

DOI: 10.20103/j.stxb.202408051842

李兵强, 姚小萌, 孟凡, 窦韦强. 黄土高原不同盖度生物结皮土壤呼吸特征及其影响因素. 生态学报, 2025, 45(8): 3887-3897.

Li B Q, Yao X M, Meng F, Dou W Q. Characteristics of biocrust soil respiration with different cover and their influencing factors on the Chinese Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(8): 3887-3897.

黄土高原不同盖度生物结皮土壤呼吸特征及其影响因素

李兵强¹, 姚小萌^{1,*}, 孟凡¹, 窦韦强²

1 河北师范大学地理科学学院, 河北省环境演变与生态建设重点实验室, 石家庄 050024

2 西北农林科技大学水土保持科学与工程学院, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要: 生物结皮是旱地土壤碳排放的重要参与者, 但不同盖度的生物结皮土壤呼吸特征可能存在明显差异。针对黄土高原风沙土发育的藓结皮, 以裸土为对照, 分别设置了 5%、25%、50%、75% 和 100% 的生物结皮盖度, 通过测定不同盖度下的生物结皮土壤呼吸速率和土壤性质, 对比分析了其土壤呼吸速率和土壤性质的差异, 并基于结构方程模型进一步探究了其土壤呼吸速率差异的内在机制。结果表明: (1) 不同盖度生物结皮土壤呼吸速率的日变化趋势基本一致, 且日际变化主要受降雨的影响。不同盖度的生物结皮土壤呼吸速率日变化均呈先升高 (7:00—13:00) 后降低 (13:00—17:00) 的趋势, 其范围为 0.66—4.058 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 且雨后激发效应随生物结皮盖度的增加而增大。(2) 生物结皮的土壤呼吸速率随其盖度的增加而明显升高。与裸土 (1.09 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 相比, 生物结皮盖度由高到低其土壤呼吸速率的增幅分别为 28.2%、17.1%、9.3%、4.9% 和 0.6%; 且生物结皮盖度越高其土壤呼吸速率的温度敏感性越强。(3) 生物结皮盖度的增加通过提高土壤含水量、藓生物量、细颗粒含量 (黏粉粒) 直接对土壤呼吸速率产生显著的正影响 ($P < 0.05$), 同时还能通过提高藓生物量对土壤有机碳产生正影响进而间接促进土壤呼吸速率。综上, 黄土高原生物结皮土壤呼吸速率对其盖度变化具有明显响应, 生物结皮盖度的增加通过提高土壤含水量、改善土壤机械组成以及增加苔藓生物量等明显促进了土壤碳排放速率。因此, 未来气候变化加剧下生物结皮盖度的变化会引起其碳排放速率的差异, 这在准确估算黄土高原碳排放量时应该被充分考虑。

关键词: 生物土壤结皮; 土壤碳排放; 土壤温度; 土壤含水量; 土壤有机碳

Characteristics of biocrust soil respiration with different cover and their influencing factors on the Chinese Loess Plateau

LI Bingqiang¹, YAO Xiaomeng^{1,*}, MENG Fan¹, DOU Weiqiang²

1 Hebei Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, College of Geographic Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, China

2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, College of Soil and Water Conservation Science and Engineering, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: Biocrusts, as key participants in the carbon (C) cycle of drylands, can substantially influence dryland C emissions via respiration. However, the respiration rate (R_s) of biocrusts may differ significantly among different cover levels, and this remains poorly understood. In this study, we set up 5%, 25%, 50%, 75%, and 100% cover on moss biocrusts developed in the aeolian sandy soil on the Chinese Loess Plateau, with bare soil as the control. Biocrust R_s were continuously monitored using a soil C flux system (Li-870). We measured soil properties (e.g., soil temperature, moisture, and soil

基金项目: 国家自然科学基金青年项目 (42407362); 河北省自然科学基金项目 (D2021205011); 河北师范大学科技类基金项目 (L2021B28); 中央高校基本科研业务费 (Z1090324158)

收稿日期: 2024-08-05; **网络出版日期:** 2025-01-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yxmch@126.com

organic C). We further analyzed the differences in R_s and soil properties among different biocrust cover levels as well. Finally, we elucidated the mechanism underlying the differences in R_s among different biocrust cover levels through the construction of a structural equation model. Our results showed that: (i) the daily trends in R_s of different biocrust cover were generally consistent and their R_s were mainly influenced by rainfall. The daily variation of R_s of biocrusts with different cover levels showed a trend of increasing (7:00—13:00) and then decreasing (13:00—17:00), which ranged from 0.66 to 4.06 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The excitation effects following rainfall intensified as biocrust cover levels increased. (ii) R_s of biocrusts increased significantly with their cover. Compared with bare soil (1.09 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), the increase in R_s were 28.2%, 17.1%, 9.3%, 4.9%, and 0.6% for 100%, 75%, 50%, 25%, and 5% biocrust cover, respectively. Meanwhile, the temperature sensitivity of R_s of higher biocrust cover was stronger. (iii) An increase in biocrust cover significantly enhanced R_s directly by elevating soil water content, moss biomass, and fines content (clay and silt particles). Also, an increase in biocrust cover positively affected soil organic C by increasing moss biomass and indirectly promoted R_s . In summary, the R_s of the biocrust responded significantly to the change of its cover, and the increase of the biocrust cover contributed significantly to the soil C emission rate by increasing the soil water content, improving the soil mechanical composition, and increasing the moss biomass. Consequently, changes in biocrust cover may occur under future climate change intensification which could lead to differences in C emission and should be taken into account when accurately estimating C emissions in the Loess Plateau of China.

Key Words: biological soil crust; soil carbon emission; soil temperature; soil water content; soil organic carbon

土壤呼吸是指土壤向大气释放 CO_2 的过程,它是土壤有机碳输出的主要形式。研究表明,土壤呼吸每年释放的 CO_2 高达 68—100 Pg,占到了陆地生态系统总呼吸的 60%—90%^[1-2],是陆地生态系统碳循环的第二大通量,深刻影响着大气 CO_2 浓度和土壤碳循环过程^[3]。干旱和半干旱地区作为陆地生态系统的重要组成部分,占据了全球陆地表面面积的 41%,贡献了全球超过 25% 的土壤碳储量,在陆地生态系统碳循环中发挥着极其重要的作用^[4]。该地区因降雨稀少,维管束植物生长受限,使得对水分条件要求较低的生物结皮广泛发育。研究表明,生物结皮覆盖了全球陆地总面积的 12% 左右^[5],在中国占据了旱区表面面积的 14%^[6]。其能通过光合作用固定大气中的 CO_2 ,并通过隐花植物等自养成分的自主呼吸和微生物分解土壤有机碳等向大气释放 CO_2 ,从而参与整个生态系统碳循环过程^[7-8],是干旱和半干旱生态系统碳循环的重要组成部分^[9-10],也是荒漠生态系统碳排放的主要贡献者^[11]。因此,在全球气候变化加剧和我国“双碳”战略目标提出的大背景下,生物结皮对土壤碳排放的影响不容忽视。

