

# 苔藓结皮及其下层土壤的胞外酶活性与微生物 CUE 特征

张尚鹏<sup>1,2</sup>, 王百群<sup>1,2</sup>, 晁赫嵘<sup>3</sup>, 王雨涵<sup>3</sup>

(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)

**摘 要:**为进一步明确苔藓结皮对下层土壤养分的影响及微生物对养分的利用特征,以黄土丘陵区典型退耕地上发育的苔藓结皮及其下层土壤(0—2 cm, 2—5 cm, 10—20 cm)为研究对象,分析在剖面尺度下土壤碳(C)、氮(N)、磷(P)养分状况、胞外酶活性以及微生物 CUE 特征。结果表明:苔藓结皮显著提高了表层土壤养分含量,结皮层的 SOC, TN, TP, DOC, DON 和 Olsen-P 含量分别是 10—20 cm 土壤养分的 2.58, 2.34, 1.13, 2.30, 4.30, 7.36 倍。与养分含量特征一致,微生物生物量随土层深度的增加逐渐降低。在整个剖面尺度上,微生物群落存在较为稳定的元素内稳态以保持自身 C, N, P 的计量平衡。参与 C, N, P 循环的相关胞外酶活性在剖面尺度上表现出差异,β-1, 4-葡萄糖苷酶(BG)随深度增加逐渐降低,而 β-1, 4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)和碱性磷酸酶(AP)则表现为先降低后增加的趋势,底层土壤较高的 NAG 和 AP 酶活性反映出 N, P 养分的匮乏。微生物 CUE 在剖面尺度上表现为先降低后增加的趋势,平均水平为 0.25,表明表层与深层土壤更有助于 C 的固存。此外,方差分解(VPA)和线性模型结果均指出养分状况和土壤酶是影响微生物 CUE 的关键因素。总的来说,苔藓结皮对表层土壤的养分和微生物代谢产生积极作用,尽管底层土壤养分匮乏,但仍保持较高的微生物 C 利用效率。

**关键词:**苔藓结皮; 剖面; 养分; 胞外酶活性; 微生物碳利用效率

**中图分类号:**S154.1; S158.2

**文献标识码:**A

**文章编号:**1005-3409(2022)02-0106-06

## Extracellular Enzyme Activities and Microbial CUE Characteristics of Mossy Crust and Soil Substratum

ZHANG Shangpeng<sup>1,2</sup>, WANG Baiqun<sup>1,2</sup>, CHAO Herong<sup>3</sup>, WANG Yuhan<sup>3</sup>

(1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, 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)

**Abstract:** To further clarify the influence of mossy crust on nutrients and the characteristics of microbial utilization of nutrients in soil substratum, the mossy crust and its soil substratum (0—2 cm, 2—5 cm, 10—20 cm) developed on the typical abandoned cropland in the loess hilly region were selected as the research samples, the status of carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), extracellular enzyme activities and microbial CUE characteristics were analyzed. The results showed that the moss crust significantly improved the nutrient status of surface soil, and the contents of SOC, TN, TP, DOC, DON and Olsen-P in the crust layer were 2.58, 2.34, 1.13, 2.30, 4.30 and 7.36 times of those in 10—20 cm soil layer, respectively. Consistent with the characteristics of nutrient contents, the microbial biomass decreased gradually with the increase of soil depth. In the whole soil profile, the microbial community had a relatively stable element homeostasis to maintain its C, N, P equilibrium. The extracellular enzyme activities involved in C, N, and P cycles were significantly different in different soil depths. β-1, 4-glucosidase (BG) decreased with increase of soil depth, while β-1, 4-N-acetylglucosaminidase (NAG) and alkaline phosphatase (AP) showed a trend of decreasing first and increasing afterwards. The higher activities of NAG and AP in the soil substratum reflected the defi-

收稿日期:2021-05-28

修回日期:2021-06-13

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,研究方向为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

ciency of N and P. Microbial CUE decreased at first and increased afterwards along the soil profile, with an average level of 0.25, reflecting that the habitat was more conducive to C sequestration in surface and deep soil. In addition, the results of variance decomposition (VPA) and linear model indicated that nutrient status and soil enzymes were the key factors affecting microbial CUE. In general, in different soil depths, mossy crusts have a positive effect on the nutrients and microbial metabolism of the topsoil, and the soil substratum maintains a high microbial C utilization efficiency despite the insufficiency of nutrients.

