

两类典型荒漠生物结皮覆盖土壤碳通量 月变化特征及其影响因子

韦应欣^{1,2}, 周利军³, 卜崇峰^{1,2}, 骆 汉^{1,2}, 鞠孟辰¹,
王 春¹, 李亚红¹, 郭 琦¹, 李炳垠⁴

(1.西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2.中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100;
3.长江水利委员会 长江流域水土保持监测中心站, 武汉 430010; 4.黄河水利委员会 黄河上中游管理局, 西安 710021)

摘 要:为明确荒漠生态系统生物结皮覆盖土壤碳通量的月变化特征及其关键影响因子,以裸沙作为对照,原位动态(生长期,6—11月)观测毛乌素沙地藓结皮(M)、藻结皮(AL)覆盖土壤的呼吸速率(DR)和净碳通量(NCF),并计算得到光合速率(Pn),同步记录相应环境指标数据。结果表明:(1)两类结皮 DR 与 Pn 均先升后降,DR 在 8 月达峰值[M,AL 分别为 1.96,1.66 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],Pn 在 9 月达峰值[M,AL 分别为 2.75,1.39 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$];NCF 先升后降再升,7 月达峰值[M,AL 分别为 1.38,1.43 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],9 月达谷值[M,AL 分别为 -1.24, -0.18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]。(2)2.5,10 cm 土壤温度与 2.5 cm 土壤含水量是藓结皮覆盖土壤碳通量关键影响因子,2.5,10 cm 土壤温度、光照强度、近地表空气湿度是影响藻结皮覆盖土壤碳通量的关键影响因子。(3)藓结皮净碳固定土壤水分阈值(8.9%)低于藻结皮(11.4%),温度阈值(13.5℃)高于藻结皮(7.3℃)。以上结果表明,藓结皮与藻结皮覆盖土壤碳通量的月变化相似,但关键影响因子不同,在未来气候变化引起的增温减雨的背景下,藻结皮碳损失风险高于藓结皮。

关键词:毛乌素沙地; 藓结皮; 藻结皮; 土壤碳通量; 月变化特征; 环境因子

中图分类号:S154.3

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2021)06-0153-09

Monthly Variation Characteristics and Key Influencing Factors of Carbon Fluxes in Two Typical Desert Crusts

WEI Yingxin^{1,2}, ZHOU Lijun³, BU Chongfeng^{1,2}, LUO Han^{1,2},
JU Mengchen¹, WANG Chun¹, LI Yahong¹, GUO Qi¹, LI Bingyin⁴

(1.Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2.Institute of Soil and Water Conservation, CAS & MWR, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3.Central Station of
Soil and Water Conservation Monitoring in the Yangtze River Basin, Changjiang Water Resources Commission, Wuhan
430010, China; 4.Upper and Middle Yellow River Bureau, Yellow River Conservancy Commission, Xi'an 710021, China)

Abstract:In order to clarify the characteristics of monthly changes in carbon fluxes of soil covered with biological crust in desert ecosystem and its key influencing factors, the respiration rates (DR) and net carbon fluxes (NCF) of soils covered with moss crust (M), algal crust (AL) and bare land set as the control were observed in situ dynamically (during the growing period, June–November) in Mu Us Sandy Land, and the photosynthetic rate (Pn) was calculated. The corresponding environmental index data were recorded simultaneously. The results showed that: (1) DR and Pn of both types of crusts first increased and then decreased, with DR peaking in August [$1.96, 1.66 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for M and AL, respectively]; and with Pn peaking in September [$2.75, 1.39 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for M and AL, respectively]; NCF first increased, then decreased and increased later, with peaking in July [$1.38, 1.43 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for M and AL, respectively], and reached a trough value in September [$-1.24, -0.18 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ for M and AL, respectively]; (2) temperatures of

收稿日期:2020-11-14

修回日期:2020-12-02

资助项目:国家重点研发国际合作项目(2016YFE0203400-05);国家自然科学基金面上项目(41971131);国家重点研发计划项目(2017YFC0504703);杨凌示范区产学研用协同创新重大项目(2017CXY-08)

第一作者:韦应欣(1994—),男,甘肃白银人,硕士研究生,研究方向为生物结皮及风蚀防治。E-mail:1527815148@qq.com

通信作者:骆汉(1985—),男,山东淄博人,博士,副研究员,主要从事土壤侵蚀与水土保持研究。E-mail:hanl@ms.iswc.ac.cn

soil depths of 2 cm, 5 cm and 10 cm and soil water contents of soil depths of 2 cm and 5 cm were the key influencing factors on moss crust cover soil carbon flux, temperatures of soil depths of 2 cm, 5 cm and 10 cm, light intensity and near-surface air humidity were the key influencing factors on algal crust cover soil carbon flux; (3) the soil moisture threshold of net carbon fixation by moss crust (8.9%) was lower than that of algal crust (11.4%), and the temperature threshold (13.5°C) was higher than that of algal crust (7.3°C). The above results indicated that the monthly changes of carbon fluxes of soils covered by moss crust and algal crust were similar, but the key influencing factors were different, and the risk of carbon loss in algal crust was higher than that in moss crust in the context of warming and rainfall reduction caused by future climate change.

Keywords: Mu Us Sandy Land; moss crust; algal crust; soil carbon flux; monthly variation characteristics; environmental factors

生物土壤结皮(Biological Soil Crust, BSC, 简称生物结皮)是由光合自养型的蓝藻、绿藻、地衣、苔藓类植物和异养型的真菌、细菌、古细菌等生物群落,通过菌丝体、假根和分泌物等与表层土壤颗粒胶结而成的复合体,结皮类型以藓结皮和藻结皮为主,藓结皮是以苔藓类植物为优势组成的生物结皮,通常呈绿色、金黄色、棕色或黑色,藻结皮是以蓝藻、绿藻为优势组成的生物结皮,通常比周围土壤的颜色黑,覆盖了旱区约 40% 的地表面积^[1]。生物结皮作为具有光合活性的土壤—大气系统界面层,在光照条件下,固定大气中的 CO₂,其光合固定的碳是旱地碳输入的重要来源^[2],同时,也能通过其自身所包含的有机成分与生命体的呼吸作用向大气中释放 CO₂^[3]。因此,生物结皮是影响干旱与半旱区生态系统碳循环过程的重要因素^[4-5]。