生物结皮是由藻类、地衣、苔藓等隐花植物和土壤微生物(如细菌、真菌和放线菌等)与表层土壤颗粒胶结形成的复杂复合体^[12]。研究表明,生物结皮的存在能够显著增加土壤呼吸速率,提高土壤碳排放通量^[13-14]。如管超等^[15]对腾格里沙漠的研究表明,生物结皮覆盖的土壤呼吸速率显著高于裸土,且随发育等级的提升而增加;Yao 等^[9]在黄土高原的研究发现,全覆盖度(即 100% 盖度)生物结皮的土壤呼吸速率是裸土的 3 倍左右,这主要是因为生物结皮的存在有利于保持土壤湿度,且含水量在一定阈值内对生物结皮土壤呼吸速率具有刺激作用。此外,生物结皮较深的颜色降低了地表反射率,在冬季或特定条件下会提高土壤温度,进而促进土壤呼吸^[16]。生物结皮的存在还能显著增加土壤有机碳含量,改善土壤质地等^[17],从而间接影响土壤呼吸速率。值得注意的是,受气候变化和人为干扰、踩踏等因素的影响,生物结皮在小尺度上并不完全以全覆盖度(100% 覆盖度)存在,而是依据土壤状况和周围环境等以各种不同的覆盖度附着于地表^[18]。而不同覆盖度的生物结皮对土壤含水量、温度和土壤性质的影响则必然存在差异,这种差异对土壤呼吸速率的影响和机理呈何种变化趋势目前尚不明晰。因此,尽管当前众多学者研究了全覆盖度生物结皮对土壤呼吸速率的影响,但其并未考虑不同覆盖度的生物结皮对土壤碳排放的影响差异,这将直接影响着陆地生态系统碳平衡估算的准确性。

综上,作为土壤与大气间广泛分布的致密界面层,生物结皮对区域土壤碳排放具有显著影响。黄土高原

作为我国典型的干旱和半干旱地区,生物结皮在该区域的总覆盖度高达 60%—70%,有的地方甚至超过了 90%,在 20 余年的封山禁林(草)后,广泛分布了天然的各种覆盖度的生物结皮^[18]。基于此,本研究以黄土高原风沙土上发育的藓结皮为研究对象,以裸土为对照,设置了 5 种不同的覆盖度处理(5%、25%、50%、75%和 100%),通过连续测定土壤呼吸速率,阐明了不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸特征;同时测定苔藓生物量、表层土壤温湿度以及相关土壤性质等,揭示了影响不同覆盖度生物结皮土壤呼吸速率的内在机理。本研究可为干旱和半干旱地区未来景观格局变化下土壤碳排放的准确预测提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原北部的陕西省神木市六道沟流域(110°21'—110°23'E,38°46'—38°51'N),海拔 1081—1274 m,面积约为 6.9 km²。该流域属于毛乌素沙地向黄土丘陵的过渡区,流域内崩梁起伏、沟壑纵横,又属水蚀向风蚀过渡的水蚀风蚀交错带,生态环境脆弱。流域多年平均降雨量为 454 mm,潜在蒸发量为 1337 mm^[13]。冬春季节干燥少雨多风沙,夏秋季节多暴雨,其中 6—9 月份降雨量占全年的 80.9%。年均气温 8.4℃,多年平均无霜期为 153 d,属中温带半干旱气候。土壤质地为沙土和沙质壤土,本实验供试土壤质地为沙土。本研究生物结皮均为以极地真藓(*Bryum arcticum*)、土生扭口藓(*Barbula vinealis*)、真藓(*Bryum argenteum*)、细叶扭口藓(*Barbula perobtusa*)和尖叶对齿藓(*Didymodon rufidulus* Broth.)为优势种的苔藓结皮。

1.2 实验设计

本实验于 2023 年 8 月 1 日—2023 年 9 月 20 日进行,根据野外调查结果,在研究区沙土上选择地势平坦、远离植被灌丛、生物结皮发育良好的开阔区域为实验样地。通过设置 5 种不同的生物结皮覆盖度(5%、25%、50%、75%和 100%),并以裸土为对照,每种处理 4 个重复,共设置 24 个小区(1 m × 1 m),每个小区间隔 1 m 以上,并在四周嵌入 20 cm 深的铁皮形成隔离带包围。因野外不同覆盖度的生物结皮自然条件差异较大,为了保证样地间的其他条件相对一致,本研究选取坡度、坡向等基本一致的 100%覆盖度生物结皮设置样地,在样地建成后,采用自制的高密度小线方格铺设于样方内,按照预设的覆盖度梯度来人为铲除不同比例的方格内生物结皮,以此获得不同覆盖度的生物结皮,具体如图 1 所示。

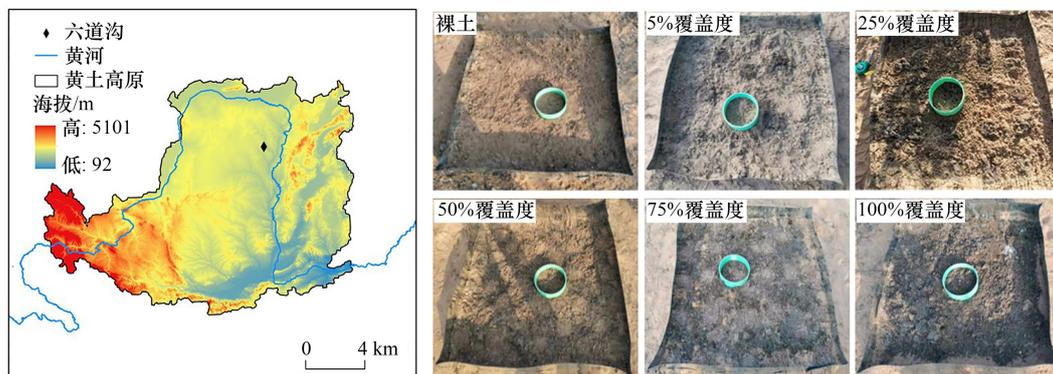


图 1 研究区位置 and 不同覆盖度的生物结皮

Fig.1 Location of the study area and different coverages of biocrusts

1.3 测定指标及方法

1.3.1 土壤呼吸速率、表层土壤温度和含水量的测定

为减少土壤呼吸环安装对土壤结构的影响,选择降雨后在所有样方中随机安装 1 个直径为 20 cm、高 12 cm 的土壤呼吸环,将其插入土壤约 9 cm,露出地面约 3 cm(具体高度以游标卡尺多点位测量求平均值为准),并在插入土壤环后重新测定生物结皮覆盖度以保证土壤环内外土壤理化性质的一致性。稳定至少 24 h

