

黄土丘陵区垂直陡壁表面不同类型生物土壤结皮 养分与微生物养分限制特征

张尚鹏^{1,2}, 王百群^{1,2}, 王香香³, 黄倩雪⁴, 喻佳洛^{1,2}, 徐明哲^{1,2}

(1.中国科学院 水利部 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,
陕西 杨凌 712100; 2.中国科学院大学, 北京 100049; 3.西北农林科技大学 资源环境学院,
陕西 杨凌 712100; 4.西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100)

摘 要:生物土壤结皮的发育类型对土壤养分和微生物代谢起着重要作用。为进一步明确在生物结皮发育过程中微生物的限制性养分与影响因素,研究选择黄土丘陵区垂直陡壁表面上的裸土(CK)、浅色藻结皮(LA)、深色藻结皮(DA)、藻藓混合结皮(AM)和藓结皮(M)为研究对象,分析了不同生物土壤结皮类型下碳(C)、氮(N)、磷(P)养分状况与胞外酶活性,并通过胞外酶化学计量来量化微生物的代谢限制。结果表明:LA,DA,AM 和 M 这 4 种类型生物土壤结皮 C,N,P 养分含量和微生物生物量 C,N,P 均显著高于 CK($p<0.05$),并且 SOC,TN,TP 和微生物生物量 C,N,P 随 CK,LA,DA,AM 和 M 的顺序逐渐增大,藓结皮微生物量 C,N,P 分别是 CK 处理的 18.3,27.6,14.1 倍。生物土壤结皮的发育显著提高了 C,N,P 循环酶的活性,冗余分析结果表明土壤养分与酶活性密切相关。此外,通过酶计量的矢量模型结果来看,生物土壤结皮的发育造成微生物相对碳限制的增大与相对磷限制的减小,并受到速效养分含量的影响。偏最小二乘路径模型结果也表明生物土壤结皮的类型会间接影响微生物的代谢限制。总的来说,生物土壤结皮类型的变化会改善土壤养分状况与微生物量等性质,养分资源的供应状况会造成微生物养分代谢的变化。

关键词:生物土壤结皮; 养分; 酶活性; 微生物代谢限制

中图分类号:S154.1;S158.2

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2022)01-0051-07

Characteristics of Nutrient and Microbial Nutrient Limitation of Different Types of Biological Soil Crusts on the Vertical Steep Slopes of Hilly Region in the Loess Plateau

ZHANG Shangpeng^{1,2}, WANG Baiqun^{1,2}, WANG Xiangxiang³,
HUANG Qianxue⁴, YU Jialuo^{1,2}, XU Mingzhe^{1,2}

(1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of
Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources,
Yangling, Shaanxi 712100, China; 2.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049,
China; 3.College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling,
Shaanxi 712100, China; 4.College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract:The biological soil crusts play the important roles in soil nutrients and microbial metabolism. To further clarify the constraining nutrients and influencing factors of microbes during the development of biological soil crust. Bare soil (CK), light-colored algal crust (LA), dark algal crust (DA), alga-moss mixed crust (AM) and mossy crust (M) were selected as the research samples, we analyzed the status of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) and extracellular enzyme activities of different types of biological soil crusts, and quantified the metabolic limitation of microbes by extracellular enzymatic stoichiometry. The results showed that the contents of C, N, P and the sizes of microbial biomass C, N, P of LA, DA, AM and M were significantly higher than those of CK ($p<0.05$), and the contents of SOC, TN, TP and the sizes of microbial biomass C, N, P increased gradually in the order: CK<LA<DA<AM<M; the sizes of microbial biomass C, N and P in the moss crust were 18.3, 27.6 and 14.1 times of those in CK, respectively. The

收稿日期:2021-05-11

修回日期:2021-05-26

资助项目:国家自然科学基金(41561144011,40301024)

第一作者:张尚鹏(1996—),男,山东济宁人,在读硕士研究生,主要从事土壤微生物生态研究。E-mail:zhangshangpeng18@mailsucas.ac.cn

通信作者:王百群(1968—),男,陕西渭南人,副研究员,主要从事土壤养分循环研究。E-mail:bqwang@ms.iswc.ac.cn

development of biological soil crusts significantly increased the activities of C, N and P cyclic enzymes, and the redundancy analysis showed that nutrients of the crusts were closely related to the enzyme activities. In addition, the results from enzymatic vector model showed that the development of biological soil crusts could lead to the increase of relative C limitation to microbes and decrease of relative P limitation to microbes, respectively, and microbes were affected by the contents of available nutrients. The results of partial least squares path model also indicated that the type of biological soil crust indirectly affected the microbial metabolism limitation. In general, changes in the types of biological soil crusts will improve nutrient status and microbial biomass of biological soil crusts, and the supply of nutrient resources will cause changes in microbial nutrient metabolism in biological soil crust.

