙方法进行有效结合，是一个非常值得探索的方向。

在现有的固沙技术中，草方格障碍（straw checkerboard barrier, SCB）在沙化治理中占据主导地位，SCB技术具有操作简单、成本低、见效快等优点，但其也有一定的局限性，

如沙地太松散,在强风情况下秸秆和植物被吹倒后会被流沙淹没,另外沙粒流动堆积在秸秆周围,可能导致植物因根系露出地表而死亡。而最近的微生物诱导碳酸盐沉淀技术(microbially induced carbonate precipitation, MICP)可弥补SCB的这些不足。该技术通过加速固沙、植被恢复和生态恢复的过程,可在沙化治理中取得良好的效果。MICP技术是基于高产脲酶菌(比如巴氏芽孢杆菌)的一系列生物化学反应,即吸附于微生物胞外聚合物的 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等阳离子与微生物代谢过程中产生的 CO_3^{2-} 形成碳酸钙晶体^[50]。这些碳酸钙晶体填充土颗粒之间的缝隙,增加土体的密实程度以及土颗粒之间的摩擦和粘结,提高土壤的聚合^[51]。MICP技术可在沙化土壤表面形成可有效抵抗风、水侵蚀的硬壳,这将有效保护植物的根部并大大降低流沙掩盖植物的危害,因此MICP可以有效弥补SCB的不足^[52]。但结合这两种技术对荒漠化进行治理目前仍处于实验研究阶段,其在实际中的效果还有待进一步的验证。

近年生物炭在沙化土壤修复中的应用也越来越广泛。生物炭由废生物质(木材、树叶、稻草或肥料等)经过热解而得,其具有提高有机质含量、提升沙化土壤涵养水分的能力、提高沙化土壤中的养分元素(如N、P、K等)、降低土壤的渗透阻力、增加植物生物量等作用,因此在沙化地区具有很大的应用潜力^[53-56]。最重要的是,有研究表明微生物如丛枝菌根真菌和生物炭联合施用可提高土壤养分和有机碳含量、增加了土壤团聚体,并直接影响土壤中细菌/真菌的群落结构,使其具有更高的网络连接度和更丰富的核心种类组成,进而对植物的生长和土壤特性产生积极影响^[57]。进一步的研究表明,由于细粒径的生物炭可提供更大的表面积和多孔的微观结构,增加了其与土壤基质的相互作用及微生物生长所需的养分,从而提高微生物的多样性^[58]。这可能会部分解决沙化地区养分匮乏的问题,也为以后治理沙化提供了新的思路。

除此之外,也有研究将蓝藻与土壤固定剂联合的方法应用于恢复沙化地区。在自然环境条件下,许多因素会破坏早期的蓝藻生物结皮。如雨滴会破坏土壤团聚体,导致土壤颗粒从蓝藻的生物结皮中脱离^[59]。此外,频繁的干扰会使生物结皮长期处于持续早期阶段,或者导致生物结皮从后期退化到早期。蓝藻与土壤固定化学物质的联合应用则可能在早期促进结皮及促进结皮进入新的演替阶段等方面发挥重要作用^[60]。现已有研究尝试将适合土壤稳定的无毒、环保材料与蓝藻一起使用,如用作土壤固定剂的Tacki-Spray™(TKS7)的主要成分生物多糖可增强土壤聚集,其作用类似于土壤中蓝藻分泌的EPS^[61]。此外,超吸收性聚合物(superabsorbent polymers, SAP)也可作为保水材料和营养补充剂应用于土壤。该研究的野外实验测试结果表明,将蓝藻与化学固沙剂结合使用可以在12个月内迅速发展出蓝藻结皮。在研究期间,接种后形成的蓝藻生物结皮的物理特性和生物学活性比较稳定。该研究也给我们在沙化治理上提供了更多的选择。

3 土壤微生物应用于沙化治理面临的问题

虽然微生物固沙有着广阔的应用前景,但土壤沙化地区大多降水匮乏,因此降雨量无法满足大多数生物对水的需求,而长期干旱和极端降水的环境也会对细菌、真菌群落的活动和结构产生一定的负面影响,可能会使微生物在沙化治理中的效

