

黄土高原不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性及对水热因子的响应*

明 姣^{1,2,3} 赵允格^{1,2} 许明祥^{1,2**} 杨丽娜^{1,2,3} 王爱国²

(¹中国科学院水土保持与生态环境研究中心/黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ³中国科学院大学, 北京 100039)

摘 要 在野外调查的基础上, 采集不同侵蚀类型区内发育至稳定阶段的生物结皮, 分析水分和温度变化对生物结皮固氮活性的影响. 结果表明: 水蚀区、水蚀风蚀交错区、风蚀区生物结皮固氮活性表现为水蚀区 ($127.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) > 水蚀风蚀交错区 ($34.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) > 风蚀区 ($6.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$); 3个侵蚀类型区生物结皮固氮的最适温度分别为 35、25 和 15 °C. 在最适温度条件下, 水蚀区及水蚀风蚀交错区生物结皮固氮活性在 100% ~ 40% 田间持水量时差异不显著; 风蚀区生物结皮固氮活性对水分变化较为敏感, 当含水量降至 80% 田间持水量时固氮活性开始显著降低, 降至 20% 田间持水量时, 生物结皮固氮作用停止. 3个侵蚀类型区生物结皮固氮活性及其对水分与温度变化响应的差异与不同侵蚀类型区的气候、环境及生物结皮物种组成有关.

关键词 生物结皮 侵蚀类型区 乙炔还原法 固氮活性 环境因子

文章编号 1001-9332(2013)07-1849-07 **中图分类号** Q148.7; S154.1 **文献标识码** A

Biological soil crust nitrogenase activity and its responses to hydro-thermic factors in different erosion regions on the Loess Plateau, China. MING Jiao^{1,2,3}, ZHAO Yun-ge^{1,2}, XU Ming-xiang^{1,2}, YANG Li-na^{1,2,3}, WANG Ai-guo² (¹*Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences/State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Yangling 712100, Shaanxi, China*; ²*Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China*; ³*University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24(7): 1849-1855.

Abstract: Based on field survey, the biological soil crusts at their stable development stage were collected from the water erosion region, water-wind erosion region, and wind erosion region on the Loess Plateau, aimed to study the effects of the variations of moisture and temperature on the crusts nitrogenase activity (NA). The NA of the crusts in the erosion regions decreased in the order of water erosion region ($127.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) > water-wind erosion region ($34.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) > wind erosion region ($6.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), and the optimal temperature for the crust nitrogen fixation was 35 °C, 25 °C, and 15 °C, respectively. At the optimal temperature and 100%–40% field water-holding capacity, the NA of the crusts from the water erosion and water-wind erosion regions had no significant difference. The NA of the crusts from the wind erosion region was more sensitive to the variation of moisture, showing a dramatic decline when the moisture decreased to 80% field water-holding capacity, and totally lost when the moisture decreased to 20% field water-holding capacity. The differences in the NA of the crusts from the three erosion regions and the responses of the NA to the variations of moisture and temperature were likely associated with the climate, environment, and the crust species composition.

Key words: biological soil crust; erosion region; acetylene reduction assay (ARA); nitrogenase activity; environmental factor.

* 国家自然科学基金项目 (40971174, 41171422)、中国科学院战略性先导专项 (XDA05050504) 和中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-443) 资助.

** 通讯作者. E-mail: xumx@nwsuaf.edu.cn

2012-11-19 收稿, 2013-05-03 接受.

生物土壤结皮(简称生物结皮)能够将大气中的 N_2 固定或还原为可被生物利用的铵态氮 (NH_4^+)^[1], 是生物结皮重要的生态功能之一。目前, 国内外有关生物结皮固氮活性方面已有不少研究报道, 但研究结果差异很大。例如, 美国学者 Belnap^[2] 研究表明, 科罗伦多冷沙漠的生物结皮固氮活性在 $0.04 \sim 900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 而 Zaady 等^[3]、Eskew 等^[4]、Skarpe 等^[5] 在内盖夫、索诺兰、喀拉哈里等暖沙漠的研究得出生物结皮固氮活性在 $64 \sim 6800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 不同地区的生物结皮固氮活性差异很大。国内亦有类似情况, 如吴楠等^[6] 研究了古尔班通古特沙漠藻类、地衣及藓类结皮的固氮活性, 发现生物结皮固氮活性在 6—10 月最高, 范围在 $2.03 \sim 9.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; 苏延桂等^[7] 发现腾格里沙漠的藻类、地衣及藓类结皮固氮活性在 $2.6 \times 10^3 \sim 16.6 \times 10^3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。即使在同一地区, 有关生物结皮固氮活性的研究结果差异也较大。同样在腾格里沙漠, 张鹏等^[8] 却得出以上 3 类生物结皮固氮活性在 $2.5 \sim 62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 与苏延桂等^[7] 的研究结果相差近千倍。这可能与生物结皮的物种组成、光照、温度、含水量、碳储备及土壤 pH、盐分等因素有关^[1], 亦可能与各研究的测定方法和条件有关, 但目前对比不同区域内生物结皮固氮活性差异的研究较少, 不同区域生物结皮固氮活性差异的主要原因还不明确。

