

DOI: 10.20103/j.stxb.202312102689

杨军刚, 周晓兵, 郭星, 陆永兴, 郭浩, 张元明, 张玲卫. 古尔班通古特沙漠藓结皮光合生理活性与土壤有机碳组分对长期氮添加的响应. 生态学报, 2024, 44(17): 7760-7769.

Yang J G, Zhou X B, Guo X, Lu Y X, Guo H, Zhang Y M, Zhang L W. Responses of moss crust photosynthetic physiological activity and soil organic carbon fractions to the long-term nitrogen addition in the Gurbantunggut Desert. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(17): 7760-7769.

古尔班通古特沙漠藓结皮光合生理活性与土壤有机碳组分对长期氮添加的响应

杨军刚^{1,3,4,5}, 周晓兵^{3,4,5}, 郭星^{3,4,5,6}, 陆永兴^{3,4,5,6}, 郭浩^{3,4,5,6}, 张元明^{3,4,5}, 张玲卫^{2,*}

1 新疆农业大学资源与环境学院, 乌鲁木齐 830052

2 新疆农业大学生命科学学院新疆极端环境生物生态适应与进化重点实验室, 乌鲁木齐 830052

3 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室 干旱区生态安全与可持续发展重点实验室, 乌鲁木齐 830011

4 中国科学院新疆生态与地理研究所新疆干旱区生物多样性保育与应用重点实验室, 乌鲁木齐 830011

5 中国科学院新疆生态与地理研究所伊犁植物园天山野果林生态系统新疆野外科学观测研究站, 乌鲁木齐 830011

6 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 藓结皮是荒漠生物土壤结皮的重要类型, 在荒漠生态系统碳固定与碳排放过程中具有重要作用。研究长期氮添加对藓结皮光合生理活性和土壤有机碳 (SOC) 组分的影响, 有助于理解藓结皮光合生理活性特征与荒漠生态系统土壤碳固存之间的关系及其调控因子。为此, 研究依托古尔班通古特沙漠野外长期 (13a) 氮添加实验, 以齿肋赤藓形成的藓结皮为研究对象, 选取 0 (N0)、1.0 (N1)、3.0 g N m⁻² a⁻¹ (N3) 三种氮处理, 阐明长期氮添加对藓结皮光合生理活性和 SOC 组分的影响。结果表明: (1) 相比对照, 长期氮添加对结皮层颗粒有机碳 (POC) 与矿物结合态有机碳 (MAOC) 含量无显著影响, 但显著减少了 0—5 cm 土层 POC 和 MAOC 含量的积累; (2) N1 处理显著提高了叶绿素和非结构性碳水化合物 (NSC) 含量, 而 N3 处理叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素及 NSC 的含量分别显著降低了 50.94%、42.49%、46.71% 和 50.85%; (3) 可溶性糖的含量在 N1 处理下显著增加, N3 处理则显著抑制了其积累, 脯氨酸的含量随氮浓度呈显著下降的趋势, 长期氮添加对可溶性蛋白含量无显著影响; (4) 相关性分析表明, 长期氮添加、光合生理活性与 POC 和 MAOC 含量无显著相关性, 酸碱度、微生物量碳氮、电导率、硝态氮和铵态氮皆显著影响 POC 和 MAOC 的含量积累。研究揭示了长期氮添加对藓结皮的光合生理活性和 SOC 组分的影响, 且光合生理活性的响应无法有效反映 SOC 组分变化, 为理解荒漠生态系统中氮沉降对生物土壤结皮的影响提供数据支持。

关键词: 颗粒有机碳; 矿物结合态有机碳; 叶绿素; 氮沉降; 齿肋赤藓

Responses of moss crust photosynthetic physiological activity and soil organic carbon fractions to the long-term nitrogen addition in the Gurbantunggut Desert

YANG Jungang^{1,3,4,5}, ZHOU Xiaobing^{3,4,5}, GUO Xing^{3,4,5,6}, LU Yongxing^{3,4,5,6}, GUO Hao^{3,4,5,6}, ZHANG Yuanming^{3,4,5}, ZHANG Lingwei^{2,*}

1 College of Resources and Environment, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

2 Key Laboratory of Ecological Adaptation and Evolution of Extreme Environment in Xinjiang, College of Life Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China

3 Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

基金项目: 国家自然科学基金 (42377358); 新疆维吾尔自治区自然科学基金重点项目 (2022D01D083); 天山英才计划 (2022TSYCCX0001); 新疆维吾尔自治区基金杰青项目 (2021D01E03)

收稿日期: 2023-12-10; **网络出版日期:** 2024-06-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zlwz@163.com

4 Xinjiang Key Laboratory of Biodiversity Conservation and Application in Arid Lands, Xinjiang Institute of Ecology and Geography Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

5 Yili Botanical Garden Xinjiang Field Scientific Observation Research Station of Tianshan Wild Fruit Forest Ecosystem, Xinjiang Institute of Ecology and Geography Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

6 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Moss crust is an important type of desert biological soil crust, which plays an important role in the process of carbon fixation and emission in desert ecosystem. Investigating the long-term impact of nitrogen addition on the photosynthetic physiology and soil organic carbon (SOC) components of moss crust will contribute to a better understanding of the relationship between the photosynthetic characteristics of moss crust and soil carbon sequestration in desert ecosystems, and their regulatory factors. In this study, we studied responses of moss crust formed by *Syntrichia caninervis* based on a 13a field nitrogen addition experiment in the Gurbantungut Desert. Three nitrogen treatments were chosen: 0 (N0), 1.0 (N1), and 3.0 g N m⁻² a⁻¹ (N3), and the prolonged effects of nitrogen addition on the photosynthetic physiology and SOC components of moss crust were conducted. The results indicated that: (1) Compared with the control, the long-term nitrogen addition had no significant effect on the contents of particulate organic carbon (POC) and mineral-associated organic carbon (MAOC) in the crust layer, but significantly reduced the accumulation of POC and MAOC in the 0—5 cm soil depth. (2) The N1 treatment significantly increased the content of chlorophyll and non-structural carbohydrates (NSC), while the N3 treatment significantly reduced the content of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, and NSC by 50.94%, 42.49%, 46.71%, and 50.85%, respectively. (3) The content of soluble sugars significantly increased under the N1 treatment, while the N3 treatment significantly inhibited their accumulation. The content of proline exhibited a significant decreasing trend with nitrogen concentration, while the long-term nitrogen addition had no significant effect on the content of soluble proteins. (4) Correlation analysis revealed no significant correlation between the long-term nitrogen addition, photosynthetic physiological activity, and POC and MAOC content. However, pH, microbial carbon and nitrogen, conductivity, nitrate nitrogen, and ammonium nitrogen significantly influenced the accumulation of POC and MAOC. In summary, this study reveals the impacts of the long-term nitrogen addition on the photosynthetic physiology and SOC components of moss crust. Moreover, it emphasizes that the response of photosynthetic physiological activity cannot effectively reflect the changes in SOC components, providing data support for understanding the influence of nitrogen deposition on biological soil crust in desert ecosystems.