能受到影响^[62]。这是由于干旱对微生物的生理、丰度、群落组成及多样性造成影响。虽然水分缺乏是一个重要的不利因素,但某些微生物也有一系列来应对机制,但对于其机制的研究或者对其相关特性潜力的发挥仍是我们需要深入研究并解决的问题。因此可以通过研究相关机制,以及筛选、驯化、改造等手段,强化一些具有固氮、胞外多糖分泌或生物结皮能力微生物的抗旱生存能力,从而应对生物结皮中的生物活性会受到水分严格限制的问题,将更多的微生物资源引入沙化土壤的治理。另外,功能比较完善的生物结皮的形成需要的时间很长,如何提高生物结皮的形成速度也是一个亟待解决的问题。

沙化地区大部分都是降水量小于蒸发量,导致土壤中的盐度含量过高,而土壤中的高盐度也是影响微生物生存的一大原因。关于中国西北部古尔班通古特沙漠微生物群落的研究结果表明,微生物多样性随着盐度的增加而线性减少,这是由于土壤中盐的积累提升了细胞外渗透性,许多不能适应渗透应力的微生物可能会死亡或变得不活跃,从而减少微生物群落的多样性^[63]。但是某些微生物在高盐环境中也能很好地生长,它们通常采用两种策略来平衡细胞质的渗透势。一种策略是“盐适应”,这种策略经常被一些嗜盐菌所使用,如盐杆菌科、盐细菌等。另一种策略是“低盐入”,即在细胞内积累低分子量有机化合物(如氨基酸和碳水化合物),从而将盐从细胞中排除^[64]。相关研究表明这类细菌主要为嗜盐和耐盐类群中的蛋白细菌、放线杆菌、拟杆菌等^[65]。但是如何将这些微生物应用于沙化治理中还有待进一步的研究。

土壤沙化地区由于缺少植被的荫蔽及当地气候的影响,往往使微生物也处于强紫外线(ultraviolet, UV)的照射下。众所周知,UV辐射会对生物造成不可逆转的损害,而沙漠中常常都是极端干燥和强紫外线并存,例如在阿塔卡马沙漠区域,岩石表面基本没有微生物能生存,但是有研究发现在这些极端条件下,一毫米厚的岩屑就可以保护微生物免受紫外线的伤害^[66]。因此,在超干旱沙漠土壤中,光合生物通常将特定的岩石作为“避难所”,例如粗粒岩石(内岩屑)的孔隙空间和半透明矿物(如石英的腹表面),在这里,它们可避免受到UV的辐射,同时还能利用入射光进行光合作用,使它们可以抵御极端温度和干燥^[67]。因此,这就需要我们考虑在运用微生物治理沙化时要充分考虑UV对它们的损害,从而最大限度地保护土壤微生物免受紫外线的伤害,但在具体操作过程中应采用何种材料或者方法来实现仍是有待深入研究的问题。

土壤沙化地区与正常自然环境的生态系统不同,其特点是土壤养分的不断消耗,尤其是氮和磷,而养分对生物的生长至关重要^[68]。例如有研究表明,在黄土高原北部干旱地区,植物根系中的微生物营养代谢受到氮和磷的共同限制^[69]。而在自然环境中大多数微生物对植物生长发育来说是有利的,但是在养分缺乏的情况下也会与根争夺养分,不利于植物的生长^[70]。同时沙漠环境中的土壤十分缺水,这样也会限制土壤养分的运输和利用,加剧微环境中植物与微生物之间的养分竞争^[71]。因此如何使应用于治理沙漠的微生物获取足够的养分以及如何平衡植物-微生物之间对养分的利用从而使植物-微生物在沙漠中更好地生长也是还未解决的问题。在干旱地区,土壤可用养分很容易被土壤颗粒和离子固定,例如,土壤磷作为不溶性物质与钙和镁很相近,因此,通过异养微生物的胞外酶分解有机化合物是营养供应的关键过程,而微生物营养代谢的过程可以同时向地上植物提供能量和营养。因此,了解微生物群落结构与营养代谢之间的关系,可以从根本上洞