我国黄土高原地区地形复杂, 气候多样, 位于年均降雨量 $250 \sim 600 \text{ mm}$ 的不同气候区, 年均温变化在 $7.7 \sim 8.8 \text{ }^\circ\text{C}$, 气温从南到北随着降雨量的降低而逐渐降低^[9]。唐克丽等^[10-11] 和杨新^[12] 根据水热条件及环境因素的不同而形成的主要侵蚀营力差异, 将黄土高原划分为 3 个侵蚀类型区, 即水蚀区、水蚀风蚀交错区和风蚀区。近年来, 由于退耕还林工程的实施, 生物结皮在黄土高原地区广泛发育, 其盖度达 70% 以上^[13]。本文在野外调查的基础上采集 3 个侵蚀类型区内发育至稳定阶段的生物结皮, 采用乙炔还原法测定了其固氮活性, 对比了不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性及其对水热因子的响应特征, 以期揭示不同区域生物结皮固氮活性产生差异的主要原因。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

黄土高原位于中国中部偏北 ($34^\circ \sim 40^\circ \text{ N}$, $103^\circ \sim 114^\circ \text{ E}$), 包括太行山以西、青海省日月山以

东, 秦岭以北、长城以南广大地区, 跨山西省、陕西省、甘肃省、青海省、宁夏回族自治区及河南省等省区, 面积约 64.87 万 km^2 , 海拔 $1500 \sim 2000 \text{ m}$ ^[14]。20 世纪后期, 唐克丽等^[10-11] 在野外考察的基础上, 将黄土高原按照侵蚀营力差异划分为水蚀区、水蚀风蚀交错区和风蚀区。其中, 水蚀风蚀交错区位于 $35^\circ 20' \sim 40^\circ 10' \text{ N}$, $103^\circ 33' \sim 113^\circ 53' \text{ E}$, 其范围大致自水蚀地区北部的神池、灵武、兴县、绥德、吴旗、庆阳、固原、定西、东乡一线以北到长城沿线以南一带, 面积约 17.8 万 km^2 , 占黄土高原总面积的 28.6%。该区属半干旱草原地带, 气候变化剧烈, 植被稀疏, 地形和产沙地层复杂, 风沙地貌和流水侵蚀地貌交错分布, 成为黄土高原土壤侵蚀最为强烈的地区。该区以北为风蚀区, 其面积占总面积的 25.1%; 以南为水蚀区, 其面积占总面积的 46.4%。

1.2 样地选择与样品采集

样品采集于 2011 年 8 月进行, 在黄土高原不同侵蚀类型区, 沿降雨量梯度从东南到西北依次选取水蚀区、水蚀风蚀交错区和风蚀区的典型县, 分别为陕西省安塞县、吴旗县和宁夏回族自治区盐池县, 于各典型县内选取封禁良好的退耕地作为样地, 调查并采集生物结皮样品(采样区概况见表 1)。每个侵蚀类型区选取 5 个样地, 每个样地布设 4 个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的调查样方, 调查高等植被群落组成、盖度等。随后在每个植被调查样方内采用 25 点样方法调查样地生物结皮组成及盖度, 每个植被调查样方内随机调查 10 个小样方。调查完成后, 每样地随机采集生物结皮样品 10 个, 每个侵蚀类型区共采集生物结皮样品 50 个, 3 个侵蚀类型区共计 150 个样品。样品于采集地风干, 快速运回实验室, 测定其固氮活性。

1.3 试验设计

1.3.1 生物结皮固氮活性对温度的响应试验 样品经过 4~5 d 培养恢复生理活性后, 给予足够的水分, 即 100% 田间持水量时, 依次测定 5、15、25、35、45 $^\circ\text{C}$ 时 3 个侵蚀区生物结皮固氮活性。其中, 每个侵蚀区样品测定 50~60 个重复。

1.3.2 生物结皮固氮活性对水分的响应试验 生物结皮取样后, 称其干质量, 在样品经过 4~5 d 培养恢复生理活性后, 充分润湿, 用 3 层吸水纸准确吸水 3 min 后, 设为 100% 田间持水量, 并称量, 计算其 80%、60%、40% 和 20% 田间持水量时样品的质量。测定 3 个侵蚀区分别在最适固氮温度时生物结皮的固氮活性。之后, 使样品自然干燥, 称量, 依次测定

