

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.

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

樊瑾^a,李诗瑶^a,余海龙^a,黄菊莹^b

(宁夏大学 a.地理科学与规划学院, b.生态环境学院, 宁夏 银川 750021)

摘要:生物结皮在土壤养分累积和循环中起着重要作用。土壤酶活性能敏感地指示土壤的恢复程度,是衡量沙区生态恢复与健康的重要生物学指标。采用时空互代法,以毛乌素沙地不同演替阶段生物结皮(藻结皮、混生结皮和藓结皮)为研究对象,通过测定生物结皮及下层土壤的物理化学性质和酶活性,探讨不同演替阶段的生物结皮对土壤酶活性和碳氮磷化学计量特征的影响。结果表明:生物结皮的进展演替可显著提高结皮层脲酶、碱性磷酸酶、蔗糖酶、过氧化氢酶活性($P<0.05$);结皮类型显著影响酶活性,藓结皮下层土壤的酶活性最高($P<0.05$);3类生物结皮间有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、C/N、C/P、N/P差异显著;生物结皮层SOC、TN、TP、C/N、C/P、N/P均显著高于下层土壤。环境因子对生物结皮及下层土壤酶活性变异影响大小排序为TN>速效钾(AK)>SWC>TP>C/P>SOC>碱解氮(AN)>pH>容重(BD)>速效磷(AP),影响酶活性的主导因子是TN、TP、AK。碱性磷酸酶和过氧化氢酶活性与SOC、TN、AN、C/P、N/P正相关,而脲酶和蔗糖酶与AK、TP、AP正相关。但pH、BD、Por与这4类酶活性均负相关。生物结皮的进展演替可促进结皮层及下层土壤的理化性质及酶活性的提升,但对结皮层的提升显著高于下层土壤。

关键词:生物结皮;酶活性;化学计量特征;进展演替;毛乌素沙地

文章编号:1000-694X(2021)04-109-12

DOI:10.7522/j.issn.1000-694X.2021.00041

中图分类号:Q948.1

文献标志码:A

0 引言

生物结皮在干旱和半干旱地区广泛分布,是由土壤生物(藓类、苔类、真核藻类、地衣、细菌和蓝藻)和表层土壤颗粒胶结形成的层状结构^[1]。生物结皮的种类多样,包括藻类、地衣、藓类以及混生为主的各种不同类型^[2]。生物结皮的演替能够促进荒漠生态系统的恢复,增强土壤的稳定性,减少侵蚀,同时能固定碳(C)、氮(N),影响养分循环,从而引发土壤生态化学计量特征的变化。生态化学计量学作为研究生态系统各组分主要组成元素平衡关系和耦合关系的重要方法^[3],可用以认识植物-土壤相互作用的养分调控机制、揭示生态系统养分元素之间的相互作用与平衡制约关系^[4]。因此,对生物结

皮土壤化学计量特征的研究能够揭示干旱半干旱地区生物结皮对土壤养分循环的贡献,对生态恢复及管理提供科学依据^[5]。

微生物是生物结皮的重要组成部分,参与全球干旱区生物地球化学循环过程^[6]。土壤酶是土壤中活跃的有机组分,主要来自于土壤动物、植物根系和微生物分泌释放,在土壤有机物的形成和转化过程中起着重要作用^[7]。但在水分受限制的荒漠地区,动植物分布稀疏,土壤酶主要由土壤微生物分泌作用产生^[8]。土壤酶活性对土壤养分核心要素C、N、磷(P)元素的转化和迁移具有重要作用。鉴于土壤酶活性与土壤养分化学计量比可能存在动态平衡关系^[9],可将土壤酶活性视作诊断土壤肥力高低和土壤环境优劣的一个重要指标^[10]。目前关于

收稿日期:2021-01-16; 改回日期:2021-03-26

资助项目:国家自然科学基金项目(41961001,31760144);宁夏自然科学基金项目(2021AAC03007)

作者简介:樊瑾(1996—),女,宁夏固原人,硕士研究生,研究方向为荒漠化与水土保持。E-mail: fanjy1@163.com

通信作者:余海龙(E-mail: yhl@nxu.edu.cn)

生物结皮酶活性的研究较集中在单一或是混生的生物结皮,很少涉及不同生物结皮类型对土壤酶活性的影响。此外,陆地生态系统不同组分如叶片、根系、土壤、微生物和凋落物等的C:N:P化学计量关系在各组分之间存在传递关系^[11]。高丽倩等^[5]采用时空互代法,研究了黄土高原不同演替阶段的生物结皮对土壤生态化学计量特征的影响,发现生物结皮的形成和演替可显著影响土壤生态化学计量特征,且其影响可至其下2—5 cm土层。吴旭东等^[12]研究了不同降雨处理对荒漠草原生物结皮化学计量的影响,认为相较于结皮层下土壤,结皮层C、N、P含量较高,呈现明显的“表聚性”。在生物结皮演替过程中,土壤性状与微生物群落存在耦合作用和协同变化。结皮类型不同,其下层土壤理化性质也会存在较大差异,并在一定程度上影响土壤酶活性^[13]。生物结皮能够固定C、N并活化P,使表层土壤C、N、P含量均显著增加,并会改变土壤化学计量特征^[14-15]。

目前关于生物结皮类型和演替对土壤养分的影响已有大量报道,但关于生物结皮演替如何通过调控土壤酶活性和土壤理化性质,从而对土壤化学计量特征产生影响仍需要深入研究。因此,本研究采用时空互代法,通过调查毛乌素沙地处于不同演替阶段的3类生物结皮中与C、N、P养分循环有关的土壤酶活性(过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶和碱性磷酸酶)的变化,研究生物结皮演替对土壤酶活性及其对土壤C、N、P化学计量特征的影响,以期通过生物结皮与土壤酶活性的关系来指示生物结皮对荒漠区土壤质量的贡献。

1 研究区和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于毛乌素沙地西南部的宁东能源化工基地核心区(37°48'N, 107°21'E)。研究区的自然生态系统是典型的荒漠草原,属于中温带干旱气候区,具有典型的温带大陆性气候特征。年降水量194.7 mm,蒸发量2 088.2 mm,年均气温6.7—8.8℃,无霜期154 d。地带性土壤以灰钙土为主,非地带性土壤以风沙土为主。植被以耐旱、耐寒、耐土壤贫瘠的灌木和草本植物为主^[16]。经野外植被调查发现,研究区生物结皮分布较为广泛,优势生物结皮类型主要有藻结皮、地衣结皮和藓结皮,藻类结皮多成片分布,藓结皮大多以斑块状分布,地衣结皮零星极少。其中分布较多、盖度较大且发育良好的藓类和藻类主要有真藓(*Bryum argenteum*)、土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)、盐土藓(*Pterygoneurum subsessile*)、厚肋流苏藓(*Crossidium crassinerve*)、具鞘微鞘藻(*Microcolus vaginatus*)、念珠藻(*Nostoc commune*)、隐头舟形藻(*Navicula cryptocephala*)等。

1.2 样地布设和样品采集

采样于2019年7月下旬进行。为避免地形对本研究的影响,选取3块地形相对平坦的生物结皮分布区作为研究样地,并分别标记为样地1、样地2和样地3。各样地间隔20—50 m,样地基本概况见表1。依据生物结皮中优势生物类群的差异,将研究样地内聚集分布的结皮划分为3类:藻结皮、混生

