

# 古尔班通古特沙漠生物结皮固氮活性

吴楠<sup>1,2</sup>, 张元明<sup>1,\*</sup>, 王红玲<sup>1,2</sup>, 张静<sup>1,2</sup>, 陈荣毅<sup>1,2</sup>, 聂华丽<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011 2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要** 利用乙炔还原法对新疆古尔班通古特沙漠不同类型的生物结皮(藻结皮、地衣结皮、苔藓结皮)的固氮活性( $\text{nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$ )进行了定量研究。结果表明,不仅采样时段和结皮类型对生物结皮的固氮活性具有显著的影响( $p < 0.05$ ),二者的交互效应同样对生物结皮的固氮活性具有极显著的影响( $p < 0.01$ )。各类型生物结皮固氮活性变化趋势表现为 3~5 月间,藻结皮( $2.26 \times 10^3$ ) > 地衣结皮( $6.54 \times 10^2$ ) > 苔藓结皮( $6.38 \times 10^2$ )。6~10 月份,各类型生物结皮的固氮能力显著提高( $p < 0.05$ ),藻结皮的固氮活性最高( $9.81 \times 10^3$ ),依次为地衣结皮  $9.06 \times 10^3$ 、苔藓结皮  $2.03 \times 10^3$ 。11 月~翌年 2 月间,月均温都低于  $0^\circ\text{C}$ ,抑制了生物结皮的固氮活性,藻结皮、苔藓结皮的固氮活性降幅极显著( $p < 0.01$ ),分别抵达  $4.18 \times 10^2$ 、 $5.43 \times 10^2$ ,地衣结皮降低至  $2.78 \times 10^3$ 。生物结皮成为古尔班通古特沙漠除豆科植物外重要的氮源,为该沙漠 1 年生浅根系草本植物的种子萌发与植物体的生长提供丰富的有机质源,从而有利于这些植物种群的繁衍与更新,并与之共同促进对沙面的固定。

**关键词** 生物结皮; 固氮活性; 乙炔还原法; 古尔班通古特沙漠

文章编号: 1000-0933 (2007)09-3785-09 中图分类号: Q945.13 S154 文献标识码: A

## On the nitrogen fixation by biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert , northern Xinjiang of China

WU Nan<sup>1,2</sup>, ZHANG Yuan-Ming<sup>1,\*</sup>, WANG Hong-Ling<sup>1,2</sup>, ZHANG Jing<sup>1,2</sup>, CHEN Rong-Yi<sup>1,2</sup>, NIE Hua-Li<sup>1,2</sup>

1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (9) 3785 ~ 3793.

**Abstract :** Nitrogen (N) is an important limiting nutrient for plant production in arid and semiarid ecosystems. Nitrogen (N) exists in the atmosphere as  $\text{N}_2$ , a form that is not useable by vascular plants.  $\text{N}_2$  must first be “fixed”, or reduced, to ammonia ( $\text{NH}_4^+$ ) by prokaryotic organisms. Biological soil crusts, formed by different combination of mosses, lichens, liverworts, algae, fungi, cyanobacteria and bacteria, may be important in arid and semi-arid ecosystems because of their ability to fix atmospheric nitrogen ( $\text{N}_2$ ). This is especially true for regions where rainfall and anthropogenic inputs of N are low. Estimations of  $\text{N}_2$  fixation by soil crusts in arid and semi-arid areas vary widely. It is difficult to compare these values because they were reported with different units (from hourly to annual rates), and at different spatial scales (from  $\text{cm}^2$  to  $\text{hm}^2$ ). Laboratory studies were demonstrated that N fixation rates in individual species of soil crust lichens and

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (40571085); 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX3-SW-343)

收稿日期 2006-08-01; 修订日期 2007-05-12

作者简介 吴楠 (1980~), 女, 新疆石河子市人, 博士生, 主要从事干旱区植物生态学研究. E-mail: frost-2000@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangym@ms.xjb.ac.cn

致谢 感谢张立运、关桂兰、潘惠霞老师在论文写作中的悉心指导, 感谢新疆农科院分析测试中心周晓龙、孙涛、王建梅在实验过程中的帮助

**Foundation item** The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40571085), Key Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX3-SW-343)

**Received date** 2006-08-01; **Accepted date** 2007-05-12

**Biography** :WU Nan, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecology in arid areas. E-mail: frost-2000@163.com

cyanobacteria were controlled by species composition , moisture , temperature , and light. As crust organisms are only active when wet , moisture is the most limiting factor. Much of the N fixed by crustal species is released soon after fixation. N compounds released include small amounts of amide , peptides , and free amino acids , with most as nitrate and ammonium. Released N was shown to be utilized by surrounding organisms , including vascular plants , fungi , actinomycetes , and bacteria. Previous studies showed that soil surface disturbance such as trampling by animals could greatly reduce or eliminate N fixation in biological soil crusts. Disturbance of biological soil crusts also decreases soil stability and albedo , both of which can influence N inputs and N cycles. Thus , reductions in N inputs from crusts which reflected in surrounding plant tissue N levels could have large implications for N cycles in places dominated by biological soil crusts. A quantification of the inputs of atmospheric N<sub>2</sub> by biological soil crusts under field conditions is important for the estimation of the potential impacts on the N budget. Given the high rates of N input but low levels of soil N in deserts , much of the fixed N must be leached downwards into the soil or lost to the atmosphere in gaseous phase. Little is known about either pathway from biological soil crusts in these ecosystems.

