DOI: 10.5846/stxb202104221061

王凯, 厉萌萌, 刘德权, 张凌基, 刘可欣, 许华, 唐亮, 何明珠, 张珂. 腾格里沙漠不同组成生物结皮特征及其对土壤酶活性的影响. 生态学报, 2022, 42(14):5859-5868.

Wang K, Li M M, Liu D Q, Zhang L J, Liu K X, Xu H, Tang L, He M Z, Zhang K.Characteristics of biocrusts of different composition in the Tengger Desert and its effects on soil enzyme activity. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(14):5859-5868.

腾格里沙漠不同组成生物结皮特征及其对土壤酶活性 的影响

王 凯1, 厉萌萌2, 刘德权1, 张凌基1, 刘可欣1, 许 华3, 唐 亮3, 何明珠3, 张 珂1,4,*

1 郑州轻工业大学材料与化学工程学院,郑州 450000

2森特士兴集团股份有限公司,北京 100176

3 中国科学院西北生态环境资源研究院沙坡头沙漠研究试验站,兰州 730000

4环境污染治理与生态修复河南省协同创新中心,郑州 450000

摘要:生物结皮在干旱半干旱地区生态系统中起着重要的作用。目前,有关生物结皮的存在对土壤酶活性的影响已有大量研究,而对生物结皮基本特征对土壤酶活性的研究较少。以流沙为对照,研究了不同组成生物结皮(藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮)中以结皮厚度、叶绿素 a 含量、胞外多糖、胞外蛋白质及结皮中养分为特征的变化规律及其对结皮下土壤酶活性的影响。结果表明:(1)不同组成生物结皮的结皮厚度、叶绿素 a、胞外多糖、胞外蛋白质、C、N、P、C/N、C/P、N/P 的变化范围从藻结皮到藓结皮分别为:2.28—8.29 mm、1.79—8.05 μg/cm²、14.60—20.43 mg/kg、13.16—19.37 mg/kg、5.54—51.42 g/kg、0.44— 3.36 g/kg、0.23—0.54 g/kg、9.62—15.32、24.07—94.98、1.92—6.23,且上述结皮特征均沿着藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、黄结皮方向显著增加(P<0.001),但胞外多糖和胞外蛋白质在地衣结皮、地衣-藓结皮和藓结皮间无显著差异(P>0.05);(2)相比于C和N,结皮的P含量具有较小的变异系数,且不同组成生物结皮的 N/P 均小于14,说明不同组成生物结皮均易受到N限制;(3)结皮下土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶、蛋白酶活性在不同组成生物结皮呈增加趋势,但均随土壤深度的增加而减小;(4)生物结皮特征与结皮下土壤酶活性呈显著正相关。冗余分析显示,生物结皮的胞外蛋白质、C/N和P是影响结皮下土壤酶活性的关键影响因子,且胞外蛋白质含量的影响最大(解释量为92.2%)。

关键词:生物结皮;胞外蛋白质;土壤酶活性;干旱半干旱地区

Characteristics of biocrusts of different composition in the Tengger Desert and its effects on soil enzyme activity

WANG Kai¹, LI Mengmeng², LIU Dequan¹, ZHANG Lingji¹, LIU Kexin¹, XU Hua³, TANG Liang³, HE Mingzhu³, ZHANG Ke^{1,4,*}

1 School of Material and Chemical Engineering, Zhengzhou University of Light Industry, Zhengzhou 450000, China

2 Center International Group Co., Ltd., Beijing 100176, China

3 Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

4 Collaborative Innovation Center of Environmental Pollution Control and Ecological Restoration, Zhengzhou 450000, China

Abstract: Biocrusts play an important role in the ecosystem of arid and semi-arid regions. At present, lots of studies have concerned on the influence of the existence of biocrusts on soil enzyme activity. However, there are few studies focusing on

收稿日期:2021-04-22; 网络出版日期:2022-03-23

基金项目:国家自然科学青年基金项目(41801086)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zkecology@163.com

the relationship between basic characteristics of biocrusts and soil enzyme activity. In this study, five types of biocrusts, including shifting sand, algal crust, lichen crust, lichen-moss crust, and moss crust, were studied in the Hongwei natural vegetation zone of the Shapotou Desert Research and Experiment Station of the Chinese Academy of Sciences. The variation patterns of the thickness, chlorophyll a, exopolysaccharide, extracellular protein, and C, N and P contents as the main characteristics of the biocrusts in different compositions of the biocrusts and their effects on soil enzyme activity beneath the crusts layer were investigated. Results showed that: 1) thickness and contents of chlorophyll a, exopolysaccharide, extracellular protein, C, N, and P, and C/N, C/P, and N/P from algal crust to moss crust ranged from 2.28-8.29 mm, 1.79—8.05 µg/cm, 14.60—20.43 mg/kg, 13.16—19.37 mg/kg, 5.54—51.42 g/kg, 0.44—3.36 g/kg, 0.23—0.54 g/ kg, 9.62—15.32, 24.07—94.98, and 1.92—6.23, respectively. Meanwhile, the above-mentioned crusts characteristics were significantly increased in different compositions of biocrusts (P < 0.001), while exopolysaccharide and extracellular protein did not have significant differences among lichen crust, lichen-moss crust, and moss crust (P>0.05); 2) C, N and P contents and their stoichiometric characteristics increased significantly in different compositions of biocrusts, while C and N had a larger coefficient of variation compared to P. N/P in different compositions of biocrusts was less than 14, indicating that different compositions of biocrusts are more easily restricted by N; 3) The soil enzyme activity beneath crusts showed significant differences in different compositions of biocrusts and characteristics of biocrusts were positively correlated with soil enzyme activity. Soil invertase, urease, alkaline phosphatase and protease activity beneath algal crust, lichen crust, lichen-moss crust and moss crust were significantly different between 0-5 cm and 5-10 cm (P<0.05). With the increasing of soil depth, soil enzyme activity decreased. The two-factor analysis of variance showed that the interaction of different composition of biocrusts and soil depth had significant effects on the activity of catalase, invertase, urease, alkaline phosphatase and protease (P < 0.01); 4) All of the above crusts characteristics had significant influence on soil enzyme activity. The individual effects in the redundancy analysis showed that the importance of the biocrusts characteristics on soil enzyme activity beneath the crusts was as follows: extracellular protein>exopolysaccharide>C/N>P>C/P>N/P> chlorophyll a>N>crust thickness>C, explaining the variation of enzyme activity by 92.2%, 90%, 75%, 68.9%, 62.8%, 62.3%, 59.6%, 57%, 56.8%, 52.1%, respectively. However, the conditional effects analysis showed that extracellular protein, C/N and P in biocrusts were the main influencing factors on soil enzyme activity with the explanation of 92.2%, 4% and 2.2%, respectively. The results of the study will help to further clarify the contribution of different composition of biocrusts to soil enzyme activity and will enrich the understanding of biocrusts for its ecological importance in the restoration of desert soil and the improvement of soil fertility.