表1 样地基本概况

Table 1 Basic information of sample plots

样地	坡度/%	结皮特征	主要植物种	植被盖度/%
样地1	4	生物结皮总盖度82%,藻结皮相对盖度49%,藓结皮相对盖度26%,地衣结皮相对盖度9%	猪毛蒿(<i>Artemisia scoparia</i>) 冰草(<i>Agropyron cristatum</i>) 沙生针茅(<i>Stipa glareosa</i>) 甘草(<i>Glycyrrhiza uralensis</i>)	33
样地2	7	生物结皮总盖度80%,藻结皮相对盖度45%,藓结皮相对盖度42%,地衣结皮相对盖度3%	蒙古韭(<i>Allium mongolicum</i>) 苦豆子(<i>Sophora alopecuroides</i>) 猪毛蒿(<i>Artemisia scoparia</i>) 甘草(<i>Glycyrrhiza uralensis</i>)	53
样地3	5	生物结皮总盖度84%,藻结皮相对盖度39%,藓结皮相对盖度42%,地衣结皮相对盖度5%	柠条(<i>Caragana korshinskii</i>) 冰草(<i>Agropyron cristatum</i>) 蒙古韭(<i>Allium mongolicum</i>)	26

结皮和藓结皮。其中,藻类结皮厚度3—5 mm,生物量 $9.74\pm 1.79\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,多呈片状分布;混生结皮厚度4—7 mm,生物量 $27.26\pm 2.22\ \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$;藓结皮厚度8—15 mm,生物量 $4.13\pm 0.65\ \text{g}\cdot\text{dm}^{-2}$,多呈斑块状分布。

在每块样地内选取3类生物结皮的采样斑块,其中混生结皮采样斑块的选取标准为藻、藓结皮盖度各占50%左右。根据结皮发育的均匀程度设置小样方,样方大小不等,最小20 cm×30 cm(藓结皮),最大60 cm×120 cm(藻结皮),样地内各类型生物结皮样品采用随机布点法重复设置5个采样点。分层采集生物结皮的结皮层(0—2 cm)及结皮层下土壤0—5、5—10、10—20 cm土层土样。共采集60个样品(15个结皮层样品和45个结皮层下土壤样品),带回实验室风干。其中,留一部分生物结皮样品测定容重;剩余样品一部分过20目筛,用于测定土壤酶活性等指标,一部分过60目筛,用于测定土壤C、N、P等元素。

1.3 样品测定

参考鲍士旦^[17]的测定方法,有机碳(SOC)含量采用重铬酸钾氧化-外加热法;全氮(TN)含量采用凯氏定氮法;全磷(TP)含量采用钼锑抗比色法;土壤含水量(SWC)采用烘干称重法;碱解氮(AN)含量采用碱解蒸馏法^[18];速效磷(AP)含量采用碳酸氢

钠法;速效钾(AK)含量采用火焰光度法;pH值由pH计直接测定,水土比为5:1;结皮层容重(BD)采用涂膜法^[19],生物结皮下层土壤容重和孔隙度(Por)采用环刀法。

参考关松荫^[20]的测定方法,脲酶(Ure)活性采用苯酚钠-次氯酸钠比色法;蔗糖酶(Suc)采用3,5-二硝基水杨酸比色法;碱性磷酸酶(Alp)采用磷酸苯二钠比色法;过氧化氢酶(Cat)采用高锰酸钾滴定法。

1.4 数据分析

采用Excel 2010、SPSS 19.0进行数理统计分析,Origin 9.0作图。采用Levene's test进行方差齐性检验,用One-Way ANOVA进行单因素方差分析,最小显著性差异法(LSD)进行处理间的多重比较。图表中数据为平均值±标准差($n=5$)。采用Canoco 5.0软件对生物结皮及下层土壤酶活性与土壤环境因子的相关性进行冗余分析,RDA排序过程中对数据进行了转换,转换公式为 $Y'=\lg(Y+1)$ 。

2 结果与分析

2.1 不同类型生物结皮及下层土壤理化性质

由表2可知,不同类型生物结皮层的AN、AP、AK含量明显高于下层土壤,pH和BD明显低于下

表2 生物结皮结皮层及其下层土壤理化性质
Table 2 Physicochemical properties of biocrusts and subsoil

层次 /cm	结皮类型	容重BD /($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$)	含水率 SWC/%	孔隙度 Por/%	pH值	碱解氮AN /($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	速效磷AP /($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	速效钾AK /($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)
结皮层	藻结皮	$1.12\pm 0.03^{\text{Aa}}$	$5.20\pm 0.48^{\text{Aa}}$	$54.79\pm 1.07^{\text{Aa}}$	$8.07\pm 0.01^{\text{Aa}}$	$668.74\pm 51.75^{\text{Aa}}$	$14.74\pm 1.89^{\text{Aa}}$	$117.76\pm 2.76^{\text{Aa}}$
	混生结皮	$1.11\pm 0.09^{\text{Aa}}$	$4.20\pm 0.66^{\text{Aa}}$	$58.16\pm 3.32^{\text{Aa}}$	$8.21\pm 0.15^{\text{Aa}}$	$809.89\pm 50.90^{\text{Aa}}$	$15.29\pm 2.97^{\text{Aa}}$	$137.18\pm 3.14^{\text{Aa}}$
	藓结皮	$1.04\pm 0.07^{\text{Aa}}$	$4.47\pm 0.27^{\text{Aa}}$	$60.82\pm 2.70^{\text{Aa}}$	$7.84\pm 0.07^{\text{Ab}}$	$1096.98\pm 63.74^{\text{Ab}}$	$26.14\pm 2.61^{\text{Ab}}$	$202.32\pm 18.5^{\text{Ab}}$
0—5	藻结皮	$1.31\pm 0.01^{\text{Bab}}$	$7.54\pm 0.75^{\text{Aa}}$	$50.62\pm 0.36^{\text{Ba}}$	$8.47\pm 0.02^{\text{Ba}}$	$196.08\pm 4.53^{\text{Ba}}$	$6.52\pm 0.61^{\text{Ba}}$	$94.82\pm 3.26^{\text{Ba}}$
	混生结皮	$1.37\pm 0.03^{\text{Ba}}$	$5.31\pm 0.27^{\text{Ab}}$	$48.36\pm 1.27^{\text{Ba}}$	$8.51\pm 0.02^{\text{Bab}}$	$272.52\pm 5.41^{\text{Bb}}$	$7.83\pm 0.96^{\text{Ba}}$	$110.16\pm 2.33^{\text{Ba}}$
	藓结皮	$1.23\pm 0.05^{\text{Bb}}$	$5.52\pm 0.27^{\text{Ab}}$	$53.71\pm 2.03^{\text{Bb}}$	$8.60\pm 0.04^{\text{Bb}}$	$316.11\pm 20.02^{\text{Bc}}$	$10.41\pm 0.69^{\text{Bb}}$	$135.02\pm 8.72^{\text{Bb}}$
5—10	藻结皮	$1.39\pm 0.05^{\text{Ba}}$	$7.14\pm 0.91^{\text{Aa}}$	$47.44\pm 1.95^{\text{Ba}}$	$8.50\pm 0.02^{\text{Ba}}$	$117.80\pm 15.31^{\text{Ba}}$	$5.09\pm 1.00^{\text{BCa}}$	$70.15\pm 5.72^{\text{Ca}}$
	混生结皮	$1.32\pm 0.04^{\text{Ba}}$	$3.97\pm 0.29^{\text{Bb}}$	$50.16\pm 1.57^{\text{Ba}}$	$8.43\pm 0.09^{\text{Ba}}$	$215.34\pm 4.01^{\text{Cb}}$	$5.72\pm 0.43^{\text{BCa}}$	$80.26\pm 7.35^{\text{Ca}}$
	藓结皮	$1.31\pm 0.04^{\text{BCa}}$	$4.28\pm 0.29^{\text{Bb}}$	$50.44\pm 1.42^{\text{BCa}}$	$8.80\pm 0.07^{\text{Bb}}$	$245.38\pm 23.25^{\text{Bb}}$	$6.65\pm 0.26^{\text{BCa}}$	$124.34\pm 3.57^{\text{Bb}}$
10—20	藻结皮	$1.39\pm 0.02^{\text{Ba}}$	$6.52\pm 1.31^{\text{Aa}}$	$47.55\pm 0.70^{\text{Ba}}$	$8.47\pm 0.05^{\text{Ba}}$	$110.13\pm 15.02^{\text{Ba}}$	$2.75\pm 0.24^{\text{Ca}}$	$47.58\pm 9.08^{\text{Da}}$
	混生结皮	$1.43\pm 0.04^{\text{Ba}}$	$4.71\pm 0.36^{\text{Aa}}$	$46.09\pm 1.40^{\text{Ba}}$	$8.51\pm 0.13^{\text{Ba}}$	$212.8\pm 25.20^{\text{Cb}}$	$2.03\pm 0.09^{\text{Ca}}$	$52.00\pm 4.42^{\text{Da}}$
	藓结皮	$1.39\pm 0.01^{\text{Ca}}$	$4.34\pm 0.23^{\text{Ba}}$	$47.45\pm 0.31^{\text{Ca}}$	$8.89\pm 0.10^{\text{Cb}}$	$178.27\pm 5.20^{\text{Cb}}$	$2.55\pm 0.38^{\text{Ca}}$	$75.74\pm 2.12^{\text{Cb}}$