在干旱半干旱区生态系统中,水分是主要的调控和限制因子,能够直接影响生物结皮的生理活性^[6-8]。旱地土壤表面湿润时间的长短决定了生物结皮覆盖土壤的碳源—汇效应^[6]。此外,生物土壤结皮存在净碳固定的“水分阈值”,低于阈值时出现碳损失,较好的水分条件有利于生物结皮的光合固碳过程^[8]。水分充足条件下,温度是影响生物结皮覆盖土壤碳通量的关键因子^[9]。高温条件下生物结皮的呼吸活性强于光合活性,使其 CO₂ 排放量增加,净碳吸收量减少,低温条件下则相反^[7,9]。此外,温度可以通过影响结皮层含水量与湿润周期间接影响生物结皮的光合、呼吸过程^[6,9-13],高温会增加结皮层水分蒸发,缩短其代谢活动时长,从而减少净碳输入量^[13-14]。根据气候变化情景预测,未来世界上大多数地区的气温将升高,导致降水模式发生变化,干旱期延长^[15-16],可能使生物结皮在未来 65 a 内覆盖面积减少 25%~40%^[17],气候变暖与生物结皮覆盖度下降的协同作用将削弱旱地吸收大气 CO₂ 的能力,在中长期内减少土壤碳储量^[18]。因此量化生物结皮覆盖土壤碳通

量对大气、土壤温度与湿度等环境因子的响应,对于预测旱地生态系统碳储量的变化以及了解全球碳循环和平衡的意义至关重要^[19]。

当前国内外关于生物结皮覆盖土壤碳通量的研究主要集中于极地和苔原地区、美国西南部莫哈维沙漠、科罗拉多高原、以色列内盖夫沙漠和我国的古尔班通古特沙漠、腾格里沙漠、黄土高原等地区^[3,20]。这些地区的研究对生物结皮覆盖土壤碳通量的影响因素探讨不足^[21],且多集中于室内模拟研究,原位观测数据仍然较少^[11],不同类型生物结皮覆盖土壤碳通量研究还很匮乏^[11],多数研究只关注生物结皮覆盖土壤碳损失或碳固定的某一方面^[2,20-21],很少综合考虑多种环境因素对生物结皮覆盖土壤碳通量的影响,并探讨区域气候变化和土地利用方式对生物结皮覆盖土壤碳通量的影响。这些问题极大地限制了旱区土壤碳交换的估算,及未来气候变化对土壤与大气碳交换影响的预测^[22]。毛乌素沙地位于我国农牧交错区,农业、畜牧业发达、盛产石油、煤炭等资源,是生态恢复及评价实践研究的重点区域。然而该区目前还没有生物结皮覆盖土壤碳通量月动态变化及其驱动因子的研究。鉴于此,我们选择毛乌素沙地中处于生长季(6—11月,水、温因子变化剧烈)的藓结皮、藻结皮,进行两类生物结皮覆盖土壤的呼吸速率(DR)、净碳通量(NCF)、光合速率(Pn)以及土壤温度、含水量、光照强度等相关环境因子的动态检测,以了解荒漠生态系统中藓结皮、藻结皮的碳通量月变化特征及其与环境因子的关系,探讨气候变化对两类生物土壤结皮覆盖下碳通量的潜在影响,为该区生物土壤结皮的碳交换研究提供参考资料。

1 研究区概况

研究区地处内蒙古自治区鄂托克前旗敖勒召其镇(东经 107°50′40.51″,北纬 38°05′53.39″),海拔 1 344 m,属于毛乌素沙地西南部。该区气候干旱少雨,风大沙多,

日照充足,属中温带温暖型干旱、半干旱大陆性气候。年均气温 7.1℃,最低月平均气温-10.2℃,最高月平均气温 22.4℃。降水年际变率大,时空分布不均匀。年平均降水量 265 mm,主要集中在 6—9 月,占全年降雨量的 70%,年均蒸发量 2 514.8 mm。样地位于固定沙丘顶部,样地内土壤类型为风沙土,植被种类较少,主要为沙蒿 (*Artemisia ordosica*)、沙柳 (*Salix cheilophila* Schneid),藓、藻两类结皮发育良好,分布广泛^[23]。

2 方法与数据

2.1 研究方法

2.1.1 试验设计 选取植被灌丛间发育较的藓结皮、藻结皮(两类结皮的覆盖度接近 100%,远离植被冠层及其根系,距离植株 2.5 m 左右(图 1A—B)作为

研究对象。在鄂托克前旗境内,为两类结皮各选取 1 处地势平坦、生境条件相似的样地(30 m×30 m)。在样地内生物结皮发育状况相近、不受植被影响的地点设置 3 个 2 m×2 m 的样方作为重复,共 6 个样方,调查样方内生物结皮生长状况及其下伏土壤理化性质(表 1)。为降低生物结皮发育状况差异以及样方周围植被的干扰,试验前 1 月(2016 年 5 月初)移除样方内除生物土壤结皮外其他植物,放置时先将生物土壤结皮润湿,然后在每个样方中心垂直嵌入 1 个 PVC 环(不透光,高 10 cm,直径 15 cm,图 1A)和 1 个有机玻璃环(透光率>99%,高 10 cm,直径 15 cm,图 1B),PVC 环和有机玻璃环插入深度为 6 cm,插入时保证环内结皮完整,以利于扰动土壤尽快恢复,降低测定误差。表 1 为调查样方内的各项基本指标。