Keywords: biological soil crust; nutrient; extracellular enzyme activity; microbial metabolic limitation

在植被恢复的过程中,生物土壤结皮成为干旱和半干旱地区最具特色的微自然景观^[1-2],也是干旱荒漠区、极地地区等生态脆弱区植被演替的重要基础^[3]。生物土壤结皮在调节土壤养分、稳定表层土壤、为土壤生物提供栖息地等方面起着至关重要的作用^[4-6]。生物土壤结皮按照藻结皮—地衣结皮—苔藓结皮的顺序演替^[7-8],在某些特定环境条件下,可以跳跃地衣阶段,直接由藻结皮发育为苔藓结皮^[9]。随着生物结皮的演替,生态系统中的群落组成也在发生变化,处在不同的发育演替阶段时期具有不同的生态价值,在土壤性能、抗减压力、水文过程以及固碳(C)、氮(N)效能等方面也有较大差别^[10-11]。生物结皮的发育类型会影响到微生物的代谢,而微生物代谢的变化也被认为是影响土壤养分循环的最大不确定因素之一^[12-13]。因此明确生物结皮发育过程中微生物的代谢至关重要。

碳、氮、磷(P)代谢是土壤微生物最重要的代谢过程,并且营养化学计量是控制微生物代谢的关键驱动力^[14]。生物结皮在不同发育阶段下养分状况会存在差异^[15],当养分化学计量处于不平衡时,微生物代谢就会受到限制^[16]。生物土壤结皮在不同发育阶段下微生物受到何种养分限制以及限制如何变化尚不明确。而生态酶化学计量可用于估计微生物养分需求和土壤养分供应之间的平衡^[17],用于揭示以碳、氮或磷为代表的微生物代谢限制的特征^[18]。另外,在黄土垂直节理发育的陡壁上所生长的生物结皮更为集中。因此,本研究选择黄土丘陵区垂直断面上所发育的不同类型生物结皮为研究对象,探究其发育过程中的养分与生态酶化学计量特征,进一步明确在生物结皮发育过程中微生物的限制性养分与影响因素,为科学认识生物结皮的生态功能以及微生物代谢状况提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于陕西省安塞县的纸坊沟(109°15'E, 36°44'N)、马家沟(109°16'E, 36°50'N)和腰鼓山(109°

18'E, 36°51'N)3个地区。该地区是典型的黄土丘陵沟壑区,平均海拔 1 200 m 左右。该区年均温 8.8℃,年均降水量 300~650 mm,年日照时数约 2 400 h,属于暖温带半干旱季风气候。土壤类型以黄绵土为主,分布的地带性植被主要有沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)、胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等。

1.2 样品采集

本研究于 2020 年 8 月对生物土壤结皮样品进行采集。在纸坊沟、马家沟和腰鼓山 3 个地区选择海拔一致,生物结皮发育完整的垂直陡壁为采样点并作为样地重复,样地的坡度均接近 90°。在每个样地中,按照藓的盖度^[19]采集 4 种类型的生物结皮:浅色藻结皮(LA)、深色藻结皮(DA)、藻藓混合结皮(AM)和藓结皮(M)(藓盖度分别为 0,0%~30%,30%~70%和 70%~100%)。其平均厚度分别为 2.76, 4.03, 5.70, 7.58 mm。每个采样斑块中的生物结皮应均匀分布且每个斑块间距离在 2 m 以上。在每个样地中,按照随机采样和多点混合的原则采集每种类型的生物结皮层,每种类型的结皮分 5~7 点采样,最终混合作为一个分析样。另外,采集垂直面上没有生物结皮发育的裸土作为对照处理(CK)。每个样本分为两个子样本,一份样本立即放在 4℃冰箱中保存,两周内用于分析酶活性和微生物量,其他样本风干后用于理化性质分析。

1.3 样品测定

用烘干法测定土壤含水量;pH 用电位法(水土比为 2.5:1)测定;采用重铬酸钾—外加热法测定土壤有机碳(SOC)的含量;凯氏定氮法测定土壤全氮(TN)含量(Kjeltec TM2399, 瑞典);可溶性有机碳(DOC)和可溶性有机氮(DON)提取后由 Multi C/N 3100 测定。分别用浓硫酸—高氯酸和 0.5 mol/L 的碳酸氢钠处理土壤,用钼锑抗—紫外分光光度法测定全磷(TP)和速效磷(Olsen-P)含量(Hitachi UV2300)。采用氯仿熏蒸法测定微生物生物量^[20]

(MBC,MBN,MBP),将未熏蒸和熏蒸样品间的差异作为微生物量,MBC,MBN 和 MBP 的转化系数分别为 0.45,0.54,0.40。保存在 4℃中的样品用来测定参与碳氮磷循环的水解酶活性。包括:β-1,4-葡萄糖苷酶(BG),β-D-纤维二糖水解酶(CBH),β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG),L-亮氨酸氨肽酶(LAP),碱性磷酸酶(AP)。5 种酶活性均采用微孔板荧光法进行测定^[21-22],所有酶活性均以 nmol/(g SOM h)来表示。