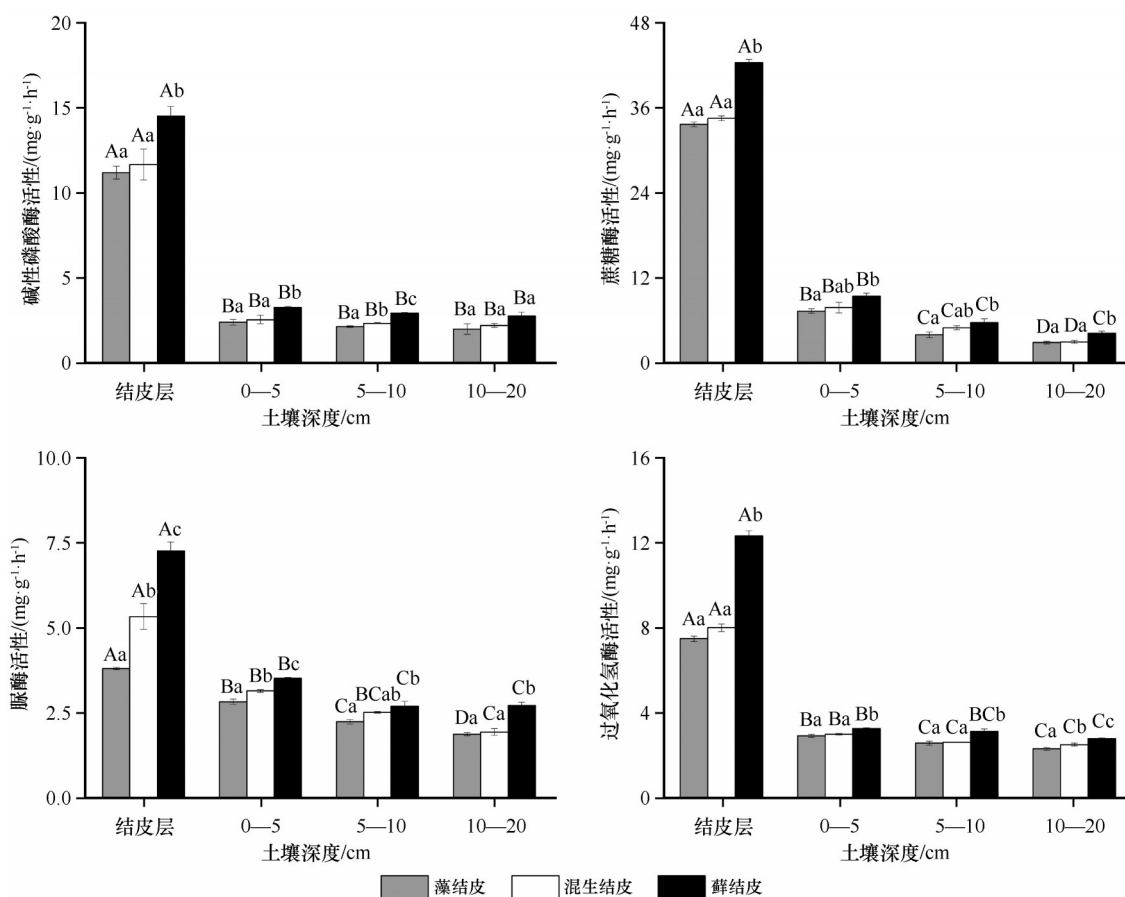
不同大写字母表示同一类型生物结皮不同土层间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一土层不同类型生物结皮间差异显著($P<0.05$)。

层土壤。藓结皮的结皮层AN、AP、AK含量明显高于藻结皮和混生结皮,但藻结皮和混生结皮之间并无显著差异。藓结皮的结皮层pH、BD均低于藻结皮和混生结皮。将所选的3类生物结皮分别视作生物结皮演替的不同阶段,则土壤养分随生物结皮的演替呈持续增加趋势。生物结皮发育程度越高,对土壤理化性质影响越大。

2.2 不同类型生物结皮及下层土壤酶活性特征

由图1可以看出,不同类型生物结皮及下层土壤的酶活性差异显著。在结皮层,3类生物结皮的

碱性磷酸酶活性为11.20—14.54 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,蔗糖酶活性为33.71—42.44 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,脲酶活性为3.80—7.26 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,过氧化氢酶活性为7.49—12.33 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,均表现为藓结皮>混生结皮>藻结皮,藓结皮的碱性磷酸酶、蔗糖酶、过氧化氢酶活性与混生结皮和藻结皮具有显著差异($P<0.05$),但后两者之间无显著差异。在0—5 cm和5—10 cm土层,藓结皮的4种酶活性均显著高于藻结皮。在10—20 cm土层,藓结皮的蔗糖酶、脲酶、过氧化氢酶活性显著高于藻结皮($P<0.05$),3类生物结皮的碱性磷酸酶活性两两之间并无显著差异。



不同大写字母表示同一类型生物结皮不同土层间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一土层

不同类型生物结皮间差异显著($P<0.05$)

图1 不同类型生物结皮及下层土壤酶活性特征

Fig.1 Characteristics of soil enzyme activities at different biocrusts and subsoil

从土壤深度来看,3类生物结皮的结皮层的碱性磷酸酶、蔗糖酶、脲酶、过氧化氢酶活性显著高于其他土层($P<0.05$),分别是其下层10—20 cm土层的5.6、5.3、5.3倍,11.8、11.7、10.1倍,2.0、2.8、2.7倍,3.3、3.2、4.5倍。这说明随着土层深度的增加,3类生物结皮下层土壤酶活性均呈递减的趋势。