察微生物群落和生态系统功能的这些反馈模式。

4 展望

总之,土壤微生物在沙化地区土壤生态恢复过程中发挥着重要的作用,包括对土壤理化性质、植物生长发育及沙化土壤与植物的良性循环的积极影响。目前,微生物应用于沙化治理最常见的就是蓝藻生物结皮,并且最新有报道了基于土壤基质雾灌溉的蓝藻生物结皮接种的新方法,为原始蓝藻生产方法导致的接种数量有限的问题提供了新的解决途径。在以往的研究中, MICP技术主要应用在岩土工程中以此来加固土体,而将其应用于沙化治理中后也发现其存在良好的治理效果,并且可弥补SCB技术的缺陷。另外,沙化地区的养分极度匮乏,而微生物与生物炭的联合施用对提高土壤养分、增加土壤团聚体和有机碳含量等具有积极作用,未来可考虑更多地将生物炭应用于沙化治理当中。而针对自然环境中生物结皮易被破坏的问题,现有将土壤固定剂与蓝藻联合施用到沙化土壤中,从而增强土壤的固定能力和保水能力。

当前认为,微生物应用于实际当中最大的阻碍就是不同环境因素的影响,如降水匮乏、高盐度、强紫外线等,而有研究发现针对不同的环境状况,仍有微生物选择特定的方式来避免这些因素的伤害,但如何将这些微生物应用到沙化治理

中还有待进一步研究。另外在沙化地区,由于养分的不断消耗,会导致植物与微生物争夺养分,因此如何平衡植物-微生物之间对养分的利用也是一个值得深入考虑的问题。

目前可用于沙化治理的微生物种类仍然很有限,仍需要进一步的筛选、研究,并基于它们的特性和应用的环境条件下加以组合以发挥其最佳效果。因此,无论是对功能性土壤微生物的筛选建库,还是对这些微生物在不同环境条件下与不同的植物配合情况下的特性及表现都需要进一步深入且系统的研究。而这些相关研究不应局限于现有的研究数据或者研究结果,而应该利用多组学技术(宏基因组、泛基因组、转录组、代谢组等),采用大数据分析手段对海量的数据进行分析并对具有潜力的微生物进行预测,探讨在群落水平上如何搭配最佳组合以应对不同的土壤肥力、水分、营养等具体环境。

目前虽然将微生物与新材料或者传统固沙技术相结合是研究和应用的新趋势,但微生物与这些技术或者材料的联合应用目前还处于探索阶段,因为某些情况下一些材料如活性炭等在与微生物共同修复重金属污染土壤的过程中出现了减效的情况,这可能与这些材料吸附了微生物从而在降低自身有效表面积的同时也降低了微生物的活性有关,因此新材料与微生物如何在沙化治理过程中实现增效仍然是有待解决的一个难题,但这种联合治理的思路在沙化治理应用中的潜力仍然非常巨大。

参考文献 [References]