Key Words: particulate organic carbon; mineral-associated organic carbon; chlorophyll; nitrogen deposition; *Syntrichia caninervis*

大量的化石燃料燃烧与化肥施用等人类活动带来大气氮沉降增加,导致陆地生态系统氮输入加大,增加了土壤碳的固存,并一定程度上缓解了大气二氧化碳(CO₂)增加的影响^[1-3]。土壤是陆地生态系统中最大、最活跃的碳库,其碳储量分别约为植被和大气碳库碳储量的3倍和2倍。土壤碳库由有机碳(Soil Organic Carbon, SOC)库和无机碳库组成,其中SOC库是土壤碳库的主要来源^[4-5]。由于陆地生态系统中碳与氮紧密联系,氮增加会影响生态系统碳和氮耦合关系^[6],因此解析氮沉降与土壤碳循环之间的关系显得尤为重要。生物土壤结皮作为荒漠生态系统碳氮循环的重要场所,由土壤颗粒与不同比例的光自养(藻类、地衣与藓类植物)和异养(细菌、真菌、古细菌)生物形成复合体^[7-9]。生物土壤结皮的发育对调节土壤理化性质、稳固沙面、固定碳氮及促进土壤养分循环等方面具有重要作用^[10-11]。据统计,全球生物土壤结皮年固碳量可超过3.9 Pg,对CO₂释放与吸收的动态变化起到调节作用^[12-13]。因此,氮沉降下植物光合生理活性和SOC的研究可为阐明全球变化背景下SOC的变化过程提供重要参考。

氮沉降可通过影响植物的生长和生理过程直接或间接影响植物对土壤中碳的供给,从而对土壤碳库产生影响^[14–15]。例如,氮沉降可促进植物生物量,增加根系分泌物和凋落物等方式增加对土壤的碳输入^[15]。同时,氮对植物光合生理活性(叶绿素含量和渗透调节物质等)具有重要作用。氮作为植物生长发育的主要限制因子,适量的外源氮输入可以缓解植物氮限制,增加植物可利用氮含量,促进叶绿素含量积累,提高光合酶活性^[15]。研究表明,低浓度氮可增加不同结皮类型的叶绿素及渗透调节物质含量,而高浓度氮则具有负效应^[16]。过量氮输入对植物会产生胁迫作用,导致叶绿体等光合结构变形,从而抑制光合作用^[17]。渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸)是植物响应胁迫的生理调节指标,可以维持细胞压力水平,减缓植物氧化应激反应^[18]。Zhang 等研究表明,氮添加会显著影响生物土壤结皮的生物量、碳氮循环及生理活性(渗透调节物质和抗逆物质),低氮促进了生物土壤结皮的生长发育及养分富集,而高浓度氮则呈显著负效应^[19]。因此,氮的增加会通过影响叶绿素含量、光合速率、渗透调节物质、抗氧化酶活性等,进而导致植物生长发生改变,从而直接或间接的影响 SOC 含量。

SOC 库作为一个复杂的库,根据不同物理组分来源可分为颗粒有机碳(POC)库和矿物结合态有机碳(MAOC)库,从而更深入了解 SOC 库的动态变化特征以及预测其对环境变化的响应机制^[20–21]。POC 主要是植物来源(植物残体、碎片),通过团聚体等物理保护而固存于土壤中,周转速度相对较快^[22–23]。MAOC 主要来源于微生物残体及其衍生物,并且因与矿物质结合形成化学保护机制而持久存在^[21,23–24]。MAOC 的周转时间相对较长,其对于估算 SOC 储量及碳循环至关重要。因而,POC 与 MAOC 的比值也通常被用来反映 SOC 的质量和稳定性^[25–26]。氮沉降(氮添加)对 SOC 库的影响相对复杂,具有促进、抑制或者没有影响三种作用^[27–28]。氮沉降可通过影响 SOC 分解、土壤氮动态和植被生长等方面直接或间接的影响 POC 和 MAOC 的含量^[3,25,29]。研究表明,低氮处理增加了高寒草甸生态系统的总 SOC 储量和 POC 含量,中高氮处理则反之^[28]。荒漠生物土壤结皮中具有大量的固氮微生物和藻类,其发育不仅增加氮的固定,同时增加碳的积累,增加土壤有机质的含量,反过来也会促进生物土壤结皮的生长发育。因而,研究不同浓度氮沉降背景下具有固氮功能的生物土壤结皮 SOC 组分的变化特征,有助于更全面地理解氮沉降对荒漠土壤碳动态的影响。

古尔班通古特沙漠是我国第二大沙漠,面积 $4.88 \times 10^4 \text{ km}^2$ 。地表覆盖着发育良好的藻结皮、地衣结皮及藓结皮^[30–31]。藓结皮作为生物土壤结皮发育的成熟阶段,其具有较强的光合固碳能力和碳转化能力,在荒漠生态系统土壤碳氮循环过程中发挥着重要的作用^[32]。为此,本研究依托该沙漠野外长期施氮样地,以藓结皮为研究对象,研究长期氮添加条件下藓结皮光合生理活性及 SOC 组分的变化特征,探索二者之间的关系。通过量化荒漠生态系统藓结皮 SOC 组分含量,分析 SOC 组分的影响因素,为荒漠生态系统碳固定及碳循环研究提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于古尔班通古特沙漠腹地($44^{\circ}37'N$, $88^{\circ}15'E$)长期施氮样地。该区域常年干旱少雨,夏季最高温度超过 $40^{\circ}C$,年潜在蒸发量超过 2000 mm。年均降水量在 70–150 mm,其中近一半的降水集中于 4–7 月。冬季降雪厚度可达 20 cm 左右,覆盖在表层的降雪从 11 月份持续至来年 3 月份^[33]。研究区广泛分布梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)等优势灌木,尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrhynchum*)、角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)等草本植物。

