

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2024.04.021

武杰,张丙昌,陈静,等.黄土高原水蚀风蚀交错区不同生物结皮类型对土壤有机碳及其转化的影响[J].水土保持学报,2024,38(4):38-44,54.

WU Jie, ZHANG Bingchang, CHEN Jing, et al. Effects of different biocrust types on soil organic carbon and its transformation in the water-wind erosion crisscross region of the Loess Plateau[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(4): 38-44, 54.

黄土高原水蚀风蚀交错区不同生物结皮类型对 土壤有机碳及其转化的影响

武杰¹, 张丙昌¹, 陈静¹, 武志芳^{1,3}, 赵康²

(1.山西师范大学地理科学学院,山西师范大学黄河中游生态环境研究中心,太原 030000;2.山西师范大学生命科学院,太原 030000;3.阜宁第一高级中学,江苏 阜宁 224400)

摘要: [目的] 黄土高原水蚀风蚀交错区是典型的脆弱生态系统,该区域生物结皮广泛分布,生物结皮在土壤有机碳积累与转化发挥着关键作用,然而,生物结皮演替及微生物对土壤有机碳转化相关酶类的影响规律尚不明确。[方法] 研究土壤有机碳—微生物—碳转化相关酶在生物结皮不同演替类型的变化规律,并运用 SEM 模型分析了三者之间的相互关系。[结果] (1)生物结皮演替显著增加土壤有机碳含量和碳转化相关酶活性,且它们在结皮层(0—2 cm)中的含量均显著高于裸沙和 2—5 cm 土层($p < 0.05$);(2)结皮层细菌、真菌和放线菌数量在藓结皮中最高,其中放线菌、真菌数量在生物结皮演替呈显著增加趋势,结皮层中的细菌和真菌数量显著高于 2—5 cm 土层,但 2—5 cm 土层放线菌数量高于结皮层(藓结皮除外);(3) SEM 模型表明,土壤有机碳、碳转化相关酶活性和微生物数量之间均呈现显著相关性。[结论] 生物结皮的演替对土壤有机碳的积累为碳转化相关酶类和微生物提供丰富基质,促进微生物和酶活性提高,微生物对碳转化相关酶类起着重要的驱动作用,对维持生物结皮的碳平衡发挥着关键作用。

关键词: 水蚀风蚀交错区;生物结皮;土壤有机碳;土壤酶活性

中图分类号:S158.3

文献标识码:A

文章编号:1009-2242-(2024)04-0038-07

Effects of Different Biocrust Types on Soil Organic Carbon and Its Transformation in the Water-wind Erosion Crisscross Region of the Loess Plateau

WU Jie¹, ZHANG Bingchang¹, CHEN Jing¹, WU Zhifang^{1,3}, ZHAO Kang²

(1. Research Center for Ecological Environment in the Middle Reaches of the Yellow River, School of Geographical Sciences, Shanxi Normal University, Taiyuan 030000, China; 2. Biological Science College, Shanxi Normal University, Taiyuan 030000, China; 3. The First Senior High School of Funing, Funing, Jiangsu 224400, China)

Abstract: [Objective] Wind-water erosion crisscross region in Loess Plateau is a typical fragile ecosystem. Biological soil crusts (BSCs) are widely distributed in this region and play key roles in the accumulation and transformation of soil organic carbon (SOC). However, the effect of BSCs succession and microorganisms on enzymes related to organic carbon conversion is still unclear. [Methods] In this manuscript, SOC contents, microbial number and enzymes related with carbon conversion in different BSCs types were investigated. The relationships among SOC, microbial number and enzyme activities related with carbon conversion were also analyzed by SEM model. [Results] (1) BSCs succession significantly increased SOC content and enzyme activities related with carbon conversion. SOC and enzyme activities in BSCs layer (0—2 cm) were significantly higher than those in bare sand 2—5 cm soil layer ($p < 0.05$). (2) The number of bacteria, fungi and actinomyces in moss crusts was the highest, and the number of fungi and actinomyces significantly

收稿日期:2024-01-24

修回日期:2024-04-11

录用日期:2024-04-15

网络首发日期(www.cnki.net):2024-05-17

资助项目:国家自然科学基金项目(42271067, U2003214)

第一作者:武杰(1999—),男,硕士研究生,主要从事生态修复研究。E-mail: wujiesxnu@163.com

通信作者:张丙昌(1972—),男,教授,博士,主要从事生物结皮与恢复生态研究。E-mail: zhangbch@sxnu.edu.cn

http://stbxb.alljournal.com.cn

increases with BSCs succession. Bacteria and fungi in the BSCs were significantly higher than those in 2–5 cm soil layer. However, actinomycetes in BSCs (except moss crusts) were lower than 2–5 cm layer. (3) SEM model indicated that SOC, enzyme activities and microbial number showed significant correlation. [Conclusion] The accumulation of SOC by BSCs succession provided a rich substrate and nutrients for enzymes related with carbon conversion and microbes, which were helpful for the increase of microbes and improvement of enzyme activities related with carbon conversion. Microbes play critical roles in driving enzyme activities related with carbon conversion and maintaining carbon balance in BSCs.