1.4 计算方法

胞外酶活性的计算公式为:

$$A_b = FV / (eV_1tm)$$
$$F = (f - f_b) / q - f_s$$
$$e = f_r / (c_sV_2)$$
$$q = (f_q - f_b) / f_r$$

式中: A_b 为样品酶活性[nmol/(g 干土 h)]; F 是校正后样品荧光值; V 是悬浊液的总体积; e 为荧光释放系数; V_1 为微孔板每个孔中加入的样品悬浊液体积; t 为培养时间; m 为干土样的质量; f 是酶标仪所读取样品的荧光值; f_b 为空白对照孔的荧光值; q 为淬灭系数; f_s 为阴性对照微孔的荧光值; f_r 为参考标准孔的荧光值; c_s 是参考标准孔的浓度; V_2 为所加入参考标准物体积; f_q 为淬灭标准孔的荧光值。

利用酶计量的矢量模型计算向量长度与角度来量化微生物的养分限制特征^[23],计算公式如下:

$$\text{Length} = \text{SQRT}(x^2 + y^2)$$
$$\text{Angle}(\text{°}) = \text{Degrees} [\text{Atan2}(x, y)]$$

式中:Length 表示向量长度,值越大表示微生物相对 C 限制越大;Angle 表示向量角度,角度小于 45°表示微生物受到土壤的 N 限制,反之受到土壤 P 限制,微生物 N 限制随角度减小而增加,P 限制随角度增加

而增大。 x 为 (BG+CBH)/(BG+CBH+AP), y 为 (BG+CBH)/(BG+CBH+LAP+NAG)。

1.5 数据分析

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Tukey test 多重比较检验各处理间的差异性。采用广义线性模型来确定微生物相对 C 限制和相对 P 限制间的关系。利用 R 软件的“Vegan”包进行冗余分析(RDA),利用“plspm”包中的“innerplot”函数进行偏最小二乘路径模型(PLS-PM)分析结皮类型,土壤性质和微生物量对微生物养分限制的直接和间接效应。所有分析和绘图分别在软件 R(v.3.6.3)和软件 Origin 2021 中进行。

2 结果与分析

2.1 不同类型生物土壤结皮性质特征

不同结皮类型下的土壤理化性质存在显著差异(表 1)。4 种结皮类型(LA,DA,AM 和 M)的土壤总有机碳、全氮、全磷、可溶性有机碳、可溶性有机氮和土壤含水量均显著高于 CK 处理($p<0.05$),CK 的速效磷含量($1.29 \pm 0.08 \text{ mg/kg}$)在数值上也小于各个结皮类型。尽管 pH 在各处理间的差异不显著,但在数值上 CK 的 pH 最高(8.13 ± 0.10)。除了 DOC 和 pH 外,藓结皮的 SOC,TN,TP,DON,Olsen-P 和含水量均为最高($p<0.05$),分别为($9.78 \pm 0.41 \text{ g/kg}$),($0.87 \pm 0.02 \text{ g/kg}$),($0.51 \pm 0.01 \text{ g/kg}$),($118 \pm 6.09 \text{ mg/kg}$),($4.32 \pm 0.52 \text{ mg/kg}$), $19.3\% \pm 0.75\%$,并且在大小顺序上均表现为 $M>AM>DA>LA$ 。DOC 与其他不同,DA 处理最高($p<0.05$),为($304 \pm 8.07 \text{ mg/kg}$)。总的来说,生物土壤结皮的生长促进了土壤中养分含量以及含水量的增加,并且随着裸土、浅色藻结皮、深色藻结皮、藻藓混合结皮和藓结皮的顺序逐渐增加。