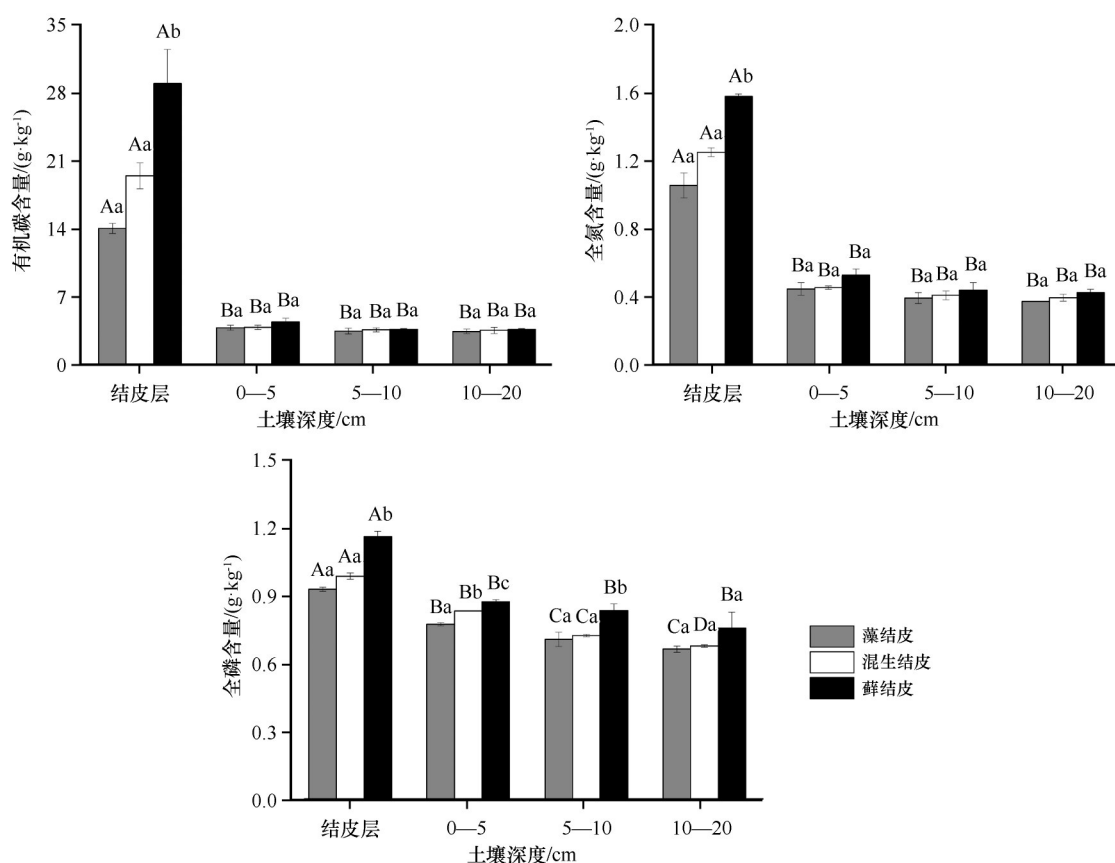
2.3 不同类型生物结皮及下层土壤C、N、P含量及其化学计量特征

2.3.1 生物结皮及下层土壤C、N、P含量特征

由图2可以看出,不同类型生物结皮及下层土壤的SOC和TN含量差异显著。在结皮层,3类生物结皮的SOC含量为14.06—28.97 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,TN含量为

1.06—1.58 g·kg⁻¹,均表现为藓结皮>混生结皮>藻结皮;藓结皮与混生结皮、藻结皮具有显著差异($P<0.05$),但后两者之间无显著差异。从土壤深度来看,在0—5、5—10 cm和10—20 cm土层,SOC和TN含量变化均表现为藓结皮高于混生结皮和藻结皮,但3类生物结皮处理之间无显著差异。3类生物结皮的结皮层SOC和TN含量显著高于下层土壤

($P<0.05$)。其中,SOC含量分别是0—5 cm土层的3.7、5.0、6.5倍,5—10 cm土层的4.0、5.4、7.9倍,10—20 cm土层的4.0、5.5、7.9倍,TN含量分别是0—5 cm土层的2.3、2.7、3.0倍,5—10 cm土层的2.7、3.1、3.6倍,10—20 cm土层的2.8、3.2、3.7倍。不同类型生物结皮SOC和TN含量均随着土层加深而降低,表明生物结皮对土壤SOC和TN含量影响有限。



不同大写字母表示同一类型生物结皮不同土层间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一土层

不同类型生物结皮间差异显著($P<0.05$)

图2 不同类型生物结皮及下层土壤C、N、P含量特征

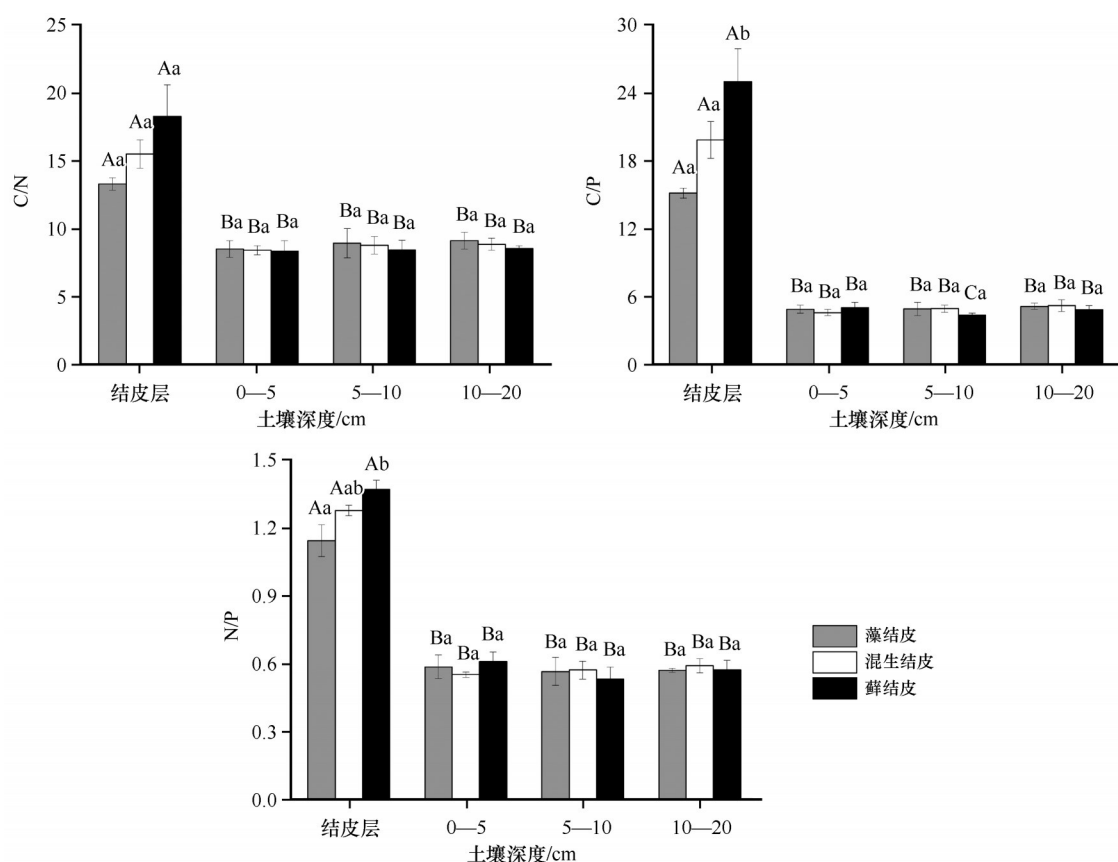
Fig.2 Characteristics of soil C, N, P contents at different biocrusts and subsoil

不同类型生物结皮及下层土壤的TP含量差异显著。在结皮层,3类生物结皮的TP含量为0.93—1.16 g·kg⁻¹,表现为藓结皮>混生结皮>藻结皮;藓结皮与混生结皮、藻结皮具有显著差异($P<0.05$),但后两者之间无显著差异;从土壤深度来看,在0—5 cm土层,3类生物结皮的TP含量之间差异均显著($P<0.05$)。在5—10 cm和10—20 cm土层,TP含量表现为藓结皮显著高于混生结皮和藻结皮($P<0.05$)。3类生物结皮的结皮层TP含量显著高于其他土层($P<0.05$),分别是0—5 cm土层的1.20、1.18、1.33倍,5—10 cm土层的1.31、1.36、1.39倍,10—20 cm