1.2 施氮处理

施氮样地建于 2010 年 10 月,在沙漠中心选择地势平坦、藓结皮分布均匀的区域设定样方进行模拟氮沉降实验,样方大小为 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ 。本研究选取 0(N0)、1.0(N1)、 $3.0 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (N3)3 个氮添加处理,每个处理 4 个重复,共 12 个样方进行实验采样。其中 N0 作为对照,N1 和 N3 参照荒漠边缘的自然氮沉降浓度设置^[33]。于每年 3 月下旬(积雪融化后)和 10 月下旬(降雪前)进行施氮处理,施氮处理是通过使用硝酸铵和

氯化铵以铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$):硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$) = 2:1 的比例混合于水中, 均匀喷洒于藓结皮表面, 对照组(N0) 喷洒等量的水作为对照处理^[33]。施加的水量相当于 0.5 mm 左右的降水量, 对藓结皮和土壤的相关指标影响较小。

1.3 藓结皮和土壤样品采集

于 2023 年 3 月施氮前, 采集三种处理的结皮-土壤样品, 利用 PVC 管(直径 11 cm、高 6 cm)完成采样, 由藓结皮地上(0.5 cm)、地下部分(藓结皮地下部分和结皮层土壤)(0.5 cm)及结皮下 5 cm 土壤组成。采集的样品用单刃刀片以沙面为分界, 分离齿肋赤藓地上与地下部分, 过筛法(1 mm 筛)将藓结皮地下部分与结皮层土壤进行分离。结皮下 0—5 cm 土壤样品需要去除石子、植物根系与凋落物等杂质。处理后的藓结皮与土壤样品均分 2 份, 1 份存于低温冰箱保存测定生理指标等, 另 1 份置于遮阴通风处, 自然阴干处理后测定土壤有机碳组分等指标。

1.4 SOC 组分测定

称取 10 g 土壤于锥形瓶中, 以水土比 6:1 加入 60 mL 0.5% 六偏磷酸钠溶液, 先手摇 3 min, 随后将锥形瓶放置于往复振荡器(90 r/min)振摇 18 h 分散样品以破坏宏观和微观聚集体^[25,34]。将土壤悬液过 53 μm 筛, 反复用蒸馏水漂洗分散的土壤, 收集通过筛子的部分(< 53 μm)为矿物结合态有机质(MAOM), 留在筛上的部分(> 53 μm)为颗粒有机质(POM), 收集到的两部分在 60 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘 48 h 至恒重^[23]。将两部分土壤完全研磨后, 使用元素分析仪测定 POC 和 MAOC 含量。POC 和 MAOC 实际含量通过下式得出:

$$\text{POC} = \text{POC}_{\text{测}} \times M_1 \div 10 \quad (1)$$

$$\text{MAOC} = \text{MAOC}_{\text{测}} \times M_2 \div 10 \quad (2)$$

$$P = \text{POC}(\text{MAOC}) \div (\text{POC} + \text{MAOC}) \times 100\% \quad (3)$$

式中, M_1 和 M_2 分别为分离上层(POM)和分离下层(MAOM)的干重(g); $\text{POC}_{\text{测}}$ 和 $\text{MAOC}_{\text{测}}$ 分别为测定的 TOC 含量(g/kg); P 为 POC 或 MAOC 的组分占比。

TOC 含量测定: 采用盐酸-土壤干烧法测定(Aanalytik Jena: multi N/C 3100 TOC analyzer, 德国)。

1.5 藓结皮光合生理活性及土壤理化性质测定

叶绿素(Chl)含量使用乙醇提取法, 称取 0.1 g 藓结皮样品, 加入少量碳酸钙研磨, 避光提取 6 h。提取液离心过滤后分别在 649 nm 和 665 nm 测定吸光值, 利用相关公式计算光合色素 a, b 和总叶绿素含量^[35]。淀粉含量采用酸水解法, 将其分解成葡萄糖, 然后利用蒽酮比色测定葡萄糖含量, 最终折算成淀粉含量。渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸和可溶性蛋白)测定: 可溶性糖利用蒽酮比色法在 620 nm 测定, 脯氨酸通过水合茚三酮法于 520 nm 比色测定, 采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量^[18,36]。非结构性碳水化合物(NSC)含量为可溶性糖和淀粉含量之和。

植物碳测定: 采取干烧法测定植物碳含量(Aanalytik Jena: multi N/C 3100 TOC analyzer, 德国)。土壤酸碱性(pH)和电导率(EC)分别采用水土比 2.5:1 和 5:1 浸提电位法测定。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 用氯化钙(溶液和土壤比为 10:1)提取, 摇床 150 r/min 振荡 1 h, 静置过滤后通过连续流动分析仪测定含量(Seal Auto Analyzer 3, 德国)。

土壤微生物量碳和氮(MBC、MBN)采用氯仿熏蒸的方法测定^[37-38]。用硫酸钾(水土比 4:1)浸提, 使用 Multi N/C 3100 分析仪(Aanalytik Jena)测定提取物中碳和氮含量, 熏蒸和未熏蒸土壤提取物溶解有机碳氮含量的差值与相应的转化因子(K_{EC} 、 K_{EN})折算为 MBC 和 MBN 的含量, K_{EC} 和 K_{EN} 的值分别为 0.45 和 0.54^[38]。

1.6 统计分析

利用单因素方差分析检验不同氮处理下 POC、MAOC 及生理指标的显著差异, T 检验分析不同土层间的显著差异。运用 R 4.2.3 中 LinKET 包对 POC 和 MAOC 与生理指标、土壤化学性质(pH、EC)进行 Mantel 相关分析, 解析土壤碳组分与变量的关系及各变量之间的两两相互关系。使用 Origin 2021 和 R 4.2.3 完成作图。

