

DOI: 10.5846/stxb202011112919

窦韦强, 田乐乐, 肖波, 姚小萌, 李胜龙. 黄土高原藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化的响应. 生态学报, 2022, 42(5).

Dou W Q, Tian L L, Xiao B, Yao X M, Li S L. Responses of respiration rate of moss biocrusts to the manipulation of rainfall amount on the Chinese Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(5).

黄土高原藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化的响应

窦韦强¹, 田乐乐¹, 肖波^{2,*}, 姚小萌^{1,3}, 李胜龙¹

1 中国农业大学土地科学与技术学院农业农村部华北耕地保育重点实验室, 北京 100193

2 中国科学院水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

3 河北师范大学资源与环境科学学院环境演变与生态建设实验室, 石家庄 050024

摘要: 全球气候变化加剧背景下, 干旱和半干旱地区的降雨模式将进一步改变, 其造成的土壤水分波动是引起土壤呼吸动态变化的重要因素, 但生物结皮土壤呼吸响应降雨模式变化继而影响陆地生态系统碳源/汇功能的机制尚不明确。针对黄土高原风沙土发育的藓结皮, 以自然降雨量为对照, 分别进行幅度为 10%、30%、50% 的模拟增雨和减雨处理, 并利用便携式土壤碳通量分析仪 (LI-8100A) 测定了模拟增减雨后的藓结皮土壤呼吸速率, 对比分析了其对降雨量变化的响应及机制。结果表明: (1) 整个实验周期 (2018 和 2019) 增雨和减雨分别显著提高 (增幅分别为 17.9%—48.2% 和 27.1%—54.2%) 和降低了 (降幅分别为 1.8%—26.8% 和 5.2%—20.8%) 土壤含水量, 但对土壤温度的影响不显著; (2) 增雨抑制了藓结皮土壤呼吸速率 (降幅分别为 7.8%—31.7% 和 14.7%—39.4%), 且随梯度增大抑制作用越明显; 减雨则取决于减雨梯度, 减雨 10% 和 30% 会促进土壤呼吸速率 (增幅分别为 27.5%、9.6% 和 23.6%、9.7%) 而减雨 50% 具有抑制作用 (降幅分别为 15.6% 和 18.5%)。不同实验周期和不同降雨处理间藓结皮土壤呼吸速率大多差异显著; (3) 增雨和减雨下藓结皮土壤呼吸速率与土壤温度均成显著指数正相关关系, 同时, 低含水量时 (小于约 15%) 与土壤含水量均成显著线性正相关关系, 而高含水量 (大于约 15%) 时增雨下成显著线性负相关关系。综上, 黄土高原藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化具有明显响应, 降雨量整体波动减小时其可能成为一潜在碳源。因此, 未来黄土高原土壤碳源/汇功能研究中应考虑降雨模式改变对生物结皮土壤呼吸的影响。

关键词: 生物结皮; 风沙土; 降雨量变化; 土壤呼吸速率; 土壤含水量; 土壤温度

Responses of respiration rate of moss biocrusts to the manipulation of rainfall amount on the Chinese Loess Plateau

DOU Weiqiang¹, TIAN Lele¹, XIAO Bo^{2,*}, YAO Xiaomeng^{1,3}, LI Shenglong¹

1 College of Land Science and Technology, Key Laboratory of Arable Land Conservation in North China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, China Agricultural University, Beijing 100193, China

2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100, China

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

Abstract: Biocrusts are extensively developed in arid and semiarid climate regions, which cover a large part of land surface with the degraded sparse vegetation. Due to their mulch effects and biological metabolism, biocrusts exert an important influence on almost every ecological process, such as soil water and nutrient cycle, carbon and nitrogen sequestration, soil erosion, biodiversity, and vegetation restoration. Specifically, biocrusts greatly affect carbon exchange and cycling through

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (42077010); 中国科学院“西部之光”人才培养引进计划 (2019); 中央高校基本科研业务费专项资金 (2021TC038); 中国农业大学 2115 人才工程 (1191-00109011)

收稿日期: 2020-11-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiaobo@cau.edu.cn

their photosynthesis and respiration in dryland ecosystems. In arid and semiarid climate regions, the rainfall pattern is expected to be greatly changed due to the acceleration of global climate change, and the change of rainfall pattern will certainly cause the shift of soil water regimes, which fundamentally affect soil respiration. It is widely assumed that biocrust respiration would be affected by the change of soil water regimes, but these effects have not yet been fully investigated. In this study, the impacts of rainfall manipulation on respiration rate of biocrusts were determined through artificially increasing and decreasing ambient rainfall amount by 10%, 30%, and 50%, respectively. The plots with well-developed and moss-dominated biocrusts were established in the Loess Plateau of China, and the respiration rates of biocrusts were measured by a soil carbon flux analyzer (LI-8100A) after the manipulation of ambient rainfall. Our results showed that: (1) the increased rainfall raised soil water content by 17.9%—48.2% in 2018 and by 27.1%—54.2% in 2019. Correspondingly, the decreased rainfall reduced soil water content by 1.8%—26.8% in 2018 and 5.2%—20.8% in 2019. Moreover, the significant ($P < 0.05$) differences were observed in soil water content among the treatments with various rainfall amount and also between the two years. However, the change of rainfall amount had no significant effect on soil temperature. (2) The increased rainfall suppressed biocrust respiration rate by 7.8%—31.7% in 2018 and by 14.7%—39.4% in 2019, but the effects of decreased rainfall on biocrust respiration were dependent on the extent of rainfall reduction. More specifically, the treatments with 10% and 30% of decreased rainfall promoted respiration rate by 27.5% and 9.6% in 2018 and by 23.6% and 9.7% in 2019, respectively; while the treatments with 50% of decreased rainfall lower respiration rate by 15.6% in 2018 and 18.5% in 2019. In addition, all these increasing and decreasing effects on soil respiration were proved to be statistically significant. (3) Both biocrust respiration rate and temperature had a significantly positive correlation (exponential) with rainfall amount; however, the relationship between respiration rate and soil water content was dependent on soil moisture. A linear positive correlation ($P < 0.05$) was obtained between respiration rate and soil water content when soil moisture was $< 15\%$, and on the contrary a linear negative correlation ($P < 0.05$) was obtained when soil moisture was $> 15\%$. We conclude that the manipulation of rainfall amount has significant impacts on biocrust respiration through regulating their relationships with soil water content and temperature, and these influences should be fully considered in further studying and assessing soil carbon exchange with biocrusts in arid and semiarid climate regions.