后,于每日 9:00—11:00 使用便携式土壤碳通量观测系统(Li-870)对所有处理的土壤呼吸速率进行连续监测(测定时间 3 min,包括 30 s 的预吹风、120 s 的观测时间和 30 s 的换气)。为尽可能消除不同处理间因观测时间而带来的误差,在测定时采用分轮测定的方法,即在 4 个重复 6 个处理中,将每个处理测定完一个重复视为一轮,在测定时第一轮采用由高覆盖度到低覆盖度的顺序进行测定,第二轮则由低覆盖度到高覆盖度的顺序进行测定,第三轮和第四轮重复上两轮的顺序以此进行,最终所呈现的数据是四个重复的平均值,可有效避免观测时间导致的误差,本研究从 2023 年 8 月 2 日—2023 年 9 月 19 日共计测得 48d。另外,每半个月选择天气晴朗的观测日对不同覆盖度生物结皮土壤呼吸速率和温湿度日动态特征进行连续观测,测定时间为 7:00—17:00,观测频次为 2.5 h/次,分别于 2023 年 8 月 14 日、2023 年 8 月 30 日和 2023 年 9 月 18 日获得了 3 次土壤呼吸速率的日动态变化特征。在测定土壤呼吸速率的同时,使用该仪器自带的土壤温湿度探针同步测量表层 5 cm 的土壤温度和含水量。实验期间定期清理样方内植物和枯枝落叶,以保证不干扰后续测定。

1.3.2 生物结皮土壤样品采集及相关性质测定

为保证采集的土壤样品能够代表不同覆盖度生物结皮下的土壤理化性质,在每个覆盖度梯度的小区内存机选择一处 10 cm × 10 cm 的取样范围,采集该取样范围内包括生物结皮层在内的 0—2 cm 土层的全部样品,然后一分为二,一份样品带回实验室,风干后过 10 目筛用于土壤有机碳和颗粒组成的测定;另一份样品放入 4℃ 恒温箱带回实验室,用于测定土壤微生物生物量碳和可溶性有机碳。

结皮厚度采用游标卡尺测量;苔藓植株密度采用计数法;结皮生物量采用烘干法;容重采用环刀法。土壤有机碳含量采用重铬酸钾外加热法测定;微生物生物量碳和可溶性有机碳含量采用氯仿熏蒸-硫酸钾(0.5 mol/L)浸提法;机械组成采用马尔文激光粒度分析仪(Mastersizer 3000, Malvern Instruments Ltd., 英国)测定^[19]。不同覆盖度下生物结皮的特征属性及其土壤理化性质的差异如表 1 所示。

表 1 不同覆盖度生物结皮特征属性和土壤理化性质

Table 1 Characteristic traits and soil physicochemical properties of different coverages of biocrusts

测定指标 Measurements	不同生物结皮覆盖度 Different coverages of biocrusts					
	裸土	5%	25%	50%	75%	100%
结皮厚度 Crust thickness/mm	—	7.84±0.36b	9.54±0.38a	8.56±0.51b	9.80±0.61a	9.44±0.02a
藓植株密度 Moss density/(株/cm ²)	—	2.75±0.96e	10.00±1.83d	25.5±4.04c	39.75±2.75b	76.00±2.71a
藓生物量 Moss biomass/(g/cm ²)	—	0.002±0.0001e	0.009±0.002d	0.025±0.003c	0.035±0.006b	0.073±0.014a
土壤容重 Soil bulk density/(g/cm ³)	1.58±0.06a	1.31±0.03ab	1.18±0.02b	1.23±0.02b	1.20±0.02b	1.17±0.02b
黏粒含量 Clay content/%	1.2±0.18d	2.14±0.17c	3.37±0.22bc	3.50±0.15b	4.75±0.20ab	5.12±0.15a
粉粒含量 Silt content/%	3.70±0.24d	7.55±0.14bc	9.77±0.14bc	13.92±0.21ab	15.17±0.25ab	17.62±0.51a
砂粒含量 Sand content/%	95.1±0.69a	91.13±0.39ab	86.81±0.24bc	85.43±0.69bc	80.11±0.47cd	77.35±0.32d
土壤有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	1.77±0.23d	2.83±0.19bc	3.01±0.18b	3.34±0.28ab	3.60±0.41ba	3.92±0.17a
微生物生物量碳 Microbial biomass carbon/(mg/kg)	29.82±14.14d	90.87±23.47c	123.57±27.98bc	143.54±29.88b	147.03±37.34b	173.56±33.29a
可溶性有机碳 Dissolved organic carbon/(mg/kg)	13.85±2.50e	41.77±6.88b	34.22±4.06c	37.54±6.55c	56.04±8.25a	55.51±8.94a

表中数值为平均值±标准差,同行不同小写字母表示各处理差异在 $P < 0.05$ 水平显著

1.4 数据处理

所有数据均采用 Excel 2016 软件进行整理分析,并通过 SPSS26 进行正态分布验证后,使用单因素方差分析和多重比较以分析不同处理间的差异显著性。使用 Origin 2022 软件进行图表绘制和数据拟合。利用 AMOS 构建土壤呼吸速率与土壤和环境因子之间的结构方程模型(Structural Equation Modeling, SEM)并分析其关系,解析影响土壤呼吸速率的直接和间接路径。

生物结皮土壤呼吸速率与土壤温度的关系利用指数回归模型拟合^[9],公式如下:

$$R_s = a + R_0 e^{bT} \quad (1)$$

式中, R_s 表示土壤呼吸速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); R_0 表示温度为 0°C 的土壤呼吸速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); T 表示表层 5 cm 土壤温度($^\circ\text{C}$); a 为常数, b 为温度反应系数。

Q_{10} 用来表示土壤呼吸对温度变化的敏感程度,即温度每升高 10°C 时土壤呼吸速率的增量^[20-21],公式如下:

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (2)$$

式中, b 由公式(1)所得。

生物结皮土壤呼吸速率与土壤含水量的关系使用线性模型拟合^[9],公式如下:

$$R_s = aW + b \quad (3)$$

式中, R_s 表示土壤呼吸速率($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); W 表示表层 5 cm 的土壤含水量(cm^3/cm^3), a 、 b 均为常数。