土层的1.40、1.45、1.54倍。藻结皮和混生结皮0—5 cm土层的TP含量显著高于5—10 cm和10—20 cm土层($P<0.05$)。

2.3.2 生物结皮及下层土壤C、N、P生态化学计量特征

由图3可以看出,不同类型生物结皮及下层土壤的C/N存在显著差异。在结皮层,3类生物结皮的结皮层C/N为13.36—18.34,表现为藓结皮>混生结皮>藻结皮,藓结皮C/N是藻结皮的1.37倍。结皮层下0—5、5—10、10—20 cm土层C/N均表现为藓结皮<混生结皮<藻结皮,3类生物结皮之间无显



不同大写字母表示同一类型生物结皮不同土层间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一土层

不同类型生物结皮间差异显著($P<0.05$)

图3 不同类型生物结皮及下层土壤C、N、P化学计量特征

Fig.3 Characteristics of soil C:N:P stoichiometry of different biocrusts and subsoil

著差异。从土壤深度来看,3类生物结皮的结皮层C/N显著高于下层土壤($P<0.05$),分别是0—5 cm土层的1.56、1.83、2.18倍,5—10 cm土层的1.48、1.76、2.16倍,10—20 cm土层的1.45、1.75、2.13倍。

不同类型生物结皮及下层土壤的C/P差异显著。在结皮层,3类生物结皮的C/P为15.17—25.00,表现为藓结皮>混生结皮>藻结皮,藓结皮C/P是藻结皮的1.65倍,藓结皮与混生结皮、藻结皮具有显著差异($P<0.05$),但后两者之间无显著差异。从土壤深度来看,0—5、5—10、10—20 cm土层C/P两两之间差异均不显著。3类生物结皮的结皮层C/P显著高于下层土壤($P<0.05$),分别是其下层0—5 cm土层的3.06、4.26、4.92倍,5—10 cm土层的3.04、3.97、5.65倍,10—20 cm土层的2.92、3.76、5.10倍。

不同类型生物结皮及下层土壤的N/P差异显著。在结皮层,3类生物结皮的N/P为1.14—1.37,表现为藓结皮>混生结皮>藻结皮,藓结皮N/P是藻

结皮的1.2倍。从土壤深度来看,0—5、5—10、10—20 cm土层N/P两两之间差异均不显著。3类生物结皮的结皮层N/P显著高于下层土壤($P<0.05$),分别是0—5 cm土层的1.96、2.32、2.25倍,5—10 cm土层的2.03、2.24、2.58倍,10—20 cm土层的2.01、2.17、2.40倍。

由表3可以看出,生物结皮类型显著影响结皮层及下层土壤的酶活性和SOC、TN、TP含量,而对SOC、N、P化学计量比影响不显著。土壤深度显著影响表中所有的环境因子($P<0.01$)。两者的交互作用对酶活性影响显著,对TP、C/N和N/P影响不显著。

2.4 环境因子对不同类型生物结皮及下层土壤酶活性的影响

对环境因子与生物结皮及下层土壤的酶活性进行相关分析(表4),4种酶活性和SOC、TN、TP均呈极显著正相关关系,相关性系数较高;和C/N、C/

表 3 不同类型生物结皮及不同层次土壤酶活性和 C、N、P 及其化学计量特征 的方差分析结果

Table 3 The ANOVA results of soil enzyme activities and C, N, P and C:N:P stoichiometry among different soil layer and different biocrusts

指标	结皮类型		土壤深度		结皮类型×土壤深度	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
过氧化氢酶 Cat	227.942	<0.01	2538.858	<0.01	117.118	<0.01
蔗糖酶 Suc	81.692	<0.01	4499.391	<0.01	23.655	<0.01
碱性磷酸酶 Alp	17.992	<0.01	569.821	<0.01	3.668	<0.05
脲酶 Ure	82.408	<0.01	291.958	<0.01	22.095	<0.01
有机碳 SOC	12.788	<0.01	172.720	<0.01	10.721	<0.01
全氮 TN	27.893	<0.01	499.220	<0.01	12.241	<0.01
全磷 TP	31.087	<0.01	91.853	<0.01	2.013	>0.05
C/N	1.017	>0.05	42.7	<0.01	2.109	>0.05
C/P	4.904	>0.05	161.733	<0.01	6.066	<0.01
N/P	1.557	>0.05	187.064	<0.01	1.968	>0.05

结皮类型×土壤深度:结皮类型和土壤深度的交互作用; *P* 值表示显著相关(*P*<0.05)。

表 4 生物结皮及下层土壤生态化学计量特征和酶活性的相关性

Table 4 Correlation analysis of biocrust and subsoil ecological stoichiometric characteristics and enzyme activity

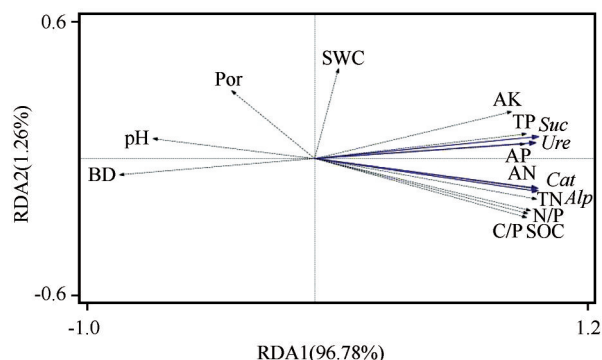
指标	Cat	Suc	Alp	Ure	SOC	TN	TP	C/N	C/P	N/P
过氧化氢酶 Cat	1	0.929**	0.878**	0.938**	0.713**	0.885**	0.913**	0.413*	0.447**	0.600**
蔗糖酶 Suc		1	0.821**	0.949**	0.738**	0.873**	0.881**	0.465**	0.498**	0.588**
碱性磷酸酶 Alp			1	0.854**	0.703**	0.791**	0.842**	0.480**	0.511**	0.587**
脲酶 Ure				1	0.739**	0.853**	0.898**	0.517**	0.492**	0.551**
有机碳 SOC					1	0.829**	0.690**	0.728**	0.846**	0.743**
全氮 TN						1	0.811**	0.387*	0.603**	0.814**
全磷 TP							1	0.498**	0.365*	0.441**
C/N								1	0.789**	0.422*
C/P									1	0.820**
N/P										1

*表示显著相关(*P*<0.05), **表示极显著相关(*P*<0.01)。

P、N/P 呈极显著或显著正相关关系,但相关性系数较低。对生物结皮及下层土壤酶活性与环境因子的冗余分析(RDA)结果表明:第I、II排序轴特征值分别为 96.78%和 1.26%,即前两排序轴累计解释了酶活性特征的 98.04%(图 4),说明前两轴已能很好反映结皮层及下土层酶活性与土壤因子的关系。根据环境因子箭头的长度可知影响 4 种酶活性的主要因子是 SOC、TN、TP、C/N、N/P、AN、BD。根据酶活性和环境因子的夹角可知碱性磷酸酶、过氧化氢酶活性与 SOC、TN、AN、C/P、N/P 呈正相关关系,与 pH、BD 呈负相关关系;脲酶和蔗糖酶活性与 AK、

TP、AP 呈正相关关系,与 pH、BD 呈负相关关系。

相关性分析和 RDA 排序结果表明生物结皮及下层土壤 SOC 与 TN,TP 与 C/N、C/P、N/P 等因子之间有显著相关关系,且都是酶活性的影响因子。为进一步判别结皮层及下层土壤理化性质中对酶活性产生影响的主要因素,通过冗余分析进一步提取出各因子对生物结皮及下层土壤酶活性变异的贡献率。结果表明,理化性质对生物结皮及下层土壤酶活性影响的重要性排序为 TN>AK>SWC>TP>C/P>SOC>AN>pH>BD>AP>Por>N/P(表 5)。其中, TN、TP 与 AK 对生物结皮及下层土壤酶活性的影响