Keywords: wind-water erosion crisscross region; biological soil crusts; soil organic carbon; soil enzyme activity

Received: 2024-01-24

Revised: 2024-04-11

Accepted: 2024-04-15

Online(www.cnki.net): 2024-05-17

黄土高原水蚀风蚀交错区是典型的丘陵沟壑区,主体地貌由风沙地貌和黄土丘陵共同构成,属半干旱草原地带,气候变化剧烈,生物多样性匮乏、水蚀风蚀剧烈、生态环境极为脆弱,成为黄土高原土壤侵蚀最为强烈的地区^[1-2]。黄土高原水蚀风蚀交错区有大面积的生物土壤结皮(简称生物结皮, biological soil crusts)分布,退耕还林还草恢复措施实施后,在植被恢复过程中生物结皮广泛发育,并逐渐成为该区恢复生态系统的重要组成部分。生物结皮是由隐花植物如蓝藻、细菌、真菌、真核藻类、地衣、苔藓和土壤表层颗粒胶结而成的有机复合体,是干旱半干旱区重要的生态景观之一^[3]。生物结皮在促进土壤稳定性、养分积累、元素生物化学循环、防风固沙、水土保持和植被演替等方面具有极为重要的生态功能,在联系干旱、半干旱区地表生物和非生物成分中发挥着不可替代的作用^[4-5]。

土壤有机碳是土壤肥力的物质基础,包含着植物生长所需的营养元素,影响土壤的物理、化学与生物性质,对维持土壤质量至关重要^[6]。同时,土壤有机碳库是陆地生态系统中最大的碳库,在全球碳循环中发挥着重要作用。在干旱半干旱区,生物结皮中的光合生物(如藻类、地衣和藓类)通过光合作用固定CO₂,以及死亡个体进入土壤,显著提高土壤有机碳含量^[5,7]。已有研究^[8-10]表明,土壤有机碳在生物结皮演替过程中呈显著升高趋势。土壤有机碳尤其是低分子质量可溶性碳底物可迅速分解并在短期内为生物结皮中的微生物提供大量能源物质,促进其生长与繁殖^[11]。同时,土壤微生物通过分泌胞外酶来分解复杂的有机物形成腐殖质,释放出微生物生长所必需的养分^[12],有助于改善土壤养分的有效性,并通过减缓或加强陆地生态系统中气候变化的影响来影响土壤C周转和保留^[13-14]。

土壤酶是土壤组分中最活跃的有机成分之一,是土壤生物化学过程的重要介质,主要来源于土壤微生物,

其次是植物根系和土壤动物分泌^[15]。土壤酶与微生物一起参与土壤有机质合成与分解,在营养物质转化、循环和土壤肥力等方面发挥着重要功能^[16]。已有研究^[9,17-18]表明,干旱半干旱区生物结皮的发育演替显著影响土壤酶的活性。在库布齐沙地,人工藻结皮的蔗糖酶活性显著高于对照样地;张胜男等^[19]研究发现,在30年固沙林地形成的藻结皮(A30)和藓结皮(M30)中的纤维素酶和蔗糖酶活力也显著高于对照样地。同样,在黄土高原水蚀风蚀交错区,已有研究^[18]也发现,黄绵土和风沙土藓结皮中的蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶和蛋白酶活性均显著高于无结皮土壤。古尔班通古特沙漠和腾格里沙漠的相关研究^[19]发现,在生物结皮的演替过程中,蔗糖酶、碱性磷酸酶、脲酶、过氧化物酶活性均呈显著增加趋势。尽管国内生物结皮酶活性的研究对碳、氮、磷相关的土壤酶活性均有考虑,但与碳循环相关的土壤酶活性多是关注蔗糖酶等少数酶,然而,土壤碳循环是复杂的生物化学过程,由多种酶共同控制。同时,土壤微生物与酶活性的分泌与活性密切相关。在黄土高原水蚀风蚀区,有关生物结皮演替过程中的碳循环酶活性变化规律尚不清楚,有机碳—微生物和碳转化酶三者之间的内在联系也不明确,这直接影响对生物结皮演替过程中土壤碳复杂转化规律的深入理解。

为此,本研究以黄土高原水蚀风蚀交错区生物结皮为研究对象,研究土壤有机碳、微生物数量及碳相关酶(蔗糖酶、淀粉酶、 α -葡萄糖苷酶、 α -L-阿拉伯呋喃糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶和纤维素酶)活性在不同类型生物结皮中的变化规律,揭示不同生物结皮类型中有机碳—微生物—碳转化酶三者之间的关系,以期深入理解有机碳在生物结皮不同类型的转化规律。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于神木市六道沟小流域(109°40′33″—110°54′02″E, 38°13′43″—39°27′03″N),海拔1 081~

1 272 m, 该区域是黄土高原向毛乌素沙漠过渡、森林草原向典型干旱草原过渡的自然过渡带, 同时又是黄土丘陵区向鄂尔多斯高原过渡的典型水蚀风蚀交错区。六道沟小流域是黄土高原水土流失最为严重的区域之一, 属于典型的生态脆弱区。流域内土壤为砂质土, 属中温带半干旱气候, 年平均气温 $7\sim 9\text{ }^{\circ}\text{C}$, 年平均降水量 437.4 mm, 降水量多集中在 6—9 月, 多以暴雨形式出现^[20]。该流域植被主要以柠条(*Caragana korshinskii*)、苜蓿(*Medicago sativa*)、长芒草(*Stipa bunge*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)等人工植被为主, 植被盖度约 60%^[21]。在植物间隙中多有生物结皮分布, 主要包括藻结皮和藓结皮, 地衣结皮相对较少。蓝藻是构成藻结皮的关键类群, 主要物种包括微鞘藻属(*Microcoleus*)、*Starria*、聚球藻(*Synechococcus*)、*Microcystis*、*Oculatella*、颤藻属(*Oscillatoria*)、伪枝藻属(*Scytonema*)、鱼腥藻属(*Anabaena*)、细鞘丝藻属(*Leptolyngbya*) (未发表测序数据), 地衣结皮主要优势种是坚韧胶衣(*Collema tenax*)和红磷网衣(*Lecidea decipiens*), 藓结皮主要物种是对齿藓属(*Didymodon*)、扭口藓属(*Barbula*)和真藓属(*Bryum*)^[18]。