Key Words: biocrusts; aeolian soil; manipulation of rainfall amount; soil respiration rate; soil water content; soil temperature

土壤呼吸是指土壤由于代谢作用释放 CO_2 的过程,是陆地生态系统碳循环的重要环节之一,约占整个生态系统呼吸的 60%—90%,每年释放的 CO_2 高达 68—100 $\text{Pg}^{[1-3]}$ 。因此,土壤呼吸的微小变化都会显著影响大气 CO_2 浓度和土壤碳的累积量,进而影响陆地生态系统的碳源/汇功能^[4]。干旱和半干旱地区作为陆地生态系统的重要组成部分,约占全球陆地总面积的 41%^[5]。由于该区域降水稀少,维管束植物生长受限,而由藻类、地衣、苔藓等隐花植物和土壤微生物等通过假根、菌丝体、胞外分泌物与土壤表层颗粒胶结形成的具有代谢活性的生物结皮广泛发育^[6-7],覆盖度最高可达 60%以上^[8]。

作为干旱和半干旱地区重要地表覆被,生物结皮可影响土壤水分循环、养分循环、碳氮固存、水土流失、生物多样性以及植被恢复等地表生态过程^[9-12],特别是对土壤呼吸的影响不容忽视。通常认为,生物结皮的光合自养成分(如蓝藻、地衣和苔藓)能促进自养呼吸增加生物结皮覆盖土壤 CO_2 的排放,其还会改变土壤温度、含水量、酶活性、微生物群落组成和结构等,间接影响土壤呼吸^[13-14];此外,生物结皮层的致密结构还会堵塞土壤孔隙,阻碍结皮下层土壤与大气 CO_2 的交换,进而影响土壤呼吸^[15-16]。可见,干旱和半干旱地区生物结皮对土壤呼吸具有显著影响。然而,与单位面积的维管束植物相比,尽管生物结皮土壤呼吸速率相对较低,但其覆盖了地球陆地表面的 12%^[17],相对较高的覆盖面积可能会显著增加其对干旱和半干旱地区土壤呼吸的总贡献。因此,评估陆地生态系统土壤碳动态平衡时,应该充分考虑干旱和半干旱地区生物结皮对土壤呼吸

的影响。

土壤水分是调控干旱和半干旱地区生物结皮土壤呼吸的首要限制因子^[18],而降雨是该区土壤水分补充的主要途径。降雨导致的土壤水分变化使土壤发生频繁的干湿交替过程,而这一过程将改变土壤团聚体、微生物活性和群落结构等,进而影响生物结皮土壤呼吸^[19]。研究表明^[20-21],当无降雨供给时,生物结皮表层受干燥胁迫,土壤微生物处于休眠状态,生物结皮土壤呼吸速率较低;当降雨发生时,土壤水分增加会迅速激活土壤微生物从而打破休眠状态,同时还会破坏团聚体结构,释放出大量呼吸底物,致使生物结皮土壤呼吸速率迅速升高;而当降雨过大时(如极端降雨),降雨造成土壤水分饱和或积水淹没生物结皮层,阻碍 O₂ 进入使土壤从好氧转变为厌氧环境,从而抑制微生物活动,降低生物结皮土壤呼吸速率^[22-24]。可见,生物结皮土壤呼吸速率对降雨量变化的响应异常敏感。而根据气候模型预测,未来干旱和半干旱地区降雨模式将发生变化,极端降雨和干旱延长事件的频率与幅度将不断升高^[25]。因此,明确未来降雨模式下生物结皮土壤呼吸的响应规律对干旱和半干旱地区土壤碳循环和碳通量研究具有重要意义。

迄今,有关干旱和半干旱地区降雨量改变对生物结皮土壤呼吸的影响已有部分报道,但基于该区土壤碳排放的重要性、土壤呼吸影响因素的复杂性以及时空变异性等^[26-27],生物结皮土壤呼吸对降雨量改变的响应仍需进一步深入探究。黄土高原作为我国典型的干旱和半干旱地区,自 20 世纪 90 年代起实施大面积退耕还林(草)工程,其后放牧减少,生物结皮大面积发育,部分地区覆盖度可达 60%—70%^[28-29]。基于此,本研究针对黄土高原风沙土发育的藓结皮,以自然降雨量为对照,分别进行增雨 10%、30%、50% 和减雨 10%、30%、50% 的处理,并利用便携式土壤碳通量分析仪测定增雨和减雨下的藓结皮土壤呼吸速率以及表层土壤温度和含水量,对比分析增雨和减雨下藓结皮土壤呼吸速率的响应规律及其与土壤温度和含水量的数量关系,以期对黄土高原地区未来降雨模式变化情景下土壤碳的动态响应提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原北部陕西省神木市六道沟流域(110°21′—110°23′E,38°46′—38°51′N),海拔 1094.0—1273.9 m,面积大约 6.9 km²,属中温带半干旱气候,雨热同季,年均气温 8.4℃,年均降雨量和蒸发量分别为 408.5 和 1337.0 mm,其中 6—9 月降雨量约占全年降雨量的 80.9%。该区域属黄土丘陵区向鄂尔多斯高原过渡的水蚀风蚀交错带,是黄土高原水土流失最为严重的地区^[30]。土壤质地为砂土和砂质壤土,多年退耕还林(草)过程中,植被恢复良好,柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom.)、油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、沙柳(*Salix cheilophila*)及苜蓿(*Medicago sativa* Linn.)等分布广泛,同时生物结皮大面积发育,且以藓结皮为主,受人为干扰较小。

1.2 降雨量处理实验设计

实验分别于 2018.8.19—9.23 和 2019.6.25—8.25 进行。根据野外实际调查结果,于 2018 年 7 月在研究区风沙土上选择地势较为平坦、远离植物灌丛、藓结皮发育良好的开阔样地,采用随机区组实验设计,共设定 21 个小区(2 m×2 m),每个小区间隔 3 m。为防止地表径流流入,小区四周被嵌入地下 20 cm 的铁皮形成隔离带包围,样地概况见表 1。设定的 21 个小区共包括 7 种降雨量处理:自然降雨量(对照)、减雨 10%、30%、50% 和增雨 10%、30%、50%,每种处理 3 个重复。

实验采用自制减雨架和人工喷洒的方式进行减雨和增雨处理。如图 1 所示,减雨架主要由夹角 60°和直径 5 cm 的瓦面状透明 PVC 板凹槽挡雨面、夹角 15°和直径 20 cm 的半圆状 PVC 管集雨槽、高 70 cm 和外上口径 56 cm 的集雨桶以及两侧高度分别为 1.0 m 和 1.5 m 的金属支架组成。根据减雨梯度,实验在减雨处理小区上方均匀朝上设置一定数量直径 5 cm 的瓦状透明 PVC 板凹槽挡雨面达到减雨效果(挡雨面与样方面积之比即为减雨梯度)。每次降雨前,将集雨桶的盖子固定并留出与集雨槽的连接口,其余封闭,以免雨水进入;每次降雨结束后,依据减雨梯度将收集在集雨桶中的雨水通过手提式喷雾器在样方 50 cm 高度来回均匀喷洒