Key Words: biocrusts; extracellular protein; soil enzyme activity; arid and semi-arid areas

土壤酶在土壤生态系统中参与着物质循环和能量流动,与土壤肥力和土壤健康紧密联系^[1]。当土壤条 件发生变化(如土地利用方式、土地退化及土壤恢复等)时,土壤酶活性也会迅速发生变化,因此,土壤酶活性 是土壤质量变化的敏感指标^[2-5]。在众多土壤酶中,土壤过氧化氢酶活性的增加可以提高土壤氧化还原条 件^[6];土壤蛋白酶和脲酶直接参与土壤中氮的转化,土壤蛋白酶可以将蛋白质转化成氨基酸^[7],土壤脲酶可 以将尿素转化成铵态氮^[1];土壤碱性磷酸酶是土壤有机磷矿化和微生物活性的良好指标^[8];土壤蔗糖酶活性 的提高可以增加土壤碳的周转^[9]。因此,了解生态系统中土壤酶活性的变化,可以为土壤酶活性与土壤质量 及可持续性的关系提供理论支撑。

生物结皮是由土壤颗粒、隐花植物及土壤中微生物等形成的有机复合体,在增强土壤稳定性、固碳和固氮、调节土壤水分、促进维管植物的建立和改善微生物多样性等方面起到重要作用^[10-16]。目前,有关生物结皮对土壤酶活性的研究主要集中在生物结皮的存在、生物结皮类型、植被下的生物结皮等对土壤酶活性的影响。如:Miralles等^[17]对西班牙东南部塔贝纳斯沙漠的藻结皮和2种主要优势物种不同的地衣结皮的研究发

现,参与碳、氮、磷三种循环的水解酶的活性要比裸地水解酶的活性要高;刘艳梅等^[12]在腾格里沙漠进行的研究发现,虽然人为踩踏生物结皮会导致其下方土壤酶活性下降,但生物结皮的存在提高了土壤酶的活性;孙永琦等^[7]在毛乌素沙地油蒿灌丛的研究发现,与灌丛裸地相比,灌丛下生物结皮的存在更能显著提高蔗糖酶和 脲酶的活性。除此之外,研究表明,随着生物结皮的演替,结皮厚度和叶绿素 a 呈增加趋势,且后期藓结皮下 的土壤酶活性高于早期藻结皮下的土壤酶活性^[18-21]。生物结皮通常由丝状蓝藻的生长发育开始,通过丝状 蓝藻所分泌的大量胞外聚合物来缠绕、粘结土壤颗粒,并在沙地表层形成藻结皮,同时,胞外聚合物(主要成 分为胞外多糖和蛋白质)可作为微生物活动和酶分解的重要碳源和氮源,进而提高土壤酶活性和增加土壤养 分^[22-24]。那么,在不同组成的生物结皮中胞外聚合物的含量将如何变化? 胞外聚合物对土壤酶活性的影响 如何?此外,生物结皮中胞外聚合物是荒漠生态系统碳循环的主要 C 源,其占据土壤表层有机质碳的 70%— 75%^[25-26]。而且,生物结皮中叶绿素 a 的含量变化是其光合作用固定碳能力的体现,且结皮中的蓝藻又可对 氮进行固定^[12-13]。那么,不同组成生物结皮的养分特征又将如何变化,其对土壤酶活性的影响又是如何? 对 上述问题的研究将有助于进一步明确不同组成生物结皮对土壤酶活性的贡献,同时,将丰富对生物结皮的研 究并对荒漠土壤的恢复和提高土壤肥力具有重要的生态意义。

本文以中国科学院沙坡头沙漠试验研究站红卫天然植被区的藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮4 种生物结皮及流沙(对照)为研究对象,分析了不同组成生物结皮层的厚度、叶绿素 a、胞外多糖和蛋白质、全 碳(C)、全氮(N)和全磷(P)含量及结皮层下方土壤酶活性的变化特征,探讨不同组成生物结皮以结皮层的厚 度、叶绿素 a、胞外聚合物及 C、N、P 含量为生物结皮主要特征的变化规律及其对结皮层下土壤酶活性的影 响,以期为明确生物结皮在荒漠生态系统中的作用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏腾格里沙漠东南缘中国科学院沙坡头沙漠试验研究站以西 22 km 的红卫天然植被区 (37°32′—37°26′N,105°02′—104°30′E,海拔约 1300 m)。该区属于典型的荒漠化草原气候,年均气温 10 ℃, 年均降雨量为 186 mm,且降雨量主要集中在 7—9月,年蒸发量约 2400 mm,年平均风速 2.6 m/s^[27]。该区土 壤基质主要为灰钙土和风沙土,植被区灌木和半灌木主要包括油蒿(Artemisia ordosica)、驼绒藜(Ceratoides latens)、柠条(Caragana korshinskii)等,优势草本植物主要包括茵陈蒿(A.capillaris)、冷蒿(A.frigida)、雾冰藜 (Bassia dasyphylla)和小车前(Plantago minuta)等^[28]。该区域的生物结皮的演替通常始于丝状蓝藻(具鞘微 鞘藻)定殖于稳定沙丘,然后小球藻、绿藻等侵入丝状蓝藻内部空间形成藻结皮,随着藻结皮对土壤表面稳定 性的增加和水分利用的提高,地衣和藓逐渐生长和定殖^[29]。试验区域分布有藻结皮、地衣结皮、混生结皮和 藓结皮,结皮总盖度为 83%,其中藻结皮、地衣结皮、混生结皮和藓结皮的盖度分别为 9%、33%、10% 和 31%^[28]。