1.2 试验设计

为探讨黄土高原水蚀风蚀交错区土壤有机碳、微生物、碳转化相关酶在生物结皮不同类型的变化规律及其相互关系, 本研究在黄土高原水蚀风蚀交错区选择藻结皮、地衣结皮和藓结皮 3 种生物结皮类型, 并以裸地为对照, 每种类型 5 个重复。每种生物结皮类型分别采集结皮层(0—2 cm)和结皮下层(2—5 cm) 2 个层次, 裸地同样分 0—2, 2—5 cm 2 个土层。在实验室内分别测定土壤有机碳含量、碳转化相关酶(土壤蔗糖酶、淀粉酶、纤维素酶、 α -葡萄糖苷酶、 α -L-阿拉伯呋喃糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶)活性和微生物数量。分析对比生物结皮不同阶段土壤有机碳、微生物、碳转化相关酶的变化规律, 并通过路径分析探讨三者之间相互关系。

1.3 土壤样品采集

在 2022 年 6 月于神木六道沟流域干扰较小的典型坡面上, 设置 20 m $\times$ 20 m 的样带共 5 条, 每条样带坡度、坡向区域大小相同。对每种结皮类型(藻结皮、地衣结皮、苔藓结皮)和裸地设置 1 m $\times$ 1 m 的样方, 用环刀收集结皮层和裸地样品, 土壤样品分结皮层(0—2 cm)与结皮下层(2—5 cm) 2 个层次。为减少空间异质性, 每个样地收集每种类型的 5 个土壤样品, 均匀混合后作为 1 个样品, 结皮层和结皮下层共获得 100 份土壤样品。每份样品的一部分自然风干, 用于测定土壤有机碳; 另一部分土样置于 $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存, 用于测定微生物数量和酶活性。

1.4 土壤理化性质测定

土壤有机碳采用重铬酸钾容量法—外加加热法^[22]测定: 将风干土样置于消煮管中, 依次加入重铬酸钾标准溶液与浓硫酸后置于油浴锅进行消煮, 消煮完成后加入邻菲罗啉指示剂, 将 0.2 mol/L 的 FeSO_4 溶液加入酸式滴定管中进行滴定, 颜色由桔黄—草绿—深绿—棕红色即为终点, 记录 FeSO_4 用量。

土壤 pH 采用 PHS-3C 型 pH 计测定(土水比 1:5)^[22]。土壤蔗糖酶、淀粉酶、纤维素酶活性采用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定, α -葡萄糖苷酶、 α -L-阿拉伯呋喃糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶采用硝基酚比色法^[23]测定。

土壤细菌、真菌及放线菌分别采用孟加拉红培养基、牛肉膏蛋白胨培养基和改良高氏一号培养基培养, 置于 $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 暗培养箱中倒置培养, 细菌培养 3 天, 放线菌、真菌培养 5 天。微生物数量采用稀释平板计数法^[24]确定。

考虑生物结皮不同类型和土壤层次可能对有机碳含量、微生物数量、微生物量 C、碳转化相关酶活性的影响, 采用 IBM SPSS Statistics 21 软件对以上指标进行双因素 ANOVA 检验, 并进行多重比较分析其显著性差异, 结皮层和结皮下层各指标的显著性采用独立样本 T -检验分析; 使用 SmartPLS4 构建微生物和酶活性与 SOC 含量的关系模型, 解析直接和间接影响作用及路径; 使用 Origin 2022 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 土壤有机碳

由表 1 可知, 双因素方差分析表明, 在六道沟小流域, 结皮类型、土层深度、二者交互作用极显著影响土壤 SOC 含量。在 0—2 cm 土层, 土壤有机碳随生物结皮的演替呈显著升高趋势($p<0.05$), 在裸沙和 3 种类型生物结皮的含量分别为 2.51, 4.73, 6.46, 7.72 g/kg(图 1), 藓结皮、地衣结皮和藻结皮的有机碳含量分别是裸沙对照的 3.00, 2.57, 1.88 倍, 均显著高于裸沙对照($p<0.05$)。在 2—5 cm 土层相比, 结皮层有机碳含量极显著高于结皮下层($p<0.01$), 并且 3 种生物结皮的 2—5 cm 土层有机碳含量均显著高于裸沙对应土层($p<0.05$), 这表明不同类型的生物结皮均显著提高土壤的有机碳含量。

2.2 碳转化相关酶活性

结皮类型和土层深度极显著影响蔗糖酶、 α -葡萄糖苷酶和 β -葡萄糖苷酶的活性($p<0.01$)(表 1), 但二者的交互作用仅对纤维素酶和 α -葡萄糖苷酶的活性具显著影响($p<0.05$)。在 0—2 cm 土层, 蔗糖酶、纤维素酶、 α -葡萄糖苷酶和 β -葡萄糖苷酶的活性均随生物结皮的演替呈显著升高趋势(图 2), 其活性均在藓结皮中

最高,分别为 129.8,69.7,161.57,77.33 $\mu\text{g}/(\text{h} \cdot \text{g})$,显著高于裸沙对照($p<0.05$)。结皮层淀粉酶、 $\alpha\text{-L}$ -阿拉伯

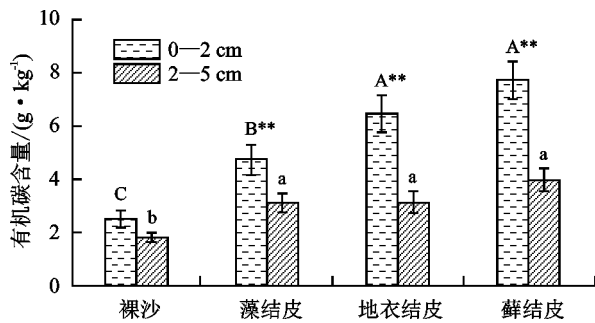
呋喃糖苷酶活性在地衣结皮最高,表现为地衣结皮>藻结皮>藓结皮>裸沙对照。

表 1 结皮状态与土层深度对土壤碳循环的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of crust state and soil depth on soil enzyme activity