- Haichar FEZ, Santaella C, Heulin T, Achouak W. Root exudates mediated interactions belowground [J]. *Soil Biol Biochem*, 2014, **77** (31): 69-80
- Jacoby R, Peukert M, Succurro A, Koprivova A, Kopriva S. The role of soil microorganisms in plant mineral nutrition-current knowledge and future directions [J]. *Front Plant Sci*, 2017, **8** (6): 1617-1622
- Flemming H-C, Wingender J, Szewzyk U, Steinberg P, Rice S, Kjelleberg S. Biofilms: an emergent form of bacterial life [J]. *Nat Rev Microbiol*, 2016, **14** (1): 563-575
- Tang J, Mo YH, Zhang JY, Zhang RD. Influence of biological aggregating agents associated with microbial population on soil aggregate stability [J]. *Appl Soil Ecol*, 2011, **47** (3): 153-159
- Daynes CN, Zhang N, Saleeba JA, McGee PA. Soil aggregates formed in vitro by saprotrophic Trichocomaceae have transient water-stability [J]. *Soil Biol Biochem*, 2012, **48** (1): 151-161
- Zhang LX, Duan YX, Wang B, Wang WF, Li XJ, Liu JJ. Characteristics of soil microorganisms and soil nutrients in different sand-fixation shrub plantations in Kubuqi Desert, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2017, **28** (12): 3871-3880
- Kong C-H, Xuan TD, Khanh TD, Tran H-D, Trung NT. Allelochemicals and signaling chemicals in plants [J]. *Molecules*, 2019, **24** (15): 27-37
- Turner TR, James EK, Poole PS. The plant microbiome [J]. *Genome Biol*, 2013, **14** (6): 209-216
- Ellouze W, Esmaili Taheri A, Bainard LD, Yang C, Bazghaleh N, Navarro-Borrell A, Hanson K, Hamel C. Soil fungal resources in annual cropping systems and their potential for management [J]. *Biomed Res Int*, 2014, **24** (3): 524-531
- Schnepf A, Jones D, Roose T. Modelling nutrient uptake by individual hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi: temporal and spatial scales for an experimental design [J]. *Bull Math Biol*, 2011, **73** (2): 175-200
- Naseem H, Ahsan M, Shahid MA, Khan N. Exopolysaccharides producing rhizobacteria and their role in plant growth and drought tolerance [J]. *J Basic Microbiol*, 2018, **58** (12): 1009-1022
- Glick B R, Liu C, Ghosh S, Dumbroff EB. Early development of canola seedlings in the presence of the plant growth-promoting rhizobacterium *Pseudomonas putida* GR12-2 [J]. *Soil Biol Biochem*, 1997, **29** (8): 1233-1239
- Fuentes A, Herrera H, Charles TC, Arriagada C. Fungal and bacterial microbiome associated with the rhizosphere of native plants from the Atacama Desert [J]. *Microorganisms*, 2020, **8** (2): 209-216
- Kuzyakov Y, Xu X. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance [J]. *New Phytol*, 2013, **198** (3): 656-669
- Lozano YM, Hortal S, Armas C, Pugnaire FI. Interactions among soil, plants, and microorganisms drive secondary succession in a dry environment [J]. *Soil Biol Biochem*, 2014, **78** (2): 298-306
- Acosta-Martínez V, Dowd SE, Sun Y, Wester D, Allen V. Pyrosequencing analysis for characterization of soil bacterial populations as affected by an integrated livestock-cotton production system [J]. *Appl Soil Ecol*, 2010, **45** (1): 13-25
- Wang C, Guo X, Deng H, Dong D, Tu Q, Wu W. New insights into the structure and dynamics of actinomycetal community during manure composting [J]. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2014, **98** (7): 3327-3337