1.2 样品采集

于 2019 年 3 月在中国科学院沙坡头沙漠研究试验站红卫天然植被区选择藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮,并以流沙作为生物结皮未发育的初始阶段(对照)共 5 个不同组成生物结皮类型进行样品采集。选择不同组成生物结皮约占 90%的区域分别设置 3 个 25 cm×25 cm 的小样方进行结皮层(流沙取表层 0— 2 mm)、结皮下 0—5 cm 和 5—10 cm 土壤进行样品采集。采集结皮样品前,先用蒸馏水润湿结皮表面,以保证采集过程中样品的完整性。采集的结皮和土壤样品分别放进培养皿和自封袋中并进行标记。结皮样品用于测定结皮的厚度、叶绿素 a、胞外聚合物、C、N 和 P。土壤样品储存于 4℃恒温冰箱中用于测定土壤酶活性。

1.3 样品测定

生物结皮厚度用游标卡尺(SL01—22,上海鼎棱实业发展有限公司)测量。

叶绿素 a 的提取:取2 cm×2 cm 大小的生物结皮,放入离心管中,加入5 mL 提取液(95% 丙酮和95% 乙醇

2:1 混合液)在暗室环境下振荡过夜,于第二天取出离心 5 min,然后,取上清液定容至 10 mL,在663 nm与 645 nm波长下测量吸光度,进行结皮生物量的测定。公式如下:

叶绿素 $a(\mu g/cm^2) = (12.7 \times OD_{663} - 2.69 \times OD_{645}) \times V/S$

式中,OD₆₆₃和 OD₆₄₅分别为在波长 663 nm 和 645 nm 下的吸光度;V 为显色液体积;S 为结皮面积。

生物结皮中胞外聚合物利用氢氧化钠、氯化钠及福尔马林进行提取^[30-31]。胞外多糖的测定采用苯酚— 硫酸法^[32],胞外蛋白质的测定采用考马斯亮蓝法^[33]。生物结皮层及流沙表层 C、N 含量用德国元素分析仪(a vario MACRO CUBE elementar,Germany)进行测定,P 含量用 H₂SO₄-H₂O₂消煮法进行测定^[34]。土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶和蛋白酶分别采用高锰酸钾(KMnO₄)滴定法、3,5-二硝基水杨酸比色法、苯酚钠-次氯酸钠比色法、磷酸苯二钠比色法、茚三酮比色法进行测定^[35]。

1.4 数据处理

利用 Excel 对数据进行初步整理,用 OriginPro 8.5 绘图。利用 SPSS 18.0 对生物结皮特征和结皮下土壤 酶活性进行方差分析,采用双因素方差分析对不同组成生物结皮和土壤深度对结皮下土壤酶活性的影响进行 分析。采用 Pearson 相关分析分析不同土壤酶活性之间、土壤酶活性与环境因子的相关关系。采用 Canoco 5.0软件以土壤酶活性为响应变量,结皮特征为解释变量进行冗余分析。

2 结果与分析

2.1 不同组成生物结皮特征

与流沙相比,藥结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮的结皮厚度、叶绿素 a、胞外多糖、胞外蛋白质、C、N、P、C/N、C/P 和 N/P 均显著增加(P<0.001)。从生物结皮特征变异系数来看,胞外多糖、P 和 C/N 表现为中等 变异性,结皮厚度、叶绿素 a、胞外蛋白质、C、N、C/N、C/P 均表现为强变异性。流沙表层的叶绿素 a、胞外多 糖、胞外蛋白质、C、N、P 及其化学计量比均为最低。从藻结皮到藓结皮,结皮厚度、叶绿素 a 含量分别增加了 3.91 和 4.50 倍;胞外多糖和蛋白质含量分别由(14.60±1.26)mg/kg、(13.16±0.89)mg/kg 增加到(20.39±0.29) mg/kg 和(19.37±1.48)mg/kg,但胞外多糖和蛋白质含量在地衣结皮、地衣-藓结皮和藓结皮间无显著性差异 (P>0.05)。C、N、P 及其化学计量比在不同组成生物结皮的变化范围分别为:0.38—51.42 g/kg、0.11—3.36 g/kg、0.11—0.54 g/kg、4.00—15.32、3.38—94.98、0.91—6.23,其中 C 和 C/P 在不同组成生物结皮间呈显 著性差异(P<0.05),N 和 P 在地衣-藓结皮和藓结皮间无显著性差异(P>0.05),C/N 和 N/P 在藻结皮、地衣-藓结皮和藓结皮间无显著性差异(P>0.05)(表 1)。