到对应的增雨处理小区,形成增雨处理,喷洒速度以避免产生地表径流为准。实验中由多人配合对增雨处理样点同时喷水 and 测量,以避免时间先后差异对结果的影响。

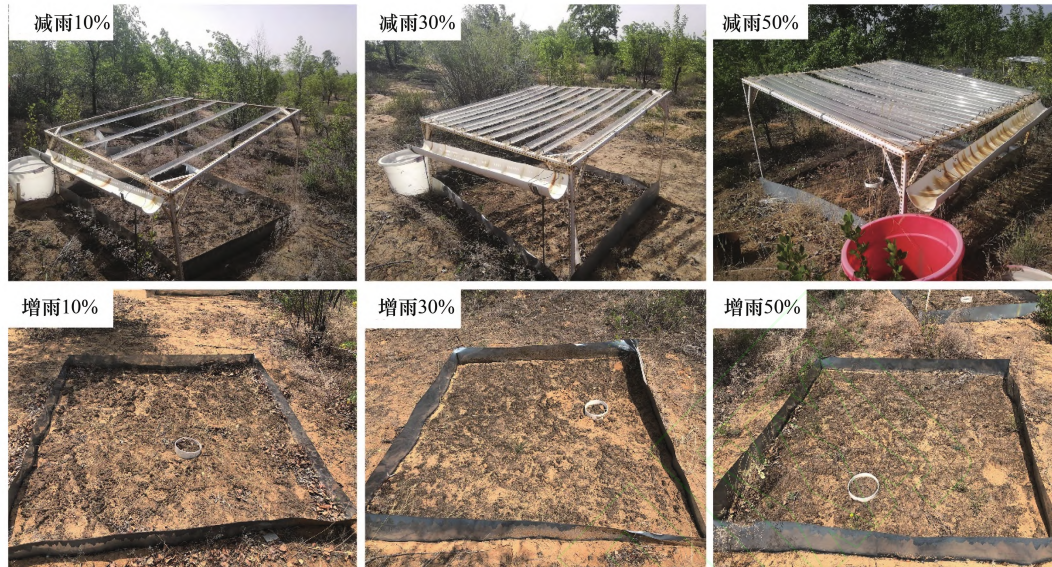


图 1 增雨和减雨处理实验小区

Fig.1 Experimental plots with increased and decreased rainfall

表 1 生物结皮样地概况

Table 1 Characteristics of the experimental area with biocrusts

测定指标 Measurements	样地特征 Characteristics of experimental area	测定指标 Measurements	样地特征 Characteristics of experimental area
结皮厚度 Thickness of biocrusts/mm	8.55±0.46	结皮有机质含量 Organic matter contents of biocrusts/(g/kg)	20.86±2.54
藓植株密度 Moss density/(株/cm ²)	18.7±2.9	黏粒含量 Clay content/%	0.90±0.08
藓生物量 Moss biomass/(g/cm ²)	0.070±0.020	粉粒含量 Silt content/%	24.71±3.31
结皮盖度 Coverage of biocrusts/%	86.6±3.6	砂粒含量 Sand content/%	74.39±3.36

1.3 测定指标及方法

1.3.1 降雨量

采用翻斗式自动雨量计(TE525M)测定。

1.3.2 土壤呼吸速率、表层土壤温度和含水量

土壤呼吸速率:在各处理样方中心随机安装 1 个直径为 20 cm、高度 12 cm 的土壤呼吸环,插入土壤中 9 cm,露出地面 3 cm。为减少土壤呼吸环安装对土壤结构的影响,安装完成后稳定一个月再进行测量。每种降雨处理结束后等待 5 min,使用便携式土壤碳通量分析仪(LI-8100A)对每个样点的土壤呼吸速率依次测定(测定时间 2 min)。测量完成后定期清理样方内植物和枯枝落叶,以保证不干扰后续测定。

表层土壤温度和含水量:测定土壤呼吸速率的同时,使用便携式土壤碳通量分析仪自带的土壤温湿度探头同步测定表层 5 cm 的土壤温度和含水量,每次测量时插入土壤,测量完成后取出。

1.3.3 藓结皮基本特性

各处理结皮厚度采用游标卡尺测定;藓植株密度利用镊子夹取单位面积内的苔藓植株计数测定;藓生物量采用烘干法测定;结皮盖度采用网格法测定。不同降雨量处理下藓结皮的基本特性见表 2。

表 2 不同降雨量处理下藓结皮的基本特性

Table 2 Characteristics of moss biocrusts under different rainfall amount

实验时间 Experimental time	处理 Treatments	结皮厚度 Thickness of biocrusts/mm	藓植株密度 Moss density/ (株/cm ²)	藓生物量 Moss biomass/ (g/cm ²)	结皮盖度 Coverage of biocrusts/%
2018	自然降雨量	8.41±1.11	21.8±4.0	0.060±0.020	82.4±2.4
	增雨 10%	8.98±0.42	18.2±16.5	0.060±0.020	84.6±4.2
	增雨 30%	8.27±1.38	20.7±10.9	0.080±0.030	86.4±3.6
	增雨 50%	8.43±1.89	23.9±4.6	0.080±0.020	88.9±2.6
	减雨 10%	8.14±0.25	26.6±5.7	0.070±0.020	89.9±2.9
	减雨 30%	8.26±1.31	22.7±0.9	0.070±0.020	88.2±3.6
	减雨 50%	8.14±0.16	21.3±8.2	0.050±0.020	85.4±4.7
2019	自然降雨量	8.54±2.07	22.5±3.6	0.070±0.040	82.0±2.7
	增雨 10%	8.29±2.43	19.4±6.4	0.080±0.020	80.5±2.5
	增雨 30%	8.63±4.53	16.1±8.4	0.090±0.020	83.4±1.2
	增雨 50%	9.16±1.52	12.9±4.3	0.090±0.020	88.5±3.5
	减雨 10%	9.78±2.40	26.9±10.4	0.100±0.020	91.8±5.4
	减雨 30%	8.94±1.45	25.1±1.4	0.080±0.010	90.9±3.7
	减雨 50%	8.24±2.95	17.9±11.5	0.060±0.020	85.4±4.5

1.4 数据处理与分析

采用 Excel 2016 对数据进行整理分析,使用 SPSS Statistics 22 进行 t 检验和单因素方差分析,利用 OriginPro 9.2 进行图表绘制和数据拟合。

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^[13],形式如下:

$$R_s = R_0 e^{bT}$$

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℃ 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(℃); b 表示温度反应系数。

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^[31-32],形式如下:

$$R_s = aW + b$$

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(%), a 、 b 均为常数。

2 结果与分析

2.1 不同处理的降雨量统计分析

如表 3 所示,整个实验周期共有 24 次自然降雨事件出现,其中 2018 年 10 次,7 种处理的总降雨量范围为 37.3—111.9 mm,平均降雨量范围为 3.7—11.2 mm,最大降雨量范围为 10.3—30.8 mm,最小降雨量范围为 0.7—2.0 mm,整体变化幅度较小;2019 年降雨 14 次,7 种处理的总降雨量范围为 68.2—204.5 mm,平均降雨量范围为 4.9—14.6 mm,最大降雨量范围为 24.0—72.0 mm,最小降雨量范围为 0.35—1.05 mm,整体变化幅度较大。总体来看,整个实验周期不同降雨处理以小降雨(<10 mm)事件为主,占总降雨次数的约 72%。