Biological soil crusts serve as important biological factors contributing to the soil stability and fertility due to their large coverage in the Gurbantunggut Desert , northern Xinjiang. Although biological soil crusts were widely studied in many deserts of the world , their importance in the Gurbantunggut Desert had not been well analyzed. Previous studies regarding nitrogenase activity (NA , indicative of N<sub>2</sub> fixation ) in this desert were related to legumes , ignoring the possible role of biological crusts in N<sub>2</sub> fixation. Soil surface disturbances associated with human activities were repeatedly shown to convert species-rich biological soil crusts , dominated by lichen and moss , to species-poor crusts dominated by cyanobacteria. The objective of this study was to quantify the nitrogen-fixing activity in different types of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert using acetylene reduction assays (ARA ). We measured potential N fixation rates of algae crusts , lichen crusts and moss crusts at different time. The results suggested that NA for each type of crusts were highly variable. From March to May , algae crusts reached the highest NA (  $2.26 \times 10^3 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ) , lichen crusts the midium (  $6.54 \times 10^2 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ) and moss crusts the lowest (  $6.38 \times 10^2 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ). From June to October , all types of crust reached their highest NA respectively , especially for lichen crusts and moss crusts (  $p < 0.01$  ). NA for algae crusts (  $9.81 \times 10^3 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ) was higher than lichen crusts (  $9.06 \times 10^3 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ) and moss crusts (  $2.03 \times 10^3 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ) , indicated that species composition was critical when estimating N inputs in desert ecosystems. In addition , all three types of crusts generally responded in a similar tendency to weather conditions. From November to next February , low temperature (  $< 0^\circ\text{C}$  ) are responsible for reduction of NA in crusts , especially in algae crusts (  $4.18 \times 10^2 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ) and moss crusts (  $5.43 \times 10^2 \text{ nmolC}_2\text{H}_4\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$  ) (  $p < 0.01$  ). Statistical analysis was conducted using SPSS statistical package (Chicago ,IL ,USA ). Tests of between-subjects effects showed that NA levels were significantly influenced by sampling time and crust type (  $p < 0.01$  ). The presence of N fixation activity in all crusts may help keeping fertile in sparsely vegetated areas and provide surrounding vascular plant with fixed nitrogen in the Gurbantunggut Desert.

**Key Words :** biological soil crusts ,nitrogen fixation ,acetylene reduction assays (ARA ) ,Gurbantunggut Desert

生物结皮中的蓝藻和固氮地衣所固定的氮 ,是整个荒漠生态系统中的重要氮源<sup>[1]</sup>。生物结皮中常见的固氮蓝藻包括固氮鱼腥藻属 (*Anabaena*)、眉藻属 (*Calothrix*)、筒孢藻属 (*Cylindrospermum*)、*Diclothrix*、软管藻属 (*Hapalosiphon*)、节球藻属 (*Nodularia*)、念珠藻属 (*Nostoc*)、织绒藻属 (*Plectonema*)、裂须藻属 (*Schizothrix*)<sup>[2]</sup>。非异形胞属固氮蓝藻包括鞘丝藻属 (*Lyngbya*)、微鞘藻属 (*Microcoleus*)、颤藻属 (*Oscillatoria*)、席藻属 (*Phoridium*)和单歧藻属 (*Tolypothrix*)<sup>[3-4]</sup>。常见的固氮地衣包括胶衣属 (*Collema*)、盾衣属 (*Peltula*)及亥普衣属 (*Heppia*)<sup>[5]</sup>。

国外学者对世界各地沙漠中生物结皮的固氮活性做了详细的研究 ,由于各地生态系统、气候、结皮物种组

成及各研究中的培养温度、时间、湿度、结皮加样面积等均存在差异,各地生物结皮的年固氮量差异较大( $Q \sim 685 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )<sup>[5~8]</sup>。国内学者对生物固氮的研究集中于根瘤菌与豆科植物的共生结瘤固氮系统<sup>[9,10]</sup>,也有学者开始关注低等植物固氮在氮素循环中的作用<sup>[11]</sup>,但对生物结皮的固氮功能仍停留在定性描述的阶段<sup>[12~14]</sup>,并未见到关于生物结皮固氮活性的定量研究。

古尔班通古特沙漠地表广泛分布着生物结皮,生物结皮中包括种类丰富的蓝藻门植物(6科25属77种),以丝状种类占优势。在结皮发育良好的垄间低地,蓝藻的种类最为丰富,在结皮层数量较多<sup>[13]</sup>。而固氮蓝藻是地球上年固氮量仅次于豆科植物和根瘤菌共生结合体的固氮生物,在促进结皮演替的过程中,固氮蓝藻能够与固氮地衣一起固定大气中的氮素,增加土壤有机质含量<sup>[6,14~19]</sup>,加快周围维管植物的养分循环<sup>[20,21]</sup>,促进种子库的建立<sup>[22]</sup>,从而为维管植物定居奠定基础,有利于维持荒漠生态系统的生物多样性。

尽管国内有很多研究定性描述了生物结皮中的固氮蓝藻和固氮地衣也是荒漠生态系统中的氮源之一<sup>[12~15]</sup>,并未见到相关的量化研究。本研究对生物结皮固氮活性进行定量研究,验证生物结皮有效固定大气中的氮素的能力,旨在揭示生物结皮在荒漠生态系统氮循环中所发挥的重要生态作用。

1 研究区概况

古尔班通古特沙漠位于新疆准噶尔盆地腹地,其范围在 $44^{\circ}11' \sim 46^{\circ}20' \text{ N}$ , $84^{\circ}31' \sim 90^{\circ}00' \text{ E}$ ,是我国最大的固定半固定沙漠,面积达 $4.88 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。周围还零星分布着大小不等的沙漠或沙地。腹地沙丘形态80%为沙垄,大致作南北走向,一般高10~50 m,长达10 km以上,分布密集,除线性沙垄外,还具有树枝状沙垄的特征<sup>[23]</sup>。年积温达3000~3500℃,年平均气温6~10℃,年降水量70~150 mm,年蒸发量2000 mm以上,属典型的内陆干旱气候。降水季节分配均匀,冬春两季降水占全年的30%~45%,准噶尔盆地沙漠南缘及腹地均有较丰富的地下水分布。该沙漠沙丘表面植被覆盖度可达15%~50%,白梭梭(*Haloxylon persicum* (C. A. M.) Bge.)和梭梭(*Haloxylon ammodendron* Bge.)等沙生植物构成的小半乔木群落在该沙漠广泛发育。冬春季的融雪和雨水促进短命、类短命植物获得一定发育<sup>[24]</sup>,在沙垄中下部和垄间低地普遍存在着短命、类短命植物和生物结皮,稳定沙面的作用明显<sup>[25]</sup>。