表1 不同组成生物结皮特征

	Table 1	Characteristic	s of biocrusts	of different co	mposition			
结皮层特征 Characteristics of biocrusts	流沙 Shifting sand	藻结皮 Algae crust	地衣结皮 Lichen crust	地衣-藓结皮 Lichen-moss crust	藓结皮 Moss crust	变异系数 CV	F	Р
结皮厚度 Crust thickness/mm	$0.00{\pm}0.00{\rm c}$	$2.28{\pm}0.13{\rm bc}$	$4.03{\pm}1.29\mathrm{b}$	7.54±0.21a	8.92±2.79a	0.79	21.443	< 0.001
叶绿素 a Chlorophyll a/(µg/cm²)	$0.06{\pm}0.01{\rm d}$	$1.79{\pm}0.30{\rm c}$	$4.16{\pm}0.02{\rm b}$	$4.25{\pm}0.26{\rm b}$	$8.05 \pm 0.16a$	0.76	754.79	< 0.001
胞外多糖 Exopolysaccharide/(mg/kg)	2.41±0.19c	14.60±1.26b	18.23±1.79a	20.43±0.33a	20.39±0.29a	0.47	222.759	< 0.001
胞外蛋白质 Extracellular protein/(mg/kg)	0.47±0.01c	13.16±0.89b	18.44±0.66a	19.37±1.48a	18.38±0.29a	0.52	584.239	< 0.001
C/(g/kg)	$0.38 \pm 0.10 \mathrm{e}$	$5.54{\pm}0.84\mathrm{d}$	$22.30{\pm}4.32{\rm e}$	$43.74{\pm}0.26\mathrm{b}$	51.42±0.93a	0.85	376.461	< 0.001
N/(g/kg)	$0.11{\pm}0.07{\rm c}$	$0.44 \pm 0.06 \mathrm{c}$	$2.32{\pm}0.06{\rm b}$	3.21±0.42a	3.36±0.19a	0.76	157.461	< 0.001
P/(g/kg)	$0.11{\pm}0.03{\rm d}$	$0.23 \pm 0.01 \mathrm{c}$	$0.44{\pm}0.04{\rm b}$	$0.54 \pm 0.00a$	$0.54 \pm 0.05 a$	0.49	118.892	< 0.001
C/N	$4.00{\pm}1.24{\rm c}$	12.55±1.12a	$9.62{\pm}2.02{\rm b}$	13.77±1.66a	$15.32 \pm 0.80a$	0.39	29.042	< 0.001
C/P	$3.38 {\pm} 0.17 \mathrm{e}$	$24.07{\pm}3.36\mathrm{d}$	$50.34{\pm}7.28{\rm c}$	$80.73{\pm}0.79\mathrm{b}$	94.98±9.01a	0.70	149.156	< 0.001
N/P	$0.91{\pm}0.29{\rm b}$	$1.92 \pm 0.29 \mathrm{b}$	5.29±0.44a	5.93±0.79a	6.23±0.88a	0.58	51.588	< 0.001

同行同一元素不同小写字母表示差异性显著(P<0.05);变异系数 Coefficient of variation; CV≤0.2 为弱变异性,0.2<CV<0.5 为中等变异性,CV ≥0.5 为强变异性^[36]

2.2 不同组成生物结皮下土壤酶活性的变化特征

不同组成生物结皮下土壤酶活性均呈增加趋势,且五种土壤酶活性的最小值均出现在流沙中。在 0—5 cm 土层,沿着藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮和藓结皮的方向,土壤过氧化氢酶和蔗糖酶活性在不同生物结皮间呈 显著性差异(P < 0.05),且分别增加了 1.96、3.47 倍;脲酶和碱性磷酸酶活性在不同生物结皮下呈显著性差异(P < 0.05),且均在地衣结皮下最小(分别为(0.15 ± 0.03) mg g⁻¹(24h)⁻¹,(0.13 ± 0.001) mg g⁻¹(2h)⁻¹),藓结皮下最大 (分别为(0.40 ± 0.02) mg g⁻¹(24h)⁻¹,(0.27 ± 0.0004) mg g⁻¹(2h)⁻¹);土壤蛋白酶活性在藻结皮下最小((0.43 ± 0.03) mg g⁻¹(24h)⁻¹),在地衣-藓结皮下最大((1.69 ± 0.001) mg g⁻¹(24h)⁻¹),但蛋白酶活性在地衣结皮和藓结皮 间无显著性差异(P > 0.05)。5—10 cm 土壤的土壤酶活性均低于 0—5 cm 土壤的土壤酶活性(图 1)。

双因素方差分析显示,5种土壤酶活性在不同组成生物结皮中的变化均呈显著性差异(P<0.01)。除土壤 过氧化氢酶外,蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶和蛋白酶酶活性在 0—5 cm 和 5—10 cm 间均呈显著性差异(P< 0.01)。不同组成生物结皮和土壤深度的交互作用对过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶和蛋白酶活性均 有显著影响(P<0.01)(表 2)。





Fig.1 Characteristics of soil enzyme activity in biocrusts of different composition organisms

不同大写字母表示同种生物结皮土壤深度差异显著(P<0.05);不同小写字母表示不同组成生物结皮相同土壤深度间差异显著(P<0.05)

表 2 生物结皮及土壤深度对土壤酶活性影响的方差分

Table 2 AN	OVA results of c	interent compositi	on organisms and s	on depths on son e	enzyme activity		
土壤酶	生物 Bioc	结皮 rusts	土壤 Soil	深度 depth	生物结皮×土壤深度 Biocrusts×Soil depth		
Soil enzyme —	F	Р	F	Р	F	Р	
过氧化氢酶 Catalase	117.808	P<0.01	0.148	<i>P</i> >0.05	13.481	P<0.01	
蔗糖酶 Invertase	367.666	P<0.01	106.341	P<0.01	15.586	<i>P</i> <0.01	
脲酶 Urease	422.099	<i>P</i> <0.01	326.312	P<0.01	191.111	<i>P</i> <0.01	
碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase	253.96	<i>P</i> <0.01	249.742	P<0.01	48.774	<i>P</i> <0.01	
蛋白酶 Protease	46.287	P<0.01	43.58	<i>P</i> <0.01	11.074	<i>P</i> <0.01	

2.3 生物结皮特征与土壤酶活性的关系

Pearson 相关性分析结果显示,除碱性磷酸酶、脲酶与蛋白酶无显著相关关系外,结皮下土壤的其余酶活性间均呈极显著正相关关系(*P*<0.01)。结皮厚度、叶绿素 a、胞外多糖和蛋白质、C、N、P 及其化学计量特征 与 5 种酶活性均呈显著正相关关系(*P*<0.05)(表 3)。