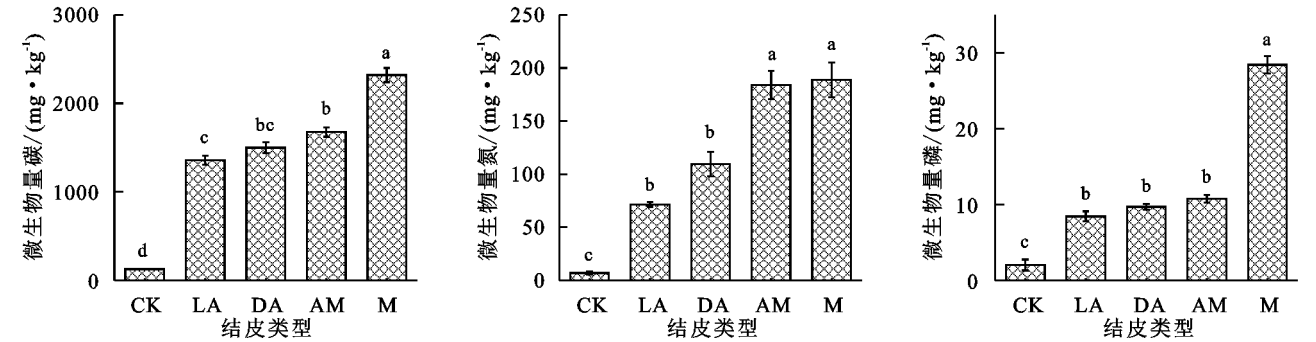
表 1 不同类型生物土壤结皮理化性质特征

| 指标 | 生物结皮类型 | | | | |
|--------------------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|---------------|
| | CK | LA | DA | AM | M |
| SOC/(g·kg ⁻¹) | 3.13±0.28d | 4.90±0.41c | 5.14±0.10bc | 6.70±0.49b | 9.78±0.41a |
| TN/(g·kg ⁻¹) | 0.28±0.01d | 0.43±0.02c | 0.44±0.01c | 0.54±0.01b | 0.87±0.02a |
| TP/(g·kg ⁻¹) | 0.46±0.01b | 0.48±0.01ab | 0.48±0.01ab | 0.50±0.01a | 0.51±0.01a |
| DOC/(mg·kg ⁻¹) | 159.00±10.3c | 299.00±2.07ab | 304.00±8.07a | 271.00±4.47b | 275.00±7.20ab |
| DON/(mg·kg ⁻¹) | 21.5±4.54d | 30.2±0.35cd | 51.8±1.04bc | 72.5±8.24b | 118.00±6.09a |
| Olsen-P/(mg·kg ⁻¹) | 1.29±0.08b | 1.47±0.04b | 1.48±0.05b | 2.24±0.08b | 4.32±0.52a |
| 土壤水分/% | 1.70±0.19d | 1.99±0.16d | 6.42±0.22c | 9.17±0.47b | 19.3±0.75a |
| pH | 8.13±0.10a | 7.83±0.06a | 7.84±0.14a | 7.87±0.11a | 7.83±0.05a |

注:SOC 表示土壤有机碳;TN 表示全氮;TP 表示全磷;DOC 表示可溶性有机碳;DON 表示可溶性有机氮;Olsen-P 表示速效磷。数字为均值±标准误($n=3$)。不同小写字母表示生物结皮不同类型差异显著($p<0.05$)。

图 1 为不同类型结皮的微生物量特征。CK 的微生物量碳、氮、磷均为最低($p<0.05$),分别是($127 \pm 4.32 \text{ mg/kg}$),($6.84 \pm 1.21 \text{ mg/kg}$),($2.02 \pm 0.71 \text{ mg/kg}$)。与理化性质的结果类似,藓结皮的微生物量最高

($p<0.05$),其微生物量碳、氮、磷分别是 CK 处理的 18.3,27.6,14.1 倍。各处理微生物量在数值上均表现为 $M>AM>DA>LA>CK$ 。可见,生物结皮的发育促进了微生物量的逐渐增加。



注:CK 表示裸土;LA 表示浅色藻结皮;DA 表示深色藻结皮;AM 表示藻藓混合结皮;M 表示藓结皮。不同小写字母表示不同类型的生物结皮之间差异显著($p<0.05$)。下同。

图 1 不同类型生物土壤结皮微生物量特征

2.2 不同类型生物土壤结皮胞外酶活性特征

生物结皮类型对土壤胞外酶活性具有显著影响(表 2)。结皮下土壤胞外酶活性均显著高于裸土($p<0.05$)。BG,CBH 和 NAG 的酶活性均表现为随着 LA,DA,AM 和 M 的顺序逐渐增加,其中,M 处理的

CBH 显著高于 AM,DA 和 LA 处理,分别是其 1.83, 2.14,2.19 倍。LAP 的最大值出现在 AM 处理($p<0.05$),为(1 852±125) nmol/(g SOM h)。DA 处理的 AP 酶活性最大,为(7 387±251) nmol/(g SOM·h),但与其他结皮类型间没有显著差异。

表 2 不同类型生物土壤结皮酶活性

| 结皮类型 | 土壤酶活性/(nmol·g ⁻¹ SOM·h ⁻¹) | | | | |
|------|---|------------|-----------|-------------|-----------|
| | BG | CBH | NAG | LAP | AP |
| CK | 1612±216b | 197±21.7c | 376±26.0b | 670±40.4c | 3377±376b |
| LA | 4558±376a | 578±43.5b | 514±23.8a | 1448±77.5b | 5701±594a |
| DA | 4718±190a | 593±33.5b | 536±19.9a | 1586±65.9ab | 7387±251a |
| AM | 4809±325a | 692±41.3b | 589±22.9a | 1852±125a | 6413±321a |
| M | 5100±514a | 1268±59.9a | 626±34.1a | 1668±41.9ab | 6021±356a |

注:数字为均值±标准误($n=3$)。不同字母表示不同类型结皮的酶活性差异显著($p<0.05$)。BG 表示 β -1,4-葡萄糖苷酶;CBH 表示 β -D-纤维二糖水解酶;NAG 表示 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶;LAP 表示 L-亮氨酸氨肽酶;AP 表示碱性磷酸酶。