- 18 Festa S, Coppotelli BM, Morelli IS. Bacterial diversity and functional interactions between bacterial strains from a phenanthrene-degrading consortium obtained from a chronically contaminated-soil [J]. *Int Biodeter Biodegr*, 2013, **85** (5): 42-51
- 19 秦海滨, 张志斌, 贺超兴. 丛枝菌根真菌提高黄瓜幼苗抗立枯病作用研究[J]. 华北农学报, 2014, **29** (S1): 98-102 [Qin HB, Zhang ZB, He CX. Study of tolerance effects on blight of cucumber seedlings induced by arbuscular mycorrhizal fungi [J]. *Acta Agric Boreali-Sin*, 2014, **29** (S1): 98-102]
- 20 黄京华, 孙晨瑜. 浅析丛枝菌根共生的生态学意义[J]. 中南民族大学学报(自然科学报), 2018, **37** (4): 49-54 [Huang JH, Sun CY. Ecological significance of arbuscular mycorrhizal symbiosis [J]. *J SC Univ Nat (Nat Sci Ed)*, 2018, **37** (4): 49-54]
- 21 Esitken A, Yildiz HE, Ercisli S, Figen Donmez M, Turan M, Gunes A. Effects of plant growth promoting bacteria (PGPB) on yield, growth and nutrient contents of organically grown strawberry [J]. *Sci Horticult*, 2010, **124** (1): 62-66
- 22 肖密. 哈茨木霉 T2-16 对西瓜枯萎病防治效果及机理初探[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2015 [Xiao M. Effect and mechanism of *Trichoderma* inducing watermelon to resistance *Fusarium* wilt [D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2015]
- 23 Kumar KV, Srivastava S, Singh N, Behl HM. Role of metal resistant plant growth promoting bacteria in ameliorating fly ash to the growth of *Brassica juncea* [J]. *J Hazard Mater*, 2009, **170** (1): 51-57
- 24 He CQ, Tan GE, Liang X, Du W, Chen YL, Zhi GY, Zhu Y. Effect of Zn-tolerant bacterial strains on growth and Zn accumulation in *Orychophragmus violaceus* [J]. *Appl Soil Ecol*, 2010, **44** (1): 1-5
- 25 Kersters K, De Vos P, Gillis M, Swings J, Vandamme P, Stackebrandt. Introduction to the *Proteobacteria* [D]. New York : Springer, 2006
- 26 Hirel B. Towards a better understanding of the genetic and physiological basis for nitrogen use efficiency in maize [J]. *Plant Physiol*, 2001, **125** (11): 1258-1270
- 27 Dimkpa CO, Merten D, Svatoš A, Büchel G, Kothea E. Metal-induced oxidative stress impacting plant growth in contaminated soil is alleviated by microbial siderophores [J]. *Soil Biol Biochem*, 2009, **41** (1): 154-162
- 28 薛磊. 棉花黄萎病生防链霉菌的抗病促生作用及其机制研究[D]. 西安: 西北农林科技大学, 2013 [Xue L. Studies on mechanisms of disease resistance and growth promoting effect of biocontrol streptomycetes on verticillium wilt of cotton [D]. Xi'an: Northwest A&F University, 2013]
- 29 Dimkpa CO, Merten D, Svatoš A, Büchel G, Kothe E. Siderophores mediate reduced and increased uptake of cadmium by *Streptomyces tendae* F4 and sunflower (*Helianthus annuus*), respectively [J]. *J Appl Microbiol*, 2009, **107** (5): 1687-1696
- 30 Xue L, Xue Q, Chen Q, Lin C, Shen G, Zhao J. Isolation and evaluation of rhizosphere actinomycetes with potential application for biocontrol of *Verticillium* wilt of cotton [J]. *Crop Prot*, 2013, **43** (4): 231-240
- 31 崔晓双, 王伟, 张如, 张瑞福. 基于根际营养竞争的植物根际促生菌的筛选及促生效应研究[J]. 南京农业大学学报, 2015, **38** (6): 958-966 [Cui XS, Wang W, Zhang R, Zhang RF. Screening of plant growth-promoting rhizobacteria based on rhizosphere nutrition competitiveness and investigation of their promoting effects [J]. *J Nanjing Agric Univ*, 2015, **38** (6): 958-966]
- 32 Aslantaş R, Çakmakçı R, Şahin F. Effect of plant growth promoting rhizobacteria on young apple tree growth and fruit yield under orchard conditions [J]. *Sci Horticult*, 2007, **111** (4): 371-377