**Keywords:** mossy crusts; profile; nutrient; extracellular enzyme activities; microbial carbon utilization efficiency

生物土壤结皮是由非维管束植物如藻类、地衣、苔藓和土壤表面的微生物与土壤颗粒通过团聚和胶结作用所形成的地表覆被物<sup>[1]</sup>。生物土壤结皮的发育能够加固地表土壤,增强土壤的抗侵蚀能力<sup>[2]</sup>,影响水分重新分配<sup>[3]</sup>,改善微生物群落的结构和多样性等<sup>[4]</sup>。苔藓结皮被认为是生物土壤结皮发育的后期阶段<sup>[5]</sup>,其养分状况较发育前期有较大改善,为微生物生长提供更适宜的条件。

土壤中的微生物能够通过产生胞外酶来进一步催化分解复杂的有机物质,释放可供微生物同化的 C、N、P 养分<sup>[6]</sup>,胞外酶被认为是微生物获取养分的重要催化剂<sup>[7]</sup>,在参与土壤的物质循环中发挥着重要作用。土壤酶的活性特征能够作为评价土壤的养分状况以及微生物群落代谢的有效指标<sup>[8]</sup>。微生物 C 利用效率(CUE)被定义为土壤微生物生长速率与有机质吸收速率的比值,其范围为 0.1~0.6<sup>[9-10]</sup>。通常情况下,具有高 CUE 的微生物群落可以有效地将 C 保留在新生物量中,而低 CUE 则意味着 C 的损失<sup>[11]</sup>。苔藓结皮会对结皮层养分起到积极作用,而对其下层土壤的土壤酶活性和 C 利用状况尚不清楚。因此,本研究选择黄土高原退耕地上生长的苔藓结皮及下层土壤为研究对象,通过探究剖面尺度下的养分状况、土壤酶活性和微生物 CUE 特征,进一步明确苔藓结皮对下层土壤养分的影响及微生物对养分的利用情况,为深入了解生物结皮参与的生物地球化学循环及其生态效应提供理论依据。

# 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(109°19'E,36°51'N)。地貌类型为典型的黄土丘陵,平均海拔在 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胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、白莲蒿(*Artemisia stechmanniana*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)等。

## 1.2 样品采集

本研究于 2020 年 8 月对样品进行采集,在安塞县周边流域选择海拔一致,人为扰动少且苔藓结皮发育完整的退耕地作为采样点。共设置 4 个样地(表 1),在每个样地采集苔藓结皮以及其下层 0—2 cm, 2—5 cm 和 10—20 cm 的土壤。在每个样地中,按照随机采样和多点混合的原则采集样品,各个深度的样品按照 5~7 点采样并最终混合为一个分析样品。每份样品过 2 mm 筛并去除石头和植物体等杂质,将每个样本分为两个子样本,一份样本风干后用于理化性质测定,另一份样本立即放在 4℃ 冰箱中保存,两周内用于酶活性和微生物量分析。

表 1 样地基本信息

样地	海拔/m	坡向	植被群落	结皮厚度/mm
1	1262	阴	白莲蒿、香青兰	6.61±0.05
2	1218	阳	白莲蒿、胡枝子	8.45±0.15
3	1207	阳	白莲蒿、茵陈蒿	6.97±0.33
4	1222	阴	白莲蒿、香青兰	7.54±0.60