因子	有机碳	碳循环相关酶活性						微生物数量		
		SR	AL	$\alpha\text{-G}$	$\alpha\text{-Afa}$	$\beta\text{-G}$	CL	细菌	真菌	放线菌
结皮类型	35.42**	14.80**	0.57	31.98**	2.91	21.65**	2.39	5.12*	15.96**	0.37
土层深度	15.64**	15.36**	0.58	6.31**	4.21**	7.72**	3.40*	1.57	4.13**	0.34
结皮类型 $\times$ 土层深度	3.30*	1.92	2.11	3.31*	0.23	1.45	5.90**	0.89	2.22	0.25

注:SR 为蔗糖酶;AL 为淀粉酶; $\alpha\text{-G}$ 为 α -葡萄糖苷酶; $\alpha\text{-Afa}$ 为 $\alpha\text{-L}$ -阿拉伯呋喃糖苷酶; $\beta\text{-G}$ 为 β -葡萄糖苷酶;CL 为纤维素酶;
** 表示极显著相关($p<0.01$), * 表示显著相关($p<0.05$)。



注:图柱上方不同大写字母表示结皮层不同生物结皮类型间差异显著($p<0.05$);不同小写字母表示结皮下层不同生物结皮类型间差异显著($p<0.05$);** 表示结皮层和结皮下层间差异达极显著水平($p<0.01$), * 表示结皮层和结皮下层间差异达显著水平($p<0.05$)。下同。

图 1 不同生物结皮类型的土壤有机碳含量

Fig. 1 Soil organic carbon content of different biological crust types

在 2—5 cm 土层,蔗糖酶与 β -葡萄糖苷酶活性以藓结皮最高,分别为 93.04,113.50 $\mu\text{g}/(\text{h} \cdot \text{g})$ 。与裸沙对照相比,蔗糖酶在藻结皮和地衣结皮中分别提高 71% 和 90%, β -葡萄糖苷酶分别提高 44% 和 38%;同时藓结皮和地衣结皮的 $\alpha\text{-L}$ -阿拉伯呋喃糖苷酶显著高于裸沙阶段($p<0.05$)。而淀粉酶、纤维素酶和 α -葡萄糖苷酶活性在不同演替阶段的 2—5 cm 土层差异不显著($p>0.05$),但 3 种生物结皮的酶活性均高于裸沙阶段,表明不同类型的生物结皮对土壤表层碳转化酶活性具有明显的调控作用。

2.3 土壤微生物

由图 3 可知,在 0—2 cm 土层,放线菌、真菌数量在裸沙—藻结皮—地衣结皮—藓结皮的不同阶段呈显著增加趋势($p<0.05$)。细菌数量在藓结皮最高(3.06×10^8 cfu/g),分别是地衣结皮、藻结皮和裸沙阶段的 1.06,3.12,2.70 倍;藓结皮细菌数量高于其他 3 种阶段,但差异不显著($p>0.05$);真菌数量在藓结皮最高(3.97×10^3 cfu/g),显著高于裸沙和其他结皮类型,但真菌在裸沙、藻结皮和地衣结皮的差异均不显著($p>0.05$)。放线菌在藻结皮、地衣结皮和藓结皮的数量为 8.7×10^6 , 10.2×10^6 , 12.0×10^6 cfu/g,分别为裸沙的 1.50,1.75,2.06 倍,藓结皮放线菌数量显

著高于裸沙和藻结皮;与地衣结皮差异不显著($p>0.05$),且结皮类型、土层深度以及二者交互效应均对放线菌影响不显著(表 1)。

藓结皮 0—2 cm 土层中的细菌、真菌数量显著高于 2—5 cm 土层($p<0.05$),表明藓结皮促进细菌、真菌的繁殖与生长。对于 2—5 cm 土层,细菌、放线菌和真菌含数量在不同演替阶段差异不显著,说明在结皮下层土壤,生物结皮对细菌、放线菌和真菌的影响不明显。