表 1 研究区概况

Table 1 Status of the study region

侵蚀区 Erosion region	位置 Location	土壤类型 Soil type	年均气温 Annual mean temperature ($^{\circ}\text{C}$)	年均降雨量 Annual mean precipitation (mm)	植物群落 Plant community	结皮盖度 Biocrust coverage (%)	植被盖度 Vegetation coverage (%)
水蚀区 Water erosion region	安塞县 Ansai County	黄绵土 Loess soil	8.8	500 ~ 550	铁杆蒿、长芒草、胡枝子 <i>Artemisia gmelinii</i> , <i>Stipa bungeana</i> and <i>Lespedeza bicolor</i>	78	39
水蚀风蚀交错区 Water-wind erosion region	吴起县 Wuqi County	黄绵土 Loess soil	7.8	400 ~ 450	铁杆蒿、冷蒿、长芒草、百里香 <i>Artemisia gmelinii</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Stipa bungeana</i> and <i>Thymus mongolicus</i>	67	39
风蚀区 Wind erosion region	盐池县 Yanchi County	风沙土 Aeolian sandy soil	7.7	250 ~ 300	沙蒿、草木樨状黄耆 <i>Artemisia desterorum</i> and <i>Astragalus melilotoides</i>	84	28

在 80%、60%、40% 和 20% 田间持水量时生物结皮的固氮活性,每个侵蚀区样品测定 50 ~ 60 个重复。

1.4 生物结皮固氮活性测定

1.4.1 样品预处理 在测定生物结皮固氮活性前 4 ~ 5 d,取出生物结皮样品(每区 5 个样地,每个样地 10 个培养皿),用蒸馏水润湿后,在培养皿中选取一点(确保结皮表面完整、无裂隙),采集待测样品,放入特制的塑料培养皿(内径 2.6 cm,深 2 cm)中,保证样品填满小培养皿。然后,用蒸馏水充分湿润样品,于人工气候生长箱内培养。培养条件:15 $^{\circ}\text{C}$ 14 h(光照强度 2900 lx),8 $^{\circ}\text{C}$ 10 h(暗)。培养期间,于光照周期内每 4 h 观察 1 次,随时补充水分,保证样品湿润,使其充分恢复生理活性。

1.4.2 乙炔还原法测定固氮活性 采用乙炔还原法(acetylene reduction assay, ARA)测定生物结皮土壤固氮活性。该方法的基本原理是在供给等量还原物的情况下,生物结皮中的固氮酶还原 C_2H_2 量与还原大气中 N_2 量呈一定的比例,一般用生物结皮土壤还原 C_2H_2 的产物—— C_2H_4 的生成速率来表征生物结皮的固氮活性(NA)^[1,15]。

选择 50 mL 透明的可密封的平底试管作为乙炔还原反应的气室,将装有样品的小培养皿放入气室中,一组 6 个气室,其中 5 个气室中放置样品,剩余 1 个放置装有灭菌砂的培养皿作为空白对照,密封培养器。用注射器抽取培养器中 10% 的空气(5 mL),再向培养器中注入等体积的乙炔气体。将培养器置于人工气候培养箱中,按照试验设计设定气候箱温度和光照强度。培养 4 h 后,用 5 mL 注射器抽取培养器中的混合气体 2.5 mL,在随后的 8 h 内利用气相色谱仪(GC663-30)测定样品和标准气体中乙炔的峰面积^[2,4,13,15-16],固氮活性以乙炔的生成速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)表示,并按下述公式计算

生物结皮的固氮活性:

$$[\text{C}_2\text{H}_4] = \frac{V_{\text{sample}} + V}{V} \cdot a \cdot (A_{\text{sample}} - A_{\text{sample}} \cdot b) \cdot V \cdot P \cdot \frac{1}{R} \cdot \frac{1}{T} \cdot \frac{1}{t} \cdot \frac{1}{S}$$

式中:[C_2H_4]为乙烯气体的生成速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$); V_{sample} 为抽出测定样品的体积(mL); V 为反应气室的体积(mL); a 为标准气体的峰面积与其浓度求出的回归系数; A_{sample} 为抽出的样品中 C_2H_4 的峰面积; b 为空白样品反应气室中乙炔与乙炔的峰面积比; P 为向反应气室中注入 C_2H_2 气体时的大气压(hPa); R 为标准气体常数; T 为样品培养期间气室的温度(K); t 为样品培养的时间(h); S 为结皮样品的面积(m^2)。