2 结果与分析

2.1 齿肋赤藓叶绿素、非结构性碳水化合物及渗透调节物质含量变化特征

齿肋赤藓 Chl 含量在不同氮处理间存在显著差异(图 1)。Chl 含量在 N1 处理最高, N3 处理最低, NSC 与 Chl 含量呈现相同的变化趋势(图 1)。淀粉含量在 N1 和 N3 处理下均低于 N0, 表现为显著下降的趋势(图 1)。可溶性糖的含量在 N1 处达到最大值, 显著高于对照和 N3 处理(图 2)。脯氨酸含量随氮增加呈现降低的趋势, N1 和 N3 处理间差异不显著。长期氮添加对可溶性蛋白含量影响不显著(图 2)。

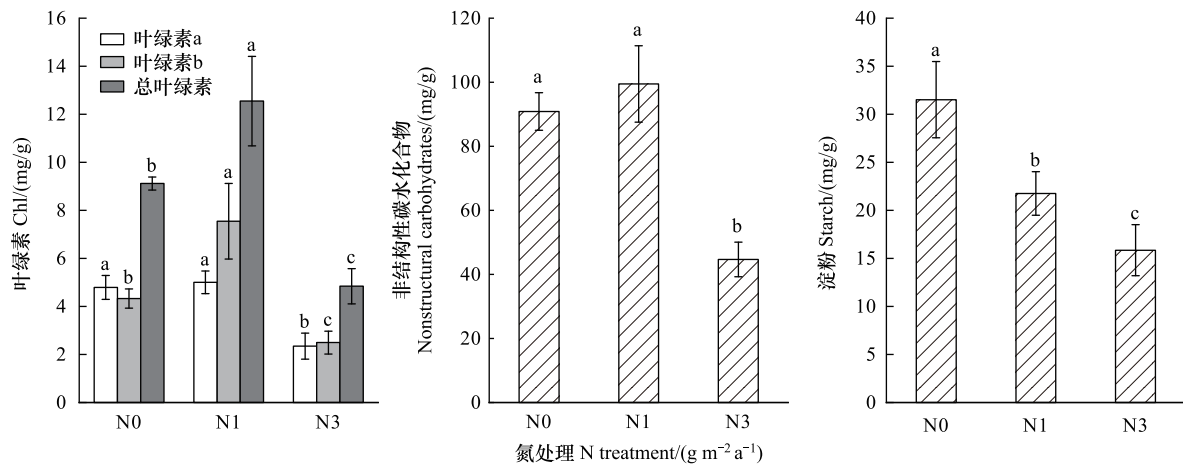


图 1 不同氮处理下叶绿素、非结构性碳水化合物和淀粉含量变化(平均值±标准差, $n=4$)

Fig.1 Changes in chlorophyll, non-structural carbohydrate and starch contents under different nitrogen treatments (Mean±SD, $n=4$)

N0、N1、N3 分别表示 0、10、30 g m⁻² a⁻¹ 3 个氮添加处理;图中小写字母表示不同氮处理间的显著差异 ($P<0.05$)

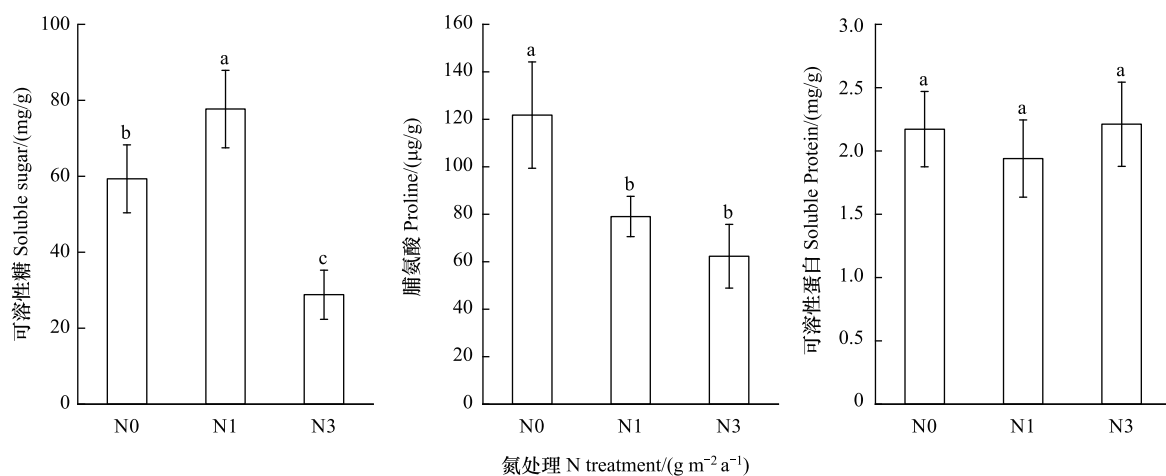


图 2 不同氮处理下可溶性糖、脯氨酸及可溶性蛋白的含量变化(平均值±标准差, $n=4$)

Fig.2 The changes of soluble sugar, proline and soluble protein content under different nitrogen treatments (Mean±SD, $n=4$)

2.2 结皮及下层 SOC 组分特征

相比对照,长期氮添加对结皮层 POC 和 MAOC 含量的影响并不显著(图 3)。同时, N1 和 N3 处理均显著抑制了 0—5 cm 土层的 POC 与 MAOC 含量的积累(图 3)。由图 4 可知, MAOC 相对含量较高, 约占二者总量的 60%左右, 长期氮添加未改变 POC 或 MAOC 含量占比。然而, 长期氮添加显著增加了结皮层 POC/MAOC 的值, 同时显著降低了 0—5 cm POC/MAOC 的值(图 4)。