SOC、N、P、C:N、C:P 和 N:P 分别代表有机碳、全氮、全磷含量及其计量比;AN、AP、AK、SWC、BD、Por、pH 分别代表碱解氮、速效磷、速效钾、含水量、容重、孔隙度、pH 值;Suc、Ure、Alp 和 Cat 分别代表蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶和过氧化氢酶活性

图4 生物结皮及下层土壤酶活性与环境因子之间的冗余分析

Fig.4 Redundancy analysis of enzyme activities and environmental factors in biocrust and subsoil

表5 土壤环境指标作为解释变量的前向选择和蒙特卡罗检验分析

Table 5 Forward selection with Monte Carlo permutation test of soil environmental indicators as explanatory variables

参数	条件影响	多元相关 比率/%	F	P
全氮 TN	0.921	93.6	293	0.002**
速效钾 AK	0.026	2.6	11.9	0.002**
含水量 SWC	0.009	0.9	4.9	0.030*
全磷 TP	0.007	0.7	5.9	0.004**
C/P	0.006	0.6	4.4	0.026*
有机碳 SOC	0.005	0.5	2.9	0.056
碱解氮 AN	0.004	0.4	2.6	0.082
pH	0.002	0.2	1.6	0.224
容重 BD	0.001	0.1	0.8	0.438
速效磷 AP	0.001	0.1	1.1	0.378
孔隙度 Por	0.001	0.1	1.2	0.324
N/P	0.001	0.1	0.2	0.876

*表示显著相关($P<0.05$), **表示极显著相关($P<0.01$)。

达到极显著水平($P<0.01$),其解释量占有所有土壤指标解释量的 96.9%。而 SWC 和 C/P 对酶活性的影响达到显著水平($P<0.05$),其解释量占有所有土壤指标解释量的 1.5%。这说明 TN、TP、AK 是影响生物结皮及下层土壤酶活性的主导因子。

3 讨论

3.1 生物结皮演替对结皮及下层土壤酶活性的影响

不同类型生物结皮层养分含量差异较大,其为酶促反应提供的底物和生境也会有所差异,从而使各类生物结皮的结皮层酶活性差异显著(图1)。本研究中,随着生物结皮的演替,结皮层 SOC 含量增加(图2),增加了酶促底物供给,促进了土壤酶活性。发育等级越高的生物结皮,其结皮层的酶活性越高。这和杨航宇等^[21]在腾格里沙漠的生物结皮对土壤酶活性的影响规律一致。

土壤 C、N 是微生物养分的来源,当土壤中有可利用养分时,微生物生长较快^[22],需分泌较多的酶以满足自身需求。土壤酶能够活化土壤中各类元素的化合物,进而提升土壤有效养分、改善土壤质量。土壤中的酶种类繁多,其活性可以反映土壤养分转化的强度,主要用于催化土壤中物质的化学反应和能量传递等。土壤中与 C、N、P 生物地球化学循环有关的土壤酶主要有过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶和磷酸酶等。其中,蔗糖酶、脲酶、磷酸酶活性分别表征土壤 C、N、P 的供应状况。本研究中,随着生物结皮的演替,结皮层的蔗糖酶、脲酶和磷酸酶活性因生物结皮类型不同均存在显著差异(图1),差异性分析表明脲酶活性受结皮类型影响的顺序为藓结皮>混生结皮>藻结皮。藓结皮层的 C、N 含量指标最高,相应地其蔗糖酶、脲酶和磷酸酶活性也最高。从酶活性的垂直分布来看,随着土层深度的增加,3 类生物结皮的土壤酶活性均呈递减趋势,且集中分布于结皮层,说明土壤层次越深土壤酶活性受结皮影响越小。主要是由于结皮层相对丰富的养分含量为酶促反应提供较多的底物,从而提高了酶活性^[23]。

3.2 不同类型生物结皮及下层土壤 C、N、P 含量及其化学计量特征

生物结皮的演替可引起土壤化学计量特征发生变化。演替过程中,植被对土壤养分的归还处于动态变化^[24],且土壤理化性质和微生物活性均会在演替过程中发生显著改变。Dümig 等^[25]发现由藻结皮演替到藓结皮,结皮层有机碳含量增加了 1.8 倍;Liu 等^[26]发现随着生物结皮的演替,土壤微生物丰度和多样性呈逐渐增加趋势。通常生长较快的组

分会具有高的N/C和P/C比以及较低的N/P^[27]。本研究中证实了这个观点,处于演替初级阶段的藻结皮有较高的C/N和C/P比和较低的N/P比值,而藓结皮土壤C/N降低,促进了微生物对SOC的分解与循环。本研究中,随着生物结皮的演替,在结皮层,3类生物结皮的SOC、TN、TP含量均显著高于下层土壤,且类型间差异显著,表现为藓结皮>混生结皮>藻结皮(图2)。这主要是由于藓结皮的生物量、凋落物、微生物组成和固C能力显著高于藻结皮^[28]。

土壤层次的垂直分布均会对土壤C、N、P生态化学计量产生一定影响。本研究发现,3类生物结皮的结皮层C、N、P含量均高于下层土壤,其中SOC与TN的变化具有一致性,均随着土层的加深而减小,且在结皮层下各土层中分布较为均匀,这与前人的研究结论一致^[12,29]。原因可能是:①生物结皮对下层土壤的影响深度有限,仅限于2 cm土层^[5];②研究区降水较少,淋溶作用有限;③分解速度慢,矿质风化速率降低和土壤存储有机物质的能力较小^[30]。

生物结皮固N的主要途径是通过俘获干旱环境中的富营养颗粒。本研究表明,不同类型生物结皮对土壤养分的富集程度不同。随着生物结皮的演替,结皮层的TN含量显著增加,其中,以藓结皮的TN含量增加最显著。这与沙坡头人工固沙植被区研究结果一致^[31]。通过土壤C、N、P化学计量特征判别营养元素限制状况,可为维持生物多样性与生态系统平衡的措施选择提供理论依据。N/P作为判断限制生产力的养分因子指标,将N/P小于10或大于20作为评价植被生产力受N或者P限制的指标^[32]。研究区3类生物结皮及其下层土壤N/P均小于10,且N/P均低于中国温带荒漠土壤平均值(1.2)^[33],说明研究区土壤受N限制。本研究中,生物结皮下层土壤C/N均值显著低于全球平均水平(12.26)^[34],表明研究区土壤相对于全球土壤平均水平土壤碳源、有机质分解和矿化速率均较低。本研究对3类生物结皮的结皮层C/N、C/P、N/P与其下层土壤C/N、C/P、N/P比值进行参比,结果表明,3类生物结皮均能促进SOC的积累,且均表现为藓结皮SOC累积量最大。但结皮层和下层土壤C/P、N/P参比结果显示:3类结皮均能积累较多的SOC,而P元素则积累较少,其中藓结皮有着较高的C/P、N/P,间接说明了藓结皮下层土壤P的有效性最低,且其处于P限制状态。