1.5 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 软件对数据进行处理和绘图,采用 SPSS 18.0 统计分析软件对数据进行统计分析,采用单因素方差分析(one-way ANOVA)模块中的最小显著差异法(LSD)分析不同侵蚀类型区同一水分不同温度及同一温度不同水分处理下生物结皮固氮活性的差异($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性对温度的响应

由图 1 可见,在给予足够的水分(100% 田间持水量)时,3 个侵蚀类型区生物结皮固氮活性在 5 ~ 45 $^{\circ}\text{C}$ 范围内,均随温度的增加呈先增大后减小的趋势,但不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性达最大值时的温度(即最适温度)不同,水蚀区、水蚀风蚀交错区和风蚀区生物结皮固氮的最适温度分别为 35、25 和 15 $^{\circ}\text{C}$ 。水蚀区生物结皮固氮活性最大值为

$95.79 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,当温度升高到 $45 \text{ }^\circ\text{C}$ 时,生物结皮固氮活性显著降低至 $14.94 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,与 $5 \sim 15 \text{ }^\circ\text{C}$ 时生物结皮固氮活性差异不显著.水蚀风蚀交错区生物结皮固氮活性最大值为 $60.48 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,当温度超过 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 以后生物结皮固氮活性显著降低,温度达到 $45 \text{ }^\circ\text{C}$ 时生物结皮固氮活性降低到 $5.31 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,显著低于 $5 \sim 40 \text{ }^\circ\text{C}$ 之间生物结皮固氮活性.风蚀区生物结皮固氮活性则在 $5 \sim 15 \text{ }^\circ\text{C}$ 时显著升高,在 $15 \text{ }^\circ\text{C}$ 时达到最高 ($6.02 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$),之后随温度升高,固氮活性开始降低, $25 \sim 35 \text{ }^\circ\text{C}$ 时固氮活性与 $5 \text{ }^\circ\text{C}$ 时差异不显著,当温度升高至 $45 \text{ }^\circ\text{C}$ 时,固氮活性降到最低 ($1.19 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).

2.2 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性对水分的响应

从图2可以看出,在各自最适温度时,水蚀区和风蚀风蚀交错区生物结皮固氮活性均在 $100\% \sim 40\%$ 田间持水量条件下差异不显著,当含水量降低至 20% 田间持水量时,生物结皮固氮活性显著降

低.风蚀区生物结皮固氮活性则在含水量低于 100% 田间持水量时开始显著降低;含水量在 $80\% \sim 40\%$ 田间持水量之间时,固氮活性没有显著差异;当含水量降低到 20% 田间持水量时,生物结皮固氮活性为零,即生物结皮固氮作用停止.

2.3 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性对比

3个不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性表现为:水蚀区 ($127.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) > 水蚀风蚀交错区 ($34.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) > 风蚀区 ($6.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$),其中水蚀区生物结皮固氮活性显著高于水蚀风蚀交错区和风蚀区,而水蚀风蚀交错区与风蚀区生物结皮固氮活性差异不显著(图3).

由表2可知,当给予足够的水分时,在最适温度条件下,水蚀区、水蚀风蚀交错区和风蚀区生物结皮固氮活性的变化区间分别为 $14.3 \sim 397.7$ 、 $1.1 \sim 139.0$ 和 $1.0 \sim 17.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$;变异系数分别为 58.6% 、 96.2% 和 65.9% ,其中水蚀风蚀交错区生物结皮固氮活性变异性极大;3个区生物结皮固氮活性的中值分别为 117.70 、 2.77 和 $5.54 \mu\text{mol} \cdot$

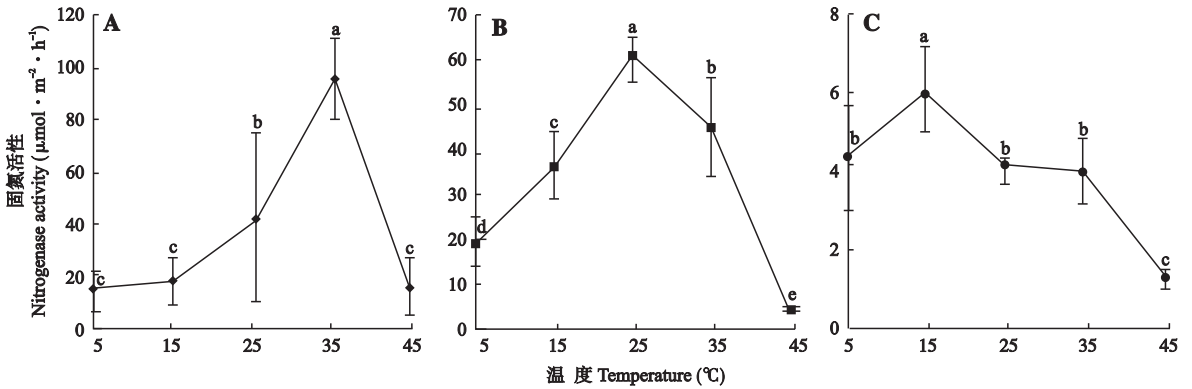


图1 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性对温度的响应

Fig. 1 Response of nitrogenase activity of biological soil crusts from three erosion regions to temperature.