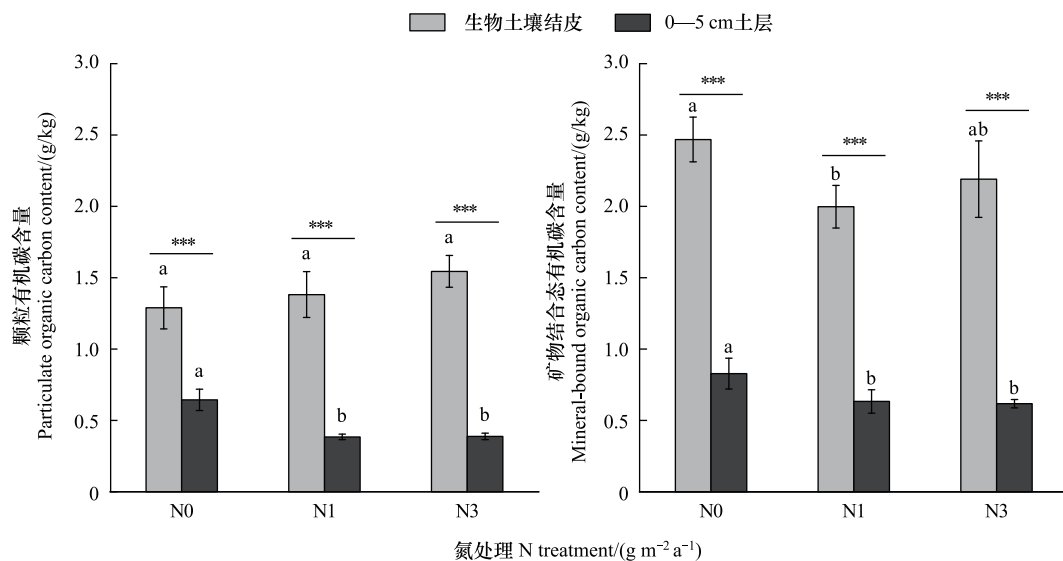


图 3 不同氮处理下颗粒和矿物结合态有机碳含量变化 (平均值±标准差, $n=4$)

Fig.3 Changes in the content of particulate and mineral-bound organic carbon under different nitrogen treatments (mean±SD, $n=4$)

图中小写字母表示同一土层不同氮处理间差异显著 ($P<0.05$), “***” 为同一氮处理不同土层间差异显著 ($P<0.001$)

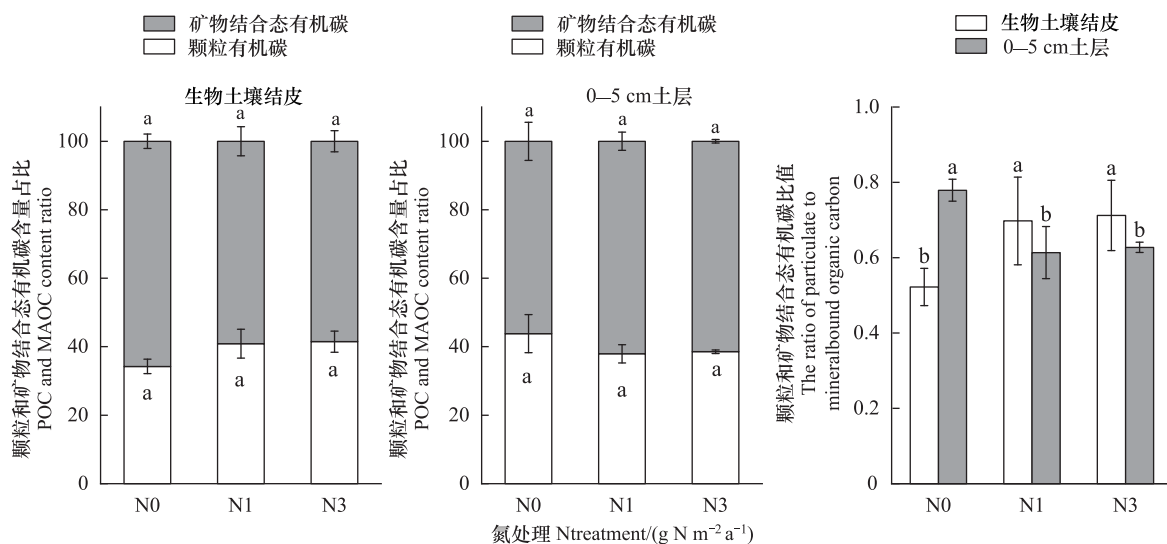


图 4 不同氮处理下颗粒有机碳 (POC) 和矿物结合态有机碳 (MAOC) 含量占比及 POC/MAOC 值的变化特征 (平均值±标准差, $n=4$)

Fig.4 The proportion of particulate organic carbon (POC) and mineral-bound organic carbon (MAOC) content and the variation characteristics of POC/MAOC value under different nitrogen treatments (mean±SD, $n=4$)

2.3 SOC 组分与相关变量间的关系

Mantel 分析表明 (图 5), 土壤 POC 和 MAOC 与藓类生理活性及长期氮添加无显著相关性, POC 和 MAOC 与 pH、MBC 及 MBN 存在显著负相关, 与 EC、 NO_3^- -N 及 NH_4^+ -N 为显著正相关。NSC 与 Chla、Chlb、脯氨酸具有显著正相关, 与长期氮添加、 NO_3^- -N 及 NH_4^+ -N 呈极显著负相关。长期氮添加与 Chla 和脯氨酸存在极显著的负相关关系, 与 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N、MBC 及 MBN 呈显著正相关。