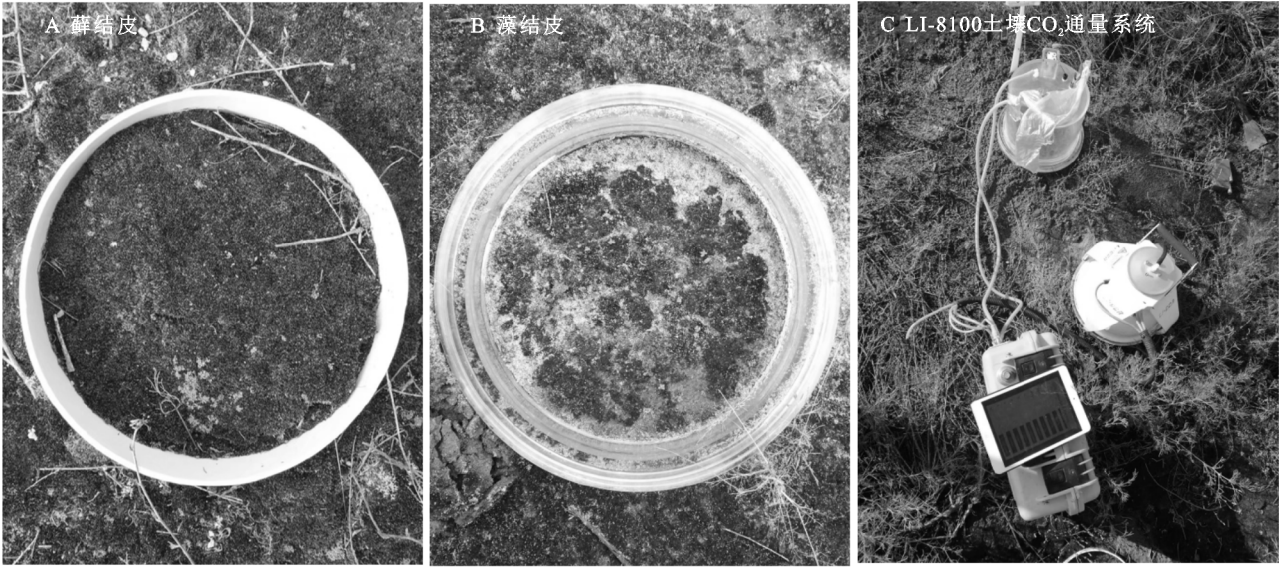


图 1 土壤碳通量观测样点

表 1 样点生物土壤结皮发育状况及下伏土壤理化性质

类型	结皮 盖度/%	结皮 厚度/mm	土壤容重/ (g·cm ⁻³)	孔隙度/%	电导率/ (mS·cm ⁻¹)	pH 值	有机质/ (g·kg ⁻¹)
M	88.3±2.89	12.7±1.07	1.52±0.03	42.6±0.01	0.04±0.00	8.68±0.27	5.14±0.54
AL	76.7±7.60	8.91±0.76	1.55±0.02	38.1±0.04	0.04±0.01	8.72±0.19	4.46±0.60

注:M 表示藓结皮,AL 表示藻结皮,表中数值均用平均值±标准差表示,下表同。

2.1.2 指标观测 试验开展于 2016 年 6—11 月,为两类生物结皮的生长期,采用 LI-8100 自动土壤 CO₂ 通量系统(LICOR, Lincoln, Nebraska, USA,图 1C)连接便携式测量室 8100-103 和有机玻璃气室 LI-104 测定 BSC 土壤 CO₂ 通量^[24]。在 PVC 环内,用 LI-8100 系统连接便携式测量室 8100-103(气室使用金属材质,闭合时,密闭遮光,在黑暗条件下测定生物结皮层呼吸作用和下覆土壤呼吸作用总和,图 1C)测定两类生物结皮覆盖土壤呼吸速率(DR);在有机玻璃环内,用 LI-8100 系统连接有机玻璃气室 LI-104

(气室采用有机玻璃制成,透光率>99%,在光照条件下测定生物结皮层光合作用、呼吸作用以及下伏土壤的呼吸作用总和,图 1C)测定两类生物结皮覆盖土壤净碳通量(NCF)。每月选取晴朗的天气(测定 3 d 前无降雨事件),观测时间为 7:00—19:00,观测频次为每 2 h 一次,每次观测 3 min,包括测量时长 90 s,测量前与测量后气体平衡时间各 45 s,测定前,去除处理样方中的杂草,以降低测定误差。

两类生物土壤结皮的光合速率(Pn)计算公式为^[3]:

Pn=DR-NCF

式中:DR 为土壤呼吸速率;NCF 为净碳通量。Pn 为正且光合速率越高,表示结皮的光合速率越高,碳吸收能力越强。

同时,用数字式地温计(MannixTM,USA)测定土壤 2,5,10 cm 处的土壤温度(ST);用 TDR(TRI-MEPICO32)测定土壤 2,5,10 cm 处的土壤含水量(SWC);用数字式温湿度计(GM1361)测定近地表空气温度(AT)和空气湿度(AM);用数显照度计(TES1339)测定光照强度(Li)。

2.2 数据处理

消除光照强度变化对藓结皮与藻结皮光合速率影响的误差,光照强度采用了藓结皮与藻结皮样方内多次测量结果的均值。采用逐步回归分析法对两类生物结皮覆盖土壤碳通量与环境因素(2,5,10 cm 土壤温度、2,5,10 cm 土壤含水量、光照强度、近地表空气温湿度)进行多元线性回归分析。采用了典范对应分析(CCA)评价了环境参数解释两类结皮的光合速率及其覆盖下的土壤碳通量变化的能力。基于最大

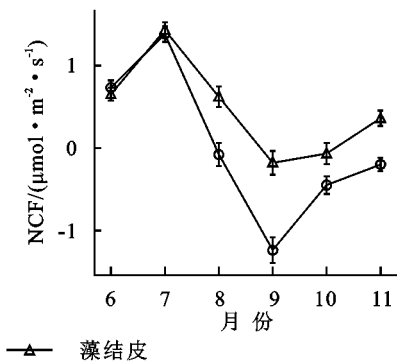
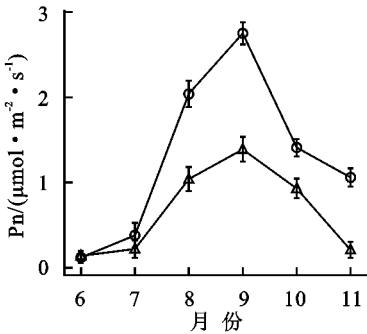
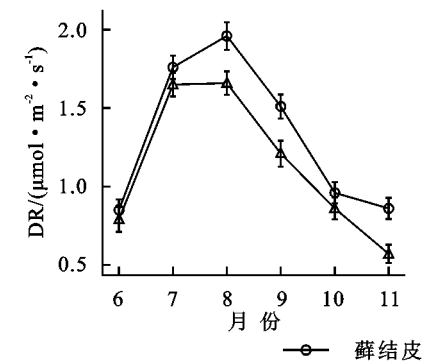


图 2 两类结皮覆盖土壤碳通量月变化特征

生长期中,藓结皮覆盖土壤呼吸速率与光合速率显著($p<0.05$)高于藻结皮,净碳通量显著低于藻结皮。两类生物结皮覆盖土壤净碳通量均大于 0,表现为净碳释放(表 2)。

表 2 不同处理碳通量的差异

类型	μmol/(m²·s)		
	DR	Pn	NCF
M	1.32±0.20a	1.29±0.19a	0.02±0.01b
AL	1.12±0.17b	0.65±0.12b	0.47±0.10a

注:表中数值均用平均值±标准差表示,同列不同字母表示不同处理间差异显著($p<0.05$),下表同。

3.2 生物结皮覆盖土壤环境因子月变化特征

土壤温度(ST)、土壤含水量(SWC)、光照强度(Li)、空气温度(AT)、空气湿度(AM)的月变化均为“先升后降”的趋势,土壤温度在 7 月达峰值,光照强度、近地表空气湿度、近地表空气温度均 8 月达峰值,土壤含水量在 9 月达峰值(图 3)。