2 结果与分析

2.1 不同盖度生物结皮土壤呼吸速率随土壤温湿度的日动态特征

由图2可以看出,不同覆盖度生物结皮土壤呼吸速率在3次测量下均具有明显日变化规律,其变化范围

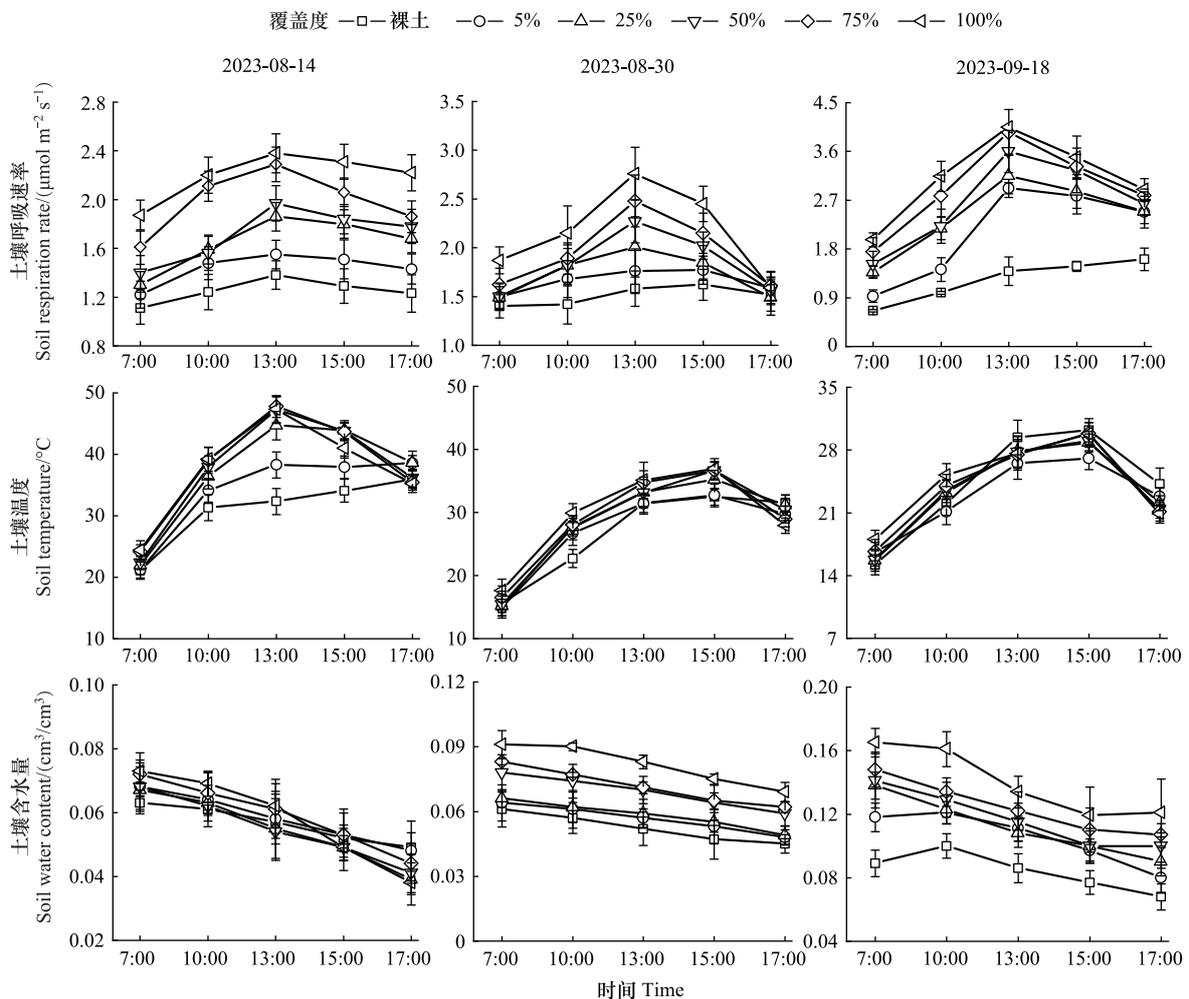


图2 不同覆盖度生物结皮土壤呼吸速率和温湿度的日变化

Fig.2 Daily changes in soil respiration rate, soil temperature, and water content at different coverages of biocrusts

依次为 $1.11\text{--}2.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $1.40\text{--}2.76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $0.66\text{--}4.058 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 且与土壤温度基本同步。土壤呼吸速率的日变化趋势呈现单峰曲线, 峰值出现在 13:00 左右, 并且该“峰值”随生物结皮覆盖度的增加而升高。另外, 图 2 显示后两次测定的生物结皮土壤呼吸速率较土壤温度的峰值具有“提前性”, 即土壤呼吸速率的峰值在 13:00, 而土壤温度的峰值则出现在 15:00。从日出到日落, 土壤含水量的变化则呈逐渐下降趋势。其中, 高覆盖度生物结皮的土壤含水量几乎在各个时间段均高于低覆盖度生物结皮和裸土, 表明生物结皮覆盖度越高其持水性越强。

2.2 不同盖度生物结皮土壤呼吸速率随土壤温湿度的日际变化特征

如图 3 所示, 不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率在每次降雨后均会出现一定的“激发效应”, 其日际变化特征伴随降雨事件的发生呈“多峰”变化趋势, 且与土壤含水量变化同步, 并在降雨事件发生后 2—5 d 内趋于平稳, 恢复时间则取决于降雨量的大小和降雨后的土壤温度。另外, 不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率的大小在整个实验周期均表现为 $100\% > 75\% > 50\% > 25\% > 5\% > \text{裸土}$ (图 4)。其中, 与裸土均值 ($1.09 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 相比, 生物结皮覆盖度由高到低其土壤呼吸速率均值的增幅分别为 28.2%、17.1%、9.3%、4.9% 和 0.6%。进一步分析发现, 实验期间不同覆盖度生物结皮土壤呼吸速率和土壤温度在各处理间差异显著, 而土壤含水量的差异则不显著。由此可得生物结皮覆盖度越高其土壤呼吸速率越强, 且不同覆盖度生物结皮的土壤呼吸速率日际变化受降雨的显著影响, 但整体趋势受到土壤温度的调控。

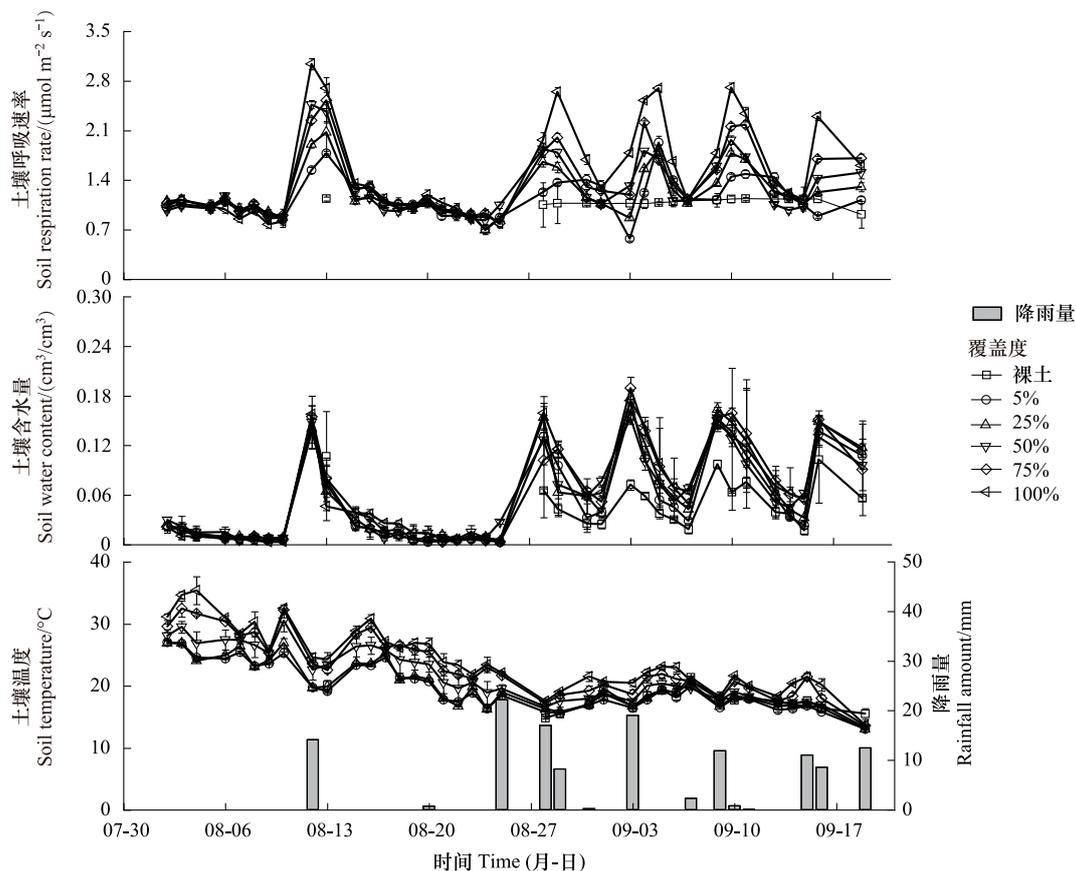


图 3 不同覆盖度生物结皮土壤呼吸速率及土壤温湿度的时间变化

Fig. 3 Time variations in soil respiration rate, soil temperature, and water content at different coverages of biocrusts