生物结皮主要分布在古尔班通古特沙漠南部,该地区是生物结皮最为丰富的区域,各种类型的生物结皮均有充分发育,呈连续分布,且面积较大<sup>[26]</sup>。因此本研究选择该沙漠南部区域为研究区。

2 研究方法

2.1 样地布设与样品采集

在古尔班通古特沙漠南部选择有生物结皮分布的典型沙垄( $44^{\circ}32'30'' \text{ N}$ , $88^{\circ}6'42'' \text{ E}$ ),于2005年3~5月、6~10月、11~翌年2月分别进行采样。由于生物结皮的分布对地貌部位有较强的选择性,而垄间低地是生物结皮最为丰富的部位<sup>[26]</sup>,为避免地貌部位对实验结果的影响,选择在各种类型结皮均有分布的垄间低地设置样线,设置样线时选择无种子植物分布的区域,以避免种子植物对实验结果的干扰。沿样线每10m设置一个50cm×50cm的样方,共设置10个重复。在样方中采集3种不同类型(包括藻结皮、地衣结皮、苔藓结皮)的结皮样品。为了保持结皮样品的完整性,先湿润地表,以环刀采集原状土,装入直径为5.4cm的铝盒中运回实验室测定固氮活性。

2.2 乙炔还原法测定固氮活性

采用乙炔还原法测定生物结皮的固氮活性<sup>[5~8]</sup>,这是一种以瞬间测定为指标的间接固氮作用测定方法。其原理是在供给等量还原物的情况下,还原3mol  $\text{C}_2\text{H}_2$ 相当于还原1mol  $\text{N}_2$ 。

培养容器采用干净的60ml锥形瓶。加蒸馏水使结皮充分湿润。乙炔加入量占培养容器体积的10%。先用橡皮塞将锥形瓶密封,从锥形瓶内抽出2ml空气,再注入等量乙炔后立即密封。在室温条件、自然光下培养24h,从培养容器中抽取0.5ml样气,注入已走稳基线的气相色谱仪(Trace GC 2000)中测定乙烯生成量。其中载气为 $\text{N}_2$ ,流量为1.5ml/min,色谱柱选择兰氏 $\text{Al}_2\text{O}_3/\text{S}$ 柱。用乙烯生成量描述生物结皮的固氮活性<sup>[27]</sup>:

$$X = V \times K \times (A_1/A_2) \times (1/22.4) \times 273 / (273 + t) \times (P/760) \times (1/L) \times (1/S) \times 10^{10}$$

式中  $X$  为乙烯生成量 ( $\text{nmol C}_2\text{H}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) ;  $V$  为加入乙炔的体积 ( $\text{ml}$ ) ;  $K$  为乙烯乙炔体积比与讯号峰面积比间的相关系数 ;  $A_1/A_2$  为乙烯峰面积/乙炔峰面积 ;  $t$  为加乙炔时的室温 ( $^{\circ}\text{C}$ ) ;  $L$  为加乙炔后的培养时间 ( $\text{h}$ ) ;  $S$  为生物结皮测试面积 ( $\text{cm}^2$ ) ;  $P$  为加乙炔时的气压 ( $\text{mmHg}$ )

2.3 数据分析方法

数据进行最大值标准化处理后使用 SPSS 13.0 (Chicago , IL , USA )软件 ,采用单因素方差分析 (ANOVA )检验采样时段和结皮类型对生物结皮的影响是否显著 ,采用主效应方差分析 (Tests of Between-Subjects Effects )进一步检验采样时段和结皮类型之间是否有交互作用。

3 实验结果

从生物结皮固氮活性的变化趋势可以看出 (图 1 ) 3 ~ 10 月间 ,生物结皮固氮活性均表现为藻结皮 > 地衣结皮 > 苔藓结皮。6 ~ 10 月间 ,各类型生物结皮的固氮能力显著提高 ( $p < 0.05$  ) ,并同时出现固氮活性的最大值。进入 11 月 ~ 翌年 2 月份 ,生物结皮固氮能力明显降低 ,藻结皮、苔藓结皮的固氮活性降幅极显著 ( $p < 0.01$  ) ,该时段地衣结皮的固氮活性相对较高 ,依次为苔藓结皮、藻结皮。从固氮活性的误差范围来看 ,苔藓结皮变化最小 ,藻结皮变化最大 (图 1 )。

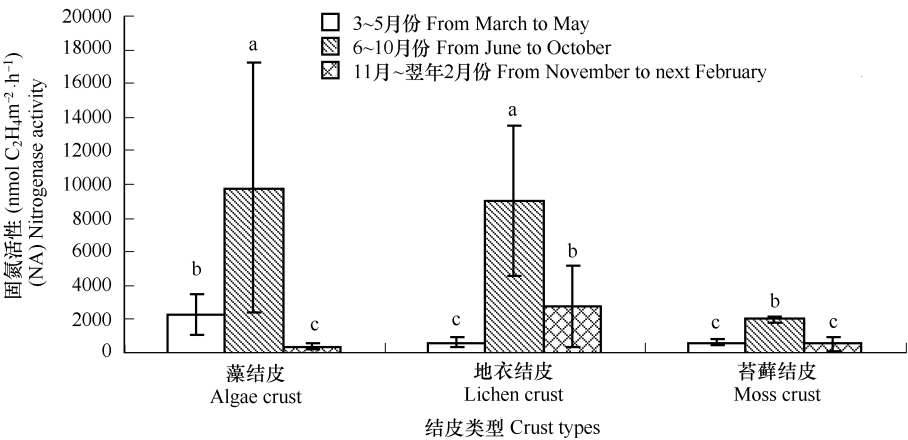


图 1 不同结皮类型固氮活性的变化

Fig. 1 Variation of NA in different crust types

柱状图中字母不同则差异极显著 ( $p < 0.01$  ) Different letters indicate significant differences ( $p < 0.01$  in all cases )