藓结皮覆盖土壤含水量、近地表空气湿度均显著

调整 R^2 和最小 AIC(Akaike Information Criterion, 赤池信息量原则)选择了最佳拟合的 CCA 模型。拟合的最佳 CCA 模型中所有变量的方差膨胀因子(VIF)均低于 10。采用线性模型拟合两类结皮覆盖土壤净碳通量与土壤温度、含水量的关系。数据分析与绘图采用 R 软件(4.0.2 版本)和 R-studio(1.3.1093 版本)完成。

3 结果与分析

3.1 生物结皮覆盖土壤碳通量月变化特征

如图 2 所示,藓结皮(M)、藻结皮(AL)的土壤呼吸速率(DR)月变化为先升后降,在 8 月出现峰值[M:1.96 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; AL:1.66 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$];光合速率(Pn)月变化为先升后降,9 月出现峰值[M:2.75 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; AL:1.39 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$];净碳通量(NCF)月变化为先升后降再升,7 月出现峰值[M:1.38 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; AL:1.43 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],9 月出现谷值[M:−1.24 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; AL:−0.18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]。

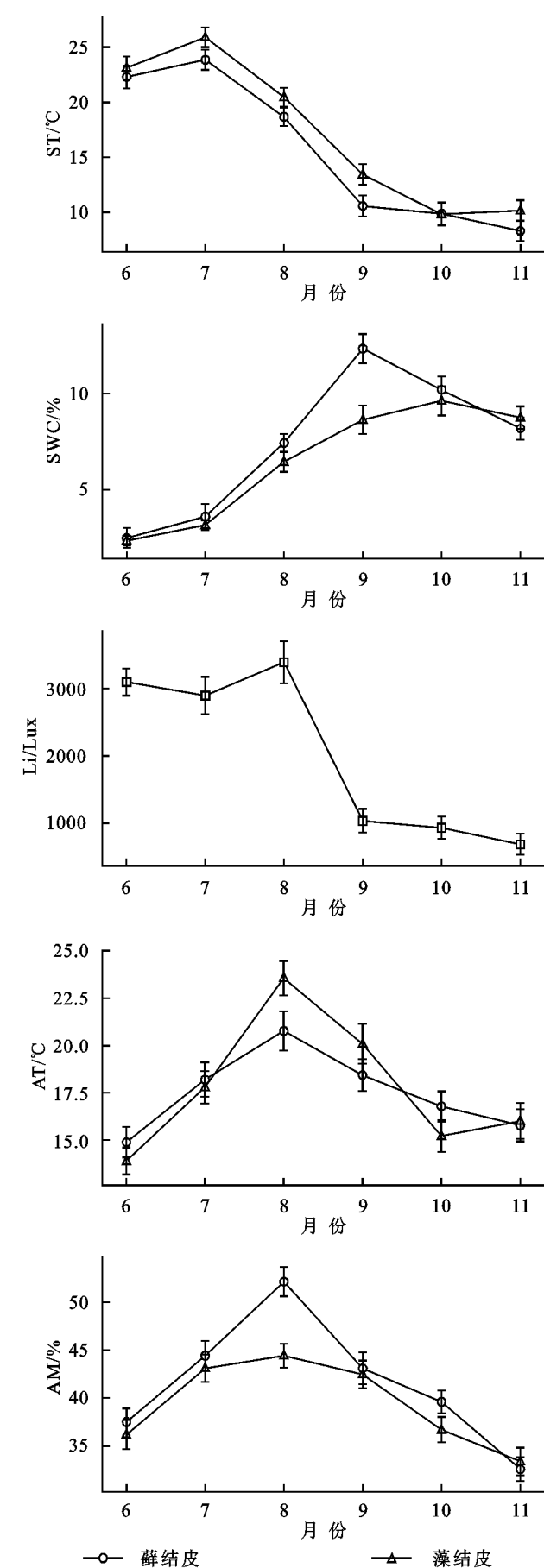
($p<0.05$)高于藻结皮,而土壤温度、近地表空气温度均显著低于藻结皮(表 3)。

表 3 不同处理环境因子的差异

类型	ST/℃	SWC/%	AT/℃	AM/%
M	15.76±0.63b	7.37±0.21a	17.48±0.06b	41.55±0.21a
AL	17.16±0.67a	5.90±0.16b	17.76±0.01a	39.38±0.19b

3.3 生物结皮覆盖土壤碳通量的关键影响因素

逐步回归分析(表 4)显示:5,10 cm 土壤温度、2 cm 土壤含水量、光照强度是影响藓结皮覆盖土壤呼吸速率的关键因子;2,5 cm 土壤温度,5,10 cm 土壤含水量,以及光照强度是影响藻结皮覆盖土壤呼吸速率的关键因子。2 cm 土壤含水量是影响藓结皮光合速率的关键因子;2 cm 土壤温度、2,5 cm 土壤含水量、近地表空气温度是影响藻结皮光合速率的关键因子。2 cm 土壤含水量是影响藓结皮土壤覆盖土壤净碳通量的关键因子;2 cm 土壤温度、5 cm 土壤含水量、近地表空气温度是影响藻结皮土壤覆盖净碳通量的关键因子。



注:藓结皮与藻结皮光照强度(Li)一致,具体原因详见实验方法。

图 3 两类结皮覆盖土壤环境因子月变化特征

3.4 生物结皮覆盖土壤碳通量与环境因子的关系

CCA 分析结果(图 4,表 5)显示:仅第一排序轴(CCA₁)就解释了藓、藻两类生物结皮与环境关系的 100%,蒙特卡洛置换检验通过($p=0.001$),环境因子解释了藓结皮覆盖土壤碳通量变异的 58%,解释了藻结皮 56%,对于两类结皮覆盖土壤碳通量与环境因子关系的还原能力和预测能力均较强。所有的环境因子中,2,5,10 cm 土壤温度,2,5 cm 土壤含水量是影响藓结皮土壤覆盖土壤碳通量的关键因子;2,5,10 cm 土壤温度,光照强度、空气湿度是影响藻结皮覆盖土壤碳通量的关键因子(表 5)。

3.4.1 呼吸速率与环境因子的关系 2 cm 土壤含水量与藓结皮覆盖土壤呼吸速率(DR)负相关,与藻结皮正相关;2,5,10 cm 土壤温度及 5,10 cm 土壤含水量与两类结皮覆盖土壤的呼吸速率均正相关;光照强度与藓结皮覆盖土壤呼吸速率正相关,与藻结皮相关性较弱;近地表空气温度与藻结皮覆盖土壤呼吸速率正相关,与藓结皮相关性较弱;近地表空气湿度与藻结皮覆盖土壤呼吸速率正相关,与藓结皮相关性较弱(图 4)。