2.2 土壤温度和含水量对降雨量变化的响应

如图 2 所示,不同降雨量处理下土壤温度整体呈先升高后降低(2018)和“多峰”(2019)变化趋势;土壤含水量整体呈“多峰”(2018 和 2019)变化趋势。整个实验周期(2018 和 2019)不同降雨量处理下土壤温度表现为减雨 50%>减雨 30%>减雨 10%>自然降雨量>增雨 10%>增雨 30%>增雨 50%,与自然降雨量相比,虽然增雨(增雨 10%、30%、50%)和减雨(减雨 10%、30%、50%)分别会降低(降幅分别为 0.5%—2.8%和 0.4%—2.6%)和升高土壤温度(增幅分别为 2.8%—3.7%和 1.7%—2.6%),但单因素方差分析表明,增雨和减雨下土壤温度均无显著差异,说明降雨量变化对土壤温度的影响不显著。此外,整个实验周期不同处理下的土壤含

水量表现为增雨 50% > 增雨 30% > 增雨 10% > 自然降雨量 > 减雨 10% > 减雨 30% > 减雨 50%。与自然降雨量相比,增雨和减雨分别提高(增幅分别为 17.9%—48.2% 和 27.1%—54.2%) 和降低了(降幅分别为 1.8%—26.8% 和 5.2%—20.8%) 土壤含水量,且单因素方差分析表明增雨和减雨下土壤含水量差异显著,其中 2018 年增雨 50% 显著高于减雨 30%、50%,2019 年增雨 50%、30% 显著高于自然降雨量、减雨 10%、30% 和 50%。另外,2018 年的土壤含水量显著低于 2019 年。

表 3 不同处理的降雨量统计分析

Table 3 Statistical analysis of rainfall events of different treatments

实验时间 Experimental time	2018				2019			
降雨次数 No. of rainfall	10				14			
统计变量 Statistical variables	总降雨量 Total rainfall amount/mm	平均降雨量 Average rainfall amount/mm	最大降雨量 Maximum rainfall amount/mm	最小降雨量 Minimum rainfall amount/mm	总降雨量 Total rainfall amount/mm	平均降雨量 Average rainfall amount/mm	最大降雨量 Maximum rainfall amount/mm	最小降雨量 Minimum rainfall amount/mm
自然降雨量/mm Ambient rainfall amount	74.6	7.5	20.5	1.3	136.3	9.7	48.0	0.7
增雨 10%/mm Increased rainfall by 10%	82.1	8.2	22.6	1.4	149.9	10.7	52.8	0.8
增雨 30%/mm Increased rainfall by 30%	97.0	9.7	26.7	1.7	177.2	12.7	62.4	0.9
增雨 50%/mm Increased rainfall by 50%	111.9	11.2	30.8	2.0	204.5	14.6	72.0	1.1
减雨 10%/mm Decreased rainfall by 10%	67.1	6.7	18.5	1.2	122.7	8.8	43.2	0.6
减雨 30%/mm Decreased rainfall by 30%	52.2	5.2	14.4	0.9	95.4	6.8	33.6	0.5
减雨 50%/mm Decreased rainfall by 50%	37.3	3.7	10.3	0.7	68.2	4.9	24.0	0.4

2.3 藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化的响应

由图 3 可得,不同降雨量处理下藓结皮土壤呼吸速率整体呈“多峰”变化趋势。整个实验周期不同降雨量处理下土壤呼吸速率为减雨 10% > 减雨 30% > 自然降雨量 > 增雨 10% > 减雨 50% > 增雨 30% > 增雨 50%。与自然降雨量相比,增雨和减雨对土壤呼吸速率的影响存在明显差异,其中增雨会抑制土壤呼吸速率(降幅分别为 7.8%—31.7% 和 14.7%—39.4%),且随梯度增大抑制作用越明显;而减雨取决于减雨梯度,减雨 10% 和 30% 会促进土壤呼吸速率(增幅分别为 27.5%、9.6% 和 23.6%、9.7%),减雨 50% 会抑制土壤呼吸速率(降幅分别为 15.6% 和 18.5%)。单因素方差分析表明,增雨和减雨下土壤呼吸速率存在显著差异,其中 2018 年减雨 10% 的土壤呼吸速率显著高于增雨 30% 和 50%,2019 年减雨 10% 的土壤呼吸速率显著高于自然降雨量,增雨 30%、50% 和减雨 50% 显著低于自然降雨量。此外,除增雨 30%、50% 外,其余降雨量处理下 2018 年的土壤呼吸速率显著低于 2019 年。

2.4 降雨量变化下土壤温度与藓结皮土壤呼吸速率的关系

如图 4 所示,采用公式(1)的指数模型对 7 种降雨量处理下的土壤温度和藓结皮土壤呼吸速率拟合发现,7 种处理下藓结皮土壤呼吸速率均随土壤温度的升高呈指数增加,二者成显著指数正相关关系,增雨和减雨下的土壤温度可分别解释藓结皮土壤呼吸速率 92.6%—95.0% 和 85.7%—95.9% 的变化(表 4)。可见,增雨和减雨下土壤温度增加对藓结皮土壤呼吸速率具有正效应,且降雨量变化对土壤温度和藓结皮土壤呼吸速率的关系无影响。