单因素方差分析表明 (表 1 ) ,同一种生物结皮的固氮活性受采样时段的影响极为显著 ( $p < 0.01$  )。从图 1 中也可看出 ,不同采样时段间 ,苔藓结皮固氮活性的变化相对较小 ,而藻结皮、地衣结皮固氮活性波动相对明显 ,其中 ,藻结皮固氮活性的全年最大值可达最小值的 135.37 倍。在固定时段中 ,生物结皮的固氮活性受结皮类型的影响程度有所不同。3 ~ 5 月间 ,固氮活性受结皮类型的影响极为显著 ( $p < 0.01$  ) ,而 11 月 ~ 翌年 2 月份 ,固氮活性受结皮类型的影响并不显著 ( $p > 0.05$  ) (表 1 )。

主效应方差分析进一步表明 ,不仅采样时段和结皮类型对生物结皮的固氮活性具有显著的影响 ,二者的交互效应同样对生物结皮的固氮活性具有极显著的影响 ( $p < 0.01$  ) (表 2 ) ,这使得生物结皮固氮活性的定量研究更为复杂。

4 讨论

生态系统、气候、结皮物种组成、培养温度、时间、湿度、结皮加样面积、光照、凋落物分解速率、C/N、有效 N/P、含水量、无机氮含量以及葡萄糖含量等种种复杂多变的因素 [5~8,19,28] 增加了对生物结皮固氮活性进行定量研究的难度。

表 1 采样时段和结皮类型对固氮活性的影响

Table 1 Effects of sampling time and crust types on NA using ANOVA analysis				
因素 Factors	范围 Range	df1	df2	F
采样时段 Sampling time	藻结皮 Algae crust	2	19	19.308 **
	地衣结皮 Lichen crust	2	19	12.345 **
	苔藓结皮 Moss crust	2	19	19.385 **
结皮类型 Crust type	3 ~ 5 月份 From March to May	2	19	16.287 **
	6 ~ 10 月份 From June to October	2	19	5.02 *
	11 月 ~ 翌年 2 月份 From November to next February	2	19	3.075
* * $p < 0.01$ 差异极显著 ; * $p < 0.05$ 差异显著 Asterisks indicate significant differences ( * * $p < 0.01$ or * $p < 0.05$ )				

表 2 主效应方差分析表

Table 2 Tests of Between-Subjects Effects					
变异来源 Source	III 型平方和 Type III Sum of Squares	df	均方 Mean square	F	P
校正模型 Corrected Model	0.107 <sup>a</sup>	8	$1.34 \times 10^{-2}$	11.942	0
截距 Intercept	5.488	1	5.488	4902.736	0
采样时段 Sampling time	$5.49 \times 10^{-2}$	2	$2.75 \times 10^{-2}$	24.532	0
结皮类型 crust type	$9.94 \times 10^{-3}$	2	$4.97 \times 10^{-3}$	4.439	0.016
采样时段 * 结皮类型	$2.96 \times 10^{-2}$	4	$7.39 \times 10^{-3}$	6.6	0
误差 Error	$6.27 \times 10^{-2}$	56	$1.12 \times 10^{-3}$		
总和 Total	7.589	65			
校正总和 Corrected Total	0.17	64			
a $R^2 = 0.63$ ( $R^2_{Adjusted} = 0.578$ )					

4.1 物种组成对生物结皮固氮活性的影响

表 3 显示了世界范围内不同荒漠生态系统中生物结皮固氮活性的差异。暖沙漠 (Sonoran Desert , Negev Desert ,Kalahari Desert )主要是夏季降雨 ,普遍含有活跃固氮的蓝细菌种类 ,它们相对较小 ,稳定 ,含异形胞 ,固氮量较大。固氮的地衣反而较少 ,且呈斑块状分布。蓝细菌占主导地位使得结皮的固氮活性受干扰的影响较小 ,表 3 中暖沙漠的固氮活性变化幅度较小<sup>[28]</sup>。冷沙漠 (Colorado Desert ,north Great Basin Desert )冬季降水较多 ,所包含的固氮蓝细菌个体较大 ,易变 ,为非异形胞 (如具鞘微鞘藻 ) ,意味着这些种类需要使用其它的方式排除氧气从而在细胞内创造厌氧环境 ,但是这种厌氧环境很容易被地表干扰所破坏。因此 ,如表 3 所示 ,冷沙漠的生物结皮固氮活性变化较大。古尔班通古特沙漠属于冷沙漠 ,藻结皮固氮活性变化幅度很大 ,可能与该沙漠作为北疆牧场 ,遭受动物践踏、石油开采、车辆碾压等干扰活动有关<sup>[34]</sup>。

实验区中不同类型的生物结皮其物种组成差异明显<sup>[15 26]</sup> (表 4 ) ,这是造成不同类型结皮固氮活性差异显著的主要因素。张丙昌等 2005 年对古尔班通古特沙漠生物结皮中蓝藻的区系组成、生态分布的研究表明 ,该沙漠有蓝藻门植物 6 科 25 属 77 种 ,其中 ,具有固氮活性的具鞘微鞘藻 (*Microcoleus vaginatus* )分布于古尔班通古特沙漠所有发育藻结皮的区域 ,且分布于沙垄的各个地貌部位 ,是本研究区藻类群落的优势种<sup>[33]</sup> ,这种藻类也是中国沙坡头地区的建群种 ,其胶结机理得到了胡春香等人 2002 年的深入研究<sup>[8]</sup>。地衣结皮中 ,坚

表 3 世界各沙漠生物结皮固氮活性

Table 3 Reported ethylene production rates (C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> nmol m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ) for different desert		
沙漠 Desert	乙炔还原率 Acetylene reduction activity (C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> nmol m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> )	参考文献 References
Chihuahuan Desert	$1.0 \times 10^{-2} \sim 2.0 \times 10^5$	[8 ]
Sonoran Desert	$6.4 \times 10^4 \sim 7.8 \times 10^5$	[29 ,30 ]
Negev Desert	$3.4 \times 10^5 \sim 1.8 \times 10^6$	[6 ]
Kalahari Desert	$6.0 \times 10^5 \sim 6.8 \times 10^6$	[17 ]
Colorado Desert	$2.0 \times 10^4 \sim 5.8 \times 10^5$	[29 ]
Sahel Desert	$1.0 \times 10^{-2} \sim 4.2 \times 10^4$	[19 ]
Tucson Desert	$7.8 \times 10^5$	[30 ]
Great Basin Desert	$4.0 \times 10^{-2} \sim 9.0 \times 10^5$	[4 ,31 ~ 33 ]
Gurbantunggut Desert	$1.8 \times 10^2 \sim 2.8 \times 10^4$	本文 This text