3.4.2 光合速率与环境因子的关系 两类结皮光合速率(Pn)均与 2 cm 土壤含水量正相关,与 2,5,10 cm 土壤温度、5,10 cm 土壤含水量负相关;光照强度与藓结皮光合速率负相关,与藻结皮正相关;近地表空气温度与藓结皮光合速率负相关,与藻结皮相关性较弱;近地表空气湿度与藓结皮光合速率正相关,与藻结皮负相关(图 4)。

3.4.3 净碳通量与环境因子的关系 两类生物结皮覆盖土壤净碳通量(NCF)与 5,10 cm 土壤温度、光照强度、近地表空气温度正相关,与 2,5,10 cm 土壤含水量、近地表空气湿度负相关(图 4)。

3.5 生物结皮覆盖土壤净碳通量变化对土壤温度、含水量变化的响应

CCA 分析显示(图 4),2 cm 土壤含水量(SWC₂),10 cm 土壤温度(ST₁₀)是两类结皮覆盖土壤碳通量的关键影响因素。拟合 ST₁₀,SWC₂与两类生物结皮覆盖土壤净碳通量的关系,对比多种线性与非线性的拟合模型,发现线性模型的拟合度与显著性最高,能较好的拟合变量间的关系。其他土层温度与含水量对两类结皮覆盖土壤碳通量影响较小,或与 SWC₂,ST₁₀对生物结皮覆盖土壤净碳通量的拟合曲线变化规律相似,不再赘述。

3.5.1 对土壤温度变化的响应 线性回归分析结果(图 5)显示,藓结皮、藻结皮覆盖下土壤净碳通量(NCF)与 10 cm 土壤温度(ST₁₀)呈线性正相关关系(藓结皮: $R^2=0.55$, $p<0.01$;藻结皮: $R^2=0.56$, $p<$

0.01)。两类结皮覆盖下土壤净碳通量存在净碳固定 (NCF<0,生物结皮开始净碳吸收的土壤温度值,高于此值出现碳损失现象)的土壤温度阈值。藓结皮的阈值(ST=13.5℃)高于藻结皮(ST=7.3℃)。

表 4 两类生物结皮覆盖土壤碳通量与环境因子的逐步回归方程

类型	方程	R^2	p
呼吸速率	$M=-1.749+0.364ST_5-0.407ST_{10}+0.113SWC_2+3.203^{-4}Li$	0.8152	0.003
	$AL=0.364+0.111ST_2-0.235ST_5-0.13SWC_5+0.213SWC_{10}+1.4^{-4}Li$	0.9048	<0.001
光合速率	$M=-4.247-0.4659SWC_2$	0.8333	0.001
	$AL=-9.312+0.09ST_2+0.541SWC_2-0.192SWC_5+0.268AT$	0.8443	<0.001
净碳通量	$M=2.213-0.198SWC_2$	0.7485	0.002
	$AL=6.919-0.107ST_2+0.256SWC_5-0.167AT$	0.7683	0.003

注:ST₂,ST₅,ST₁₀分别表示 2,5,10 cm 土壤温度,SWC₂,SWC₅,SWC₁₀分别表示 2,5,10 cm 土壤含水量, R^2 与 p 值分别表示逐步回归方程的决定系数与显著性,下同。

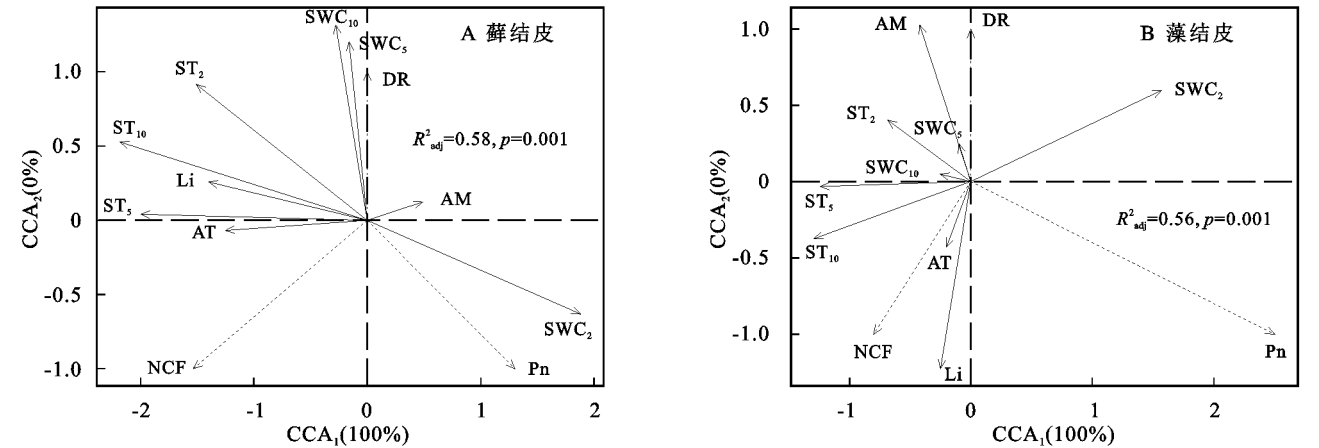


图 4 两类结皮覆盖土壤碳通量与环境因子的 CCA 排序

表 5 两类结皮覆盖土壤碳通量与环境的分析结果

环境因素	藓结皮		藻结皮	
	R^2	p	R^2	p
ST ₂	0.04	0.001***	0.05	0.01**
ST ₅	0.13	0.001***	0.14	0.001***
ST ₁₀	0.18	0.01**	0.18	0.001***
SWC ₂	0.12	0.026*	0.13	ns
SWC ₅	0.01	0.013*	0.03	ns
SWC ₁₀	0.002	ns	0.014	ns
Li	0.05	ns	0.058	0.026*
AT	0.03	ns	0.041	ns
AM	0.01	ns	0.019	0.003**

注:*与**表示显著,***表示极显著,ns表示不显著。

3.5.2 对土壤含水量变化的响应 线性回归分析结果(图 6)显示,藓结皮、藻结皮覆盖下土壤净碳通量(NCF)与2 cm 土壤含水量(SWC₂)呈线性负相关关系(藓结皮: $R^2=0.34,p<0.01$;藻结皮: $R^2=0.49,p<0.01$)。两类结皮覆盖下土壤净碳通量存在净碳固定(NCF<0,生物结皮开始净碳吸收的土壤含水量值,低于此值出现碳损失现象)的土壤含水量阈值。藓结皮的阈值(SWC₂=8.9%)高于藻结皮(SWC₁₀=11.4%)。