Tuble 5 Correlation relationship between biocrasis endrated histori and son empire activity								
	过氧化氢酶 Catalase	蔗糖酶 Invertase	脲酶 Urease	碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase	蛋白酶 Protease			
过氧化氢酶 Catalase	1	0.96 **	0.79 **	0.91 **	0.78 **			
蔗糖酶 Invertase	—	1	0.69 **	0.84 **	0.84 **			
脲酶 Urease	—	—	1	0.95 **	0.34			
碱性磷酸酶 Alkaline phosphatase	—	—	—	1	0.5			
蛋白酶 Protease	—	—	—	—	1			
结皮厚度 Crust thickness	0.91 **	0.89 **	0.74 **	0.81 **	0.78 **			
叶绿素 a Chlorophyll a	0.95 **	0.95 **	0.77 **	0.89 **	0.68 **			
胞外多糖 Exopolysaccharide	0.85 **	0.90 **	0.66 **	0.79 **	0.78 **			
胞外蛋白质 Extracellular protein	0.88 **	0.91 **	0.70 **	0.81 **	0.79 **			
С	0.92 **	0.93 **	0.69 **	0.78 **	0.82 **			
Ν	0.91 **	0.96 **	0.58 *	0.71 **	0.91 **			
Р	0.92 **	0.97 **	0.63 *	0.76 **	0.90 **			
C/N	0.83 **	0.77 **	0.91 **	0.92 **	0.52 *			
C/P	0.94 **	0.97 **	0.74 **	0.83 **	0.82 **			
N/P	0.89 **	0.96 **	0.56 *	0.71 **	0.90 **			

表 3 生物结皮特征与土壤酶活性的相关关系 Table 3 Correlation relationship between biocrusts characteristics and soil enzyme activity

* *极显著相关(P<0.01);*显著相关(P<0.05)

生物结皮特征对结皮下土壤酶活性影响的冗余分析发现。单独效应结果可见,生物结皮特征对结皮下土 壤酶活性影响的重要性大小为:胞外蛋白质>胞外多糖>C/N>P>C/P>N/P>叶绿素 a>N>结皮厚度>C,以上结 皮特征对结皮下土壤酶活性的影响均达到显著水平,对酶活性大小的解释量分别为 92.2%、90%、75%、 68.9%、62.8%、62.3%、59.6%、57%、56.8%、52.1%(表4)。由条件效应结果可见,生物结皮特征对结皮下土壤 酶活性影响的关键影响因子主要为胞外蛋白质含量(92.2%)、C/N(4%)和 P(2.2%)。由图 2 可知,C/N 与脲 酶有较小的夹角;胞外多糖、胞外蛋白质及叶绿素 a 与过氧化氢酶和蔗糖酶有较小的夹角;N 和 N/P 与蛋白 酶有较小的夹角(表4、图 2)。

Table	e 4 Individual e	ffects and	condition	al effects of biocrusts on soil enzy	ne activity			
单独效应 In	dividual effects			条件效应 Conditional effects				
相关因子	解释量	F	Р	相关因子	解释量	F	Р	
Correlation factor	Explanation%			Correlation factor	Explanation%			
胞外蛋白质 Extracellular protein	92.2	153	0.002	胞外蛋白质 Extracellular protein	92.2	153	0.002	
胞外多糖 Exopolysaccharide	90	117	0.002	C/N	4	12.4	0.006	
C/N	75	39	0.002	Р	2.2	14.8	0.002	
Р	68.9	28.8	0.002	叶绿素 a Chlorophyll a	0.2	1.7	0.182	
C/P	62.8	21.9	0.002	N	0.2	1.1	0.346	
N/P	62.3	21.4	0.002	胞外多糖 Exopolysaccharide	0.1	0.7	0.56	
叶绿素 a Chlorophyll a	59.6	19.2	0.002	N/P	0.2	1.1	0.336	
Ν	57	17.2	0.002	结皮厚度 Crust thickness	0.1	1.1	0.34	
结皮厚度 Crust thickness	56.8	17.1	0.002	С	< 0.1	0.9	0.424	
С	52.1	14.1	0.002	C/P	<0.1	0.1	0.942	

表 4 生物结皮对土壤酶活性的单独效应及条件效应



Fig.2 Redundancy analysis of biocrusts and soil enzyme activity

3 讨论

在不同组成生物结皮中,结皮特征呈现显著变化。其中,结皮厚度在一定程度上代表结皮的发育程度,一般而言,随着发育时间的增加,结皮厚度呈增加的趋势^[37]。结皮厚度的增加可以提高固沙能力和改善土壤水 热条件,进而促进生物结皮的生长发育^[12,38]。王翠萍等^[19]在黄土高原半干旱地区的研究发现,结皮厚度的 变化规律为苔藓—藻结皮>藻结皮>薄层藻结皮>无结皮,且随着结皮厚度的增加贮水能力增加;吴丽等^[39]对 库布齐沙漠接种蓝藻后发现,随着生物结皮的类型发生改变,土壤表层的结皮厚度和结皮生物量增加。与上 述研究结果一致,在本研究中,不同组成生物结皮厚度随藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮和藓结皮也呈显著增 加,结皮厚度的变化规律为藓结皮>地衣-藓结皮>地衣结皮>藻结皮。