韧胶衣有固氮活性, 尽管分布范围较小, 但固氮能力较强。苔藓植物本身不具固氮能力, 其固氮活性主要由生活在苔藓植物假根周围的少量固氮蓝藻完成, 苔藓植物为这些藻类的生长提供适宜的微环境。因此, 如图 1 所示, 苔藓结皮的固氮活性明显低于藻结皮和地衣结皮, 而且变化幅度也小。

表 4 样地中不同类型结皮的主要物种组成<sup>[5]</sup>

结皮类型 Crust type	主要物种组成 Main species
苔藓结皮 Moss crust	刺叶墙藓 <i>Tortula desertorum</i> ; 银叶真藓 <i>Bryum argenteum</i> ; 泛生墙藓 <i>Tortula muralis</i>
地衣结皮 Lichen crust	坚韧胶衣 <i>Collema tenax</i> ; 红鳞网衣 <i>Psora decipiens</i> ; 荒漠黄梅 <i>Xanthoparmelia desertorum</i> ; 藓生双缘衣 <i>Diploschistes muscorum</i>
藻结皮 Algae crust	具鞘微鞘藻 <i>Microcoleus vaginatus</i> ; 沼地微鞘藻 <i>Microcoleus paludosus</i> ; 固氮鱼腥藻 <i>Anabaena azotica</i> ; 马氏鞘丝藻 <i>Lyngbya martensiana</i> ; 鞘丝异球藻 <i>Xenococcus lyngbye</i>

4.2 降水及气温对生物结皮固氮活性的影响

在荒漠生态系统中, 水分条件是植物、微生物生长发育的限制因子, 也是影响生物固氮生理活动的重要因素<sup>[5]</sup>。预实验中, 将采集的部分土样风干后并未检测到固氮活性。加水湿润后, 方可检测到固氮活性, 再次验证湿度是激活生物结皮固氮作用最关键的 control 因子<sup>[5]</sup>。6~10 月份, 各类型生物结皮的固氮活性出现最大值, 与该时段明显高于平均值的降水量密切相关(图 2)。充足的雨水刺激了结皮中固氮有机体的活性, 使其新陈代谢旺盛, 结皮有机体迅速吸收水分, 膨胀至原体积的几倍, 从而延迟脱水<sup>[6]</sup>。而 11 月至翌年 2 月份的月平均降水量只有 6~10 月份的三分之一, 因此, 11 月至翌年 2 月份, 各类型生物结皮的固氮活能力明显降低(图 1)。

藻结皮多数时间是失水并且代谢失活的, 能够较长时间地忍受干旱而生存。一旦有少量的降水, 它们又可以苏醒, 激活并启动光合、呼吸、固氮等新陈代谢活动, 迅速生长繁殖。即使在失水保存 3a 后, 蓝藻仍然有较强的维持新陈代谢的潜能<sup>[9]</sup>。野外采样时也发现, 干燥时呈黑色、黑褐色的苔藓结皮, 在喷洒少量水后, 叶片能够迅速吸水展开, 整个植株体瞬间呈现鲜绿色或黄绿色。在高太阳辐射、蒸发量巨大、降水稀少的古尔班通古特沙漠<sup>[23]</sup>, 生物结皮可以充分利用有限水分恢复生理代谢活动的这种特性对荒漠化防治具有重要意义。

温度对所有生物生长发育以及生物固氮、呼吸、光合等生理活动来说, 都是重要的影响因子。本研究区中, 从 11 月开始, 气温降至℃以下, 11 月至翌年 2 月份的平均气温仅有 -11℃(图 2), 而低温会减少光合速率, 从而减少可利用的 ATP 和还原剂储备, 使得生物结皮的固氮活性均明显降低(图 1)。这与 Belnap 2002 年对生物结皮固氮活性的季节动态研究中冬季固氮率较低的结果相一致<sup>[5]</sup>。国内在对水生蕨类植物固氮活性研究中有类似结论, 经过低温处理后的满江红 (*Azolla imbricata*)、卡洲满江红 (*Azolla caroliniana*)、蕨状满江红 (*Azolla filiculoides*) 的固氮活性均显著下降<sup>[37]</sup>。适当温度范围内, 1~26℃, 生物结皮固氮率随温度升高而增加, 理想温度在 20~30℃ 之间<sup>[5]</sup>。新疆干旱地区中, 对干旱环境条件适应能力极强的发状念珠藻最适温度与之类似, 为 20~30℃ 之间<sup>[38]</sup>。从图 2 可以看出, 本研究区中 6~10 月份的平均气温达 19.7℃, 接近理想温度, 其中 6~8 月份的月均温均在理想温度范围内, 因此该时间段采集的结皮样品能够维持较高的固氮活性(图 1)。

本研究区全年 12 个月的降水量和月均温的变化趋势基本一致(图 2), 3~5 月份, 降水量及月均温均逐月升高, 11 月至翌年 2 月份则相反。而 6~10 月份, 降水量、月均温都呈抛物线变化, 在该时段, 较大的降水量能够使地表迅速湿润, 而较高的气温能够使地表在较短时间内变干, 随后而至的再一次大量的降水使地表再次迅速湿润, 使地表处于干湿交替的状态。长期干旱和长