3 讨论

3.1 生物结皮覆盖土壤碳通量月动态变化及其驱动因子

两类生物结皮覆盖土壤的呼吸速率月动态变化为先升后降,在光照强烈、土壤含水量适中的 8 月达到峰值(图 2—3)。在腾格里沙漠,Guan 等^[21]也发现类似规律:藓、藻两类结皮覆盖土壤呼吸速率在土壤温度最高、降雨适中的 7 月达到峰值。逐步回归(表 4)与 CCA 分析(图 3,表 4)表明:5,10 cm 土壤含水量,2,5,10 cm 土壤温度以及光照强度与两类生物结皮土壤覆盖呼吸速率正相关性较强,是驱动两类结皮土壤呼吸速率月动态变化的关键因子。土壤温度的升高会刺激土壤酶活性,加速土壤有机质的分解^[25]。土壤含水量的升高则会直接影响养分矿化速率和土壤微生物活性,改变土体氧化还原电位和气体交换速率,进而改变土壤碳通量^[26]。光照强度的升高(图 2)会促进两类结皮的生理活性,为其自身呼吸提供了更多碳源^[8]。8 月前,干燥的生物结皮土壤已经积累了一定的呼吸底物,进入 8 月,土壤含水量上升、光照强度达到峰值,因此,两类结皮覆盖土壤呼吸速率迅速上升,并在 8 月达到峰值。生长期中,藓结皮覆盖土壤呼吸速率显

著高于藻结皮(表 2)。不仅是因为藓结皮比藻结皮有更强的呼吸活性,还存在其他影响因素。一方面藓结皮比藻结皮能够更长时间的保持水分有效性,减缓

水分蒸发和下渗,维持其自身呼吸活性。另一方面藓结皮比藻结皮覆盖土壤孔隙度更大,黏粒和养分含量更高,更有利于其下伏土壤呼吸作用^[3]。

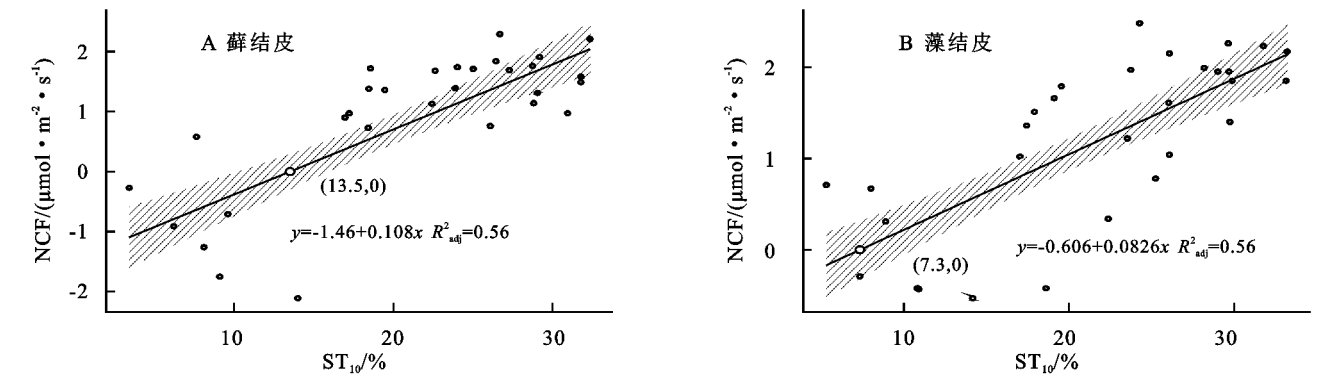


图 5 两类结皮覆盖土壤净碳通量与 10 cm 土壤温度的关系

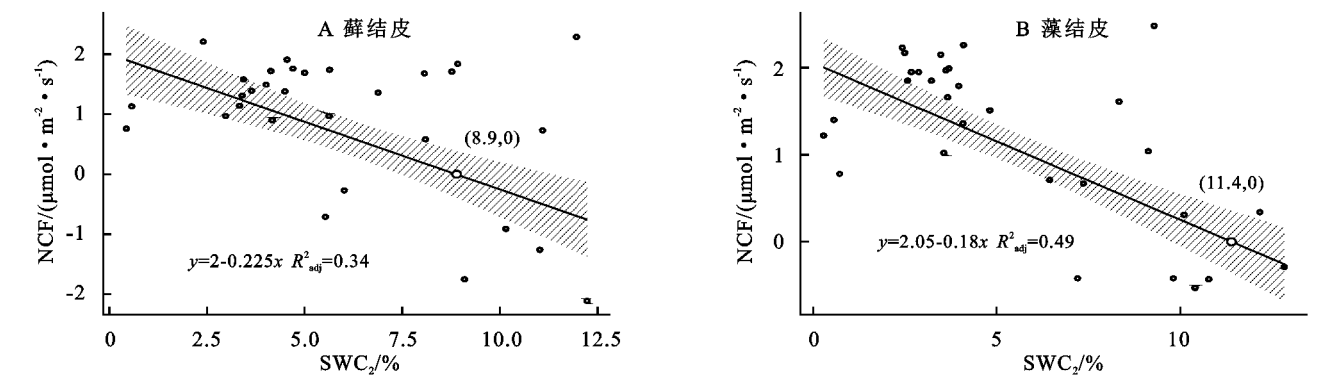


图 6 两类结皮覆盖土壤净碳通量与 2 cm 土壤含水量的关系

两类生物结皮的光合速率与土壤含水量月变化同步,先升后降,9月达到峰值。逐步回归(表 4)与 CCA 分析(图 4,表 5)表明:2 cm 土壤含水量与两类生物结皮光合速率正相关性较强,是驱动两类生物结皮光合速率月动态变化最关键的因子,此外 2,5,10 cm 土壤温度、光照强度与两类生物结皮光合速率负相关性较强,也是影响两类结皮光合速率月动态变化的重要因子。进入 9 月,光照强度的大幅下降,土壤含水量的大幅上升(图 3),一方面使生物结皮土壤的湿润周期变长,另一方面使土壤温度与近地表空气温度处于较低的水平。因此两类生物结皮的光合速率在 9 月达到峰值。尽管藓结皮光合速率与光照强度显示出了较强的负相关性(图 3),太阳辐射最为强烈的 8 月,藓结皮光合速率仍然处于较高水平。这可能是因为水分充足时,藓结皮的光合过程能够很好地适应光照强度的变化。例如,赵允格等^[13]发现光照对黄土丘陵区藓类结皮的光合作用没有抑制作用。同时,藻结皮光合速率在 8 月同样处于较高水平,表明藻结皮光合作用过程受光照强度变化影响较小。例如,Karsten 等^[10]发现非洲南部干旱地区的热沙漠和美国阿拉斯加州的冷沙漠的 BSC 中的 4 种丝状绿藻在较低光照下光合产氧量依然较高,而高光照条件无抑制作用。藻结皮光合速率与光照强度存相