叶绿素 a 是光合作用的基础物质,且叶绿素 a 含量很大程度上可以反应生物结皮生长状况和光合作用能力,因此,可用叶绿素 a 含量反映结皮的生物量^[40-41]。Wang 等^[42]在对沙地接种藻类实验的研究发现,在接种第二年出现藓类,且叶绿素 a 含量随着接种时间的延长而增加;Kidron 等^[43]对生物结皮的叶绿素 a 含量测定发现,叶绿素 a 含量表现为藓结皮>地衣结皮>藻结皮。这与本研究结果一致,沿藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮方向,叶绿素 a 含量显著增加,说明结皮生物量和光合作用能力得到提升。同时,研究表明,生物结皮通过光合作用合成并分泌的胞外多糖和胞外蛋白质,是影响土壤形成及养分特征的重要因子,在生物结皮的发育中起到重要的作用^[23,44-46]。在本研究中,蓝藻是分泌胞外聚合物的主要物种,且蓝藻是藻结皮的优势物种,由于不同组成生物结皮优势物种发生改变,从而导致胞外聚合物含量在地衣结皮、地衣-藓结皮和藓结皮间无显著差异^[25,47]。

在本研究中,沿藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮方向,结皮层的 C、N 和 P 含量呈显著增加,说明 生物结皮的固碳和固氮能力随结皮组成的变化显著增加^[40,48]。不同组成生物结皮 C、N 含量的变异性高于 P 含量的变异性,这可能是因为结皮层的 P 主要来源于成土母岩的风化,且干旱地区降雨量少和频率低的特点 降低了地表径流对 P 的迁移,从而导致生物结皮层的 P 含量增加不显著^[47]。C、N、P 化学计量比是衡量土壤 有机构成和元素平衡的重要指标,可有效反映土壤供肥能力和质量状况。高丽倩等^[41]对黄土丘陵区不同演 替阶段生物结皮的研究发现,生物结皮显著影响 C、N、P 化学计量特征,且随着演替进行呈增加趋势;杨巧云 等^[48]认为生物结皮对 C、N 的影响主要集中在表层,而对 P 的影响较低,导致 C/P 增加显著。在本研究中,C/ N、C/P 和 N/P 在藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮方向上均呈显著增加,但由于 C、N 较 P 有较高的变

异系数,导致 C/P 和 N/P 的变异性较强。此外,植物 N/P 可作为养分限制类型的预测指标, N/P 小于 14 表 示植物受到 N 限制, N/P 大于 16 则表示植物受到 P 限制, N/P 在 14—16 之间是受到 N 和 P 的共同影响^[49]。 Güsewell 等^[30]研究发现,当苔藓作为一个单独植被时,苔藓与维管植物有相同的临界氮磷比。在本研究中, 尽管结皮的 N 含量沿藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮方向显著增加,但不同组成生物结皮的 N/P 均 小于14,由此说明,不同组成生物结皮更易受 N 的限制。

土壤酶是土壤中最活跃的有机成分之一[51]。在荒漠生态系统中,生物结皮可以显著提高结皮下土壤酶 活性,但是随着生物结皮组成发生变化,不同生物结皮的优势物种将发生变化,必然会影响结皮下土壤酶活 性^[17-19]。Chiloufi 等^[52]在西班牙干旱生态系统中研究发现,生物结皮的出现显著提高结皮下水解酶的活性, 且地衣结皮较藻结皮更能提高酶活性;Liu 等^[29]在腾格里沙漠的研究表明,藓结皮下土壤酶活性大于藻一地 衣结皮下的土壤酶活性。本研究与上述研究结果一致,生物结皮显著提高了结皮下5种土壤酶活性,且藓结 皮下土壤酶活性高于藻结皮下土壤酶活性。此外,在本研究中,随着土壤深度的增加,土壤酶活性呈下降的趋 势,且生物结皮与土壤深度的交互作用对土壤酶活性有显著影响,这与以往的研究^[52-53]一致,其原因可能是 土壤酶活性有表聚性特征,从而导致土壤酶活性随着土壤深度的增加而降低[54]。

在本研究中,不同组成生物结皮特征对结皮下土壤酶活性有显著正相关关系。进一步通过冗余分析发 现,虽然单独效应表明生物结皮特征与结皮下土壤酶活性均达到显著影响水平,但是条件效应分析发现,胞外 蛋白质、C/N、P 是影响土壤酶活性的3个重要因素。可能的原因是:(1)胞外蛋白质作为胞外聚合物的主要 物质之一,一方面通过直接参与生物结皮的形成影响土壤酶活性,另一方面,胞外蛋白质能够作为酶分解的底 物,从而提高土壤酶活性^[12,39,44-45];(2)C/N不仅能够用于衡量生物结皮层的C、N平衡状况,还能对微生物 的组成产生影响,进而影响土壤酶活性^[55-58];(3)本研究通过生物结皮的 N/P 推断出不同组成生物结皮主要 受 N 限制,而结皮自身具备的固氮能力可为结皮的发育提供 N 源,因此,导致结皮中较为稳定的 P 是影响结 皮下土壤酶活性的主要因素之一[12-13,59]。

4 结论

本文通过对不同组成生物结皮特征变化及其对土壤酶活性的影响研究发现,沿藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓结皮方向,叶绿素 a、结皮厚度、胞外多糖和蛋白质均呈显著增加,但胞外多糖和胞外蛋白质在地衣 结皮、地衣-藓结皮和藓结皮间无显著差异:不同组成生物结皮更利于 C 和 N 的积累.但均受到 N 的限制:生 物结皮下土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶、蛋白酶活性均沿着藻结皮、地衣结皮、地衣-藓结皮、藓 结皮方向呈显著增加,但随土壤深度的增加而减小;生物结皮特征中胞外蛋白质、C/P、P 含量是影响结皮下 土壤酶活性的主要因子。本研究结果将为进一步揭示荒漠地区不同组分生物结皮特征对土壤酶活性的贡献 及荒漠生态系统的恢复和科学管理提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] 王理德, 王方琳, 郭春秀, 韩福贵, 魏林源, 李发明. 土壤酶学研究进展. 土壤, 2016, 48(1): 12-21.
- [2] De Oliveira Silva É, De Medeiros E V, Duda G P, Junior M A L, Brossard M, De Oliveira J B, Dos Santos U J, Hammecker C. Seasonal effect of land use type on soil absolute and specific enzyme activities in a Brazilian semi-arid region. CATENA, 2019, 172: 397-407.
- [3] Yan B G, Wang X M, Sun Y, Fan B, Shi L T, Liu G C. Vegetation rehabilitation increases soil enzyme activities in degraded land via carbon supply and nitrogen retention. European Journal of Soil Biology, 2020, 98: 103186.
- [4] Zhang Y L, Chen L J, Chen X H, Tan M L, Duan Z H, Wu Z J, Li X J, Fan X H. Response of soil enzyme activity to long-term restoration of desertified land. CATENA, 2015, 133: 64-70.
- [5] 郑武扬,王艳霞,王月江,冯刚刚.石漠化治理区不同优势树种根际土壤酶活性与土壤理化性质和微生物数量的关系.东北林业大学学 报, 2021, 49(1): 96-100.
- [6] 马晓俊,李云飞. 腾格里沙漠东南缘植被恢复过程中土壤微生物量及酶活性. 中国沙漠, 2019, 39(6): 159-166.
- [7] 孙永琦,冯薇,张宇清,秦树高,毛赫楠.毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿群落土壤酶活性的影响.北京林业大学学报,2020,42(11);