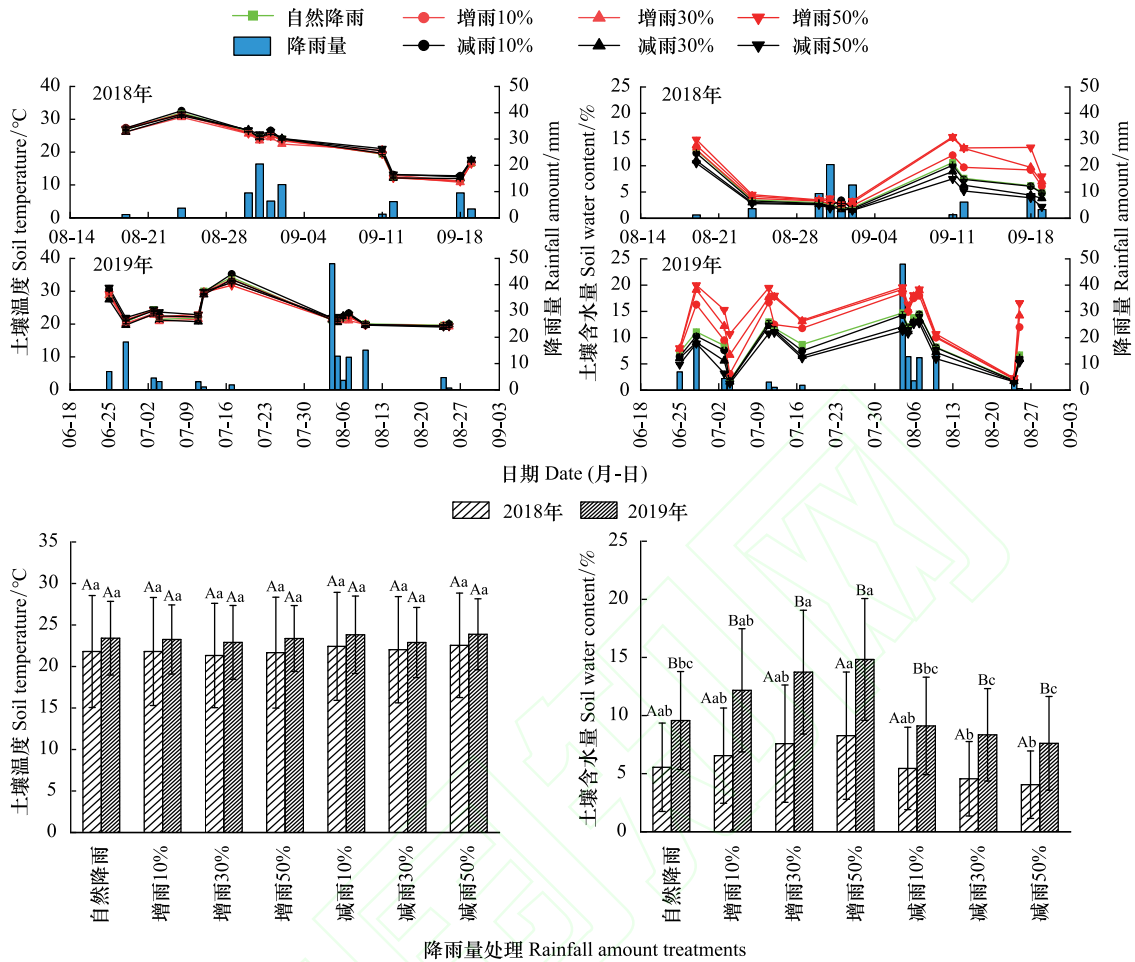


图 2 不同降雨量处理间的土壤温度和含水量差异

Fig.2 Differences in soil temperature and water content among different treatments

不同小写字母代表同一实验周期不同降雨处理间差异显著 ($P < 0.05$), 不同大写字母代表同一降雨处理不同实验周期期间差异显著 ($P < 0.05$)

表 4 不同降雨量处理下藓结皮土壤呼吸速率与土壤温度的拟合方程

Table 4 Fitting equations between soil respiration rate of moss biocrusts and soil temperature with different rainfall amounts

处理 Treatments	拟合方程 Fitting equation	R^2	n
自然降雨量 Ambient rainfall amount	$y = 0.600e^{0.056x}$	0.952	24
减雨 10% Decreased rainfall by 10%	$y = 0.872e^{0.049x}$	0.857	24
减雨 30% Decreased rainfall by 30%	$y = 0.517e^{0.066x}$	0.924	24
减雨 50% Decreased rainfall by 50%	$y = 0.210e^{0.089x}$	0.959	24
增雨 10% Increased rainfall by 10%	$y = 0.383e^{0.069x}$	0.926	24
增雨 30% Increased rainfall by 30%	$y = 0.243e^{0.080x}$	0.950	24
增雨 50% Increased rainfall by 50%	$y = 0.127e^{0.101x}$	0.943	24

2.5 降雨量变化下土壤含水量与藓结皮土壤呼吸速率的关系

由图 5 可得, 当土壤含水量小于约 15% 时, 7 种降雨量处理下土壤含水量与藓结皮土壤呼吸速率的关系表现出一致性, 均成显著线性正相关关系, 即藓结皮土壤呼吸速率随土壤含水量的增加而快速线性增加, 增雨和减雨下的土壤含水量可分别解释藓结皮土壤呼吸速率 88.9%—98.7% 和 86.2%—92.4% 的变化 (表 5); 当土壤含水量超过约 15% 时, 增雨下藓结皮土壤呼吸速率随土壤含水量的增加迅速降低, 二者成显著线性负相关关系, 土壤含水量可解释藓结皮土壤呼吸速率 73.1%—99.2% 的变化 (表 5)。当土壤含水量约等于 15% 时, 增

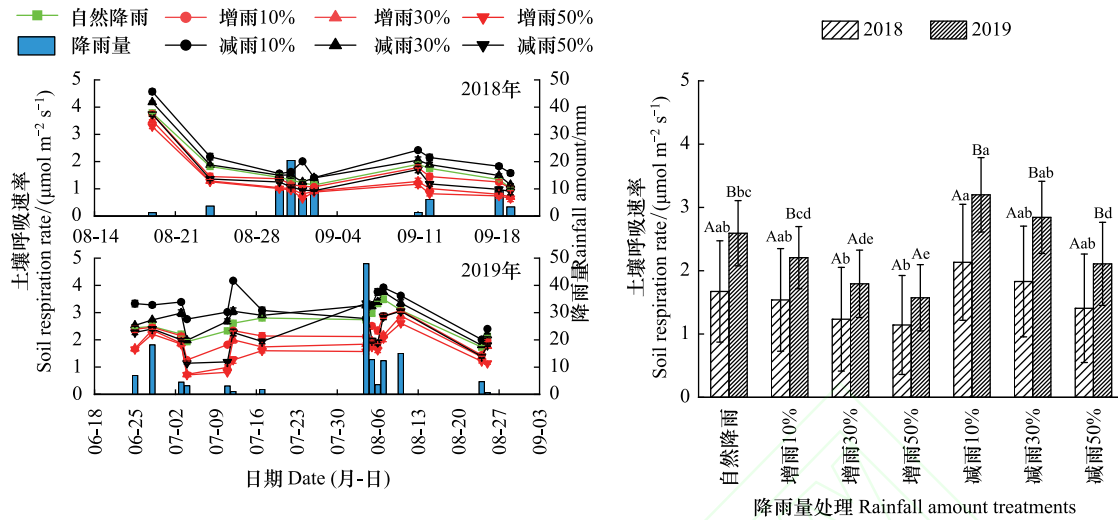


图3 藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化的响应

Fig.3 Response of respiration rate of moss biocrusts to manipulation of rainfall amount