2.3 不同盖度生物结皮土壤温湿度与土壤呼吸速率的关系

裸土和 5 种覆盖度处理下的生物结皮土壤呼吸速率均随土壤温度的升高呈指数增加趋势, 且土壤温度可解释生物结皮土壤呼吸速率 93.8%—98.1% 的变异 (图 5)。可见土壤温度对生物结皮土壤呼吸速率具有显著

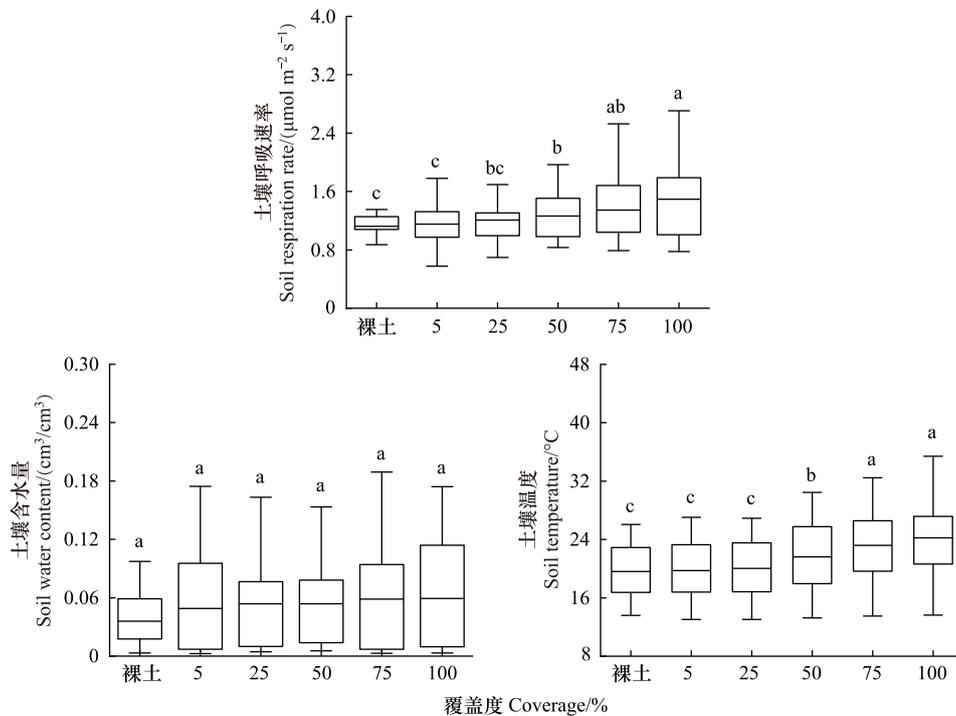


图4 不同覆盖度生物结皮间土壤呼吸速率及土壤温湿度的差异

Fig.4 Differences in soil respiration rates, soil temperature, and water content among different coverages of biocrusts

不同小写字母代表生物结皮不同覆盖度处理间差异显著 ($P < 0.05$)

的正影响,且无论生物结皮覆盖度高低,这种指数关系均能较好反应二者的关系。本研究中,裸土和不同覆盖度(从低到高)的生物结皮土壤呼吸的 Q_{10} 依次为 1.11、1.14、1.13、1.23、1.28 和 1.39,呈现出随着生物结皮覆盖度增加其土壤呼吸的 Q_{10} 提升的趋势,说明生物结皮土壤呼吸速率随覆盖度的增加其温度敏感性越强。此外,不同覆盖度下生物结皮土壤呼吸速率与土壤含水量的关系则更符合线性正相关关系(图 6),土壤含水量能解释生物结皮土壤呼吸速率 49.6%—89.7% 的变化,表明土壤含水量对土壤呼吸速率亦具有显著的正影响。

2.4 不同盖度生物结皮土壤呼吸速率的作用途径

生物结皮土壤呼吸速率与其覆盖度呈二次非线性正相关关系, R^2 高达 0.968(图 7),表明生物结皮土壤呼吸速率受覆盖度的显著影响,且覆盖度越高其土壤呼吸速率越强。表 1 表明不同覆盖度的生物结皮土壤理化性质间基本均差异显著,通过构建 SEM 探究生物结皮覆盖度变化影响其土壤呼吸速率的作用途径结果表明(图 8),生物结皮覆盖度增加通过改变土壤含水量、藓生物量、机械组成(提高黏粒和粉粒含量并降低砂粒含量,表 1)和土壤温度(路径系数依次为 0.34、0.88、0.91 和 0.43)从而对土壤呼吸速率产生直接正影响,并且前三者的影响均达显著水平。另外,不同覆盖度的生物结皮其藓生物量的差异又可影响土壤有机碳、微生物量碳和可溶性有机碳(路径系数依次为 0.94、0.89 和 0.87)的含量并间接导致土壤呼吸速率的变化,其中土壤有机碳对其影响程度达显著促进作用,而土壤微生物量碳和可溶性有机碳对其具有一定的抑制作用但未达显著水平。

3 讨论

3.1 不同盖度生物结皮土壤呼吸特征及其对土壤温湿度的响应

本研究结果表明不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率与土壤温度具有高度一致性,并且不随覆盖度的差异而变化。然而,本研究后两次测得的土壤呼吸速率峰值较土壤温度峰值早 2 h 后出现,这是由于土壤温度主要受气温变化的影响^[22],本实验期间研究区气温从八月底至九月发生骤降,而生物结皮因其低反射率具有