3.3 不同类型生物结皮及下层土壤酶活性及其与C、N、P化学计量特征的关系

土壤酶主要来源于土壤微生物、植物根系分泌及植物降解的产物。随着土壤养分输入增加,微生物活性也随之增加^[35]。本研究发现,随着生物结皮的演替,结皮层的C、N、P含量及C/N、N/P均显著增加(表2和图3),这和陶冶等^[36]在古尔班通古特沙漠的研究相一致。这主要与演替过程中生物结皮内生物组分(微生物、藻类、地衣和苔藓)的数量和活性有关^[37]。微生物参与控制C:N:P的平衡关系以及在植物、凋落物和土壤之间相互转换^[38]。土壤C、N、P等养分因子作为各类酶的重要底物,其含量的多少与酶活性显著相关^[39]。当受到严重N限制时,微生物很可能在N限制解除之前一直处于休眠状态^[40]。土壤磷酸酶活性与土壤P的有效性呈反比^[41]。本研究表明,生物结皮的演替促进了SOC和TN含量的增加,而相关性分析和RDA分析结果显示SOC和TN含量是结皮层和下层土壤酶活性增加的主要因素,且SOC和TN含量与脲酶、过氧化氢酶、蔗糖酶、碱性磷酸酶活性呈显著或极显著相关性。不同生物结皮的凋落物及其分泌物的特性不同,会影响微生物群落结构、功能及其多样性,而微生物的数量和组成的变化,又会引起酶活性在质和量上的差异^[42]。本研究中,C/N、C/P、N/P随生物结皮的演替呈增加趋势,而相关性分析表明C/N、C/P、N/P与碱性磷酸酶、蔗糖酶、脲酶、过氧化氢酶活性酶活性显著相关,说明生物结皮层及下层土壤的酶活性随土壤和植物组织养分化学计量比的改变而改变。这和叶协锋等^[43]的研究结论一致。

3.4 不同类型生物结皮及下层土壤酶活性及其与理化性质的关系

在从藻结皮向藓结皮演替过程中,生物结皮的组成、功能发生显著变化,其对土壤保护和修复功能增加,理化性质得以改善,其为土壤微生物提供底物和适宜生境的能力增强,这会促进结皮层酶活性的提高(图1)。生物结皮产生的凋落物、分泌物和残体等被微生物不断分解形成腐殖质,促进了SOM和养分在结皮层的积累,从而使结皮层SOC和养分含量显著高于下层土壤(表2)。相应地,结皮层BD也因SOC和养分含量的变化发生变化,表现为藻结皮>混生结皮>藓结皮,这和张元明等^[44]在古尔班通古特沙漠生物结皮影响下的养分含量和

SOC分异规律一致。

在植被与土壤协同进化过程中,调控物质循环的土壤酶活性会受到相应的土壤养分状况影响^[45]。土壤C、N、P作为生物结皮C、N、P养分元素的来源,是土壤微生物C、N的主要来源,与土壤酶活性密切相关。由于处于不同演替阶段各类生物结皮固定C、N的能力不同,相应地其酶活性不同,进而使化学计量学特征发生分异。本研究中,随着生物结皮的演替,群落结构组成及多样性的变化会促进结皮层及下层土壤理化性质的改善和酶活性的提升。具体表现为:处于演替初期的藻结皮的SOC、TN含量和酶活性最低,而藓结皮则最高。这基本符合沙区生物结皮演替过程中养分的变化趋势。

生物结皮及下层土壤的理化性质与酶活性之间存在着密切的相关关系。土壤脲酶活性能体现土壤的供氮水平,且与SOC含量密切相关。已有研究表明,土壤酶在SOM转化过程中,既有专性特性,也有共性关系^[46]。本研究中,SOC和TN含量与脲酶、过氧化氢酶、蔗糖酶、碱性磷酸酶呈正相关关系,说明SOC和TN含量是影响这4种酶活性的主要因子(图4);如过氧化氢酶可通过改变土壤的通气透水性来影响土壤容重和质量含水量。脲酶、过氧化氢酶是影响TN、AN、TP、pH和AK的关键因子^[47]。本研究中,相关性和RDA分析结果表明,4种酶活性与pH、BD呈负相关,而与养分TN、AK、TP均呈显著正相关,这和吴丽芳等^[13]的研究结果相似。

4 结论

随着生物结皮的发育演替,结皮层养分含量增加,促进了酶活性,表现为处于藓结皮阶段的酶活性更高。随着土层深度的增加,3类生物结皮的酶活性呈递减趋势。同时,4种酶活性间也存在显著的正相关关系($P<0.01$)。3类生物结皮的结皮层C、N、P含量均高于下层土壤,其中SOC与TN的变化具有一致性,均随着土层的加深而减小。此外,3类生物结皮的结皮层C/N、C/P、N/P均表现为结皮层显著高于下层土壤($P<0.01$)。其中,藓结皮C/N最低,促进了微生物对SOM的分解与循环。在从藻结皮向藓结皮演替过程中,生物结皮的组成发生了明显变化,理化性质得以改善,酶活性增加显著。生物结皮及下层土壤的酶活性与环境因子的相关性和冗余分析结果显示:生物结皮及下层土壤的pH、

BD是制约酶活性的主要影响因子,而TN、AK、TP是驱动酶活性的主要土壤因子。

参考文献:

- [1] 郑娇莉,李双双,彭成荣,等.干燥对人工生物土壤结皮固氮酶活性恢复过程的影响[J].中国科学·生命科学,2017,47(7):759-769.
- [2] 刘玉冰,王增如,高天鹏.温带荒漠生物土壤结皮微生物群落结构与功能演替研究综述[J].微生物学通报,2020,47(9):2974-2983.
- [3] Zhang J H, Zhao N, Liu C C, et al. C:N:P stoichiometry in China's forests: from organs to ecosystems[J]. Functional Ecology, 2018, 32: 50-60.
- [4] Sardans J, Rivas-Ubach A, Peulas J. The elemental stoichiometry of aquatic and terrestrial ecosystems and its relationships with organismic lifestyle and ecosystem structure and function: a review and perspectives[J]. Biogeochemistry, 2012, 111: 1-39.
- [5] 高丽倩,赵允格,许明祥,等.生物土壤结皮演替对土壤生态化学计量特征的影响[J].生态学报,2018,38(2):678-688.
- [6] Delgado-Baquerizo M, Oliverio A M, Brewer T E, et al. A global atlas of the dominant bacteria found in soil[J]. Science, 2018, 359: 320-325.
- [7] 勒佳佳,苏原,彭庆文,等.氮添加对天山高寒草原土壤酶活性和酶化学计量特征的影响[J].干旱区研究,2020,37(2):382-389.
- [8] 孙永琦,冯薇,张宇清,等.毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿群落土壤酶活性的影响[J].北京林业大学学报,2020,42(11):82-90.
- [9] Xu Z W, Yu G R, Zhang X Y, et al. Soil enzyme activity and stoichiometry in forest ecosystems along the North-South Transect in eastern China (NSTEC)[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 104: 152-163.
- [10] Badiane N N Y, Chotte J L, Pate E. Use of soil enzyme activities to monitor soil quality in natural and improved fallows in semiarid tropical regions[J]. Applied Soil Ecology, 2001, 18(3): 229-238.
- [11] Waring B G, Weintraub S R, Sinsabaugh R L. Ecoenzymatic stoichiometry of microbial nutrient acquisition in tropical soils[J]. Biogeochemistry, 2014, 117(1): 101-113.
- [12] 吴旭东,俞鸿千,蒋齐,等.降雨对荒漠草原生物土壤结皮化学计量的影响[J].农业工程学报,2020,36(16):118-124.
- [13] 吴丽芳,王紫泉,王妍,等.喀斯特高原不同石漠化程度土壤C、N、P化学计量特征和酶活性的关系[J].生态环境学报,2019,28(12):2332-2340.
- [14] Elbert W, Weber B, Burrows S, et al. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen[J]. Nature Geoscience, 2012, 5(7): 459-462.
- [15] 杨巧云,赵允格,包天莉,等.黄土丘陵区不同类型生物结皮的土壤生态化学计量学特征[J].应用生态学报,2019,30(8):