- 33 Lugtenberg B, Kamilova F. Plant-growth-promoting rhizobacteria [J]. *Annu Rev Microbiol*, 2009, **63** (1): 541-556
- 34 Zaidi A, Khan MS, Amil M. Interactive effect of rhizotrophic microorganisms on yield and nutrient uptake of chickpea (*Cicer arietinum* L.) [J]. *Eur J Agron*, 2003, **19** (1): 15-21
- 35 Ma Y, Prasad MNV, Rajkumar M, Freitas H. Plant growth promoting rhizobacteria and endophytes accelerate phytoremediation of metalliferous soils [J]. *Biotechnol Adv*, 2011, **29** (2): 248-258
- 36 Wu SC, Cheung KC, Luo YM, Wong MH. Effects of inoculation of plant growth-promoting rhizobacteria on metal uptake by *Brassica juncea* [J]. *Environ Pollut*, 2006, **140** (1): 124-135
- 37 Dell'amico E, Cavalca L, Andreoni V. Improvement of *Brassica napus* growth under cadmium stress by cadmium-resistant rhizobacteria [J]. *Soil Biol Biochem*, 2008, **40** (1): 74-84
- 38 Zaidi S, Usmani S, Singh BR, Musarrat J. Significance of *Bacillus subtilis* strain SJ-101 as a bioinoculant for concurrent plant growth promotion and nickel accumulation in *Brassica juncea* [J]. *Chemosphere*, 2006, **64** (6): 991-997
- 39 He LY, Zhang YF, Ma HY, Su LN, Chen ZJ, Wang QY, Qian M, Sheng XF. Characterization of copper-resistant bacteria and assessment of bacterial communities in rhizosphere soils of copper-tolerant plants [J]. *Appl Soil Ecol*, 2010, **44** (1): 49-55
- 40 Vivas A, Biró B, Ruíz-Lozano JM, Barea JM, Azcón R. Two bacterial strains isolated from a Zn-polluted soil enhance plant growth and mycorrhizal efficiency under Zn-toxicity [J]. *Chemosphere*, 2006, **62** (9): 1523-1533
- 41 Chen H, Cutright T. Preliminary evaluation of microbially mediated precipitation of cadmium, chromium, and nickel by rhizosphere consortium [J]. *J Environ Eng*, 2003, **129** (6): 567-589
- 42 Strauss SL, Day TA, Garcia-Pichel F. Nitrogen cycling in desert biological soil crusts across biogeographic regions in the southwestern United States [J]. *Biogeochemistry*, 2012, **108** (1): 171-182
- 43 Chamizo S, Cantón Y, Rodríguez-Caballero E, Domingo F. Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems [J]. *Ecohydrology*, 2016, **9** (7): 1208-1221
- 44 Rossi F, Potrafka RM, Pichel FG, Philippis RD. The role of the exopolysaccharides in enhancing hydraulic conductivity of biological soil crusts [J]. *Soil Biol Biochem*, 2012, **46** (1): 33-40
- 45 Malam Issa O, Le Bissonnais Y, Défarge C, Trichetb J. Role of a cyanobacterial cover on structural stability of sandy soils in the Sahelian part of western Niger [J]. *Geoderma*, 2001, **101** (3): 15-30
- 46 Mager DM, Thomas AD. Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: a review of their role in dryland soil processes [J]. *J Arid Environ*, 2011, **75** (2): 91-97
- 47 Liu Y, Xing Z, Yang H. Effect of biological soil crusts on microbial activity in soils of the Tengger Desert (China) [J]. *J Arid Environ*, 2017, **144** (22): 201-211
- 48 Giraldo-Silva A, Nelson C, Barger NN, Garcia - Pichel F. Nursing biocrusts: isolation, cultivation, and fitness test of indigenous cyanobacteria [J]. *Restor Ecol*, 2019, **27** (4): 793-803
- 49 Nelson C, Giraldo-Silva A, Garcia-Pichel F. A fog-irrigated soil substrate system unifies and optimizes cyanobacterial biocrust inoculum production [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2020, **86** (13): 153-164
- 50 Gomez MG, Martinez BC, Dejong JT, Hunt CE, Devlaming LA,