82-90.

- [8] 刘迪,邓强,时新荣,袁志友.黄土高原刺槐人工林根际和非根际土壤磷酸酶活性对模拟降水变化的响应.水土保持研究,2020,27 (1):95-103.
- [9] 高艳娜, 戚志伟, 仲启铖, 李艳, 姜楠, 王开运, 李沙沙, 樊同. 长江口芦苇湿地土壤酶活性对长期模拟升温的响应. 应用与环境生物学报, 2017, 23(3): 535-541.
- [10] 张丙昌, 武志芳, 李彬. 黄土高原生物土壤结皮研究进展与展望. 土壤学报, 2021, 58(5): 1123-1131.
- [11] 刘玉冰,王增如,高天鹏.温带荒漠生物土壤结皮微生物群落结构与功能演替研究综述.微生物学通报,2020,47(9):2974-2983.
- [12] 刘艳梅,杨航宇,贾荣亮,李宜轩.人为踩踏生物土壤结皮对土壤酶活性的影响.中国沙漠, 2019, 39(4): 54-63.
- [13] Kidron G J, Li X R, Jia R L, Gao Y H, Zhang P. Assessment of carbon gains from biocrusts inhabiting a dunefield in the Negev Desert. Geoderma, 2015, 253-254; 102-110.
- [14] Chamizo S, Cantón Y, Rodríguez-Caballero E, Domingo F. Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems. Ecohydrology, 2016, 9(7): 1208-1221.
- [15] Prasse R, Bornkamm R. Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. Plant Ecology, 2000, 150(1/2): 65-75.
- [16] 吴丽, 张高科, 陈晓国, 兰书斌, 张德禄, 胡春香. 生物结皮的发育演替与微生物生物量变化. 环境科学, 2014, 35(4): 1479-1485.
- [17] Miralles I, Domingo F, Cantón Y, Trasar-Cepeda C, Leirós M C, Gil-Sotres F. Hydrolase enzyme activities in a successional gradient of biological soil crusts in arid and semi-arid zones. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 53: 124-132.
- [18] 杨航宇,刘艳梅,王廷璞.荒漠区生物土壤结皮对土壤酶活性的影响.土壤学报,2015,52(3):654-664.
- [19] 王翠萍,廖超英,孙长忠,田小雄,吕建亮.黄土地表生物结皮对土壤贮水性能及水分入渗特征的影响.干旱地区农业研究,2009,27 (4):54-59,64-64.
- [20] 李亚红,卜崇峰,郭琦,韦应欣.毛乌素沙地藓、藻结皮生态功能对比.中国沙漠, 2021, 41(2): 138-144.
- [21] 樊瑾,李诗瑶,余海龙,黄菊莹.毛乌素沙地不同类型生物结皮与下层土壤酶活性及土壤碳氮磷化学计量特征.中国沙漠,2021,41(4): 109-120.
- [22] 郑云普, 张丙昌, 赵建成, 徐明. 具鞘微鞘藻在荒漠藻结皮形成过程中的作用. 生态学报, 2010, 30(6): 1655-1664.
- [23] Mager D M, Thomas A D. Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: a review of their role in dryland soil processes. Journal of Arid Environments, 2011, 75(2): 91-97.
- [24] Yu J, Glazer N, Steinberger Y. Carbon utilization, microbial biomass, and respiration in biological soil crusts in the Negev Desert. Biology and Fertility of Soils, 2014, 50(2): 285-293.
- [25] Mager D M. Carbohydrates in cyanobacterial soil crusts as a source of carbon in the southwest Kalahari, Botswana. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(2): 313-318.
- [26] Dümig A, Veste M, Hagedorn F, Fischer T, Lange P, Spröte R, Kögel-Knabner I. Organic matter from biological soil crusts induces the initial formation of sandy temperate soils. CATENA, 2014, 122: 196-208.
- [27] 赵蓉,李小军,赵洋,杨昊天,李刚.固沙植被区两类结皮斑块土壤呼吸对降雨脉冲的响应.中国沙漠,2015,35(2):393-399.
- [28] 都军,李宜轩,杨晓霞,李云飞,马晓俊. 腾格里沙漠东南缘生物土壤结皮对土壤理化性质的影响. 中国沙漠, 2018, 38(1): 111-116.
- [29] Liu Y M, Yang H Y, Li X Y, Xing Z S. Effects of biological soil crusts on soil enzyme activities in revegetated areas of the Tengger Desert, China. Applied Soil Ecology, 2014, 80: 6-14.
- [30] Kidron G J, Ying W, Starinsky A, Herzberg M. Drought effect on biocrust resilience: high-speed winds result in crust burial and crust rupture and flaking. Science of the Total Environment, 2017, 579: 848-859.
- [31] Zhang K, Li M M, Wang K, Gao N, Liu D Q, Chen Y L. Depth-related response of soil enzymes to cyanobacteria-dominated crusts along a precipitation gradient. Land Degradation & Development, 2021, 32(15): 4183-4192.
- [32] Rossi F, Mugnai G, De Philippis R. Complex role of the polymeric matrix in biological soil crusts. Plant and Soil, 2018, 429(1/2): 19-34.
- [33] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analytical Biochemistry, 1976, 72(1/2): 248-254.
- [34] 何海锋,吴娜,刘吉利,陈娟,刘晓侠,常雯雯.柳枝稷种植年限对盐碱土壤理化性质的影响.生态环境学报,2020,29(2):285-292.
- [35] 关松荫. 土壤酶及其研究法. 北京:农业出版社, 1986.
- [36] 余杭,罗清虎,李松阳,林勇明,王道杰.灾害干扰受损森林土壤的碳、氮、磷初期恢复特征与变异性.山地学报,2020,38(4):532-541.
- [37] 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. 生态学报, 2010, 30(16): 4484-4492.
- [38] Zhang Y M, Wang H L, Wang X Q, Yang W K, Zhang D Y. The microstructure of microbiotic crust and its influence on wind erosion for a sandy soil surface in the Gurbantunggut Desert of Northwestern China. Geoderma, 2006, 132(3/4): 441-449.
- [39] 吴丽,陈晓国,张高科,兰书斌,张德禄,胡春香.人工生物结皮的发育演替及表土持水特性研究.环境科学,2014,35(3):1138-1143.