## 1.3 样品测定

参考《土壤农化分析》第三版<sup>[12]</sup>测定土壤理化性质。用电位法(水土比为 2.5:1)测定 pH 值;土壤含水量用烘干法测定;采用重铬酸钾—外加加热法测定土壤有机碳(SOC)的含量;土壤全氮(TN)含量使用凯氏定氮法测定(KjeltecTM2399,瑞典);可溶性有机氮(DON)和可溶性有机碳(DOC)利用 MultiC/N3100 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)。

采用氯仿熏蒸法来测定土壤微生物量碳(MBC)、微生物量氮(MBN)和微生物量磷(MBP)的含量<sup>[13]</sup>,用 0.5 mol/L 浓度的 K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 浸提 C 和 N,0.5 mol/L 浓度的 NaHCO<sub>3</sub> 浸提 P,将未熏蒸样品和熏蒸样品间的差值作为微生物量,其中 MBC、MBN 和 MBP 的转化系数分别为 0.45,0.54,0.40。酶活性均采用微孔板荧光法进行测定<sup>[11,14]</sup>,其中参与碳氮磷循环的水解酶分别是:β-1,4-葡萄糖苷酶(BG)、β-1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶(NAG)、碱性磷酸酶(AP)。

### 1.4 计算方法

胞外酶活性的计算公式为<sup>[15]</sup>：

$$A_b = FV / (eV_1tm) \tag{1}$$
$$F = (f - f_b) / q - f_s \tag{2}$$
$$e = f_r / (c_sV_2) \tag{3}$$
$$q = (f_q - f_b) / f_r \tag{4}$$

式中： $A_b$ 为样品酶活性[nmol/(g 干土·h)]； $F$ 为校正后样品荧光值； $V$ 为悬浊液的总体积； $e$ 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； $f$ 为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； $c_s$ 为参考标准孔的浓度； $V_2$ 为所加入参考标准物体积； $f_q$ 为淬灭标准孔的荧光值。

微生物 CUE 计算采用生物地球化学平衡模型<sup>[16]</sup>：

$$CUE = CUE_{\max} \times \{ (S_{C:N} \times S_{C:P}) / [(K_{C:N} + S_{C:N}) \times (K_{C:P} + S_{C:P})] \}^{0.5} \tag{5}$$
$$S_{C:N} = B_{C:N} / L_{C:N} \times 1 / EEA_{C:N} \tag{6}$$
$$S_{C:P} = B_{C:P} / L_{C:P} \times 1 / EEA_{C:P} \tag{7}$$

式中： $EEA_{C:N}$ 为 BG/NAG， $EEA_{C:P}$ 为 BG/AP。 $K_{C:N}$ 和  $K_{C:P}$ 是基于有效性 C、N、P 的 CUE 半饱和常数。假设模型的  $K_{C:N}$ 和  $K_{C:P}$ 为 0.5， $CUE_{\max}$ 为 0.6。 $B_{C:N}$ 和  $B_{C:P}$ 分别为微生物量 C：N 和 C：P。用速效态养分比值作为  $L_{C:N}$ 和  $L_{C:P}$ 。

表 2 苔藓结皮及下层土壤理化性质特征

测定指标	藓结皮层	0—2 cm	2—5 cm	10—20 cm
SOC/(g·kg <sup>-1</sup> )	11.3±0.44a	6.77±0.34b	5.20±0.91bc	4.39±0.40c
TN/(g·kg <sup>-1</sup> )	0.92±0.03a	0.55±0.03b	0.47±0.04bc	0.39±0.03c
TP/(g·kg <sup>-1</sup> )	0.54±0.01a	0.49±0.01b	0.48±0.01b	0.48±0.01b
DOC/(mg·kg <sup>-1</sup> )	312±25.8a	201±2.37b	159±18.7b	136±10.2b
DON/(mg·kg <sup>-1</sup> )	66.6±8.17a	25.3±1.54b	17.8±1.93b	15.5±1.68b
Olsen-P/(mg·kg <sup>-1</sup> )	3.98±0.70a	1.57±0.21b	0.86±0.09b	0.54±0.10b
含水量/%	13.6±1.48a	12.3±1.09a	12.7±1.18a	13.9±0.36a
pH 值	7.78±0.07b	8.31±0.03a	8.42±0.03a	8.46±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( $n=4$ )。不同小写字母表示不同深度土壤间差异显著( $p<0.05$ )。