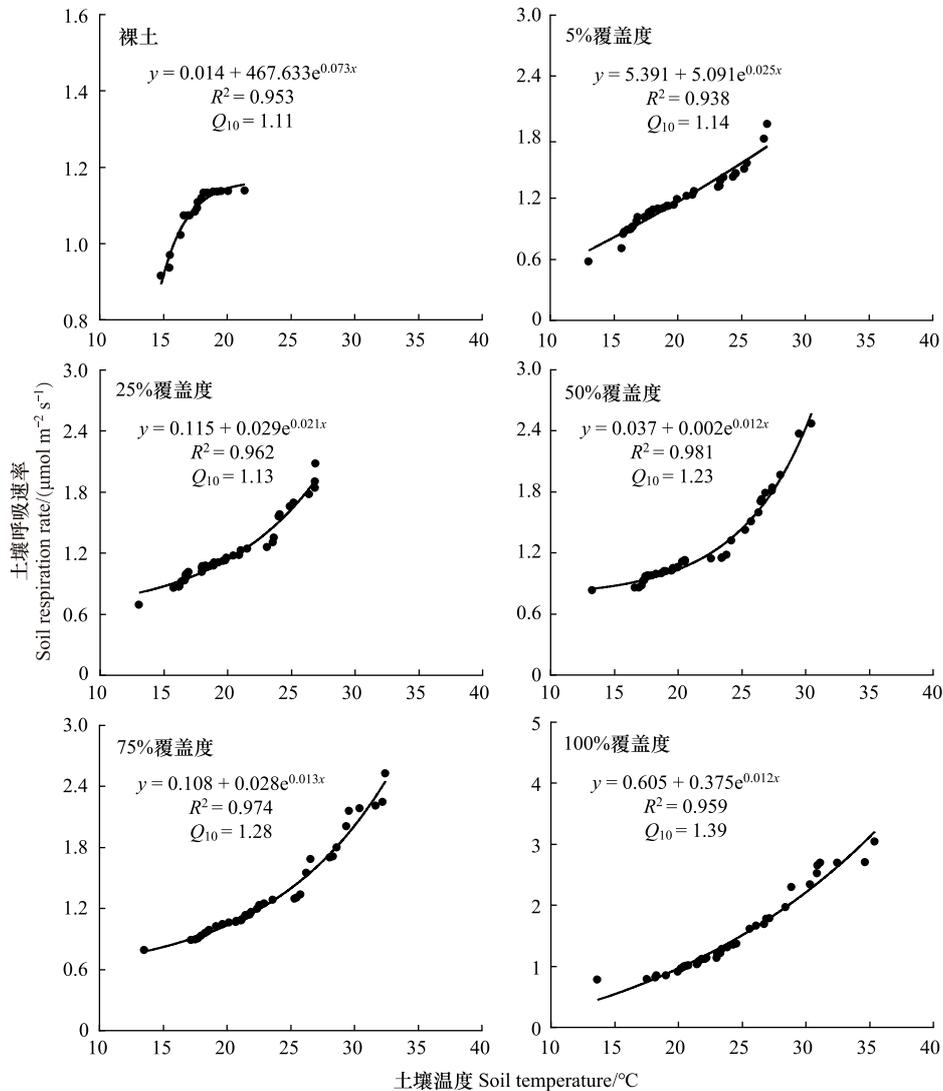


图5 不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率与土壤温度的关系

Fig.5 Relationship between soil respiration rate and soil temperature at different coverages of biocrusts

一定的保温性,故土壤温度的峰值出现较晚;另外,土壤呼吸还受含水量的影响,其中夜间凝结水可能作为本研究区土壤含水量的主要来源,其土壤含水量的变化随日照的延长而降低,故在土壤温度和含水量的综合作用下,土壤呼吸速率的峰值较土壤温度表现出了“提前性”。此外,伴随降雨事件的发生,土壤呼吸速率也会迅速升高达到“峰值”。这是由于旱区干旱缺水的条件下,生物结皮长期处于休眠状态,土壤水分相对亏缺时,降雨事件发生使得水分进入土体填充土壤空隙,并排出空气;与此同时,生物结皮在干燥休眠的情况下迅速被激活^[23],其光合活性增强从而增加土壤呼吸底物,加之土壤含水量增加能够刺激土壤微生物的活性,致使生物结皮的自养呼吸和微生物的异养呼吸作用均显著增强,最终导致降雨开始后生物结皮出现短暂的土壤呼吸“激发效应”。降雨结束后土壤含水量因蒸发而逐渐降低,土壤呼吸速率则会下降并趋于平稳。

本研究结果还表明,生物结皮土壤呼吸速率与土壤温度均具有良好的指数关系^[22,24]。这是由于温度升高会刺激生物结皮土壤中的酶活性从而加速有机质分解,进而促使其土壤呼吸速率提高^[25]。此外,本研究中不同覆盖度生物结皮土壤呼吸的 Q_{10} 范围为 1.13—1.39,呈现出随生物结皮覆盖度增加其 Q_{10} 升高的趋势,说明生物结皮覆盖度的增加会提高其土壤呼吸的温度敏感性^[26]。这可能是由于生物结皮比裸土颜色更深、反射率更低,其覆盖度越高,生物结皮表层土壤温度上升幅度则越大,且生物结皮具有丰富的微生物,生物结皮

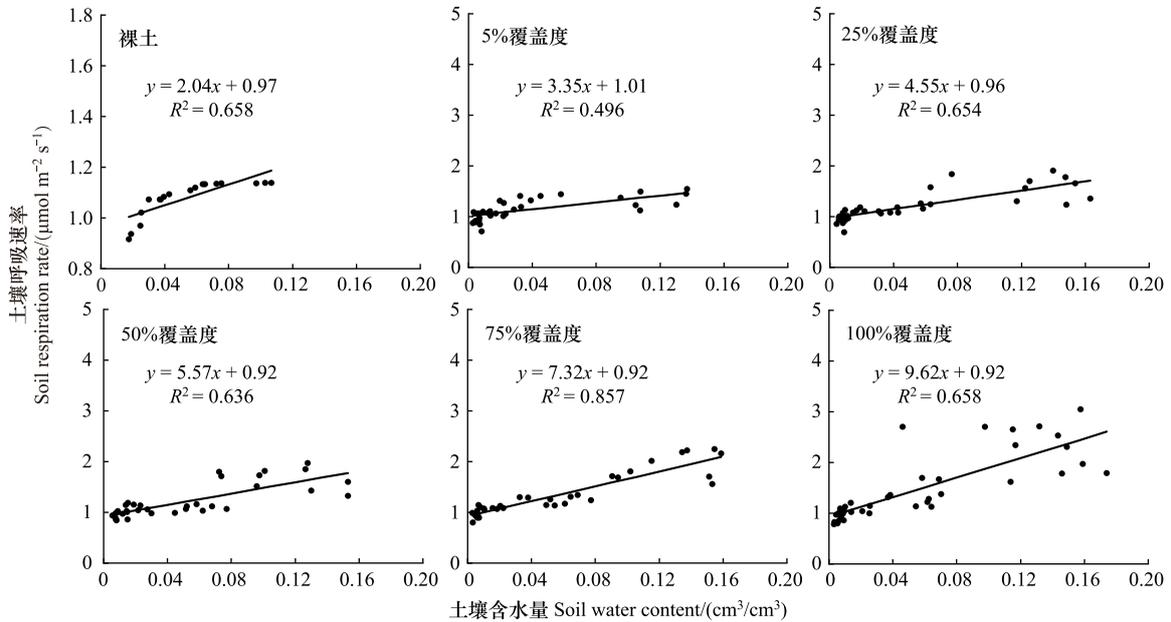


图 6 不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率与土壤含水量之间的线性回归

Fig.6 Linear regression between soil respiration rate and soil water content at different coverages of biocrusts