关性较弱(图 4)也证实了这点。整个生长期中,藓结皮光合速率显著高于藻结皮。原因在于藓结皮持水能力更强,叶绿素 a,b 含量高,其光合活性更高,能够吸收更多的 CO₂。此外,藓结皮覆盖土壤含水量显著高于藻结皮、土壤温度显著低于藻结皮(表 3),更有利于其进行光合作用^[6,26]。

两类结皮覆盖土壤净碳通量月变化为先升后降再升,7 月出现峰值,与土壤温度月动态变化出现峰值的月份一致,9 月出现谷值,与土壤含水量月动态变化出现峰值的月份一致。CCA 分析表明(图 4),两类生物结皮覆盖土壤净碳通量与 5,10 cm 土壤温度、光照强度、近地表空气温度正相关性较强,与 2,5,10 cm 土壤含水量、近地表空气湿度存在较强的负相关性较强。毛乌素沙地干湿季分明^[27],在降雨集中、光照强烈、土壤温度最高的 7 月(干季),两类生物结皮覆盖土壤的呼吸速率明显高于光合速率,因此净碳通量达到峰值,而在光照适宜、土壤含水量较高的 9 月(湿季),光合速率明显强于呼吸速率,因此净碳通量达到谷值(图 2—3)。整个生长期中,两类结皮净碳通量均大于 0(表 2),表明两类生物结皮覆盖土壤表现出碳源作用。可能是因为两类生物结皮的光合速率较低,不能抵消土壤呼吸所致^[3]。藓结皮净碳通量显著低于藻结皮(表 2)。表明藓结皮的净碳固定

能力更强,能够通过光合作用吸收更多自身及其下伏土壤呼吸产生的 CO_2 。

3.2 生物结皮覆盖土壤净碳通量对气候变化的潜在响应

安莉娟^[28]研究显示:未来毛乌素沙地气温呈上升趋势,年降水减少,干旱加剧。两类生物结皮覆盖土壤净碳通量的变化与土壤温度及近地表空气温度升高正相关较强,与 2 cm 土壤含水量及近地表空气湿度负相关性较强(图 4),表明气温的上升与降雨量的减少会增加两类生物结皮碳损失的风险。虽然生物结皮光合过程对温度升高的响应具有弹性^[29],但鉴于适宜研究区两类生物结皮净碳固定($\text{NCF} < 0$)的土壤温度范围较窄(图 5),两类生物结皮的群落组成及其对环境因子的生理适应能力未发生变化时,增温减雨会导致生物结皮覆盖土壤净碳通量有升高,使其释放的 CO_2 更难被光合固定的 CO_2 取代,进入“C 饥饿”的状态。藓结皮净碳固定的土壤温度阈值(13.5°C)显著高于藻结皮(7.3°C)(图 5),土壤水分阈值(8.9%)明显低于藻结皮(11.4%)(图 6),表明增温减雨的气候变化更可能导致藻结皮覆盖土壤的碳损失,因此未来需要关注野外环境中生物土壤结皮碳通量与环境因子之间复杂的联结关系^[6],以明确全球气候变化下生物土壤结皮的碳效应。

4 结论

藓结皮与藻结皮覆盖土壤碳通量月变化相似,并与土壤温度、水分的月变化同步,其中呼吸速率和光合速率的月变化分别与土壤温度、含水量月变化同步,表现为“先升后降”的趋势,净碳通量则受到了土壤温度、含水量的交互作用,表现为“先升后降再升”的趋势。两类结皮的净碳释放量随浅层含水量的增加而降低,随深层土壤温度的增加而升高,光照强度通过改变土壤、大气温度、湿度间接影响两类结皮覆盖土壤的碳通量。在相同的温度与水分范围内,藓结皮的净碳固定能力比藻结皮更强。藓结皮的净碳固定土壤水分阈值明显低于藻结皮,土壤温度阈值明显高于藻结皮,使其在全球气候变化引起的增温减雨的背景下更不易发生碳损失。未来应结合室内模拟试验长期原位观测生物结皮土壤碳通量与环境因子间的相互作用,以反映生物结皮碳通量与环境因子间的复杂关系。

参考文献:

[1] Belnap J, Weber B, Büdel B. Biological Soil Crusts as an Organizing Principle in Drylands[M]//Belnap J, Weber B, Büdel B. Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Berlin: Springer, 2016.

[2] Li X R, Zhang P, Su Y G, et al. Carbon fixation by biological soil crusts following revegetation of sand dunes in arid desert regions of China: a four-year field study[J]. Catena, 2012, 97: 119-126.

[3] 辜晨,贾晓红,吴波,等.高寒沙区生物土壤结皮覆盖土壤碳通量对模拟降水的响应[J].生态学报, 2017, 37(13): 4423-4433.

[4] Belnap J, Büdel B, Lange O L. Biological Soil Crusts: Characteristics and Distribution[M]//Belnap J, Lange O L. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin: Springer, 2001.

[5] 李新荣,龙利群,王新平,等.干旱半干旱地区土壤微生物结皮的生态学意义及若干研究进展[J].中国沙漠, 2001, 21(1): 4-11.

[6] Grote E E, Belnap J, Housman D C, et al. Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change[J]. Global Change Biology, 2010, 16(10): 2763-2774.

[7] Büdel B, Williams W J, Reichenberger H. Annual net primary productivity of a cyanobacteria-dominated biological soil crust in the Gulf Savannah, Queensland, Australia[J]. Biogeosciences, 2018, 15(2): 491-505.

[8] Zhang C, Niu D, Song M, et al. Effects of rainfall manipulations on carbon exchange of cyanobacteria and moss-dominated biological soil crusts[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2018, 124: 24-31.

[9] 管超,张鹏,陈永乐,等.生物结皮—土壤呼吸对冬季低温及模拟增温的响应[J].应用生态学报, 2016, 27(10): 3213-3220.