### 2.2 苔藓结皮及下层土壤微生物量与内稳态特征

表 3 展示了藓结皮剖面尺度下土壤的微生物量变化。与土壤养分分布特征类似，微生物生物量碳、氮、磷均在藓结皮层最高( $p<0.05$ )，分别为(2 981±223) mg/kg，(270±24.7) mg/kg，(21.3±2.43) mg/kg。随着深度的增加进一步降低，结皮层的微生物生物量碳、氮、磷分别是 10—20 cm 土壤的 15.9, 32.3, 9.94 倍。进一步通过分析土壤养分与微生物生物量之间的关系，来确定微生物体的化学计量内稳态强度(图 1)。无论是 C：N，C：P 和 N：P，土

### 1.5 数据分析

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Tukey test 多重比较检验不同深度间的理化性质、微生物量、酶活性和微生物 CUE 的差异性。采用广义线性模型来确定养分计量与微生物量计量间的关系判断元素内稳态。利用 R 软件“Vegan”包的“varpart”函数进行方差分解分析(VPA)，使用“relaimpo”包中的线性模型确定每个变量对微生物 CUE 的相对影响。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 苔藓结皮及下层土壤理化性质特征

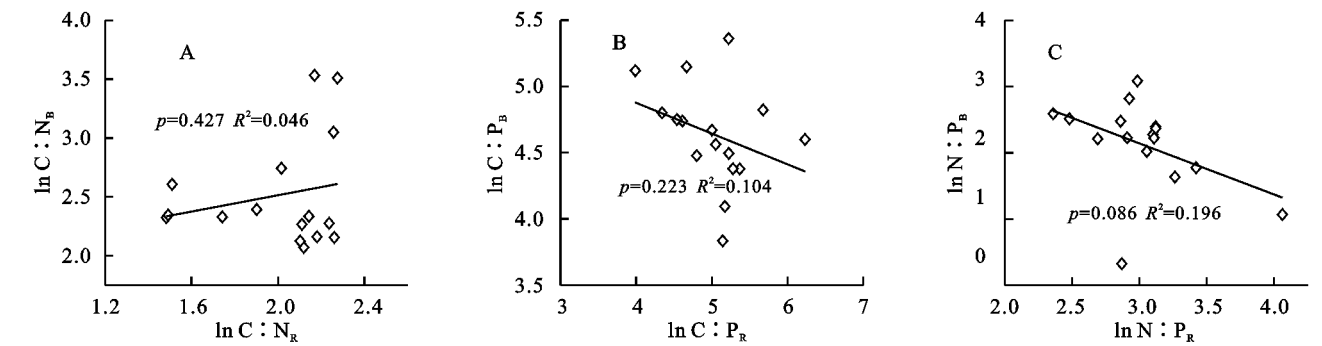
不同土壤理化性质在剖面尺度上表现出明显差异(表 2)。土壤养分含量均呈现随着深度的加深而降低，藓结皮层的养分含量显著高于其他土层( $p<0.05$ )。藓结皮层的 SOC，TN，TP，DOC，DON 和 Olsen-P 含量分别是 10—20 cm 土壤养分的 2.58, 2.34, 1.13, 2.30, 4.30, 7.36 倍。而藓结皮及不同深度土壤间的含水量没有表现出显著差异。藓结皮层的 pH 值(7.78±0.07)显著低于其他土层( $p<0.05$ )，尽管在 0—2 cm，2—5 cm 和 10—20 cm 之间差异性不显著，但在数值上表现为随着土层深度的增加而增加。可见，在剖面尺度上，养分主要集中在表层，且表层 pH 值较低。