3 讨论

3.1 长期氮添加对藓结皮光合生理活性的影响

叶绿素与渗透调节物质之间存在密切相关的联系, 共同调节植物的生理过程, 二者之间的协同作用对植

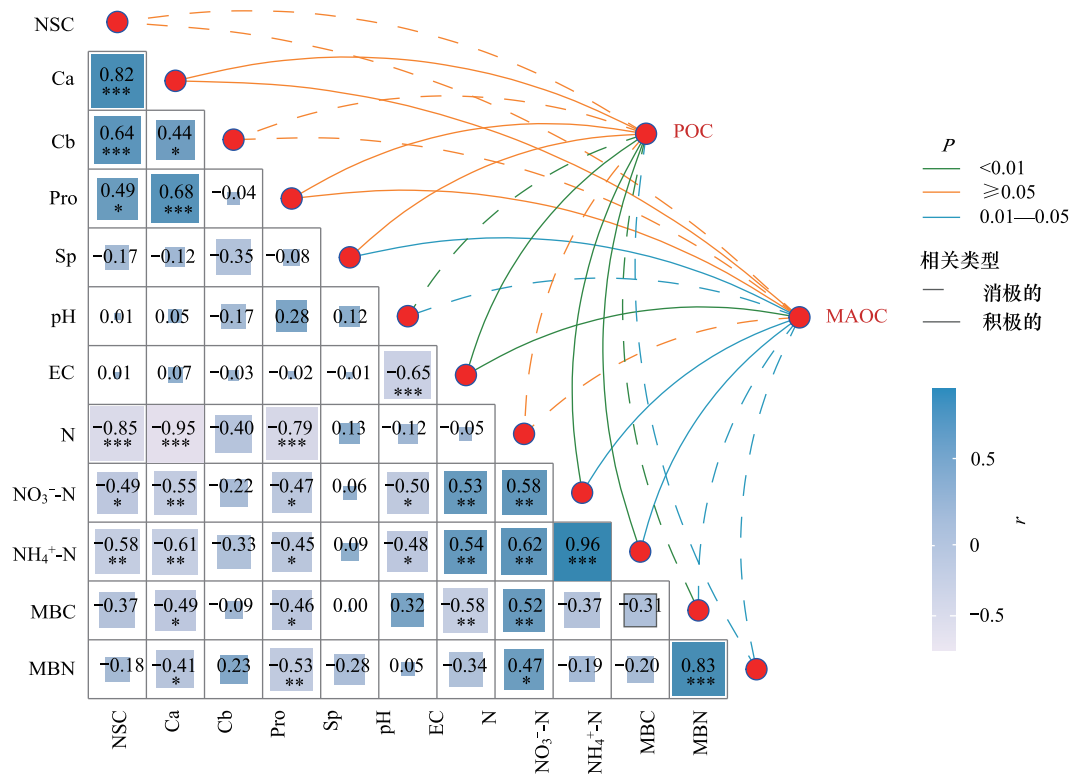


图5 POC和MAOC与相关变量的相关分析

Fig.5 Correlation Analysis of POC and MAOC with related variables

热图显示各变量间的相关关系,颜色变化代表相关系数大小;连线表明POC或MAOC与各变量的相关性,颜色代表显著性(绿色: $P < 0.01$,蓝色: $0.01 < P < 0.05$,橙色: $P > 0.05$),虚线表示二者呈负相关,实线则为正相关;NSC:非结构性碳水化合物 Non-Structural Carbohydrates;Ca:叶绿素a Chlorophyll-a;Cb:叶绿素b Chlorophyll-b;Pro:脯氨酸 Proline;Sp:可溶性蛋白 Soluble proteins;N:氮添加 Nitrogen addition; $\text{NO}_3\text{-N}$:硝态氮 Nitrate nitrogen; $\text{NH}_4^+\text{-N}$:铵态氮 Ammonium nitrogen;MBC:微生物生物量碳 Microbial biomass carbon;MBN:微生物生物量氮 Microbial biomass nitrogen

物的正常生长、光合效率及逆境生存具有至关重要的作用^[39–40]。叶绿素能促使 CO_2 和水发生光合反应生成有机质(NSC等),可溶性蛋白参与叶绿素的合成并且对叶绿素的合成和维护中起到支撑作用^[39–40]。叶绿体及相关酶中存在许多不同形态的氮,参与整个光合作用过程^[40–41]。本研究发现,长期氮添加对藓结皮地上部分的Chl、NSC及淀粉含量具有显著的影响。前人研究表明,适量浓度的氮增加可能弥补了荒漠植物对氮的需求,提高Chl含量,增强光合固碳能力,从而增加了植物光合产物(淀粉、NSC)的积累^[33, 42]。本实验同样发现适量氮处理(N1)增加了齿肋赤藓的Chl含量,进而提高光合作用,从而增加NSC的积累。高氮(N3)处理下,Chl、NSC及淀粉含量大幅度下降,可能因为藓结皮对氮响应敏感,高氮一方面会导致光合器官受到损害,影响了光合能力(Chl结构及功能),另一方面会造成植物体内的氮素分配不均影响光合效率^[17]。

渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸)可以维持细胞压力水平,减缓植物氧化应激反应,是指示植物响应胁迫的重要指标^[18]。本研究结果发现,可溶性糖含量与Chl含量的具有相同变化趋势,即低氮增加了光合固碳进而促进可溶性糖的形成,高氮则抑制光合并减少了可溶性糖的积累。这与Zhou等发现蓝藻结皮可溶性糖含量在 $1.0\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 达到峰值,于 $3.0\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$ 显著低于对照组的研究结果类似^[33]。可溶性蛋白主要是一些酶蛋白,参与植物新陈代谢过程,氮添加可能对不同植物可溶性蛋白的含量影响不同。研究表明,氮增加了刺边小金发藓和大灰藓的可溶性蛋白含量,石地钱可溶性蛋白含量则在不同氮处理下无显著变化^[43]。本研究可溶性蛋白含量变化与对石地钱的研究结果相同。长期氮添加显著减低了脯氨酸含量的积累,可能是由于脯氨酸的合成需要碳源,而过多的氮可能导致碳和氮之间的平衡失调,从而减少了脯氨酸的

合成。

3.2 长期氮添加对藓结皮 SOC 组分的影响

植物光合生理活性的变化会导致植物生物量及根系分泌物的增加或减少,影响 SOC 的积累。本研究发现,长期氮添加显著减少了藓结皮 0—5 cm 土层 POC 和 MAOC 含量积累,但结皮层土壤有机碳组分含量并无显著差异(图 3)。氮添加增加 POC 通常由于氮刺激了植物的碳输入或减缓 POC 的分解速率^[44],同样本研究中氮添加可增加植物可利用氮含量,进而导致更多植物源碳的输入。此外,研究发现不同生态系统中 MAOC 含量呈现出随氮增加而增加的趋势^[45—46]。而本研究中,长期氮添加导致结皮下 0—5 cm 土层 MAOC 含量显著减少,可能原因是长期氮添加造成土壤酸化影响矿物与 SOC 的相互作用,以及土壤酸化抑制土壤微生物的活性,进而抑制微生物对 MAOC 含量的贡献,导致 MAOC 含量的减少^[44]。

POC 与 MAOC 的比值通常被用来反映 SOC 的固存和稳定性^[27—28]。越小的 POC/MAOC 值通常表示 SOC 相对稳定,不易矿化分解^[27]。研究结果表明,长期氮添加增加了结皮层 POC/MAOC 的值,降低了 0—5 cm 土层 POC/MAOC 的值。因而,相较于结皮层,0—5 cm 土层 SOC 相对稳定,0—5 cm 乃至更深土层可能是 SOC 固存的重要场所。