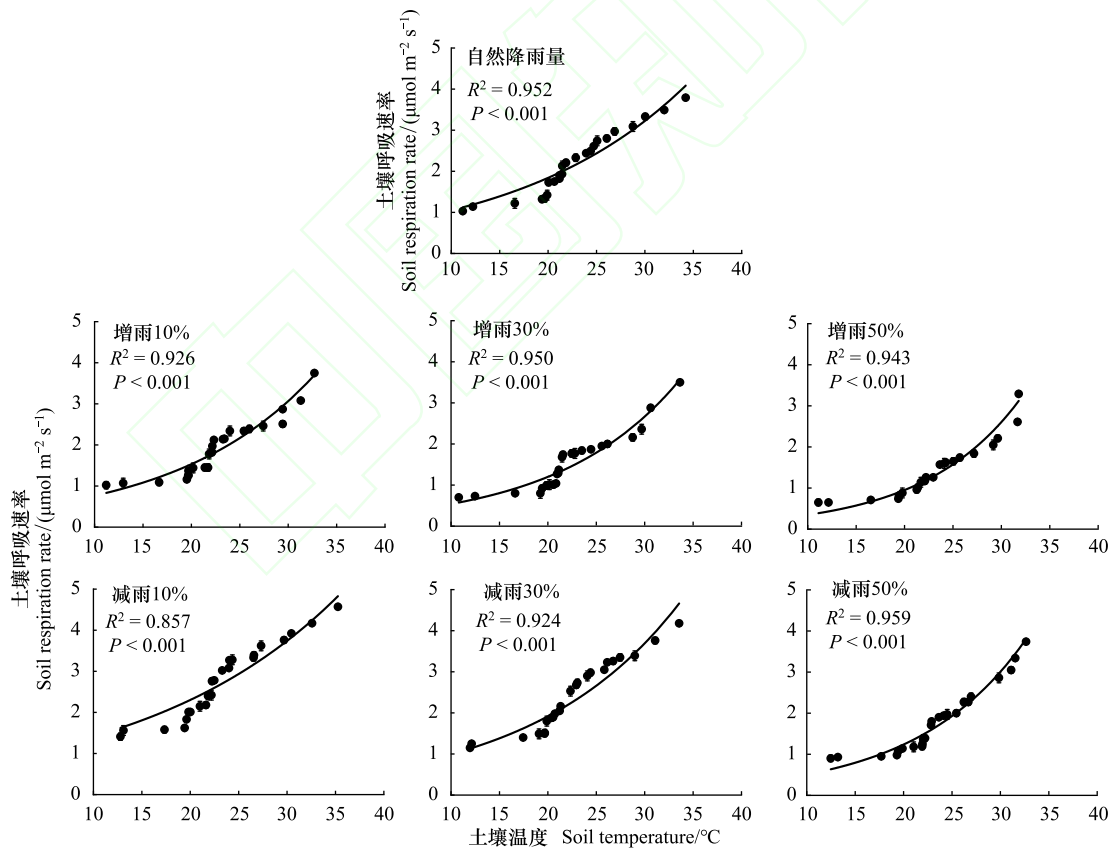


图4 不同降雨量处理下藓结皮土壤呼吸速率与土壤温度的关系

Fig.4 Relationships between soil respiration rate of moss biocrusts and soil temperature with different rainfall amounts

雨下藓结皮土壤呼吸速率达到峰值,分别为 3.55、3.26 和 2.89 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。可以看出,低含水量时增雨和减雨下土壤含水量增加对藓结皮土壤呼吸速率具有正效应,而高含水量时增雨下具有负效应,最适含水量阈值约为 15%。

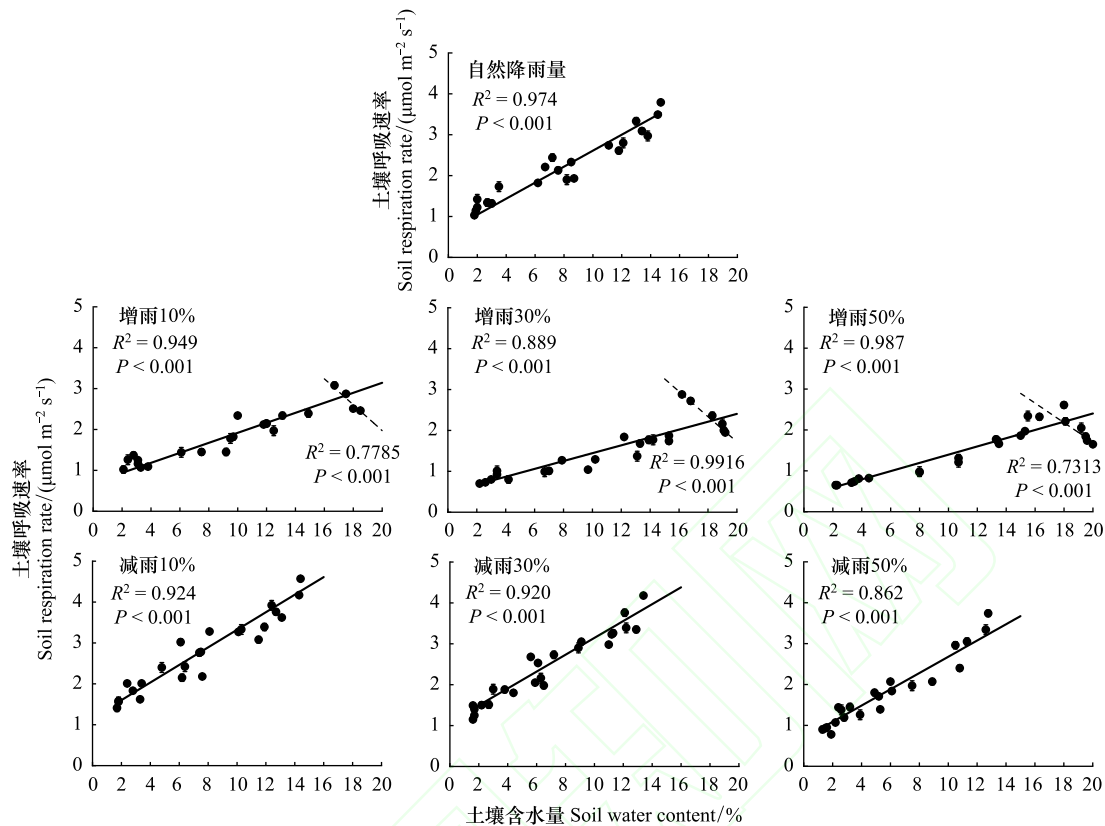


图 5 不同降雨量处理下藓结皮土壤呼吸速率与土壤含水量的关系

Fig.5 Relationships between soil respiration rate of moss biocrusts and soil water content with different rainfall amounts

表 5 不同降雨处理量下藓结皮土壤呼吸速率与土壤含水量的拟合方程

Table 5 Fitting equations between soil respiration rate of moss biocrusts and soil water content with different rainfall amounts

处理 Treatments	拟合方程 Fitting equation	R^2	n
自然降雨量 Ambient rainfall amount	$y = 0.196x + 0.653$	0.974	24
减雨 10% Decreased rainfall by 10%	$y = 0.215x + 1.172$	0.924	24
减雨 30% Decreased rainfall by 30%	$y = 0.206x + 1.083$	0.920	24
减雨 50% Decreased rainfall by 50%	$y = 0.199x + 0.689$	0.862	24
增雨 10% Increased rainfall by 10%	$y = 0.122x + 0.694$	0.949	24
	$y = -0.317x + 8.303$	0.779	
增雨 30% Increased rainfall by 30%	$y = 0.096x + 0.483$	0.889	24
	$y = -0.308x + 7.877$	0.992	
增雨 50% Increased rainfall by 50%	$y = 0.101x + 0.388$	0.987	24
	$y = -0.239x + 6.472$	0.731	