壤养分与微生物生物量之间均不存在明显的相关性( $p>0.05$ )。这反映了微生物可保持其本身的元素平衡，微生物群落存在很强的元素内稳态。

表 3 苔藓结皮及下层土壤微生物生物量

测定指标	mg/kg			
	藓结皮层	0—2 cm	2—5 cm	10—20 cm
MBC	2 981±223a	625±68.5b	363±39.2b	187±47.1b
MBN	270±24.7a	66.9±5.68b	39.4±4.40bc	8.40±2.80c
MBP	21.3±2.43a	6.83±0.28b	3.37±0.51b	2.14±0.45b

注：MBC 表示微生物生物量碳；MBN 表示微生物生物量氮；MBP 表示微生物生物量磷。数字为均值±标准误( $n=4$ )。不同小写字母表示不同深度土壤间差异显著( $p<0.05$ )。



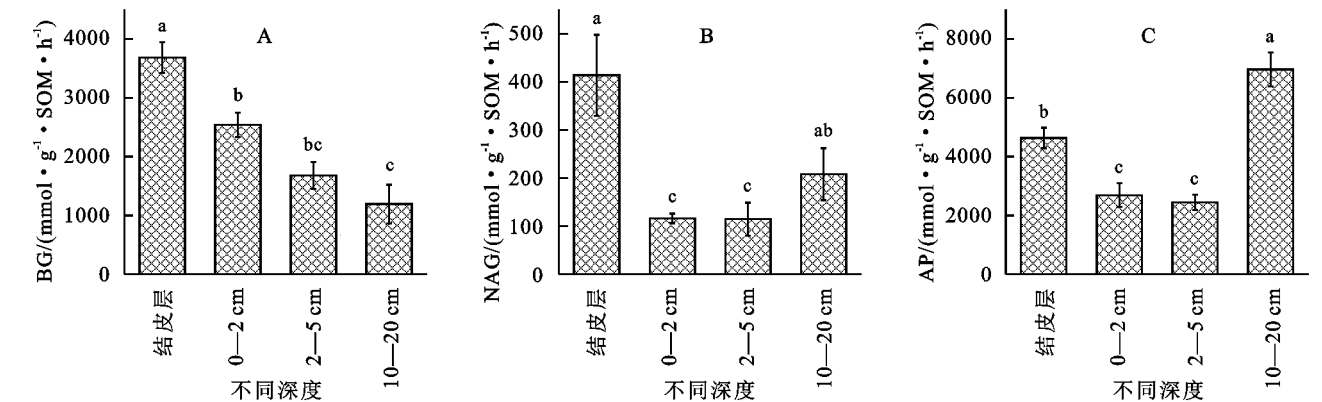
注:微生物生物量计量比与土壤养分计量比之间的关系。若斜率 $\approx 1$ 且显著( $p < 0.05$ )表示稳态较弱或不稳定,若回归斜率 $\ll 1$ 且不显著( $p > 0.05$ )表示化学计量稳态较强。

图 1 土壤微生物元素稳态分析

### 2.3 苔藓结皮及下层土壤胞外酶活性特征

土壤胞外酶活性在不同土层深度之间存在显著差异(图 2)。随土层深度的增加,BG 逐渐降低,而 NAG 和 AP 则表现为先降低后增加的趋势。BG 和 NAG 的最高值出现在结皮层( $p < 0.05$ ),为(3 684  $\pm$

263) nmol/(g · SOM · h)和(413  $\pm$  84.2) nmol/(g · SOM · h),AP 的最高值则出现在 10—20 cm 土层深度,其酶活性为(6 966  $\pm$  572) nmol/(g · SOM · h)。NAG 和 AP 的酶活性在 0—2 cm 和 2—5 cm 的土层间没有显著差异( $p > 0.05$ )。