2.3 矢量模型分析微生物代谢特征

利用酶计量的矢量模型计算不同类型结皮的向量长度和角度来量化微生物的相对 C 限制与相对 P 限制(图 2A 和 2B)。结果发现,CK 处理表现为最低的相对 C 限制(0.72 ± 0.03)与最高的相对 P 限制(61.0 ± 1.19),而 M 处理相反,表现为最高的相对 C

限制(0.89 ± 0.03)与最低的相对 P 限制(55.1 ± 1.29)。其他 3 种类型结皮的相对 C 和 P 限制处于二者之间且差异不显著。通过线性回归分析了向量长度与向量角度的关系发现,二者存在显著的负相关关系(图 2C),其回归方程为 $y=-0.02x+1.98$ ($R^2=0.61,p<0.001$)。

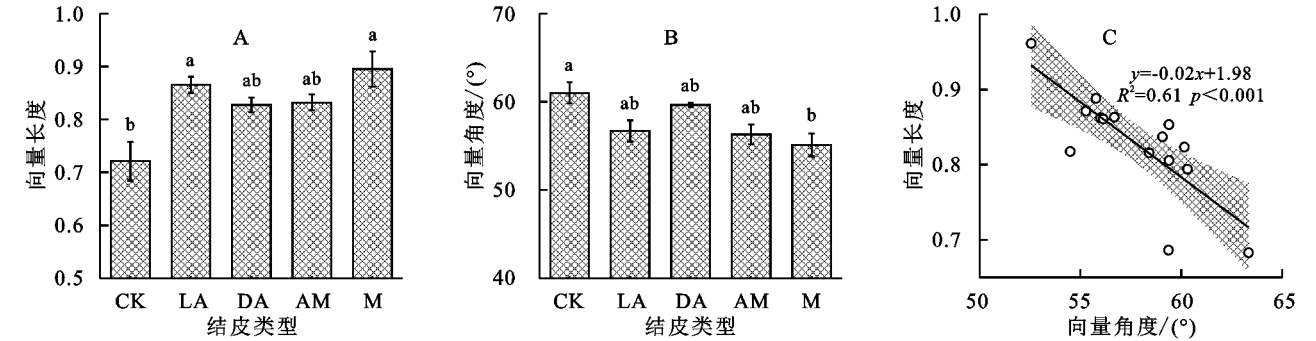
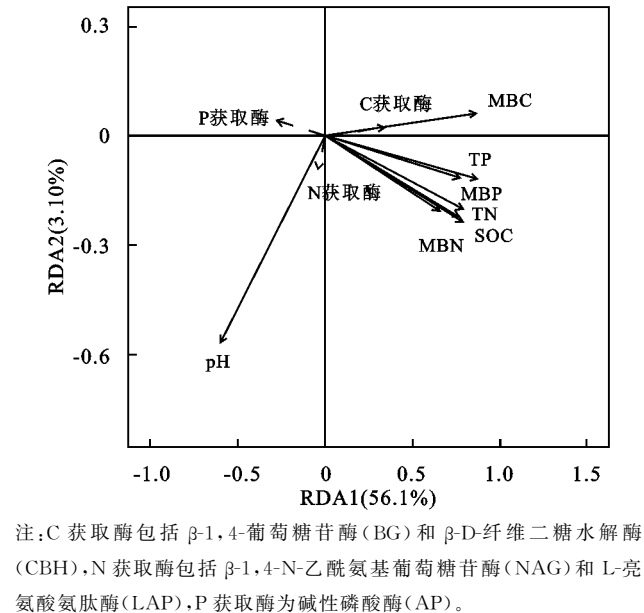