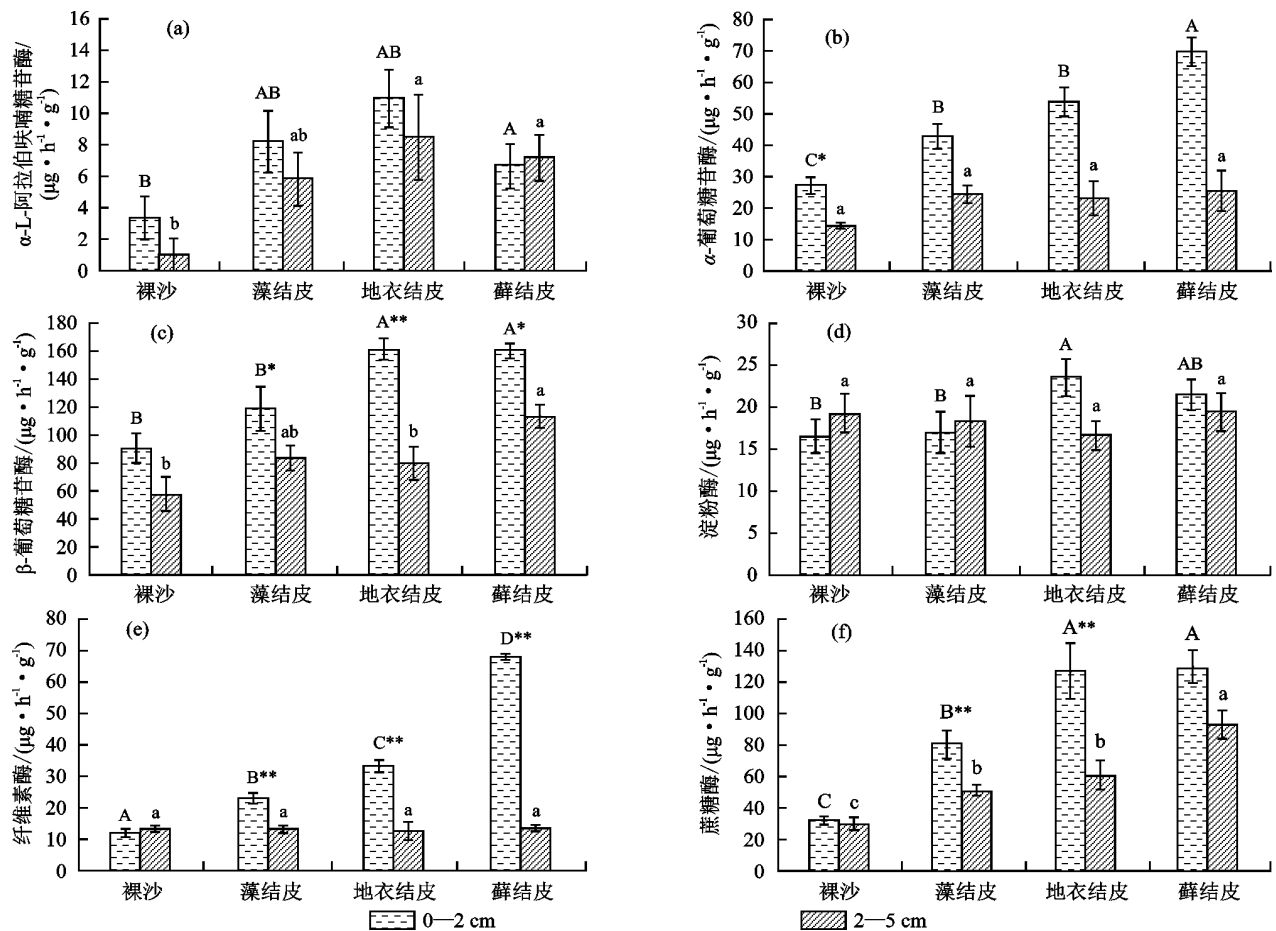
2.4 微生物和碳转化酶对有机碳的影响

SEM 模型中潜变量微生物由细菌、真菌、放线菌数量构成,酶活性由蔗糖酶、淀粉酶、纤维素酶、 α -葡萄糖苷酶、 β -葡萄糖苷酶和 $\alpha\text{-L}$ -阿拉伯呋喃糖苷酶构成。SEM 模型表明,酶活性与有机碳含量之间具有显著的正相关关系,其解释程度为 55.7% ($p<0.01$),其中蔗糖酶、 α -葡萄糖苷酶和 β -葡萄糖苷酶对酶活性潜变量的影响显著,表明生物结皮有机碳多是结构相对简单的糖类(如葡萄糖和蔗糖),有利于提高与之相关的酶活性。微生物与土壤酶活性亦为显著的正相关关系,解释程度为 0.442 ($p<0.01$);微生物与有机碳具有一定的相关性,但不显著,表明微生物可能通过显著影响酶活性而间接影响有机碳含量。细菌与真菌类群对微生物变量的解释程度为显著水平($p<0.01$),说明细菌和真菌是生物结皮的主要类群,对有机碳的调控更为关键;而放线菌对有机碳含量具有负效应(-0.039),表明放线菌不是生物结皮中的关键类群(图 4)。

3 讨论

3.1 生物结皮演替对有机碳的积累为 C 分解酶类提供丰富基质

BSCs 是荒漠生态系统的重要组成部分,不同类型的生物结皮在干旱区碳积累方面发挥着重要的生态功能。荒漠生态系统中,蓝藻作为先锋拓殖物种,在定殖过程中改变土壤微环境,增强土壤保水功能,为地衣和藓结皮发育创造条件。而生物结皮的发育又对土壤养分的归还产生动态影响^[25]。



注:酶活性单位详见参考文献[23]。

图 2 碳相关酶活性在生物结皮不同类型的变化

Fig. 2 Carbon-related enzyme activities of different biological crust types

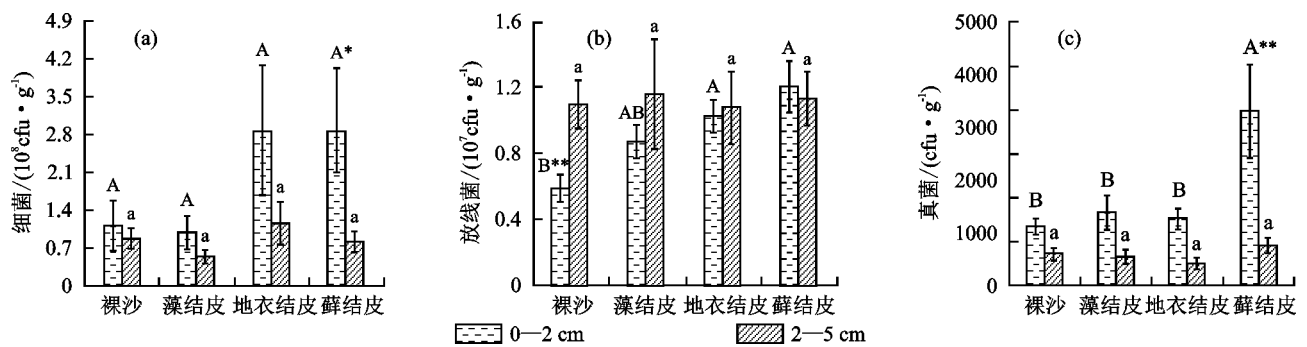
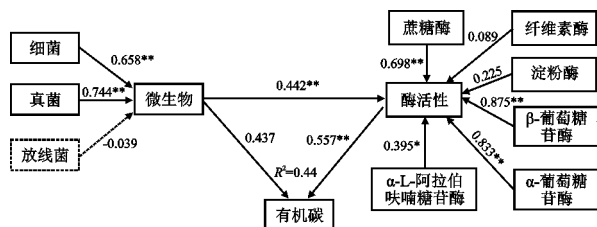