注:BG 表示  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶[nmol/(g · SOM · h)];NAG 表示  $\beta$ -1,4-N-乙酰氨基葡萄糖苷酶[nmol/(g · SOM · h)];AP 表示碱性磷酸酶[nmol/(g · SOM · h)]。不同小写字母表示不同深度土壤间差异显著( $p < 0.05$ )。

图 2 剖面尺度上土壤酶活性特征

### 2.4 剖面尺度下的 CUE 变化特征及影响因素

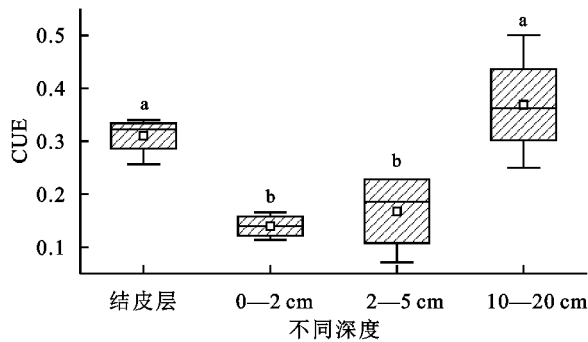
微生物 C 利用效率(CUE)在不同土层深度下存在显著差异,其平均值为 0.25( $p < 0.05$ ,图 3)。CUE 随土层深度加深呈现先降低后增加的趋势,最大值出现在 10—20 cm(0.36  $\pm$  0.05),最小值出现在 0—2 cm(0.13  $\pm$  0.01)。结合方差分解(VPA)分析了土壤养分和土壤酶对 CUE 变化的解释程度(图 4A),其中土壤养分可解释 63%,土壤酶可解释 83%,二者共同解释部分占 49%。进一步结合线性模型分析各变量对 CUE 变化的相对重要度(图 4B),结果与 VPA 一致,土壤酶的相对影响更大。其中 BG,NAG 和 AP 的相对影响分别为 14.0%,30.9%和 23.4%,土壤养分中 TP 的相对影响最大,为 8.87%。

## 3 讨论

苔藓结皮的发育提高了表层土壤的养分含量和微生物生物量。在本研究中,结皮层的有机碳、全氮、

全磷、可溶性有机碳、可溶性有机氮和速效磷含量均显著高于其他深度的土壤(表 2),这与以往的研究结果类似。Li 等<sup>[17]</sup>研究结果指出藓结皮层的养分含量高于地下部;明姣等<sup>[18]</sup>研究发现生物结皮对土壤中氮含量的影响主要集中在结皮层;张国秀等<sup>[19]</sup>指出结皮层的全磷与速效磷含量均显著高于下层土壤,有效磷含量为 3.27~5.87 mg/kg。生物结皮发育过程中土壤含水量会进一步增加<sup>[20]</sup>,发育到藓结皮最高。而本研究选择藓结皮为研究对象,由于表层的水分积累导致与下层土壤间的差异不显著。此外,生物结皮在发育过程中,能够释放有机酸来促进土壤中难溶性有机物质的分解<sup>[21]</sup>,以满足本身的养分需求,是造成表层土壤 pH 较低的重要原因。由于结皮层充足的土壤养分与适宜的生存条件,使结皮层的微生物量显著高于下层土壤(表 3)。此外,本研究发现剖面尺度的微生物群落保持着较为稳定的化学计量内稳态(图 1),微生物可以通过酶的合成等过程来保持自身 C,N,P 的计量平衡<sup>[22]</sup>。