图 2 不同类型生物土壤结皮的向量长度与夹角特征及其二者关系

2.4 环境因子对生物土壤结皮酶活性及微生物养分限制的影响

利用 RDA 分析了生物土壤结皮下的土壤性质与土壤 C,N,P 获取酶的关系(图 3),土壤性质能够解释酶活

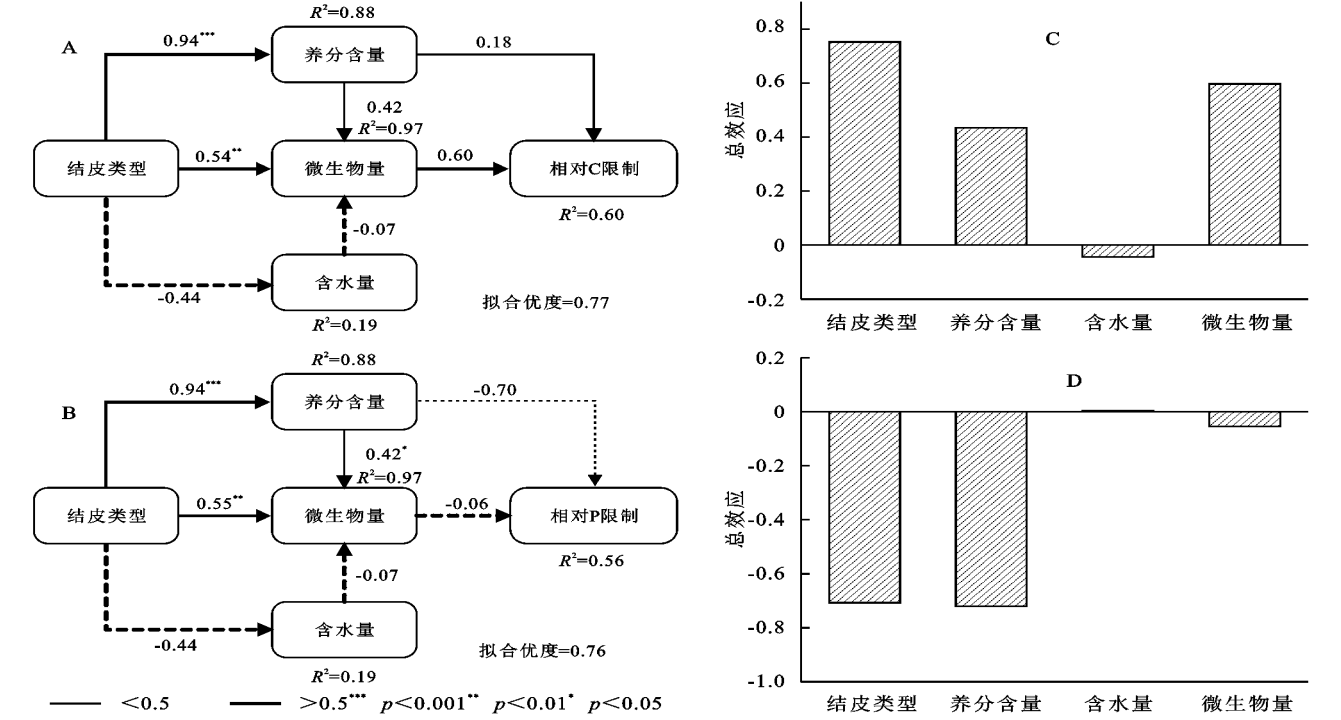
性 59.2% 的变异,其中轴 1 与轴 2 的解释率分别为 56.1%和 3.10%。微生物 C 获取酶与土壤养分(SOC, TN,TP)和微生物量(MBC,MBN,MBP)存在正相关,P 获取酶相反,N 获取酶与 pH 间存在较强正相关。



注:C 获取酶包括 β -1,4-葡萄糖苷酶 (BG) 和 β -D-纤维二糖水解酶 (CBH),N 获取酶包括 β -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶 (NAG) 和 L-亮氨酸氨肽酶 (LAP),P 获取酶为碱性磷酸酶 (AP)。

图 3 土壤性质与土壤酶活性的 RDA 分析

通过偏最小二乘路径模型 (PLS-PM) 确定各因素对微生物 C、P 限制的直接和间接效应 (图 4A 和 4B)。生物结皮类型直接影响养分含量、微生物量和含水量,进而对微生物的相对 C、P 限制造成影响。结皮类型 (+0.75)、养分含量 (+0.43) 和微生物量 (+0.60) 对微生物的相对 C 限制影响最大 (图 4C),对微生物相对 P 限制影响最大的是结皮类型 (-0.71) 和养分含量 (-0.72) (图 4D)。



注:实线和虚线分别表示正向和负向影响 ($p < 0.05$), 箭头上方的数字表示标准化路径系数, R^2 表示每个变量解释的方差。其中, 养分含量包括: DOC, DON 和 Olsen-P; 微生物量包括: MBC, MBN 和 MBP。

图 4 生物土壤结皮类型、性质和微生物量对微生物养分限制的直接和间接效应

与裸土相比,4 种类型的生物结皮生长显著增加 了微生物生物量碳氮磷 ($p < 0.05$, 图 1)。这与本研

究中土壤养分和土壤含水量的变化是一致的,在适宜的养分与水分条件下,可以为微生物的生长提供有利的条件^[14],偏最小二乘路径模型结果也展示出养分含量对微生物量的直接作用更为显著(图4)。当然,微生物的生长也可以促进养分的积累和水分的涵养^[31]。生物结皮一般会按照藻结皮—地衣结皮—苔藓结皮的顺序演替^[7-8],在本研究中土壤养分、水分和微生物量均随裸土、浅色藻结皮、深色藻结皮、藻藓混合结皮和藓结皮的顺序逐渐增加,反映出在生物结皮发育过程中有助于土壤性质的改善。