A:水蚀区 Water erosion region; B:水蚀风蚀交错区 Water-wind erosion region; C:风蚀区 Wind erosion region. 下同 The same below.

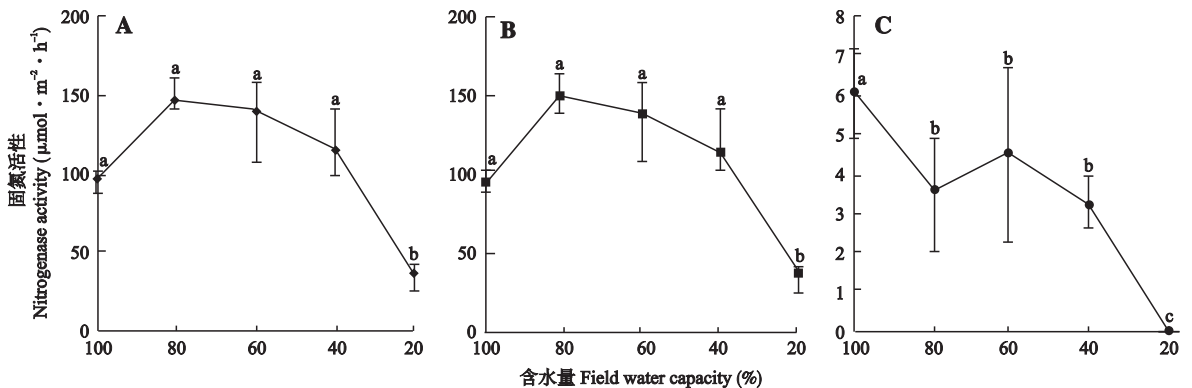


图2 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性对水分的响应

Fig. 2 Response of nitrogenase activity of biological soil crusts from three erosion regions to water.

表 2 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性特征值

Table 2 Nitrogenase activity characteristic values of biological soil crusts from three erosion regions

侵蚀类型区 Erosion region	固氮活性 Nitrogenase activity ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)					
	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	中值 Median	众值 Mode	变异系数 CV (%)
水蚀区 Water erosion region	14.3	397.7	127.7	117.7	117.0	58.6
水蚀风蚀交错区 Water-wind erosion region	1.1	139.0	34.6	2.8	42.7	96.2
风蚀区 Wind erosion region	1.0	17.0	6.0	5.5	5.5	65.9

表 3 不同侵蚀类型区生物结皮类型及主要藻类组成

Table 3 Biocrust types and dominant species composition of cyanobacteria in different erosion regions

侵蚀类型区 Erosion region	生物结皮类型 Biocrust type	优势种 Dominant species	亚优势种 Subdominant species
水蚀区 Water erosion region	藻类-藓类混生结皮 Cyanobacteria-bryophyte	含钙席藻 <i>Phormidium calciola</i>	小席藻 <i>Phormidium tenue</i>
水蚀风蚀交错区 Water-wind erosion region	地衣-藓类混生结皮 Lichen-bryophyte	阿氏鞘丝藻 <i>Lyngbya allorgei</i>	狭细席藻 <i>Phormidium angustissimum</i>
风蚀区 Wind erosion region	藓类结皮 Bryophyte	颗粒颤藻 <i>Oscillatoria granulata</i>	具鞘微鞘藻 <i>Microcolus vaginatus</i> 沼地微鞘藻 <i>Microcolus paludosus</i>

$\text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 水蚀风蚀交错区生物结皮固氮活性中值与众值相差极大。

2.4 不同侵蚀类型区生物结皮物种组成

由表 3 可见, 3 个侵蚀类型区生物结皮类型及主要固氮藻类物种组成不同. 水蚀区以藻类-藓类混生结皮为主, 其藻类优势种为含钙席藻 (*Phormidium calciola*), 亚优势种为小席藻 (*Phormidium tenue*); 水蚀风蚀交错区生物结皮则以地衣-藓类混生结皮为主, 其藻类优势种为阿氏鞘丝藻 (*Lyngbya allorgei*), 亚优势种为狭细席藻 (*Phormidium angustissimum*); 风蚀区生物结皮主要是藓类结皮, 其藻类优势种为颗粒颤藻 (*Oscillatoria granulata*), 亚优势种