图 3 微生物数量在生物结皮不同类型的变化

Fig. 3 Number of microorganisms of different biological crust types



注:实线与虚线分别表示正负相关; * 表示具有极显著影响 ($p < 0.01$), * 表示具有显著影响 ($p < 0.05$)。

图 4 微生物与酶活性对有机碳的影响

Fig. 4 Effect of microbial and enzyme activity on organic carbon
据估算^[26],由藻结皮发育至藓结皮阶段,结皮年

固碳量可提升1.6倍,在本研究中,0—2 cm 土层 SOC 含量随结皮发育呈显著增加趋势(图 1),结皮类型、土层深度及二者的交互作用显著影响土壤 SOC 含量(表 2),说明结皮发育对 0—2, 2—5 cm 土层有机碳含量产生显著影响。这可能是因为:(1)生物结皮对土壤理化性质具有调控作用,藻—地衣—苔藓生物类群的变化为固碳微生物提供良好的生境,促进土壤有机碳的积累。(2)演替后期苔藓植物体大量发育,改变地表粗糙程度,通过拦截植物残体为 SOC 积累提供充足植物来源。结皮层有机碳的增加又为碳分解

酶提供丰富的基质与底物,在本研究中,酶活性在0—2 cm土层高于2—5 cm土层,说明生物结皮对层下土壤酶活性影响较小,6种酶活性在地衣结皮和苔藓结皮中含量高于藻结皮和裸沙对照,这是因为,水解酶可以将多糖、蛋白质等大分子物质解聚为易被苔藓植物吸收的小分子物质,进而为微生物类群提供养分^[27];另一方面,苔藓结皮通过假根和凋落物向土壤分泌酶,更容易提高土壤酶活性。其他学者^[28-29]在荒漠及石漠化区域的结皮酶活性研究结果与本文研究结果相似,说明结皮发育至后期,能够增加土壤酶活性,加速结皮层碳分解,提高荒漠区土壤碳循环能力。

3.2 微生物驱动生物结皮中的碳代谢

微生物作为生态系统食物网的分解者,能够分泌多种酶降解动植物残体及其他存在的有机物,是碳代谢的重要驱动者。本研究发现,细菌和真菌生物量在不同生物结皮类型具显著变化,如细菌、真菌、放线菌生物量随生物结皮演替呈明显上升趋势,其中真菌和放线菌呈显著水平,它们均在藓结皮最高,这与细菌和真菌在荒漠生物结皮演替过程中的变化趋势相类似^[2,11],同时,有机碳也在生物结皮演替过程中具显著升高趋势,这表明生物结皮演替对有机质的积累能促进微生物的生长和发育。

SEM模型也表明,微生物(细菌、真菌、放线菌)与碳相关的酶活性之间存在显著的相关性,其解释程度为0.442,进一步说明微生物在碳代谢中发挥关键的驱动作用。有研究^[30]表明,真菌(木霉属、青霉属、曲霉属、白霉菌等)和细菌中的纤维菌属、纤维单胞属参与纤维素的降解;在森林生态系统^[31]中发现,降解纤维素的多属于子囊菌门。已有研究^[32]表明,与裸地和藻结皮相比,苔藓结皮中含有更多的降解纤维素和几丁质的类群,如噬几丁质菌科和噬纤维菌科。LIU等^[17]研究发现,与碳降解相关基因随生物结皮的演替呈显著升高趋势,表明生物结皮演替有利于碳降解微生物生物量的提高,促进为土壤有机质的转化与分解,这对于维持生物结皮系统土壤碳的平衡具有重要的生态意义。

微生物多样性对于解读土壤碳的固定和分解过程非常关键,但目前本文还未开展生物结皮微生物多样性的相关工作,讨论中涉及的微生物均是基于以往在干旱区生物结皮微生物多样性工作进行的推测,相关的研究工作有待于将来进一步开展。

4 结论

在黄土高原水蚀风蚀区,生物结演替显著增加结皮层的有机碳含量、碳转化相关酶(α -葡萄糖苷酶、

β -葡萄糖苷酶、淀粉酶、纤维素酶、 α -L-阿拉伯呋喃糖苷酶)活性、细菌、真菌和放线菌数量。生物结皮的有机碳含量、酶活性,以及细菌和真菌数量在结皮层明显高于2—5 cm土层。生物结皮的演替对土壤有机碳的积累有重要的调控作用,一方面为碳转化相关酶类提供丰富基质,提高酶活性,另一方面,也为微生物提供营养物质,促进微生物数量的提高,不同的微生物类群对碳转化相关酶类起着重要的驱动作用,对维持生物结皮的碳平衡发挥着关键作用。

参考文献:

- [1] BU C F, ZHANG P, WANG C, et al. Spatial distribution of biological soil crusts on the slope of the Chinese Loess Plateau based on canonical correspondence analysis[J]. *Catena*, 2016, 137: 373-381.
- [2] ZHANG B C, ZHANG Y Q, LI X Z, et al. Successional changes of fungal communities along the biocrust development stages[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54(2): 285-294.
- [3] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望[J]. *地球科学进展*, 2009, 24(1): 11-24.
LI X R, ZHANG Y M, ZHAO Y G. A study of biological soil crusts: Recent development, trend and prospect[J]. *Advances in Earth Science*, 2009, 24(1): 11-24.
- [4] 张冠华, 胡甲均. 生物结皮土壤-水文-侵蚀效应研究进展[J]. *水土保持学报*, 2019, 33(1): 1-8.
ZHANG G H, HU J J. Advances in soil-hydrology-erosion effects of biological soil crusts[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, 33(1): 1-8.
- [5] 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[J]. *生态学报*, 2005, 25(12): 3420-3425.
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[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3420-3425.
- [6] DURU M, THEROND O, MARTIN G, et al. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2015, 35(4): 1259-1281.
- [7] 赵允格, 许明祥, 王全九, 等. 黄土丘陵区退耕地生物结皮理化性状初报[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(8): 1429-1434.
ZHAO Y G, XU M X, WANG Q J, et al. Physical and chemical properties of soil bio-crust on rehabilitated grassland in hilly Loess Plateau of China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(8): 1429-1434.
- [8] ZUO X A, ZHAO H L, ZHAO X Y, et al. Spatial pattern and heterogeneity of soil properties in sand dunes

- under grazing and restoration in Horqin Sandy Land, Northern China[J]. Soil and Tillage Research, 2008, 99(2): 202-212.
- [9] ZHANG B C, ZHOU X B, ZHANG Y M. Responses of microbial activities and soil physical-chemical properties to the successional process of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Xinjiang [J]. Journal of Arid Land, 2015, 7(1): 101-109.
- [10] 郭轶瑞, 赵哈林, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地结皮发育对土壤理化性质影响的研究[J]. 水土保持学报, 2007, 21(1): 135-139.
- GUO Y R, ZHAO H L, ZHAO X Y, et al. Study on crust development and its influences on soil physico-chemical properties in Horqin sand [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2007, 21(1): 135-139.
- [11] XU L, ZHANG B C, WANG E T, et al. Soil total organic carbon/total nitrogen ratio as a key driver deterministically shapes diazotrophic community assemblages during the succession of biological soil crusts [J]. Soil Ecology Letters, 2021, 3(4): 328-341.
- [12] LI J W, WU J Z, YU J Y, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in response to precipitation changes in terrestrial ecosystems [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2024, 191: e109321.
- [13] JIAN S Y, LI J W, CHEN J, et al. Soil extracellular enzyme activities, soil carbon and nitrogen storage under nitrogen fertilization: A meta-analysis [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2016, 101: 32-43.
- [14] ZUCCARINI P, SARDANS J, ASENSIO L, et al. Altered activities of extracellular soil enzymes by the interacting global environmental changes [J]. Global Change Biology, 2023, 29(8): 2067-2091.
- [15] 徐杰, 宁远英. 科尔沁沙地放牧恢复过程中生物结皮对土壤酶活性的影响[J]. 内蒙古师范大学学报(自然科学汉文版), 2010, 39(3): 302-307.
- XU J, NING Y Y. Impact of microbiotic crust on soil enzyme activities in the process of grazing disturbance natural recovery in Horqin sandland [J]. Journal of Inner Mongolia Normal University (Natural Science Edition), 2010, 39(3): 302-307.
- [16] 王岩, 沈其荣, 史瑞和, 等. 土壤微生物量及其生态效应 [J]. 南京农业大学学报, 1996, 19(4): 48-54.
- WANG Y, SHEN Q R, SHI R H, et al. Soil microbial biomass and its ecological effect [J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 1996, 19(4): 45-51.
- [17] LIU Y M, YANG H Y, LI X R, et al. Effects of biological soil crusts on soil enzyme activities in revegetated areas of the Tengger Desert, China [J]. Applied Soil Ecology, 2014, 80: 6-14.
- [18] 王彦峰, 肖波, 王兵, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错区藓结皮对土壤酶活性的影响 [J]. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3553-3561.
- WANG Y F, XIAO B, WANG B, et al. Effects of moss-dominated biological soil crusts on soil enzyme activities in water-wind erosion crisscross region on the Loess Plateau of China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(11): 3553-3561.
- [19] 张胜男, 闫德仁, 黄海广, 等. 不同林龄沙地樟子松人工林土壤微生物群落结构 [J]. 中南林业科技大学学报, 2023, 43(1): 123-131, 143.
- ZHANG S N, YAN D R, HUANG H G, et al. The soil microbial community structure in the *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations of different ages [J]. Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2023, 43(1): 123-131, 143.
- [20] 孟杰, 卜崇峰, 李莉, 等. 侵蚀条件下生物结皮对坡面土壤碳氮的影响 [J]. 中国水土保持科学, 2011, 9(3): 45-51.
- MENG J, BU C F, LI L, et al. Effects of biological soil crust on slope soil carbon and nitrogen under erosion conditions [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2011, 9(3): 45-51.
- [21] 焦冰洁, 徐琳, 李香真, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错区固氮微生物群落多样性在生物结皮中的演变规律 [J]. 生态学报, 2023, 43(23): 9662-9673.
- JIAO B J, XU L, LI X Z, et al. Diazotrophic community diversity in the succession development of biological soil crusts in water-wind erosion crisscross region of the Loess Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(23): 9662-9673.
- [22] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- BAO S D. Soil and agricultural chemistry analysis [M]. 3rd Edition. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [23] 关松荫. 土壤酶及其研究法 [M]. 北京: 农业出版社, 1986.
- GUAN S Y. Soil enzyme and study method [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1986.
- [24] 包天莉, 赵允格, 高丽倩, 等. 踩踏干扰下生物结皮土壤可培养微生物数量 [J]. 中国沙漠, 2019, 39(1): 119-126.
- BAO T L, ZHAO Y G, GAO L Q, et al. Dynamic of culturable microorganisms in biological soil crusts under trampling disturbance [J]. Journal of Desert Research, 2019, 39(1): 119-126.