的这一“保温”特性不仅能提高其土壤微生物活性来促进土壤微生物呼吸,还可刺激土壤中的酶活性,影响土壤有机碳的矿化速率,从而提高土壤呼吸速率^[27]。土壤水分作为限制干旱和半干旱地区土壤呼吸的首要因子,土壤含水量的变化与不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率表现出显著的线性正相关关系^[28]。本研究发现每次降雨事件发生后,高盖度生物结皮的含水量均略高于低盖度和裸土的含水量,这说明生物结皮覆盖度越高,其持水能力越强,并可能以此提高土壤呼吸速率^[26]。这是由于生物结皮能够阻塞水分向深层土壤渗透,延缓水分蒸发,使自身在干旱缺水的环境下保持更久的活性状态^[29]。

3.2 不同盖度生物结皮土壤呼吸速率的影响机理

本研究中不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率差异显著,且与生物结皮覆盖度呈正相关关系,表明生物结皮覆盖度的增长会显著促进土壤呼吸。本研究结果发现,生物结皮覆盖度提升可通过引起机械组成变化(黏粒和粉粒含量升高、砂粒含量下降)直接促进其土壤CO₂排放。然而有研究指出生物结皮粘结细颗粒土壤后会堵塞、封闭表层土壤原有孔隙,所形成的致密生物结皮层往往阻碍土壤中的CO₂向大气排放,从而降低土壤呼吸速率^[13]。这可能是因为本研究随着苔藓覆盖度的提升,其藓植株自养呼吸的增加抵消了生物结皮致密层的阻碍作用。如本研究SEM也表明生物结皮覆盖度变化还通过直接改变藓生物量对土壤呼吸速率产生正向影响。另外,藓生物量的增加还会对土壤有机碳、微生物量碳和可溶性有机碳产生间接作用,协助促进生物结皮土壤呼吸速率的提高。与此类似,Weber等^[30]研究发现生物结皮通过提高土壤表层生物量,改善土壤微生境等增加了土壤表层有机碳的含量,从而促进土壤呼吸速率的升高。而生物结皮覆盖度的增加还显著

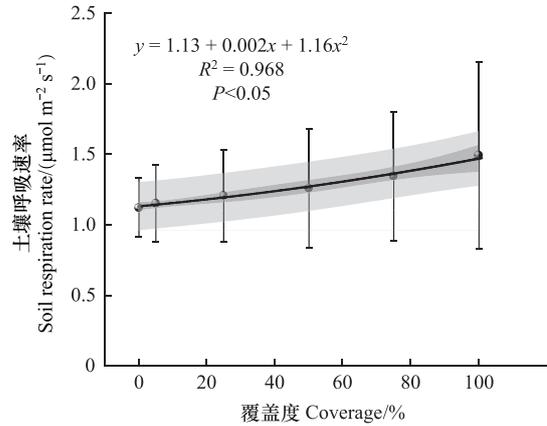


图 7 生物结皮覆盖度对土壤呼吸速率的影响

Fig.7 Effect of biocrust coverages on soil respiration rate

深灰、浅灰区域分别代表 95%置信和预测区间

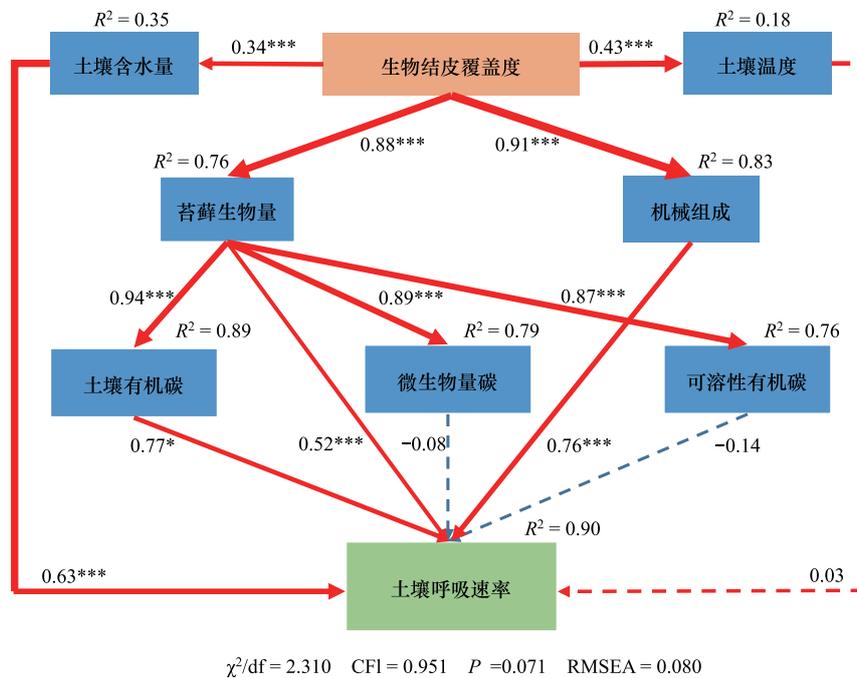


图 8 生物结皮覆盖度影响其土壤呼吸速率的作用途径

Fig.8 Pathways of effect biocrust coverages on its soil respiration rate

“*”表示显著影响,“***”表示极显著影响;红色和蓝色实线箭头分别表示显著的正效应和负效应($P < 0.05$)的路径,虚线箭头表示不重要($P > 0.05$)的路径;与箭头相关的值表示路径系数的大小,箭头的宽度表示关系的强度; χ^2/df 为卡方与自由度的比值;CFI为比较拟合指数;RMSEA为近似误差均方根

提高了土壤有机碳组分含量,这与杨雪芹等^[7]和姚小萌等^[31]的研究结果类似,其研究均表明 100%覆盖度的生物结皮土壤活性有机碳组分含量显著高于裸土。这是因为生物结皮中的蓝藻、地衣和苔藓等含有大量的叶绿素,其能够充分利用雾、露水等大气有限水分来进行光合作用,进而固定大气中的 CO_2 , 增加土壤有机碳含量^[32]。这为土壤微生物提供了丰富的食物资源,并加快了土壤有机碳的矿化速率和微生物生物量碳的利用效率从而促进了土壤 CO_2 的排放^[33]。本研究 SEM 结果发现,生物结皮覆盖度变化下土壤呼吸速率对微生物量碳和可溶性有机碳并未表现出明显的响应,这可能是由于本研究设置不同覆盖度生物结皮时,为尽量减少对样地的破坏,将铲掉的生物结皮去除苔藓植株后又重新归还样地,并未影响其土壤微生物数量和活性等导致的。可见,在本研究中生物结皮覆盖度的增加可能只是通过显著提高了苔藓植株等自养组分来促进其土壤呼吸速率,但对土壤中微生物等异养呼吸组分影响较小,因此有关生物结皮覆盖度对土壤微生物等异养呼吸是否有影响仍需进一步的探究和验证。