3 讨论

3.1 降雨量变化对藓结皮土壤呼吸速率的影响

土壤水分是限制干旱和半干旱地区生命活动的主要非生物因素,降雨不仅是土壤水分的主要来源,而且对地下生物化学过程具有重要的调控作用^[33]。降雨模式的变化会直接影响土壤水分有效性进而影响包括土壤呼吸在内的陆地生态系统碳循环。本研究结果表明,藓结皮土壤呼吸速率对降雨量变化具有明显响应,但其规律不同。与自然降雨量相比,增雨会抑制土壤呼吸速率,且随梯度增加抑制作用越明显,这可能与增雨前

的土壤水分状态和增雨导致的土壤水分含量显著增加有关。研究表明,土壤水分相对亏缺时对土壤呼吸速率具有促进作用而饱和时具有抑制作用^[34-35]。本研究增雨是在自然降雨的基础上进行,使得增雨前土壤水分含量相对较高,土壤处于湿润状态,而增雨又显著增加了土壤含水量(图2),造成的土壤水分饱和或积水可能会填充土壤孔隙并淹没生物结皮层,一方面使土壤CO₂不能轻易释放,限制O₂进入土壤使其处于还原状态,抑制微生物活动^[22];另一方面还会降低其有效光合面积,影响光合产物在根系的分配,从而降低土壤呼吸速率^[36]。如赵洋等^[37]研究表明,腾格里沙漠东南缘极端降雨(44.7 mm)后生物结皮土壤呼吸会受到明显抑制,其呼吸速率会下降40.0%—58.3%;肖波等^[38]研究发现,黄土高原藓结皮土壤呼吸速率在6—40 mm降雨量范围随降雨量增加而迅速降低;Davidson等^[39]也得到大的降雨事件后土壤呼吸速率会受到明显抑制。此外,增雨还可能与自然降雨形成连续降雨,吴林等^[40]研究认为初次降雨会消耗更多的土壤呼吸底物导致二次降雨的土壤呼吸速率下降。

减雨对藓结皮土壤呼吸速率的影响取决于减雨梯度,减雨10%和30%会促进土壤呼吸速率,而减雨50%会抑制土壤呼吸速率(图3)。本研究整个实验周期以小降雨事件(<10 mm)为主(约72%),减雨10%和30%处理下降雨量整体减小,但干旱半干旱区生物结皮的土壤微生物在长期干湿交替过程中已经形成了一种快速而强烈的响应机制,一旦降雨发生,土壤微生物会迅速打破休眠机制从而恢复活性,加速有机质等底物的分解和释放;此外,减雨前土壤处于相对干旱状态,因水分缺乏导致土壤微生物大量死亡,土壤团聚体中积累了丰富且易被分解的有机物,减雨导致的土壤湿化过程可以破坏团聚体结构,使以前被保护而不可利用的有机底物暴露,并加速其分解从而提高土壤呼吸速率^[19]。如管超等^[41]认为小于5 mm的降雨能刺激生物结皮中土壤微生物的新陈代谢活动,增加其生物量,从而提高土壤呼吸速率;肖波等^[38]研究表明黄土高原地区小于6 mm降雨范围内藓结皮土壤呼吸速率随降雨量增加呈直线上升;韩海燕^[42]在高寒沙区模拟1、2、5 mm降雨后发现藓结皮土壤呼吸速率较降雨前分别升高了11.0、6.2、4.1倍。但降雨量过低时可能不会诱发上述过程,如彭信浩等^[43]和周世兴等^[44]研究认为短期的极端减雨会明显抑制土壤呼吸。另外,本研究减雨10%和30%下的藓结皮基本特性(厚度、植株密度、生物量以及盖度)明显高于自然降雨量(表2),表明适当的减雨更利于生物结皮的发育,而Miralles等^[5]研究表明物种丰度的增加将进一步增加土壤碳的释放量。相关研究表明,未来黄土高原地区降雨量整体呈波动减少的趋势^[45],这使生物结皮可能成为一潜在碳源,未来降雨量变化下准确评估该地区土壤碳源/汇功能时应考虑生物结皮土壤呼吸的影响。

3.2 降雨量变化下土壤温度与藓结皮土壤呼吸速率的关系

研究证实,黄土高原地区藓结皮土壤呼吸速率日变化曲线与土壤温度日变化曲线具有高度一致性,说明土壤温度与土壤呼吸速率高度相关^[46]。一般而言,土壤温度与土壤呼吸速率成正相关关系,土壤呼吸速率随土壤温度的升高而快速增加,如Yao等^[13]研究得到藓结皮土壤呼吸速率随土壤温度的升高而显著增加,二者成显著指数正相关关系;Oberbauer等^[47]研究认为温度升高显著促进了干旱苔原生态系统的呼吸作用;Maestre等^[48]研究也表明半干旱区增温显著提高了生物结皮覆盖的土壤呼吸速率。而本研究也得到了类似结果,增雨和减雨下藓结皮土壤呼吸速率与土壤温度均成显著指数正相关关系(图4),即藓结皮土壤呼吸速率随土壤温度的升高呈指数型增加,这是因为温度升高能刺激土壤酶的活性从而加速有机质分解,促使土壤呼吸速率升高。然而,当土壤水分受限时,土壤温度升高反而会降低土壤呼吸速率,这是因为干旱和半干旱地区受水分制约明显,土壤水分几乎是所有生态过程的第一驱动力,增温会降低土壤水分的有效性进而抑制微生物活性,从而影响土壤呼吸速率。如管超等^[41]在腾格里沙漠东南缘的研究发现,随土壤温度升高藓结皮和藻—地衣结皮的土壤呼吸速率呈下降趋势;徐冰鑫等^[49]在沙坡头天然植被区的研究也得到了类似结论。另外,由于荒漠生态系统有机质贫乏,缺少根系呼吸等自养呼吸,增温还会通过降低异养呼吸来影响土壤呼吸速率^[50]。