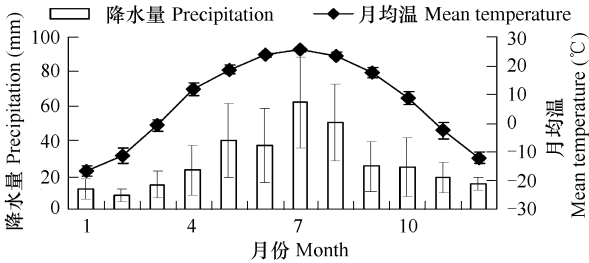


图 2 降水与气温的月变化

Fig. 2 Variation of precipitation and mean temperature

期湿润都会不同程度地降低生物结皮的固氮活性 ,干湿交替则会刺激固氮活性升高<sup>[5]</sup> ,因此该时段各类型生物结皮的固氮活性明显高于其它时段 (图 1 ) ,可能是由于干湿交替的刺激使之形成了抗旱蛋白、新的异形胞 ,合成新的固氮酶<sup>[8]</sup>。

4.3 实验条件对生物结皮固氮活性的影响

实验条件 (氧压、温度、乙炔浓度等 )、采样方法、仪器、操作误差、温育时间、反应容器体积等均为乙炔还原法测定固氮作用的限制因素<sup>[9]</sup>。实验过程中发现 ,当加样面积由 7.63cm<sup>2</sup>升高至 22.89 cm<sup>2</sup> ,增加 3 倍时 ,藻结皮、地衣结皮、苔藓结皮的固氮活性分别降低至 18.95%、31.25%、46.92% (图 3 )。因为乙炔还原法要求较高的容器对样品的体积比 ,从而保证实验过程中反应条件不会发生明显变化<sup>[9]</sup>。国外利用乙炔还原法测定生物结皮固氮活性时 ,注入乙炔气体进行培养时 ,其体积均达到培养容器体积的 10%<sup>[5~8,28]</sup>。本实验中 ,加入乙炔气体的体积占容器总体积的百分比由 10% 降为

3% 时 ,各类型生物结皮的固氮活性均有不同程度的下降 ,苔藓结皮下降了 56.34%。可见 ,提供充足的乙炔气体才能够保证结皮有机体中的固氮酶顺利完成反应 ,测定到准确的固氮活性。

关桂兰等人 1991 ~ 1993 年发现新疆豆科植物结瘤固氮不仅具备抗干旱、耐盐碱等与生态环境相适应的特点 ,还具备自然界中大多数豆科根瘤缺乏的氢酶系统 ,这是它们在恶劣环境的固氮活动中高效利用能量的基础<sup>[35,40,41]</sup>。古尔班通古特沙漠中 ,豆科结瘤植物多达 8 属 11 种 ,茧荚黄芪 (*Astragalus lehmannianus* Bge. )、准噶尔无叶豆 (*Eremosparto songoricum* (Litv. ) Vass )、盐豆木 (*Halimodendron halodendron* (Pall. ) Vass )的固氮活性 (μmol/ (g·h ))高达 26.88、10.21、10.21 ,豆科结瘤植物在荒漠生态系统中起着固氮、固沙、药用、饲料等重要作用<sup>[24,35,42]</sup>。此外 ,新疆荒漠生态系统中的陆生固氮蓝藻 ,包括普通念珠藻 (*Nostoc commune* )、发状念珠藻 (*Nostoc flagelliforme* )、具鞘微鞘藻 (*Microcoleus vaginatus* )、眼点伪枝藻 (*Scytonema ocellatum* )和密味裂须藻 (*Schizothrix mellea* )能同时进行光合和固氮作用 ,不断加富土壤氮化物 ,分泌的糖类能促使固氮细菌的大量繁殖 ,共同增加土壤氮素和有机质 ,繁殖和死亡腐解后能增加土壤有机质 ,促进土壤微生物的生长 ,土壤酶活性也随之升高 ,大大增加土壤肥力 ,改善土壤环境 ,减少土壤总盐含量 ,提高保水能力<sup>[35,43,44]</sup>。在沙漠边缘的半固定沙丘地带 ,大量分布着眼点伪枝藻 ,具鞘微鞘藻和密味裂须藻 ,它们与沙生植物互利互助 ,植物遮荫使树冠下藻类保持适宜水分而能生长和光合固氮 ,固定的氮素又反过来促进沙生植物的生长<sup>[35,44]</sup>。

张元明等 2005 在本研究区对生物结皮影响下的有机质分异特征进行了研究 ,表明生物结皮能够显著增加地表 0 ~ 5cm 土层有机质的含量<sup>[15]</sup>。而本研究对生物结皮固氮活性的定量研究表明 (图 1 ) ,生物结皮能够有效地固定大气中的氮素 ,与古尔班通古特沙漠中的豆科植物及陆生固氮蓝藻一起在荒漠生态系统中发挥氮源的作用。包括氮素在内的有机质源有效富集于生物结皮层 ,将有利于浅根系植物种子的萌发及种群的繁衍更新 ,生物结皮和浅根系草本植物共同促进沙面稳定 ,便于种子植物定居 ,对维护荒漠生态系统的稳定性和生物多样性有着积极意义。

References :

[1 ] Evans R D , Ehleringer J R. A break in the nitrogen cycle in arid lands ?Evidence from N<sup>15</sup> of soils. *Oecologia* ,1993 94 314 — 317.  
[2 ] Harper K T , Marble J R. A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands. In : Tueller P T ed. *Vegetation science applications for rangeland analysis andmanagement*. Kluwer , Dordrecht , 1988. 135 — 169.  
[3 ] Rogers L , Gallon J. *Biochemistry of the algae and cyanobacteria*. Oxford : Clarendon Press , 1988.  
[4 ] Belnap J. Soil surface disturbances in cold deserts : effects on nitrogenase activity in cyanobacterial-lichen soil crusts. *Biology and Fertility of Soils* ,

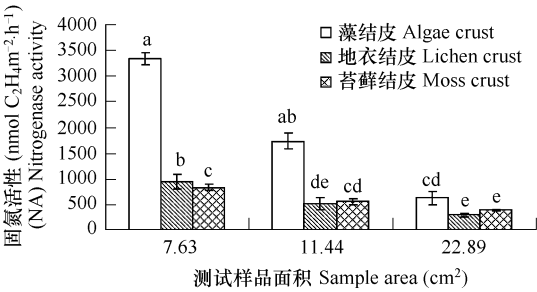


图 3 加样面积对结皮固氮活性的影响  
Fig. 3 Variation of NA in different crust types influenced by sample area  
柱状图中字母不同则差异极显著 (p < 0.05 ) Different letters indicate significant differences (p < 0.05 in all cases )

1996 23 362—367.