							and the second sec	
40	司守雷	李宜轩	回陸	刘立招	调新新	王珆莉	降雪对薏苡生物土壤结皮光合生钾特性的影响 中国沙漠 2018 38(3).	. 560-567
			E PM .	AT 17.88	VII 4X .	1.15/194	「生 ヨハ」川山大 エ 10/ 1、夜に12 ハ」ロ エアモヤロ 1 ロルアパリ 「「当日21大,2010,J0/ J/	. 200-2

- [41] 高丽倩,赵允格,许明祥,孙会,杨巧云.生物土壤结皮演替对土壤生态化学计量特征的影响.生态学报,2018,38(2):678-688.
- [42] Wang W B, Liu Y D, Li D H, Hu C X, Rao B Q. Feasibility of cyanobacterial inoculation for biological soil crusts formation in desert area. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 41(5): 926-929.
- [43] Kidron G J, Barinova S, Vonshak A. The effects of heavy winter rains and rare summer rains on biological soil crusts in the Negev Desert. CATENA, 2012, 95: 6-11.
- [44] Rossi F, Li H, Liu Y D, De Philippis R. Cyanobacterial inoculation (cyanobacterisation): perspectives for the development of a standardized multifunctional technology for soil fertilization and desertification reversal. Earth-Science Reviews, 2017, 171: 28-43.
- [45] Mazor G, Kidron G J, Vonshak A, Abeliovich A. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts. FEMS Microbiology Ecology, 1996, 21(2): 121-130.
- [46] 胡春香, 刘永定, 张德禄, 黄泽波, Paulsen B S. 荒漠藻结皮的胶结机理. 科学通报, 2002, 47(12): 931-937.
- [47] 李艳琼,黄玉清,徐广平,孙英杰,张中峰,何成新,黄科朝,何文.桂林会仙喀斯特湿地芦苇群落土壤养分及微生物活性.生态学杂志, 2018, 37(1): 64-74.
- [48] 杨巧云,赵允格,包天莉,丁倩,刘广亮.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.应用生态学报,2019,30(8): 2699-2706.
- [49] 陈柯豪, 杜红梅, 刘春江. 云南喀斯特断陷盆地典型群落植物生态化学计量学特征. 中国岩溶, 2020, 39(6): 883-893.
- [50] Güsewell S, Koerselman W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2002, 5(1): 37-61.
- [51] Avazpoor Z, Moradi M, Basiri R, Mirzaei J, Taghizadeh-Mehrjardi R, Kerry R. Soil enzyme activity variations in riparian forests in relation to plant species and soil depth. Arabian Journal of Geosciences, 2019, 12(23): 708.
- [52] Ghiloufi W, Seo J, Kim J, Chaieb M, Kang H. Effects of biological soil crusts on enzyme activities and microbial community in soils of an arid ecosystem. Microbial Ecology, 2019, 77(1): 201-216.
- [53] 吴楠, 张元明. 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮影响下的土壤酶分布特征. 中国沙漠, 2010, 30(5): 1128-1136.
- [54] 韩国君,何明珠,黄海霞,宋捷,马乐元.黄土高原种植不同人工牧草对土壤酶活性的影响.水土保持通报,2019,39(3):19-24.
- [55] 窦晶鑫, 刘景双, 王洋, 赵光影. 三江平原草甸湿地土壤有机碳矿化对 C/N 的响应. 地理科学, 2009, 29(5): 773-778.
- [56] 张萍,章广琦,赵一娉,彭守璋,陈云明,曹扬.黄土丘陵区不同森林类型叶片-凋落物-土壤生态化学计量特征.生态学报,2018,38
 (14):5087-5098.
- [57] 吴丽芳, 王紫泉, 王妍, 刘云根, 杨波, 张叶飞. 喀斯特高原不同石漠化程度土壤 C、N、P 化学计量特征和酶活性的关系. 生态环境学报, 2019, 28(12): 2332-2340.
- [58] 丁效东, 闫慧峰, 张士荣, 陈伟贤, 郭俊杰, 魏彬, 王军. 有机肥 C/N 优化下氮肥运筹对烟株根际无机氮和酶活性的影响. 中国烟草科学, 2016, 37(1): 26-31.
- [59] Du E Z, Terrer C, Pellegrini A F A, Ahlström A, Van Lissa C J, Zhao X, Xia N, Wu X H, Jackson R B. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. Nature Geoscience, 2020, 13(3): 221-226.