(下转第 54 页)

- and rainfall intensity on runoff of *Cynodon dactylon* lawn[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2015, 13(6): 20-25.
- [21] 孙佳美, 余新晓, 李瀚之, 等. 模拟降雨下枯落物调控坡面产流产沙过程及特征研究[J]. 水利学报, 2017, 48(3): 341-350.
- SUN J M, YU X X, LI H Z, et al. Runoff and sediment yield process and characteristics research on litter slopes in simulated rainfall[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2017, 48(3): 341-350.
- [22] 张旭昇, 薛天柱, 马灿, 等. 雨强和植被覆盖度对典型坡面产流产沙的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2012, 26(6): 66-70.
- ZHANG X S, XUE T Z, MA C, et al. Impacts of rainfall intensity and grass coverage on runoff and sediment yield on typical sloping land[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2012, 26(6): 66-70.
- [23] 汤珊珊, 李鹏, 任宗萍, 等. 模拟降雨下覆沙坡面侵蚀颗粒特征研究[J]. 土壤学报, 2016, 53(1): 39-47.
- TANG S S, LI P, REN Z P, et al. Particle size composition of sediment from sand-covered slope under simulated rainfall[J]. Acta Pedologica Sinica, 2016, 53(1): 39-47.
- [24] 傅涛, 倪九派, 魏朝富, 等. 不同雨强和坡度条件下紫色土养分流失规律研究[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(1): 71-74, 101.
- FU T, NI J P, WEI C F, et al. Research on the nutrient loss from purple soil under different rainfall intensities and slopes[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2003, 9(1): 71-74, 101.
- [25] DOS REIS CASTRO N M, AUZET A V, CHEVALIER P, et al. Land use change effects on runoff and erosion from plot to catchment scale on the basaltic plateau of Southern Brazil[J]. Hydrological Processes, 1999, 13(11): 1621-1628.
- [26] 苏远逸, 李鹏, 任宗萍, 等. 坡度对黄土坡面产流产沙过程及水沙关系的影响[J]. 水土保持研究, 2020, 27(2): 118-122.
- SU Y Y, LI P, REN Z P, et al. Effect of slope gradient on the process of runoff and sediment yield and water-sediment relation on the loess slope[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2020, 27(2): 118-122.
- [27] 严友进, 戴全厚, 伏文兵, 等. 喀斯特坡地裸露心土层产流产沙模拟研究[J]. 土壤学报, 2017, 54(3): 545-557.
- YAN Y J, DAI Q H, FU W B, et al. Simulation study on bare subsoil runoff and sediment yield on Karst slope[J]. Acta Pedologica Sinica, 2017, 54(3): 545-557.
- [28] FANG H Y, SUN L Y, TANG Z H. Effects of rainfall and slope on runoff, soil erosion and rill development: An experimental study using two loess soils[J]. Hydrological Processes, 2015, 29(11): 2649-2658.
- GAO H Y, YAN D R, ZHANG S N, et al. Characteristics of soil enzyme activities and humus composition in mossy crust in the northern edge of Hobq Desert[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2023, 37(3): 162-168.
- [29] 余春娅, 张恒彬, 赵鑫, 等. 贵州喀斯特石漠化地区苔藓结皮对土壤酶活性及碳氮磷含量的影响[J]. 土壤通报, 2023, 54(5): 1137-1147.
- YU C Y, ZHANG H B, ZHAO X, et al. Effects of moss crusts on soil enzyme activities and contents of soil carbon, nitrogen and phosphorus in a Karst rocky desertification area of Guizhou[J]. Chinese Journal of Soil Science, 2023, 54(5): 1137-1147.
- [30] BEGUIN P. Molecular biology of cellulose degradation[J]. Annual Review of Microbiology, 1990, 44: 219-248.
- [31] ŠTURSOVÁ M, ŠNAJDR J, KOUKOL O, et al. Long-term decomposition of litter in the montane forest and the definition of fungal traits in the successional space[J]. Fungal Ecology, 2020, 46: e100913.
- [32] KORANDA M, KAISER C, FUCHSLUEGER L, et al. Fungal and bacterial utilization of organic substrates depends on substrate complexity and N availability[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2014, 87(1): 142-152.
- (上接第 44 页)
- [25] 樊瑾, 李诗瑶, 余海龙, 等. 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[J]. 中国沙漠, 2021, 41(4): 109-120.
- FAN J, LI S Y, YU H L, et al. Soil enzyme activity and carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics under different types of biocrusts and subsoil in Mu Us Sandland[J]. Journal of Desert Research, 2021, 41(4): 109-120.
- [26] XU H K, ZHANG Y J, SHAO X Q, et al. Soil nitrogen and climate drive the positive effect of biological soil crusts on soil organic carbon sequestration in drylands: A meta-analysis[J]. The Science of the Total Environment, 2022, 803: e150030.
- [27] 曹慧, 孙辉, 杨浩, 等. 土壤酶活性及其对土壤质量的指示研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2003, 9(1): 105-109.
- CAO H, SUN H, YANG H, et al. A review soil enzyme activity and its indication for soil quality[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2003, 9(1): 105-109.
- [28] 高海燕, 闫德仁, 张胜男, 等. 库布齐沙漠北缘苔藓结皮土壤酶活性及腐殖质组成特征[J]. 干旱区资源与环境, 2023, 37(3): 162-168.