[5] Belnap J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah ,USA. *Biology and Fertility of Soils* ,2002 35 128—135.

[6] Zaady E ,Groffman P ,Shachak M. Nitrogen fixation in macro-and microphytic patches in the Negev desert. *Soil Biology & Biochemistry* ,1998 30 : 449—454.

[7] Aranibar J N ,Anderson I C ,Ringerose S , *et al.* Importance of nitrogen fixation in soil crust of southern African arid ecosystems : acetylene reduction and stable isotope studies. *Journal of Arid Environments* ,2003 54 345—358.

[8] Hartley A E ,Schlusinger W H. Potential environmental controls on nitrogenase activity in biological crusts of the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments* 2002 52 293—304.

[9] Ci E ,Gao M. Research advances in the effects of environmental factors on the symbiotic nitrogen fixation of legumes. *Acta Botanica Boreali-Occidentaria Sinica* 2005 25 (6) 1269—1271.

[10] Shen S H ,Jing Y X. Present status and development on biological nitrogen fixation research in China. *Chinese Science Bulletin* 2003 48 (6) 535—540.

[11] Guan X Q ,Ruan X J. The characters of bionitrogen fixation of *Nostoc commune* and its function in nitrogen cycle in inner Mongolia Grassland. *Acta Agrestia Sinica* ,2000 8 (1) 13—17.

[12] Li X R ,Jia Y K ,Long L Q , *et al.* Advances in microbiotic soil crust research and its ecological significance in arid and semiarid region ,*Journal of Desert Research* ,2001 21 (1) :4—11.

[13] Zhang B C ,Zhang Y M ,Zhao J C. Study on Cyanobacteria of Biological Soil Crusts in Guerbantunggut Desert ,Zhungar Basin ,Sinkiang. *Geography and Geo-Information Science* 2002 21 (5) 107—109.

[14] Zhang Y M. The microstructure and formation of biological soil crust in their early developmental stage. *Chinese Science Bulletin* ,2005 ,50 (1) : 42—47.

[15] Zhang Y M ,Yang W K ,Wang X Q *et al.* Influence of cryptogamic soil crusts on accumulation of soil organic matter in Gurbantunggut Desert , northern Xinjiang ,China. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 25 (12) 3420—3425.

[16] Belnap J ,Gardner J S. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau :The role of the cyanobacterium *Microcoleus*. *Great Basin Naturalist* , 1993 ,53 40—47.

[17] Skarpe C ,Henriksson E. Nitrogen fixation by cyanobacterial crusts and by associative-symbiotic bacteria in Western Kalahari ,Botswana. *Arid Soil Research and Rehabilitation* ,1986 ,1 55—59.

[18] Hu C X ,Liu Y D ,Zhang D L , *et al.* Cementation of algae community in Desert Soil. *Chinese Science Bulletin* ,2002 47 (12) 931—937.

[19] Issa O M ,Stal L J ,Defarge C ,Coute A ,Trichet J. Nitrogen fixation by microbial crusts from desiccated Sahelian soils (Niger) . *Soil biology and biochemistry* ,2001 33 1425—1428.

[20] Harper K T ,Pendleton R L. Cyanobacteria and cyanolichens : can they enhance availability of essential minerals for higher plants. *Great Basin Naturalist* ,1993 ,53 59—72.

[21] Belnap J ,Harper K T. Influence of cryptobiotic soil crusts on elemental content of tissue of two desert seed plants. *Arid Soil Research and Rehabilitation* ,1995 ,9 107—115.

[22] St Clair L L ,Webb L ,Johansen J R Nebeker. Cryptogamic soil crusts :enhancement of seedling establishment in disturbed and undisturbed areas. *Reclamation and Revegetation Research* ,1984 3 129—136.

[23] Xia X C ,Li C S ,Zhou X J , *et al.* Desertification and control of blown sand disasters in Xinjiang , Beijing : Science Press ,1991.

[24] Zhang L Y ,Chen C D. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut sandy desert , *Acta Ecologica Sinica* ,2002 ,22 (11) : 1923—1932.

[25] Wang X Q ,Li B W ,Zhang Y M. Stabilization of dune surface and formation of mobile belt at the top of longitudinal dunes in Gurbantunggut Desert , Xinjiang ,China. *Journal of Desert Research* ,2003 23 (2) 126—131.

[26] Zhang Y M ,Chen J ,Wang X Q. The distribution patterns of biological soil crust in Gurbantunggut Desert. *Acta Geographica Sinica* 2005 60 (1) : 53—60.

[27] Laboratory of Symbiotic nitrogen fixation in Shanghai Institute of Plant Physiology. Facilitation of acetylene reduction assays. *Acta Botanica Sinica* , 1974 ,16 (4) 382—384.

[28] Belnap J. Impacts of off-road vehicles on nitrogen cycles in biological soils crusts : resistance in different U. S. deserts. *Journal of Arid Environments* 2002 52 155—156.

[29] Eskew D L ,Ting I P. Nitrogen fixation by legumes and blue-green algal-lichen crusts in a Colorado desert environment. *American Journal of Botany* ,1978 65 850—856.

[30] MacGregor A N ,Johnson D E. Capacity of desert algal crusts to fix atmospheric nitrogen. *Soil Science Society of America Proceedings* ,1971 35 : 843—844.



[31] Belnap J. Surface disturbances :their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment* ,1995 37 39 —57.

[32] Jeffries D L ,Klopatek J M ,Link S O ,*et al.* Acetylene reduction by cryptogamic crusts from a blackbrush community as related to resaturation and dehydration. *Soil Biology and Biochemistry* ,1992 24 :1101 —1105.

[33] Rychert R ,Skujins J. Nitrogen fixation by blue-green algal-lichen crust in the Great Basin Desert. *Soil Science Society of America Proceedings* , 1974 38 768 —771.