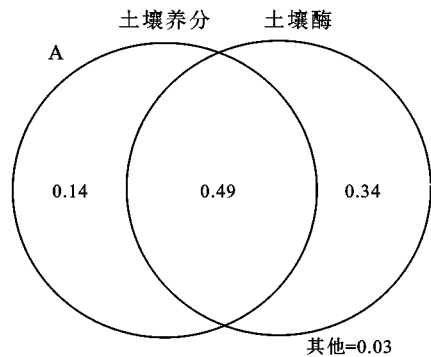




注:不同小写字母表示不同深度土壤间差异显著( $p<0.05$ )。

图 3 剖面尺度上微生物的碳利用效率特征

参与 C,N,P 循环的相关酶活性在剖面尺度上表现出明显差异。BG,NAG 和 AP 这 3 种酶均在结皮层表现出较高的活性(图 2),而结皮层的微生物量也是最高的,这反映了结皮层中微生物参与 C,N,P 代

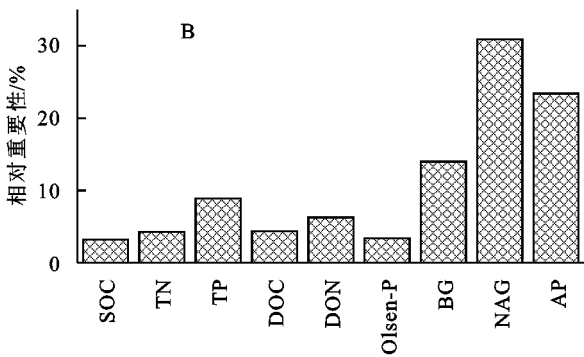


注:方差分解(A)与线性模型(B)分析土壤养分和土壤酶对 CUE 的解释程度与相对贡献。

图 4 方差分解与线性模型分析 CUE 的影响因素与相对贡献

本研究发现微生物 CUE 在剖面尺度上的平均值为 0.25(图 3),与以往结果类似。Giorgio 等<sup>[25]</sup>指出全球的平均水平为 0.26,陆地生态系统微生物 C 利用效率平均约为 0.30<sup>[26-27]</sup>。在剖面尺度上,微生物 CUE 随深度的增加呈现先降低后增加的趋势(图 3)。VPA 与线性模型结果表明土壤养分与土壤酶均对 CUE 变化呈现较高的解释度(图 4)。结皮层充足的可利用性养分条件有助于微生物生长与代谢,以及提高参与转化为新的生物量的效率<sup>[16]</sup>。此外,激发效应也会影响到微生物的 CUE<sup>[11]</sup>。结皮层会受到地上部的植物凋落物和根系分泌物的影响,短暂或连续的物质输入会引起有机质周转的变化<sup>[28]</sup>,而周转中的养分能够以微生物生物量的形式被固定在土壤中。受到养分供应的影响,随深度增加微生物 CUE 逐渐降低,但 10—20 cm 土层深度的微生物 CUE 增大。这可能是由于深层土壤较低的微生物量,使其对养分的需求明显低于表层。此外,由于 N,P 元素的匮乏促进了微生物对 NAG 和 AP 的分泌,而酶的释放会消耗土壤中的部分 C<sup>[10]</sup>,微生物依然能够保持较高的 CUE,反映了土壤中的 C 含量仍能满足微生物

的需求,微生物增加了对养分的需求用于增加自身生物量<sup>[23]</sup>。随土层深度的增加,酶活性呈现出不同程度的降低,但 NAG 和 AP 在 10—20 cm 深度表现为较高的酶活性(图 2B 和 2C)。这可能是由于随土层的加深,N 和 P 元素的含量不能满足微生物的需求,在这种养分亏缺的情况下微生物通过分泌 N 和 P 的相关酶到环境中来活化相应的养分<sup>[7]</sup>。以往的研究指出,生物结皮具有固氮和溶磷的作用<sup>[19,24]</sup>,因此结皮层可认为是整个剖面尺度上重要的养分输入层。此外,结皮层的 DOC,DON 和 Olsen-P 含量分别是 10—20 cm 深度土壤的 2.30,4.29,7.36 倍(表 2),也进一步说明了 N,P 元素受到结皮层更少的养分补充,以至于微生物需要释放相关胞外酶来活化养分。由此可见,土壤的养分状况会影响到酶活性大小。