3.3 POC 和 MAOC 与光合生理活性、土壤理化性质的相关关系

植物光合作用是 SOC 的主要来源,光合生理活性的变化会影响光合碳的合成与运输进而影响土壤碳的输入与固存。本研究分析发现,POC 和 MAOC 与光合生理活性无显著相关关系,且氮添加与 POC、MAOC 含量相关关系较弱。造成该结果的原因可能是因为 SOC 的变化通常是一个较慢的过程,涉及有机物的分解、降解和形成新的有机质,而植物光合生理活性的变化迅速,导致二者关系较弱。因此,无法简单地通过光合生理活性来预测 SOC 组分的变化趋势。虽然光合生理活性不能直接反应 SOC 组分的变化,但是植物可通过根系将有机质物质转运到土壤中,这可能影响 SOC 的形成和分解过程^[47]。此外,土壤中的微生物也参与了 SOC 的矿化分解,其活性与植物生理活性也存在关联。因此,理解植物与土壤之间的相互关系应综合考虑多种因素的交互,以精准预测 SOC 组分的变化趋势。

本研究中 POC 和 MAOC 与 pH、MBC、MBN 呈显著的负相关,与 EC、NO₃⁻-N 和 NH₄⁺-N 则为显著正相关关系。一方面,高 pH 的 SOC 含量较低,因为盐碱土壤会抑制植物正常生长,造成植物源碳输入相对减少^[48];另一方面,盐碱土壤会加强土壤有机质的解吸,形成更多可溶性有机碳随水分运输导致 SOC 损失,进而影响 POC 与 MAOC 含量^[49]。微生物活性也与碳周转密切相关,MBC 和 MBN 含量可以量化土壤微生物的活性,微生物的活动会促进 SOC 的周转,从而会影响 POC 和 MAOC 含量。此外,土壤 EC 和 pH 也可以通过影响微生物活性进而影响 SOC 含量^[49]。

4 结论

长期氮添加对齿肋赤藓结皮层 SOC 组分(POC、MAOC)含量影响较小,对下层土壤各组分影响显著,藓结皮的存在调节了氮对结皮层及下层土壤的影响。长期氮添加对 POC 与 MAOC 的比值影响发现,结皮下 0—5 cm 土层 SOC 更稳定,表明氮添加可能会增强荒漠生态系统 SOC 的固存。藓结皮 SOC 组分与光合生理活性关系较弱,因此,预测 SOC 组分应结合土壤理化性质、气候等因素的共同作用。

参考文献(References):

- [1] Fowler D, Coyle M, Skiba U, Sutton M A, Cape J N, Reis S, Sheppard L J, Jenkins A, Grizzetti B, Galloway J N, Vitousek P, Leach A, Bouwman A F, Butterbach-Bahl K, Dentener F, Stevenson D, Amann M, Voss M. The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 2013, 368 (1621): 20130164.
- [2] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A, Affiliations A I. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [3] Lu X F, Hou E Q, Guo J Y, Gilliam F S, Li J L, Tang S B, Kuang Y W. Nitrogen addition stimulates soil aggregation and enhances carbon storage

- in terrestrial ecosystems of China: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2021, 27(12): 2780-2792.
- [4] Lal R. Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, 2004, 304(5677): 1623-1627.
- [5] 张治国, 胡友彪, 郑永红, 陈孝杨. 陆地土壤碳循环研究进展. *水土保持通报*, 2016, 36(4): 339-345.
- [6] Niu S L, Classen A T, Dukes J S, Kardol P, Liu L L, Luo Y Q, Rustad L, Sun J, Tang J W, Templer P H, Thomas R Q, Tian D S, Vicca S, Wang Y P, Xia J Y, Zaehle S. Global patterns and substrate-based mechanisms of the terrestrial nitrogen cycle. *Ecology Letters*, 2016, 19(6): 697-709.
- [7] Belnap J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes*, 2006, 20(15): 3159-3178.
- [8] Bowker M A, Eldridge D J, Val J, Soliveres S. Hydrology in a patterned landscape is co-engineered by soil-disturbing animals and biological crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 61: 14-22.
- [9] Weber B, Belnap J, Büdel B, Antoninka A J, Barger N N, Chaudhary V B, Darrouzet-Nardi A, Eldridge D J, Faist A M, Ferrenberg S, Havrilla C A, Huber-Sannwald E, Issa O M, Maestre F T, Reed S C, Rodriguez-Caballero E, Tucker C, Young K E, Zhang Y M, Zhao Y G, Zhou X B, Bowker M A. What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2022, 97(5): 1768-1785.
- [10] Eldridge D J, Leys J F. Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. *Journal of Arid Environments*, 2003, 53(4): 457-466.
- [11] Li X R, Jia X H, Long L Q, Zerbe S. Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger Desert (N China). *Plant and Soil*, 2005, 277(1): 375-385.
- [12] Elbert W, Weber B, Burrows S, Steinkamp J, Büdel B, Andreae M O, Pöschl U. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 2012, 5: 459-462.
- [13] Maestre F T, Escolar C, de Guevara M L, Quero J L, Lázaro R, Delgado-Baquerizo M, Ochoa V, Berdugo M, Gozalo B, Gallardo A. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 2013, 19(12): 3835-3847.
- [14] Meng D Y, Cheng H X, Shao Y, Luo M, Xu D D, Liu Z M, Ma L L. Progress on the effect of nitrogen on transformation of soil organic carbon. *Processes*, 2022, 10(11): 2425.
- [15] Zhou X B, Zhang Y M, Ji X H, Downing A, Serpe M. Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in northwestern China. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 74: 1-8.
- [16] 周晓兵, 尹本丰, 张元明. 模拟氮沉降对不同类型生物土壤结皮生长和光合生理的影响. *生态学报*, 2016, 36(11): 3197-3205.
- [17] 闫慧, 吴茜, 丁佳, 张守仁. 不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响. *生态学报*, 2013, 33(14): 4226-4236.
- [18] Hui R, Zhao R M, Song G, Li Y X, Zhao Y, Wang Y L. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation, water deficit, and their combination on UV-absorbing compounds and osmotic adjustment substances in two different moss species. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(15): 14953-14963.
- [19] Zhang Y M, Zhou X B, Yin B F, Downing A. Sensitivity of the xerophytic moss *Syntrichia caninervis* to prolonged simulated nitrogen deposition. *Annals of Botany*, 2016, 117(7): 1153-1161.
- [20] Poeplau C, Don A, Six J, Kaiser M, Benbi D, Chenu C, Cotrufo M F, Derrien D, Gioacchini P, Grand S, Gregorich E, Griepentrog M, Gunina A, Haddix M, Kuzyakov Y, Kühnel A, MacDonald L M, Soong J, Trigalet S, Vermeire M L, Rovira P, van Wesemael B, Wiesmeier M, Yeasmin S, Yevdokimov I, Nieder R. Isolating organic carbon fractions with varying turnover rates in temperate agricultural soils: A comprehensive method comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 125: 10-26.
- [21] Lavalée J M, Soong J L, Cotrufo M F. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 261-273.
- [22] Golchin A, Oades J M, Skjemstad J O, Clarke P. Study of free and occluded particulate organic matter in soils by solid state ^{13}C CP/MAS NMR spectroscopy and scanning electron microscopy. *Soil Research*, 1994, 32(2): 285.
- [23] Cotrufo M F, Ranalli M G, Haddix M L, Six J, Lugato E. Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 2019, 12: 989-994.
- [24] Kögel-Knabner I, Guggenberger G, Kleber M, Kandeler E, Kalbitz K, Scheu S, Eusterhues K, Leinweber P. Organo-mineral associations in temperate soils: integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(1): 61-82.
- [25] Cheng S L, Fang H J, Zhu T H, Zheng J J, Yang X M, Zhang X P, Yu G R. Effects of soil erosion and deposition on soil organic carbon dynamics at a sloping field in Black Soil region, Northeast China. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2010, 56(4): 521-529.
- [26] Nuralykyzy B, Nurzhan A, Li N, Huang Q, Zhu Z L, An S S. Influence of land use types on soil carbon fractions in the Qaidam Basin of the Qinghai-Tibet Plateau. *CATENA*, 2023, 231: 107273.