[34] Liang S M ,Wu N ,Wang H L ,*et al.* Effects of disturbances on physical and chemical properties of biological soil crusts in arid areas. *Arid Land Grogaphy* 2005 28 (6) 818 —823.

[35] Guan G L ,Wang W W ,Yang Y S. Resources of the nitrogen-fixing organisms in Xinjiang arid area. *Beijing :Science Press* ,1991 .

[36] Campbell S E ,Seeler J ,Goulie S. Desert crust formation and soil stabilization. *Arid Soil Research and Rehabilitation* ,1989 3 :217 —228.

[37] Cao J Z ,Bai K Z. Influences of temperature on the photosynthetic and acetylene reduction activity of three *Azolla* species. *Chinese Bulletin of Botany* ,1989 6 (2) 95 —98.

[38] zhong Z P ,Shi D J ,Wang F Z. Effects of temperature water content and light intensity on nitrogenase activity of *Nostoc Flagelliforme*. *Acta Botanica Sinica* ,1992 34 (3) 219 —225.

[39] Fan H. Limiting factors of acetylene reduction assays in measurement of Nitrogen fixation microbiology ,1995 22 (4) :235 —238.

[40] Wang W W ,Guan G L. Nodulation resources of legumes in Xinjiang. *Plant Physiology Communications* ,1992 ,28 (2) :148 —154.

[41] Lin J S ,Wang L X ,Guan G L. Influence of long-term aridity on morphological characteristics of legume nodules in Xinjiang. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,1993 4 (3) 299 —302.

[42] Lanzhou Institute of Desert Research Chinese Academy of Sciences. *Flora in desertis reipublicae populorum sinarum* ,Tomus 2. *Beijing :Science Press* ,1987. 168 —295.

[43] Kang J H ,Guan G L ,Guo P X ,*et al.* Effect of terrestrial nitrogen-fixing blue alga on the soil environment. *Arid Zone Research* ,1998 ,15 (3) 30 —33.

[44] Guan G L ,Yang Y S ,Guo P X. The group and distribution of terrestrial nitrogen-fixing blue alga and its effects on environment in the arid area of Xinjiang. *Arid Zone Research* ,1995 ,12 (1) :1 —6.

参考文献：

[9] 慈恩 ,高明. 环境因子对豆科共生固氮影响的研究进展. *西北植物学报* 2005 25 (6) :1269 ~1271.

[10] 沈世华 ,荆玉祥. 中国生物固氮研究现状和展望. *科学通报* 2003 48 (6) 535 ~540.

[11] 关秀清 ,阮学军. 地耳生物固氮活性及其在内蒙古草原氮素循环中的作用. *草地学报* 2000 8 (1) :13 ~17.

[12] 李新荣 ,贾玉奎 ,龙利群 ,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. *中国沙漠* 2001 21 (1) 4 ~11.

[13] 张丙昌 ,张元明 ,赵建成 ,张茹春. 准噶尔盆地古尔班通古特沙漠生物结皮蓝藻研究. *地理与地理信息科学* 2002 21 (5) :107 ~109.

[14] 张元明. 荒漠地表生物土壤结皮的微结构及其早期发育特征. *科学通报* 2005 50 (1) :42 ~47.

[15] 张元明 ,杨维康 ,王雪芹 ,等. 生物结皮影响下的土壤有机质分异特征. *生态学报* 2005 25 (12) 3420 ~3425.

[18] 胡春香 ,刘永定 ,张德禄 ,等. 荒漠藻结皮的胶结机理. *科学通报* 2002 47 (12) 931 ~937.

[23] 夏训诚 ,李崇舜 ,周兴佳 ,等. 新疆沙漠化与风沙灾害治理. 北京 :科学出版社 ,1991.

[24] 张立运 ,陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. *生态学报* 2002 22 (11) :1923 ~1932.

[25] 王雪芹 ,李丙文 ,张元明. 古尔班通古特沙漠沙垄表面的稳定性与顶部流动带的形成. *中国沙漠* 2003 23 (2) :126 ~131.

[26] 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. *地理学报* 2005 60 (1) 53 ~60.

[27] 上海植物生理研究所固氮研究室. 固氮研究中乙炔还原定量测定方法的简易化. *植物学报* ,1974 ,16 (4) 382 ~384.

[34] 梁少民 ,吴楠 ,王红玲 ,等. 干扰对生物土壤结皮及其理化性质的影响. *干旱区地理* 2005 28 (6) 818 ~823.

[35] 关桂兰 ,王卫卫 ,杨玉锁. 新疆干旱地区固氮生物资源. 北京 :科学出版社 ,1991.

[37] 曹建中 ,白克智. 温度对三种满江红光合及固氮活性的影响. *植物学通报* ,1989 6 (2) 95 ~98.

[38] 钟泽璞 ,施定基 ,王发珠. 温度、含水量和光照对发菜固氮酶活性的影响. *植物学报* ,1992 34 (3) 219 ~225.

[39] 樊蕙. 乙炔还原法测定固氮作用的限制因素. *微生物学通报* ,1995 22 (4) :235 ~238.

[40] 王卫卫 ,关桂兰. 新疆地区结瘤固氮的豆科植物调查. *植物生理学通报* ,1992 28 (2) :148 ~154.

[41] 简继尚 ,王丽霞 ,关桂兰. 长年干旱环境对新疆豆科植物根瘤形态结构的影响. *应用生态学报* ,1993 4 (3) 299 ~302.

[42] 中国科学院兰州沙漠研究所. *中国沙漠植物志第二卷*. 北京 :科学出版社 ,1987. 168 ~295.

[43] 康金花 ,关桂兰 ,郭沛新 ,等. 陆生固氮蓝藻对土壤环境的影响. *干旱区研究* ,1998 ,15 (3) 30 ~33.

[44] 关桂兰 ,杨玉锁 ,郭沛新. 新疆干旱地区陆生固氮蓝藻的种群 ,分布及对环境的作用. *干旱区研究* ,1995 ,12 (1) :1 ~6.