4 结论

不同覆盖度的生物结皮土壤呼吸速率日动态均与土壤温度基本同步并于 13:00 达到峰值;而其日际变化则受降雨影响显著,于雨后出现明显的“激发效应”,且其覆盖度越高该“激发效应”越强。随着生物结皮覆盖度的增加,土壤呼吸的温度敏感性增强,土壤保水性、黏粉粒含量和藓生物量得到显著提升,而藓生物量的增加又可提高土壤有机碳含量,从而直接或间接地提升了土壤呼吸碳排放速率。总之,生物结皮土壤呼吸速率受其覆盖度的显著影响,故未来探究黄土高原地区土壤碳排放量时,应当充分考虑生物结皮覆盖度不同对土壤碳通量造成的差异。

参考文献 (References):

- [1] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464(7288): 579-582.
- [2] Castillo-Monroy A P, Bowker M A, Maestre F T, Rodríguez-Echeverría S, Martínez I, Barraza-Zepeda C E, Escolar C. Relationships between biological soil crusts, bacterial diversity and abundance, and ecosystem functioning: insights from a semi-arid Mediterranean environment. *Journal of Vegetation Science*, 2011, 22(1): 165-174.
- [3] Li X R, Zhang Z S, Huang L, Liu L C, Wang X P. The ecohydrology of the soil-vegetation system restoration in arid zones: a review. *Sciences in Cold and Arid Regions*, 2009, 1(3): 199-206.
- [4] Miralles I, Ladrón de Guevara M, Chamizo S, Rodríguez-Caballero E, Ortega R, van Wesemael B, Cantón Y. Soil CO₂ exchange controlled by the interaction of biocrust successional stage and environmental variables in two semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 11-23.
- [5] Rodríguez-Caballero E, Belnap J, Büdel B, Crutzen P J, Andreae M O, Pöschl U, Weber B. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, 2018, 11: 185-189.
- [6] Qiu D X, Bowker M A, Xiao B, Zhao Y G, Zhou X B, Li X R. Mapping biocrust distribution in China's drylands under changing climate. *Science of the Total Environment*, 2023, 905: 167211.
- [7] 杨雪芹, 许明祥, 赵允格, 高丽倩, 包天莉, 任伟, 杨巧云. 黄土丘陵区踩踏干扰对生物土壤结皮有机碳组分及碳矿化潜力的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(4): 1283-1290.
- [8] Guan C, Zhang P, Zhao C M, Li X R. Effects of warming and rainfall pulses on soil respiration in a biological soil crust-dominated desert ecosystem. *Geoderma*, 2021, 381: 114683.
- [9] Yao X M, Bowker M A, Xiao B. Estimation of annual CO₂ efflux of moss biocrust through measuring and simulating its respiration rate in a semiarid climate. *Geoderma*, 2020, 376: 114560.
- [10] Li S L, Bowker M A, Xiao B. Biocrusts enhance non-rainfall water deposition and alter its distribution in dryland soils. *Journal of Hydrology*, 2021, 595: 126050.
- [11] Lal R. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma*, 2004, 123(1): 1-22.
- [12] 吴林, 苏延桂, 张元明. 模拟降雨对古尔班通古特沙漠生物结皮表观土壤碳通量的影响. *生态学报*, 2012, 32(13): 4103-4113.
- [13] Dou W Q, Xiao B, Yao X M, Kidron G J. Asymmetric responses of biocrust respiration to precipitation manipulation under a changing semiarid climate. *Geoderma*, 2023, 430: 116318.
- [14] Dou W Q, Xiao B, Wang Y F, Kidron G J. Contributions of three types of biocrusts to soil carbon stock and annual efflux in a small watershed of Northern Chinese Loess Plateau. *Applied Soil Ecology*, 2022, 179: 104596.
- [15] 管超, 张鹏, 李新荣. 腾格里沙漠东南缘生物结皮土壤呼吸对水热因子变化的响应. *植物生态学报*, 2017, 41(3): 301-310.
- [16] Xiao B, Wang H F, Fan J, Fischer T, Veste M. Biological soil crusts decrease soil temperature in summer and increase soil temperature in winter in semiarid environment. *Ecological Engineering*, 2013, 58: 52-56.
- [17] Nevins C J, Strauss S L, Inglett P W. Biological soil crusts enhance moisture and nutrients in the upper rooting zone of sandy soil agroecosystems. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2020, 183(5): 615-626.
- [18] 窦韦强, 肖波, 王彦峰, 江子昊, 余星兴, 李胜龙. 黄土高原封禁林地藓结皮呼吸速率对放牧踩踏干扰强度的响应. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1783-1790.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [20] Davidson E A, Janssens I A, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 154-164.
- [21] Luo Y, Wan S, Hui D, Wallace L L. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413(6856): 622-625.
- [22] Yao X M, Xiao B, Kidron G J, Hu K L. Respiration rate of moss-dominated biocrusts and their relationships with temperature and moisture in a semiarid ecosystem. *Catena*, 2019, 183: 104195.
- [23] Li Y Y, Zhou G Y, Huang W J, Liu J X, Fang X. Potential effects of warming on soil respiration and carbon sequestration in a subtropical forest. *Plant and Soil*, 2016, 409(1): 247-257.
- [24] 董雄德, 刘恺, 李若雨, 王仕林, 肖宇童, 刘银占, 苗原. 不同土地利用方式下土壤呼吸对极端降雨脉冲的响应. *东北林业大学学报*, 2019, 47(12): 67-72.
- [25] Zhang Y Y, Zhao W Z, Fu L, Zhao C, Jia A Y. Land use conversion influences soil respiration across a desert-oasis ecoregion in Northwest China, with consideration of cold season CO₂ efflux and its significance. *Catena*, 2020, 188: 104460.
- [26] Castillo-Monroy A P, Maestre F T, Rey A, Soliveres S, García-Palacios P. Biological soil crust microsites are the main contributor to soil respiration in a semiarid ecosystem. *Ecosystems*, 2011, 14(5): 835-847.
- [27] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(6): 753-760.
- [28] Xu W F, Li X L, Liu W, Li L H, Hou L Y, Shi H Q, Xia J Z, Liu D, Zhang H C, Chen Y, Cai W W, Fu Y, Yuan W P. Spatial patterns of soil and ecosystem respiration regulated by biological and environmental variables along a precipitation gradient in semi-arid grasslands in China. *Ecological Research*, 2016, 31(4): 505-513.
- [29] Chen J, Luo Y Q, Xia J Y, Shi Z, Jiang L F, Niu S L, Zhou X H, Cao J J. Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 220: 21-29.
- [30] Weber B, Graf T, Bass M. Ecophysiological analysis of moss-dominated biological soil crusts and their separate components from the Succulent Karoo, South Africa. *Planta*, 2012, 236(1): 129-139.
- [31] 姚小萌, 肖波, 王国鹏, 张鑫鑫, 李胜龙. 外源输入碳在生物结皮土壤各碳组分中的分配特征. *应用生态学报*, 2020, 31(11): 3737-3748.
- [32] Grote E E, Belnap J, Housman D C, Sparks J P. Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change. *Global Change Biology*, 2010, 16(10): 2763-2774.
- [33] 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.