- [27] Neff J C, Townsend A R, Gleixner G, Lehman S J, Turnbull J, Bowman W D. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature*, 2002, 419(6910): 915-917.
- [28] Fang H J, Cheng S L, Yu G R, Yang X M, Xu M J, Wang Y S, Li L S, Dang X S, Wang L, Li Y N. Nitrogen deposition impacts on the amount and stability of soil organic matter in an alpine meadow ecosystem depend on the form and rate of applied nitrogen. *European Journal of Soil Science*, 2014, 65(4): 510-519.
- [29] Zak D R, Freedman Z B, Upchurch R A, Steffens M, Kögel-Knabner I. Anthropogenic N deposition increases soil organic matter accumulation without altering its biochemical composition. *Global Change Biology*, 2017, 23(2): 933-944.
- [30] Zhang Y M, Chen J, Wang L, Wang X Q, Gu Z H. The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. *Journal of Arid Environments*, 2007, 68(4): 599-610.
- [31] 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.
- [32] Yang X Q, Xu M X, Zhao Y G, Gao L Q, Wang S S. Moss-dominated biological soil crusts improve stability of soil organic carbon on the Loess Plateau, China. *Plant, Soil and Environment*, 2019, 65(2): 104-109.
- [33] Zhou X B, Zhang Y M, Yin B F. Divergence in physiological responses between cyanobacterial and lichen crusts to a gradient of simulated nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 2016, 399(1): 121-134.
- [34] Haddix M L, Gregorich E G, Helgason B L, Janzen H, Ellert B H, Cotrufo M F. Climate, carbon content, and soil texture control the independent formation and persistence of particulate and mineral-associated organic matter in soil. *Geoderma*, 2020, 363: 114160.
- [35] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 1983, 11(5): 591-592.
- [36] 张立军, 樊金娟. 植物生理学实验教程. 北京: 中国农业大学出版社, 2007.
- [37] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6): 703-707.
- [38] Brookes P C, Landman A, Pruden G, Jenkinson D S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 1985, 17(6): 837-842.
- [39] 姚允聪. 逆境中植物体内脯氨酸的累积. *北京农学院学报*, 1986, 1(0): 107-114.
- [40] Mu X H, Chen Y L. The physiological response of photosynthesis to nitrogen deficiency. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*, 2021, 158: 76-82.
- [41] Mu X H, Chen Q W, Chen F J, Yuan L X, Mi G H. Within-leaf nitrogen allocation in adaptation to low nitrogen supply in maize during grain-filling stage. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 699.
- [42] 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 张丙昌. 模拟氮沉降和干旱对准噶尔盆地两种一年生荒漠植物生长和光合生理的影响. *植物生态学报*, 2010, 34(12): 1394-1403.
- [43] 刘滨扬, 刘蔚秋, 雷纯义, 张以顺. 三种苔藓植物对模拟 N 沉降的生理响应. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 141-149.
- [44] Ye C L, Chen D M, Hall S J, Pan S, Yan X B, Bai T S, Guo H, Zhang Y, Bai Y F, Hu S J. Reconciling multiple impacts of nitrogen enrichment on soil carbon: plant, microbial and geochemical controls. *Ecology Letters*, 2018, 21(8): 1162-1173.
- [45] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, McDowell W H. Effects of nitrogen additions on above- and belowground carbon dynamics in two tropical forests. *Biogeochemistry*, 2011, 104(1-3): 203-225.
- [46] Qi P, Chen J, Wang X J, Zhang R Z, Cai L Q, Jiao Y P, Li Z Q, Han G J. Changes in soil particulate and mineral-associated organic carbon concentrations under nitrogen addition in China—a meta-analysis. *Plant and Soil*, 2023, 489(1): 439-452.
- [47] Sokol N W, Kuebbing S E, Karlsen-Ayala E, Bradford M A. Evidence for the primacy of living root inputs, not root or shoot litter, in forming soil organic carbon. *The New Phytologist*, 2019, 221(1): 233-246.
- [48] Amini S, Ghadiri H, Chen C R, Marschner P. Salt-affected soils, reclamation, carbon dynamics, and biochar: a review. *Journal of Soils and Sediments*, 2016, 16(3): 939-953.
- [49] Cao Q Q, Li J R, Wang G, Wang D, Xin Z M, Xiao H J, Zhang K B. On the spatial variability and influencing factors of soil organic carbon and total nitrogen stocks in a desert oasis ecotone of northwestern China. *CATENA*, 2021, 206: 105533.