- Major DW, Dworatzek SM. Field-scale bio-cementation tests to improve sands [J]. *Ground Improv*, 2015, **168** (3): 206-216
- 51 Wang Z, Zhang N, Ding J, Lu C, Jin Y. Experimental study on wind erosion resistance and strength of sands treated with microbial-induced calcium carbonate precipitation [J]. *Adv Mater Sci Eng*, 2018, **13** (2): 346-338
- 52 Li S, Li C, Yao D, Wang S. Feasibility of microbially induced carbonate precipitation and straw checkerboard barriers on desertification control and ecological restoration [J]. *Ecol Eng*, 2020, **152** (5): 105-113
- 53 Yuan P, Wang J, Pan Y, Shen B, Wu C. Review of biochar for the management of contaminated soil: preparation, application and prospect [J]. *Sci Total Environ*, 2019, **659** (6): 473-490
- 54 孙宁川, 唐光木, 刘会芳, 秦蓓, 王雅琴, 朱拥军, 徐万里. 生物炭对风沙土理化性质及玉米生长的影响[J]. *西北农业学报*, 2016, **25** (2): 209-214 [Sun LC, Tang GM, Liu HF, Qin B, Wang YQ, Zhu YJ, Xu WL. Effects of biochar's application on physicochemical properties of aeolian sandy soil and growth of maize [J]. *Acta Agric Bor-occid Sin*, 2016, **25** (2): 209-214]
- 55 武梦娟, 王桂君, 许振文, 张文翔. 生物炭对沙化土壤理化性质及绿豆幼苗生长的影响[J]. *生物学杂志*, 2017, **34** (2): 63-67 [Wu MJ, Wang GJ, Xu ZW, Zhang WX. The impact of biochar on mung bean growth and soil physicochemical properties of sandy soil [J]. *J Biol*, 2017, **34** (2): 63-67]
- 56 Ahmed F, Arthur E, Liu H, Andersen MN. New rootsnap sensor reveals the ameliorating effect of biochar on in situ root growth dynamics of maize in sandy soil [J]. *Front Plant Sci*, 2020, **11** (3): 949-956
- 57 Zhang ZC, Yang JY, Hao BH, Hao LJ, Luo JQ, Li X, Diao FW, Zhang JX, Guo W. Potential of arbuscular mycorrhizal fungi, biochar, and combined amendment on sandy soil improvement driven by microbial community [J]. *Chin J Envir Sci*, 2021, **42** (4): 2066-2079
- 58 Sarfraz R, Yang WH, Wang SS, Zhou BQ, Xing SH. Short term effects of biochar with different particle sizes on phosphorous availability and microbial communities [J]. *Chemosphere*, 2020, **256** (2): 126-132
- 59 Warren SD. *Biological Soil Crusts and Hydrology in North American Deserts* [M]. Berlin: Springer, 2003
- 60 Park CH, Li XR, Zhao Y, Jia RL, Hur JS. Rapid development of cyanobacterial crust in the field for combating desertification [J]. *PLOS ONE*, 2017, **12** (6): 179-193
- 61 Park CH, Li XR, Zhao Y, Jia RL, Hur JS. Combined application of cyanobacteria with soil fixing chemicals for rapid induction of biological soil crust formation [J]. *Arid Land Res Manag*, 2017, **31** (1): 81-93
- 62 Siebielec S, Siebielec G, Klimkowicz-Pawlas A, Gałazka A, Grządziel J, Stuczyński T. Impact of water stress on microbial community and activity in sandy and loamy soils [J]. *Agronomy*, 2020, **10** (9): 1429
- 63 Rath KM, Rousk J. Salt effects on the soil microbial decomposer community and their role in organic carbon cycling: a review [J]. *Soil Biol Biochem*, 2015, **81** (3): 108-123
- 64 Oren A. Thermodynamic limits to microbial life at high salt concentrations [J]. *Environ Microbiol*, 2011, **13** (8): 1908-1923
- 65 Ahmed V, Verma MK, Gupta S, Mandhan V, Chauhan NS. Metagenomic profiling of soil microbes to mine salt stress tolerance genes [J]. *Front Microbiol*, 2018, **9** (1): 159-159
- 66 Wierzechos J, Diruggiero J, Vitek P, Artieda O, Souza-Egipsy V, Škaloud P, Tisza M, Davila AF, Vilchez C, Garbayo I, Ascaso C. Adaptation strategies of endolithic chlorophototrophs to survive the hyperarid and extreme solar radiation environment of the Atacama Desert [J]. *Front Microbiol*, 2015, **6** (5): 934-934
- 67 Wierzechos J, De Los Ríos A, Ascaso C. Microorganisms in desert rocks: the edge of life on Earth [J]. *Int Microbiol*, 2012, **15** (4): 173-183
- 68 Craine JM, Jackson RD. Plant nitrogen and phosphorus limitation in 98 North American grassland soils [J]. *Plant Soil*, 2010, **334** (1): 73-84
- 69 Cui Y, Fang L, Guo X, Wang X, Zhang Y, Li P, Zhang X. Ecoenzymatic stoichiometry and microbial nutrient limitation in rhizosphere soil in the arid area of the northern Loess Plateau, China [J]. *Soil Biol Biochem*, 2018, **116** (3): 11-21
- 70 Sinsabaugh RL, Follstad Shah JJ. Ecoenzymatic stoichiometry of recalcitrant organic matter decomposition: the growth rate hypothesis in reverse [J]. *Biogeochemistry*, 2011, **102** (1): 31-43
- 71 Ouyang SN, Tian YQ, Liu QY, Zhang L, Wang RX, Xu XL. Nitrogen competition between three dominant plant species and microbes in a temperate grassland [J]. *Plant Soil*, 2016, **408** (1): 121-132