3.2 生物土壤结皮的酶活性和微生物养分限制

参与C、N和P循环的相关酶活性均表现为结皮的酶活性显著大于裸土($p < 0.05$,表2),这表示微生物在生物结皮中的C、N、P代谢速率更快,与微生物量的结果相对应。此外,以往的研究表明,土壤酶活性受到土壤养分状况影响较大^[32],并且在养分匮乏时微生物可以分泌酶到环境中来获取所需的养分^[33]。本研究中,RDA结果表明土壤的养分状况(SOC、TN和TP)与酶活性存在较强的相关性,并且能够解释酶活性大部分的变异(图3)。因此不同结皮类型间的养分差异会影响到土壤酶的活性。

酶计量的矢量模型结果表示在各个类型下微生物均受到相对C限制和相对P限制,并且微生物相对C、P限制间存在显著负相关关系(图2)。其中裸土的相对C限制低于各结皮处理,而相对P限制高于各结皮处理(图2A和2B)。这可能是由于土壤本身的P元素较为匮乏,不能满足微生物生长需求,并且从裸土发育到浅色藻结皮、深色藻结皮和藻藓混合结皮的过程中,土壤速效磷含量并没有显著变化($p > 0.05$)。P元素的限制也会影响到微生物对其他养分的吸收和微生物代谢^[34]。为了缓解P限制,微生物群落在分泌与P代谢相关的酶时会消耗掉一定的C^[35];有机质分解也会释放P供微生物利用^[36],微生物需要分泌更多的C获取酶水解有机质来缓解自身P的限制,这些过程都会导致微生物相对C限制的增加。此外,从裸土发育到结皮的过程中,微生物量显著增加,微生物间对资源的竞争也会造成相对C限制的加剧。

在浅色藻结皮发育到藓结皮的过程中,尽管相对C限制在各类型间差异不显著,但是数值上表现为先降低后增加的趋势。DA处理的相对C限制最低,其可溶性有机碳含量在此时是最高的(表1)。Sinsabaugh等^[33]指出速效养分对微生物生长影响更大,高的养分可利用性一定程度上能够缓解微生物的养分限制^[18]。同理,藓结皮的速效磷含量最高而P限制最低,与此观点是一致的。并且偏最小二乘路径模型结果也展示出速效养分含量对相对C、P限制均有较大影响。另外,土壤水分在低水平时的微生物代谢

活性会受到抑制^[37],在裸土和结皮发育初期的水分含量很低,微生物对有机物质的分解较慢也会造成较高的磷限制。结合偏最小二乘路径模型的结果来看,生物结皮的类型会直接影响到土壤中的养分状况、水分和微生物量进而间接影响微生物的代谢限制。本文主要基于酶活性及其计量模型对于微生物代谢情况进行判断和分析,在后续工作中需要结合微生物的群落特征以及参与碳氮磷循环的功能基因特征进行更全面以及深入的探讨。

4 结论

(1) 从裸土到生物土壤结皮各发育阶段,结皮养分、水分和微生物量均逐渐增加,表明生物结皮发育过程对土壤性质的改善起到积极作用。

(2) 参与C、N和P循环的相关酶活性增加,反映出微生物在生物土壤结皮中的C、N、P代谢速率加快,并且受到不同结皮类型间养分差异的影响。

(3) 生物土壤结皮的发育造成微生物相对碳限制的增大与相对磷限制的减小,受到养分可利用性的影响。另外,生物土壤结皮的类型会直接影响到其中的养分状况、水分和微生物量进而间接影响微生物的代谢限制。

参考文献:

- [1] 赵允格,许明祥,王全九,等.黄土丘陵区退耕地生物结皮理化性状初报[J].应用生态学报,2006,17(8):1429-1434.
- [2] 王国鹏,肖波,李胜龙,等.黄土高原水蚀风蚀交错区生物结皮的地表粗糙度特征及其影响因素[J].生态学杂志,2019,38(10):3050-3056.
- [3] 张元明,陈晋,王雪芹,等.古尔班通古特沙漠生物结皮的分布特征[J].地理学报,2005,60(1):53-60.
- [4] 吴玉环,高谦,于兴华.生物土壤结皮的分布影响因子及其监测[J].生态学杂志,2003,22(3):38-42.
- [5] Neher D A, Lewins S A, Weicht T R, et al. Microarthropod communities associated with biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan deserts[J]. Journal of Arid Environments, 2009,73(6/7):672-677.
- [6] Chilton A M, Neilan B A, Eldridge D J. Biocrust morphology is linked to marked differences in microbial community composition[J]. Plant and Soil, 2017, 429(1/2):65-75.
- [7] 张元明,王雪芹.荒漠地表生物土壤结皮形成与演替特征概述[J].生态学报,2010,30(16):4484-4492.
- [8] 胡春香,张德禄,刘永定.干旱区微小生物结皮中藻类研究的新进展[J].自然科学进展,2003,13(8):9-13.
- [9] Eldridge D J, Tozer M E. Distribution and floristics of bryophytes in soil crusts in semi-arid and arid eastern Australia [J]. Aust J Bot, 1996,44(2):223-247.
- [10] 高丽倩,赵允格,许明祥,等.生物土壤结皮演替对土壤