为具鞘微鞘藻 (*Microcolus vaginatus*) 和沼地微鞘藻 (*Microcolus paludosus*)。

3 讨 论

固氮作用是生物结皮重要的生态功能之一, 国内外对此已有很多研究, 如 Belnap^[2] 在科罗伦多冷沙漠的研究表明, 生物结皮固氮活性在 $0.04 \sim 900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; 赵允格等^[13] 在黄土高原水蚀区的研究结果表明, 一年生生物结皮固氮活性最低达 $9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 3 年生生物结皮固氮活性最高达 $68 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; 而吴楠等^[6] 在古尔班通古特沙漠研究的生物结皮 (藻类结皮、地衣结皮、苔藓结皮) 固氮活性在 $2.03 \sim 9.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. 本研究 3 个侵蚀类型区 (水蚀区、水蚀风蚀交错区、风蚀区) 生物结皮在最适温度和水分条件下, 固氮活性的变化范围分别为 $14.3 \sim 397.7$ 、 $1.1 \sim 139.0$ 和 $1.0 \sim 17.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 与前人研究结果较一致。

生物结皮物种组成的差异是造成不同区域生物结皮固氮活性差异的主要因素^[17]. 本研究调查结果显示, 水蚀区生物结皮主要以藻类与藓类 [短叶扭扣藓 (*Didymondon tectorum*) 和土生扭扣藓 (*Didymondon vinealis*) 及普通念珠藻 (*Nostoc commune*)] 混生结皮为主, 其固氮活性显著高于水蚀风蚀交错区以地衣为主的藓类-地衣混生结皮, 而风蚀区则是以银叶真藓 (*Bryum argenteum*) 为主的藓类结皮, 由于藓类本身不具有固氮作用, 靠其上面寄生的藻类固氮^[11], 因此其固氮活性显著低于水蚀区和水蚀风蚀

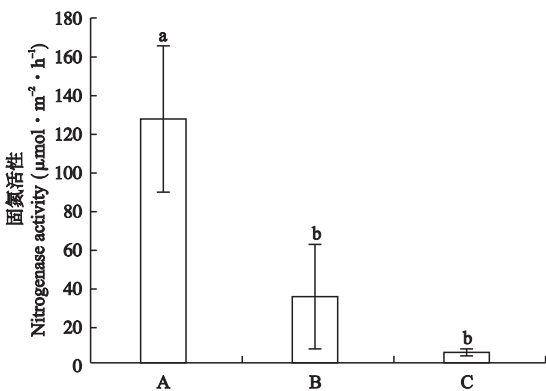


图 3 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性

Fig. 3 Nitrogenase activity of biological soil crusts from three erosion regions.

不同小写字母表示不同侵蚀类型区区间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters meant significant difference among erosion regions at 0.05 level.

交错区生物结皮. 苏延桂等^[7]在沙坡头地区对不同类型生物结皮固氮活性的研究表明,藻类结皮>地衣结皮>藓类结皮. 本研究结果也表明,不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性差异可能是由于生物结皮类型不同所致. 杨丽娜等^[18]对黄土高原不同侵蚀类型区蓝藻多样性的研究表明,不同侵蚀类型区内生物结皮中蓝藻的优势种不同,而不同类型的蓝藻固氮活性有差异,这也可能是不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性产生差异的主要原因;并且黄土高原3个侵蚀类型区蓝藻的丰富度与多样性略有差异,其中水蚀风蚀交错区蓝藻丰富度最高,有39种,占黄土高原蓝藻总丰度的72.2%;水蚀区次之(26种),风蚀区最少(20种). 这可能导致了水蚀风蚀交错区生物结皮固氮活性变异系数显著高于水蚀区和风蚀区. 因此,生物结皮的物种组成在很大程度上影响着各地区生物结皮固氮活性及其变异性.