[10] Karsten U, Herburger K, Holzinger A. Living in biological soil crust communities of African deserts: physiological traits of green algal *Klebsormidium* species (Streptophyta) to cope with desiccation, light and temperature gradients[J]. Journal of Plant Physiology, 2016, 194: 2-12.

[11] Feng W, Zhang Y, Jia X, et al. Impact of environmental factors and biological soil crust types on soil respiration in a desert ecosystem[J]. PLoS One, 2014, 9(7). DOI:10.1371/journal.pone.0102954.

[12] Huang C H, Peng F, Shibata I, et al. Increase in medium-size rainfall events will enhance the C-sequestration capacity of biological soil crusts[J]. Sciences in Cold and Arid Regions, 2019, 11(1): 81-92.

[13] 赵允格,许明祥.生物结皮光合作用对光温水的响应及其对结皮空间分布格局的解译:以黄土丘陵区为例[J].生态学报, 2010, 30(17): 4668-4675.

[14] Tucker C L, Ferrenberg S, Reed S C. Climatic sensitivity of dryland soil CO_2 fluxes differs dramatically with biological soil crust successional state[J]. Ecosystems, 2019, 22(1): 15-32.

- [15] Bond-Lamberty B, Thomson A. A global database of soil respiration data[J]. Biogeosciences, 2010, 7(6): 1915-1926.
- [16] Rey A, Pegoraro E, Oyonarte C, et al. Impact of land degradation on soil respiration in a steppe (*Stipa tenacissima* L.) semi-arid ecosystem in the SE of Spain[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2011, 43(2): 393-403.
- [17] Rodriguez-Caballero E, Belnap J, Büdel B, et al. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change[J]. Nature Geoscience, 2018, 11(3): 185-189.
- [18] Maestre F T, Escolar C, de Guevara M L, et al. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands[J]. Global Change Biology, 2013, 19(12): 3835-3847.
- [19] Li X J, Zhao Y, Yang H T, et al. Soil respiration of biologically-crusts soils in response to simulated precipitation pulses in the Tengger Desert, Northern China[J]. Pedosphere, 2018, 28(1): 103-113.
- [20] 吴林, 苏延桂, 张元明. 模拟降水对古尔班通古特沙漠生物结皮表观土壤碳通量的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(13): 4103-4113.
- [21] Guan C, Li X, Zhang P, et al. Diel hysteresis between soil respiration and soil temperature in a biological soil crust covered desert ecosystem[J]. Plos One, 2018, 13(4): 1-12. DOI:10.1371/journal.pone.0195606.
- [22] 贾晓红, 辜晨, 吴波, 等. 干旱沙区生物土壤结皮覆盖土壤 CO₂ 通量对脉冲式降雨的响应[J]. 中国沙漠, 2016, 36(2): 423-432.
- [23] 李炳垠, 卜崇峰, 李宜坪, 等. 毛乌素沙地生物结皮覆盖土壤碳通量日动态特征及其影响因子[J]. 水土保持研究, 2018, 25(4): 174-180.
- [24] De Guevara M L, Lázaro R, Quero J L, et al. Easy-to-make portable chamber for in situ CO₂ exchange measurements on biological soil crusts[J]. Photosynthetica, 2015, 53(1): 72-84.
- [25] Luo C, Xu G, Chao Z, et al. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan plateau[J]. Global Change Biology, 2010, 16(5): 1606-1617.
- [26] 李海防, 夏汉平, 熊燕梅, 等. 土壤温室气体产生与排放影响因素研究进展[J]. 生态环境, 2007, 16(6): 1781-1788.
- [27] 张雪琴, 刘树林, 冯坤, 等. 毛乌素沙区 1961—2016 年降水特征[J]. 中国沙漠, 2019, 39(6): 141-150.
- [28] 安莉娟. 近 44 a 毛乌素沙地西缘气候特征及其未来可能变化趋势[J]. 沙漠与绿洲气象, 2017, 11(4): 25-31.
- [29] Fischer T, Veste M. Carbon cycling of biological soil crusts mirrors ecological maturity along a Central European inland dune catena[J]. Catena, 2018, 160: 68-75.

~~~~~

(上接第 152 页)

- [19] Dingman S L. Physical Hydrology[M]. Illinois: Waveland Press, 2015: 28-86.
- [20] Shin'ichi I, Nakatani S, Tanaka T. Evaluation of transpiration from a natural deciduous broad-leaved forest located at a headwater catchment based on measurement of sap flux density[J]. Journal of the Japan Society of Hydrology & Water Resources, 2006, 19: 7-16.
- [21] Kakubari Y, Hosokawa K, et al. Estimation of stand transpiration of a beech forest based on an eco-physiological computer simulation model and superporometer[J]. Journal of the Japanese Forestry Society, 1992, 74(4): 263-272.
- [22] Oren R, Zimmermann R, Terbough J. Transpiration in upper Amazonia floodplain and upland forests in response to drought-breaking rains[J]. Ecology, 1996, 77(3): 968-973.
- [23] Du S, Wang Y L, Kume T, et al. Sap flow characteristics and climatic responses in three forest species in the semiarid Loess plateau region of China[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(1): 1-10.
- [24] 贾国栋, 陈立欣, 李瀚之, 等. 北方土石山区典型树种耗水特征及环境影响因子[J]. 生态学报, 2018, 38(10): 3441-3452.
- [25] 罗紫东, 关华德, 章新平, 等. 亚热带樟树干液流流量变化规律[J]. 热带地理, 2016, 36(4): 658-665.
- [26] 孔喆, 陈胜楠, 律江, 等. 欧美杨单株液流昼夜组成及其影响因素分析[J]. 林业科学, 2020, 56(3): 8-20.
- [27] 韩磊, 何俊, 齐拓野, 等. 宁夏河东沙区侧柏冠层气孔导度对环境因子的响应及其模拟[J]. 生态学杂志, 2018, 37(9): 2862-2868.
- [28] 岳广阳, 赵哈林, 张铜会, 等. 不同天气条件下小叶锦鸡儿茎流及耗水特性[J]. 应用生态学报, 2007, 18(10): 2173-2178.
- [29] 杨强, 查天山, 贾昕, 等. 花棒茎流对降雨的响应[J]. 应用生态学报, 2016, 27(3): 761-768.
- [30] 吕金林, 何秋月, 闫美杰, 等. 黄土丘陵区辽东栎树干液流特征对边材面积和土壤水分的响应[J]. 应用生态学报, 2018, 29(3): 725-731.
- [31] 王媛, 魏江生, 周梅, 等. 大兴安岭南段白桦树干液流对土壤水分的响应[J]. 水土保持研究, 2020, 27(4): 128-133.