- 生态化学计量特征的影响[J].生态学报,2018,38(2):678-688.
- [11] 麻云霞,王月林,李钢铁,等.生物地毯治沙工程:生物结皮现状的研究进展[J].草地学报,2019,27(3):531-538.
- [12] Exbrayat J F, Pitman A J, Zhang Q, et al. Examining soil carbon uncertainty in a global model: response of microbial decomposition to temperature, moisture and nutrient limitation [J]. Biogeosciences, 2013,10(11):7095-7108.
- [13] 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(1):46-53.
- [14] Sinsabaugh R L, Hill B H, Shah J J F. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment[J]. Nature, 2009,462(7274):795-798.
- [15] 杨巧云,赵允格,包天莉,等.黄土丘陵区不同类型生物结皮下的土壤生态化学计量特征[J].应用生态学报,2019,30(8):2699-2706.
- [16] Sinsabaugh R L, Shah J J F. Ecoenzymatic Stoichiometry and Ecological Theory[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2012,43:313-343.
- [17] Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: the Biology of elements from molecules to the biosphere [J]. Princeton university press, 2002,2002:225-226.
- [18] Cui Y, Wang X, Zhang X, et al. Soil moisture mediates microbial carbon and phosphorus metabolism during vegetation succession in a semiarid region[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020,147:107814.
- [19] 胡忠旭,赵允格,王一贺.黄土丘陵区不同类型生物结皮下土壤微生物的分布特征[J].西北农林科技大学学报:自然科学版,2017,45(6):105-114.
- [20] Brookes P C, Landman A, Pruden G, et al. Chloroform fumigation and the release of soil-nitrogen-a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil [J]. Soil Biology & Biochemistry, 1985,17(6):837-842.
- [21] Cui Y, Fang L, Deng L, et al. Patterns of soil microbial nutrient limitations and their roles in the variation of soil organic carbon across a precipitation gradient in an arid and semi-arid region [J]. Sci Total Environ, 2019,658:1440-1451.
- [22] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2002,34(9):1309-1315.
- [23] Moorhead D L, Rinkes Z L, Sinsabaugh R L, et al. Dynamic relationships between microbial biomass, respiration, inorganic nutrients and enzyme activities:informing enzyme-based decomposition models[J]. Frontiers in Microbiology, 2013,4:223.
- [24] Elbert W, Weber B, Burrows S, et al. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen [J]. Nature Geoscience, 2012,5(7):459-462.
- [25] 李新荣,周海燕,王新平,等.中国干旱沙区的生态重建与恢复:沙坡头站 60 年重要研究进展综述[J].中国沙漠,2016,36(2):247-264.
- [26] Russow R, Veste M, Littmann T. Using the natural N-15 abundance to assess the main nitrogen inputs into the sand dune area of the North-Western Negev Desert (Israel)[J]. Isot. Environ. Health. Stud, 2004,40(1):57-67.
- [27] Belnap J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA [J]. Biology and Fertility of Soils, 2002,35(2):128-135.
- [28] 明姣,赵允格,许明祥,等.黄土丘陵区不同降水量带生物结皮对土壤氮素的影响[J].植物营养与肥料学报,2013,19(1):102-110.
- [29] 张国秀,赵允格,许明祥,等.黄土丘陵区生物结皮对土壤磷素有效性及碱性磷酸酶活性的影响[J].植物营养与肥料学报,2012,18(3):621-628.
- [30] 陆文龙,王敬国,曹一平,等.低分子量有机酸对土壤磷释放动力学的影响[J].土壤学报,1998,35(4):493-500.
- [31] Wu N, Pan H X, Qiu D, et al. Feasibility of EPS-producing bacterial inoculation to speed up the sand aggregation in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China [J]. J. Basic Microbiol, 2014, 54(12):1378-1386.
- [32] Kivlin S N, Treseder K K. Soil extracellular enzyme activities correspond with abiotic factors more than fungal community composition [J]. Biogeochemistry, 2014,117(1):23-37.
- [33] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, et al. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale [J]. Ecology Letters, 2008,11(11):1252-1264.
- [34] Elser J J, Acharya K, Kyle M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota [J]. Ecology Letters, 2003,6(10):936-943.
- [35] Marklein A R, Houlton B Z. Nitrogen inputs accelerate phosphorus cycling rates across a wide variety of terrestrial ecosystems [J]. New Phytologist, 2012,193(3):696-704.
- [36] Ru J, Zhou Y, Hui D, et al. Shifts of growing-season precipitation peaks decrease soil respiration in a semi-arid grassland [J]. Global Change Biology, 2018, 24(3):1001-1011.
- [37] Borken W, Savage K, Davidson E A, et al. Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil [J]. Global Change Biology, 2006,12(2):177-193.