已有研究表明,大部分地区包括南极、北极、苏格兰、加拿大、南非、亚高山地区及中国的腾格尔沙漠和黄土高原地区生物结皮固氮的最适温度在15~40℃^[19-25]. 本试验结果表明,水蚀区、水蚀风蚀交错区和风蚀区生物结皮固氮的最适温度分别为35、25和15℃,与前人研究结果基本一致. 不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性对水热因子的响应不同,可能是由于不同侵蚀类型区生物结皮中固氮物种的优势种不同,不同的优势种对水分和温度的要求不同. 藻类只有在湿润时才具有生理活性,生物结皮才能进行光合固碳等基本生理活动,为其固氮作用提供能量储备,所以固氮藻类及固氮地衣的固氮作用都受控于水分. 而水分的来源有降水、冰雪融水、露水及雾等^[1],因此降水量的多少在极大程度上控制着生物结皮的固氮活性. 降水量多的地区生物结皮生理活性较强,固氮的最适温度也较高;降水量少的地区,温度较低时蒸发较少,土壤中的水分能够供应生物结皮固氮作用所需,其固氮的最适温度较低^[17]. 因此,从南部的水蚀区到北部的风蚀区,随着年均气温的降低及降水量的减少,生物结皮固氮的最适温度也逐渐降低,这也是生物结皮在固氮时为保证其对水分的需求随环境变化进行调节的表现. 3个侵蚀类型区生物结皮固氮活性对水分的响应不同,可能是由于水蚀区及水蚀风蚀交错区土壤主要是黄绵土,与风蚀区的风沙土相比,保水性能强,而这两个地区的降水量在400~550mm,较为充足,故当降水量低至20%田间持水量时固氮活性才开始显著降低. 风蚀区的沙土保水能力差,而且该区

降水少,使其生物结皮含水量降低至80%田间持水量时,固氮活性就开始显著降低,当含水量降低到20%田间持水量时,土壤中保存的水分已经不能满足生物结皮生理活动的最低需求,固氮作用停止. 因此,3个不同侵蚀类型区生物结皮固氮活性对水分和温度的响应差异可能主要是由于各侵蚀类型区生物结皮对其生长环境长期适应的结果^[26].

测定方法和条件不同也可能是导致生物结皮固氮活性产生差异的原因之一. 在腾格里沙漠,苏延桂等^[7]研究表明,3种不同类型生物结皮固氮活性平均在 $2.6 \times 10^3 \sim 16.6 \times 10^3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$;而张鹏等^[8,27]却得出3类生物结皮固氮活性在 $2.5 \sim 62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ^[8]. 由于两者试验过程中的培养条件不同(前者在培养箱中,后者在室外)、培养时间不同(前者为4h,后者为24h)、培养容器大小不同(前者为60mL,后者为直径12cm、高15cm的玻璃气罩),导致试验结果相差近千倍. 本研究与赵允格等^[13]在研究水蚀区生物结皮固氮活性时所采用的方法一致,但研究结果有一定的差异,这可能与样品本身及实验室测定背景条件有关.

因此,不同区域内生物结皮的物种组成不同、其生长环境及对环境的适应性不同、测定方法及条件不同等众多因素都可能是导致不同区域内生物结皮固氮活性产生差异的原因. 由于这些因素的存在,使得生物结皮固氮活性的地域性差异很大,各区域间的研究结果不一定具有可比性和普适性.

4 结 论

3个侵蚀类型区生物结皮固氮活性表现为:水蚀区($127.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)>水蚀风蚀交错区($34.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)>风蚀区($6.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$);3个侵蚀类型区生物结皮固氮的最适温度分别为35、25和15℃;在最适温度时,水蚀区及水蚀风蚀交错区生物结皮固氮活性在100%~40%田间持水量时差异不显著,风蚀区生物结皮固氮作用对水分变化敏感,在80%田间持水量时即显著降低,20%田间持水量时,生物结皮固氮作用停止. 不同区域生物结皮物种组成及其对环境的响应不同,因此其固氮活性地域性差异很大.

参考文献

- [1] Belnap J, Lange OL. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. New York: Springer, 2001
- [2] Belnap J. Soil surface disturbances in cold deserts: Effects on nitrogenase activity in cyanobacterial-lichen