- 2699–2706.
- [16] 马永强,石云,郝姗姗,等.宁东能源化工基地土地变化及其对生境质量的影响[J].兰州大学学报(自然科学版),2020,56(1):118–124.
- [17] 鲍士旦.土壤农化分析[M].北京:中国农业出版社,2000:56–135.
- [18] 王晓岚,卡丽毕努尔,杨文念.土壤碱解氮测定方法比较[J].北京师范大学学报(自然科学版),2010,46(1):76–78.
- [19] 范文波,李小娟.涂膜法测定黄土结皮容重[J].山西水土保持科技,2001(3):9–10.
- [20] 关松荫.土壤酶及其研究方法[M].北京:中国农业科技出版社,1986:101–122.
- [21] 杨航宇,刘艳梅,王廷璞.荒漠区生物土壤结皮对土壤酶活性的影响[J].土壤学报,2015,52(3):654–663.
- [22] Ren C, Zhao F, Shi Z, et al. Differential responses of soil microbial biomass and carbon-degrading enzyme activities to altered precipitation [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, 115: 1–10.
- [23] 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.
- [24] 马任甜,安韶山,黄懿梅.黄土高原不同林龄刺槐林碳、氮、磷化学计量特征[J].应用生态学报,2017,28(9):2787–2793.
- [25] Dümig A, Veste M, Hagedorn F, et al. Organic matter from biological soil crusts induces the initial formation of sandy temperate soils[J]. *Catena*, 2014, 122: 196–208.
- [26] Liu Y B, Zhao L N, Wang Z R, et al. Changes in functional gene structure and metabolic potential of the microbial community in biological soil crusts along a revegetation chronosequence in the Tengger Desert [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 126: 40–48.
- [27] 于贵瑞,李轩然,赵宁,等.生态化学计量学在陆地生态系统碳-氮-水耦合循环理论体系中作用初探[J].第四纪研究,2014,34(4):881–890.
- [28] Li X R, Zhang P, Su Y G, et al. Carbon fixation by biological soil crusts following revegetation of sand dunes in arid desert regions of China: a four-year field study [J]. *Catena*, 2012, 97: 119–126.
- [29] Miralles I, Domingo F, Garca-Campos E, et al. Biological and microbial activity in biological soil crusts from the Tabernas desert, a sub-arid zone in SE Spain [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 55(55): 113–121.
- [30] 高亮,高永,王静,等.土壤覆盖类型对科尔沁沙地南缘土壤有机碳储量的影响[J].中国沙漠,2016,36(5):1357–1364.
- [31] Hu R, Wang X P, Pan Y X, et al. The response mechanisms of soil N mineralization under biological soil crusts to temperature and moisture in temperate desert regions [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2014, 62(5): 66–73.
- [32] Gusewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. *New Phytologist*, 2004, 164 (2): 243–266.
- [33] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, et al. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: a synthesis of observational data [J]. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 139–151.
- [34] Cory C C, Daniel L. C: N: P stoichiometry in soil: is there a "Redfield ratio" for the microbial biomass? [J]. *Biogeochemistry*, 2007, 85(3): 235–252.
- [35] Zhang W, Gao D, Chen Z X, et al. Substrate quality and soil environmental conditions predict litter decomposition and drive soil nutrient dynamics following afforestation on the Loess Plateau of China [J]. *Geoderma*, 2018, 325: 152–161.
- [36] 陶冶,吴甘霖,刘耀斌,等.古尔班通古特沙漠典型灌木群落土壤化学计量特征及其影响因素[J].中国沙漠,2017,37(2): 305–314.
- [37] 丁凡,廉培勇,曾德慧.松嫩平原草甸三种植物叶片N、P化学计量特征及其与土壤N、P浓度的关系[J].生态学报,2011, 30(1): 77–81.
- [38] Ren C J, Chen J, Deng J, et al. Response of microbial diversity to C: N: P stoichiometry in fine root and microbial biomass following afforestation [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53 (4): 457–468.
- [39] 高海宁,张勇,秦嘉海,等.祁连山黑河上游不同退化草地有机碳和酶活性分布特征[J].草地学报,2014,22(2): 283–290.
- [40] 任书杰,于贵瑞,陶波,等.中国东部南北样带654种植物叶片氮和磷的化学计量学特征研究[J].环境科学,2007(12): 2665–2673.
- [41] Allison V J, Condron M, Peltzer D A, et al. Changes in enzyme activities and soil microbial community composition along carbon and nutrient gradients at the Franz Josef chronosequence, New Zealand [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(7): 1770–1781.
- [42] Kourtev P S, Ehrenfeld J G, Häggblom M. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil [J]. *Ecology*, 2002, 83(11): 3152–3166.
- [43] 叶协锋,杨超,李正,等.绿肥对植烟土壤酶活性及土壤肥力的影响[J].植物营养与肥料学报,2012,19(2): 445–454.
- [44] 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.
- [45] Cenini V L, Fornara D A, Mc Mullan G, et al. Linkages between extra-cellular enzyme activities and the carbon and nitrogen content of grassland soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 96: 198–206.
- [46] 安韶山.黄土丘陵区土壤肥力质量对植被恢复的响应及其演变[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2004.
- [47] 杨媛媛,黎建强,陈奇伯,等.滇中高原常绿阔叶林土壤生物学特性对土壤理化性质的影响[J].生态环境学报,2016,25 (3): 393–401.

Soil enzyme activity and carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics under different types of biocrusts and subsoil in Mu Us Sandland

Fan Jin^a, Li Shiyao^a, Yu Hailong^a, Huang Juying^b

(*a. Institute of Geographical Sciences and Planning / b. Institute of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China*)

Abstract: Biocrusts play an important role in soil nutrient accumulation and cycling. Soil enzyme activities could be used as significant biological indexes of extent of soil restoration and important biological indices in evaluating ecological restoration and health in desert region. In this study, by using the method of space-time interchange, biocrusts of different succession stages (algal crusts, mixed crusts, moss crusts, respectively) in Mu Us sandland, China, was investigated and chosen as study objects, biocrust and subsoil physicochemical properties and enzymatic activities were measured, and how biocrusts affect soil enzyme activities and stoichiometry characteristics were discussed. The results showed that the positive succession of biocrusts could increase the activities of urease, sucrase, alkaline phosphatase and catalase ($P < 0.05$). Of the three biocrusts types, soil enzymatic activities under the cover of moss crusts, were the highest ($P < 0.05$). There were remarkable differences in C, N, P contents and stoichiometric ratios among three types of biocrusts. The contents and stoichiometric ratios of C, N, P in the biocrustal layer were significantly higher than those of soils below biocrusts. Redundancy analysis result indicated that the effect of environmental factors on biocrust and subsoil enzymatic activity variation was ranked as follows: total nitrogen > available potassium > soil water content > total phosphorus > C/P > organic carbon > available nitrogen > pH > bulk density > available phosphorus, which meant total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), available potassium (AK) were the dominant factors that influenced the enzymatic activities. And soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), available nitrogen (AN), C/P, N/P ratios were positively correlated with enzymatic activities of alkaline phosphatase and catalase; available potassium, total phosphorus and available phosphorus were positively correlated with enzyme activities of urease and sucrase. But the activities of all the four kinds of enzymes were negatively correlated with pH value, bulk density and porosity. The progressive succession of biocrusts could enhance the improvements of physical and chemical and activities of enzymes of biocrustal layer and soils below biocrusts, but the improvements of biocrustal layers were significantly higher than that of soils below biocrusts.

Key words: biocrusts; enzymatic activity; stoichiometry characteristics; progressive succession; Mu Us Sandland