物的需求,这与 BG 酶活性随深度逐渐降低的结果是一致的(图 2A)。

4 结论

- (1) 苔藓结皮的发育提高了表层土壤的养分含量和微生物生物量,在剖面尺度上,养分含量和微生物生物量随深度增加而逐渐降低。
- (2) 微生物群落保持较为稳定的化学计量内稳态。BG 的酶活性随深度增加而逐渐降低,NAG 和 AP 的酶活性先降低后升高,反映了 10—20 cm 深度的 N,P 养分匮乏。
- (3) 在剖面尺度上,微生物 CUE 随深度的增加呈现先降低后增加的趋势,表层与底层土壤都有助于微生物对 C 的固存,其中土壤养分与土壤酶是影响 CUE 的关键因素。

参考文献:

[1] Eldridge D J, Greene R S B. Microbiotic soil crusts: A review of their roles in soil and ecological processes in the range lands of Australia [J]. Aust. J. Soil Res., 1994,32(3):389-415.

- [2] Bowker M A, Belnap J, Bala Chaudhary V, et al. Revisiting classic water erosion models in drylands: The strong impact of biological soil crusts [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2309-2316.
- [3] 张侃侃, 卜崇峰, 高国雄. 黄土高原生物结皮对土壤水分入渗的影响[J]. *干旱区研究*, 2011, 28(5): 808-812.
- [4] Zhou H, Gao Y, Jia X, et al. Network analysis reveals the strengthening of microbial interaction in biological soil crust development in the Mu Us Sandy Land, northwestern China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107782.
- [5] 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.
- [6] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils[J]. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 101-113.
- [7] 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.
- [8] Nannipieri P, Trasar-Cepeda C, Dick R P. Soil enzyme activity: a brief history and biochemistry as a basis for appropriate interpretations and meta-analysis[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(1): 11-19.
- [9] Geyer K M, Kyker-Snowman E, Grandy A S, et al. Microbial carbon use efficiency: Accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter[J]. *Biogeochemistry*, 2016, 127(2/3): 173-188.
- [10] Manzoni S, Taylor P, Richter A, et al. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils [J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91.
- [11] 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. DOI: 10.1016/j.soilbio.2020.107814.
- [12] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 中国婷. 贡嘎山东坡土壤微生物代谢的海拔分布特征[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [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] Li Y G, Zhou X B, Zhang Y M. Moss patch size and microhabitats influence stoichiometry of moss crusts in a temperate desert, Central Asia[J]. *Plant and Soil*, 2019, 443(1/2): 55-72.
- [18] 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.
- [19] 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.
- [20] Li B, Gao J, Wang X, et al. Effects of biological soil crusts on water infiltration and evaporation Yanchi Ningxia, Maowusu Desert, China [J]. *International Journal of Sediment Research*, 2016, 31(4): 311-323.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] Bell C, Carrillo Y, Boot C M, et al. Rhizosphere stoichiometry: Are C:N:P ratios of plants, soils, and enzymes conserved at the plant species-level[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(2): 505-517.
- [24] 苏延桂, 李新荣, 赵昕, 等. 不同类型生物土壤结皮固氮活性及对环境因子的响应研究[J]. *地球科学进展*, 2011, 26(3): 332-338.
- [25] del Giorgio P A, Cole J J. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1998, 29: 503-541.
- [26] Manzoni S, Porporato A. Soil carbon and nitrogen mineralization: Theory and models across scales[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, 41(7): 1355-1379.
- [27] Manzoni S, Trofymow J A, Jackson R B, et al. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter[J]. *Ecological Monographs*, 2010, 80(1): 89-106.
- [28] Kuzyakov Y, Friedel J K, Stahr K. Review of mechanisms and quantification of priming effects[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1485-1498.