- soil crusts. *Biology and Fertility of Soils*, 1996, **23**: 362–367
- [3] Zaady E, Groffman P, Shachak M. Nitrogen fixation in macro- and microphytic patches in the Negev desert. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, **30**: 449–454
- [4] Eskew DL, Ting IP. Nitrogen fixation by legumes and blue-green algal-lichen crusts in a Colorado desert environment. *American Journal of Botany*, 1978, **65**: 850–856
- [5] Skarpe C, Henriksson E. Research note: Nitrogen fixation by cyanobacterial crusts and by associative-symbiotic bacteria in Western Kalahari, Botswana. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1987, **1**: 55–59
- [6] Wu N (吴楠), Zhang Y-M (张元明), Wang H-L (王红玲), *et al.* On the nitrogen fixation by biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, northern Xinjiang of China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(9): 3785–3793 (in Chinese)
- [7] Su Y-G (苏延桂), Li X-R (李新荣), Zhao X (赵昕), *et al.* The nitrogenase activity of biological soil crusts and their responses to environmental factors. *Advances in Earth Science* (地球科学进展), 2011, **26**(3): 332–338 (in Chinese)
- [8] Zhang P (张鹏), Li X-R (李新荣), Jia R-L (贾荣亮), *et al.* Nitrogenase activity of biological soil crusts and its response to hydrothermic factors in the Shapotou region of northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(9): 906–913 (in Chinese)
- [9] Wang Y-K (汪有科), Liu B-Y (刘宝元), Jiao J-Y (焦菊英). Perspective of recovering the vegetation and cover percentage of forest and grass on the Loess Plateau. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 1992, **12**(2): 55–60 (in Chinese)
- [10] Tang K-L (唐克丽), Hou Q-C (侯庆春), Wang B-K (王斌科), *et al.* The environment background and administration way of wind-water erosion crisscross region and Shenmu experimental area on the Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation* (水土保持研究), 1993, **18**(2): 2–15 (in Chinese)
- [11] Tang K-L (唐克丽). Importance and urgency of harnessing the interlocked area with both water and wind erosion in the Loess Plateau. *Soil and Water Conservation in China* (中国水土保持), 2000(11): 11–12, 17 (in Chinese)
- [12] Yang X (杨新). Study of soil erosion regionalization and soil loss survey in China. *Journal of Natural Resources* (自然灾害学报), 2011, **20**(4): 131–136 (in Chinese)
- [13] Zhao YG, Xu MX, Belnap J. Potential nitrogen fixation activity of different aged biological soil crusts from rehabilitated grasslands of the hilly Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, 2010, **74**: 1186–1191
- [14] Ma B-H (马博虎), Liu Y (刘毅), Li S-Q (李世清), *et al.* Effect of eco-system environment rebuild in the Loess Plateau on soil quality. *Ecological Economy* (生态经济), 2007(3): 39–46 (in Chinese)
- [15] Jeffries DL, Klopatek JM, Link SO, *et al.* Acetylene reduction by cryptogamic crusts from a blackbrush community as related to resaturation and dehydration. *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, **24**: 1101–1105
- [16] Belnap J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, **35**: 128–135
- [17] Zhao HL, Guo TR, Zhou RL, *et al.* Effects of vegetation cover on physical and chemical properties of biocrust and under-layer soil in Horpin Sand Land. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(7): 1657–1663 (in Chinese)
- [18] Yang L-N (杨丽娜), Zhao Y-G (赵允格), Ming J (明姣), *et al.* Cyanobacteria diversity in biological soil crusts from different erosion regions on the Loess Plateau: A preliminary result. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, DOI:10.5846/stxb201204120513 (in Chinese)
- [19] Hardy RWF, Holsten RD, Jackson EK, *et al.* The acetylene-ethylene assay for N₂ fixation: Laboratory and field evaluation. *Plant Physiology*, 1968, **43**: 1185–1207
- [20] Dubois JD, Kapustka LA. Biological nitrogen influx in an Ohio relict prairie. *American Journal of Botany*, 1983, **70**: 8–16
- [21] Fritz S, Richard P. Physiological ecology of nitrogen fixing blue-green algal crusts in the upper-subalpine life zone. *Journal of Phycology*, 1988, **24**: 302–309
- [22] Jones K. Acetylene reduction in the dark by mats of blue-green algae in sub-tropical grassland. *Annals of Botany*, 1977, **41**: 807–811
- [23] Stewart W, Rodgers GA. The cyanophyte-hepatic symbiosis. II. Nitrogen fixation and the interchange of nitrogen and carbon. *New Phytologist*, 1977, **78**: 459–471
- [24] Lennihan R, Chapin DM, Dickson LG. Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc* commune. *Canadian Journal of Botany*, 1994, **72**: 940–945
- [25] Su YG, Zhao X, Li AX. Nitrogen fixation in biological soil crusts from the Tengger Desert, northern China. *European Journal of Soil Biology*, 2011, **47**: 182–187
- [26] Turid L. Environmental factors influencing the nitrogen fixation activity of free-living terrestrial cyanobacteria from a high arctic area, Spitsbergen. *Canadian Journal of Microbiology*, 1999, **45**: 573–581
- [27] Zhang P (张鹏), Li X-R (李新荣), Zhang Z-S (张志山), *et al.* Nitrogen fixation potential of biological soil crusts in southeast edge of Tengger Desert, Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(8): 2157–2164 (in Chinese)

作者简介 明 姣,女,1987年生,硕士研究生.主要从事生物结皮固氮功能研究. E-mail: mingjiaowodeshijie@126.com

责任编辑 张凤丽