3.3 降雨变化下土壤含水量与藓结皮土壤呼吸速率的关系

本研究结果表明,当土壤含水量低于约15%时,增雨和减雨下藓结皮土壤呼吸速率与土壤含水量均成显

著线性正相关(图 5),但二者斜率存在一定差异,即相同土壤含水量时增雨和减雨下的土壤呼吸速率不同,这可能与增雨和减雨下藓结皮的自身特性变化有关。如 Lange 等^[51]研究表明,即使在给定的湿度水平下生物结皮对土壤碳通量的影响也可能因物种的内在因素而异,如生物结皮结构、生物量、颜色以及热性质等,而本研究中不同降雨量处理下的藓结皮基本特性存在一定差异(表 2),因此,可能导致了土壤呼吸速率的差异。当土壤含水量超过 15%时,增雨下二者成显著线性负相关,表明增雨对藓结皮土壤呼吸速率的影响存在最适含水量阈值,约为 15%。由于干旱和半干旱地区降水稀少,蒸发强烈,土壤长期处于干旱状态,水分是限制土壤呼吸的主要因子,减雨会显著降低土壤含水量,同时增雨下的土壤含水量低于最适含水量阈值时土壤水分仍是影响土壤呼吸的关键因子,因此最适土壤含水量阈值范围内,增雨和减雨下藓结皮土壤呼吸速率均随土壤含水量增加线性增加。如董雄德等^[31]和 Huang 等^[52]研究得到土壤含水量与土壤呼吸成显著线性正相关关系;Xu 等^[53]和胡宜刚等^[54]研究表明随土壤含水量增加土壤呼吸速率呈快速线性增长。然而,超过最适含水量阈值范围时,增雨下土壤含水量与藓结皮土壤呼吸速率成显著线性负相关,此时土壤水分已不是限制土壤呼吸的主要因子,甚至还会通过堵塞土壤孔隙形成厌氧环境显著抑制土壤呼吸,如肖波等^[38]研究得到随土壤含水量增加藓结皮土壤呼吸在低含水量时具有正效应,但在高含水量时具有负效应。另外,还有研究认为土壤含水量与土壤呼吸速率并非线性相关关系,如李新鸽等^[55]和吴林等^[40]研究表明二者成二次函数关系;与此类似,张鹤等^[56]和辜晨等^[24]认为成对数函数关系。可见,土壤含水量与土壤呼吸速率并非简单的二元函数对应关系,而是受诸多生物和非生物因子的共同影响,仍需进一步深入探究。

4 结论

增雨和减雨显著影响了土壤含水量,但对土壤温度的影响不显著。与自然降雨量相比,增雨和减雨下藓结皮土壤呼吸速率大多差异显著,其中增雨抑制了藓结皮土壤呼吸速率,且随梯度增大抑制作用越明显;减雨则取决于减雨梯度,减雨 10%和 30%具有促进作用而减雨 50%具有抑制作用。增雨和减雨下藓结皮土壤呼吸速率与土壤温度均成显著指数正相关关系,同时,低含水量(小于约 15%)时与土壤含水量均成显著线性正相关关系,而高含水量(大于约 15%)时增雨下成显著线性负相关关系。总体而言,降雨量变化会显著影响该地区生物结皮土壤碳的排放过程,尤其是降雨量整体波动减小的趋势下其可能成为一潜在碳源。因此,未来黄土高原土壤碳源/汇功能研究中应考虑降雨量变化对生物结皮土壤呼吸的影响。

参考文献(References):

- [1] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 1992, 44(2): 81-99.
- [2] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 7-20.
- [3] Bond-Lamberty B, Thomson A. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 2010, 464(7288): 579-582.
- [4] Melillo J M, Stedler P A, Aber J D, Newkirk K, Lux H, Bowles F P, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2176.
- [5] Miralles I, de Guevara M L, 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.
- [6] Lan S B, Wu L, Zhang D L, Hu C X. Successional stages of biological soil crusts and their microstructure variability in Shapotou region (China). *Environmental Earth Sciences*, 2012, 65(1): 77-88.
- [7] Eldridge D J, Greene R S B. Microbiotic soil crusts—a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research*, 1994, 32(3): 389-415.
- [8] Su Y G, Wu L, Zhou Z B, Liu Y B, Zhang Y M. Carbon flux in deserts depends on soil cover type: A case study in the Gurbantungute Desert, North China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 332-340.
- [9] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. *地球科学进展*, 2009, 24(1): 11-24.
- [10] 李胜龙, 肖波, 孙福海. 黄土高原干旱半干旱区生物结皮覆盖土壤水汽吸附与凝结特征. *农业工程学报*, 2020, 36(15): 111-119.
- [11] Xiao B, Bowker M A. Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Science of*

- the Total Environment, 2020, 741: 140425.
- [12] Vinoth M, Sivasankari S, Ahamed A K K, Al-Arjani A B F, Abd Allah E F, Baskar K. Biological soil crust (BSC) is an effective biofertilizer on *Vigna mungo* (L.). Saudi Journal of Biological Sciences, 2020, 27(9): 2325-2332.
- [13] 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.
- [14] Nakano T, Nemoto M, Shinoda M. Environmental controls on photosynthetic production and ecosystem respiration in semi-arid grasslands of Mongolia. Agricultural and Forest Meteorology, 2008, 148(10): 1456-1466.
- [15] Chen L D, Gong J, Fu B J, Huang Z L, Huang Y L, Gui L D. Effect of land use conversion on soil organic carbon sequestration in the loess hilly area loess plateau of China. Ecological Research, 2007, 22(4): 641-648.
- [16] Wilske B, Burgheimer J, Karnieli A, Zaady E, Andreae M O, Yakir D, Kesselmeier J. The CO₂ exchange of biological soil crusts in a semiarid grass-shrubland at the northern transition zone of the Negev Desert, Israel. Biogeosciences, 2008, 5(5): 1411-1423.
- [17] Rodriguez-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(3): 185-189.
- [18] Xiao Y H, Liu S R, Zhang M Y, Chen B F, Xu Z H, Pan Y J, Shi X, Wu Z M, Luo T S. Biotic and abiotic properties most closely associated with subtropical forest soil respiration differ in wet and dry seasons: A 10-year in situ study. Agricultural and Forest Meteorology, 2020, 292-293: 108134.
- [19] 李新鸽, 韩广轩, 朱连奇, 陈超男. 降雨引起的干湿交替对土壤呼吸的影响: 进展与展望. 生态学报, 2019, 38(2): 567-575.
- [20] 李炳垠, 卜崇峰, 李宜坪, 李新凯. 毛乌素沙地生物结皮覆盖土壤碳通量日动态特征及其影响因素. 水土保持研究, 2018, 25(4): 174-180.
- [21] Zhu M X, De Boeck H J, Xu H, Chen Z S N, Lv J, Zhang Z Q. Seasonal variations in the response of soil respiration to rainfall events in a riparian poplar plantation. Science of the Total Environment, 2020, 747: 141222.
- [22] 赵河聚, 成龙, 贾晓红, 吴波, 李元寿, 岳艳鹏, 周虹, 赵雪彬. 高寒沙区生物土壤结皮覆盖土壤碳排放动态. 生态学报, 2020, 40(18): 6396-6404.
- [23] Yang Z L, Wei Y Y, Fu G Y, Song H Q, Li G Y, Xiao R. Asymmetric effect of increased and decreased precipitation in different periods on soil and heterotrophic respiration in a semiarid grassland. Agricultural and Forest Meteorology, 2020, 291: 108039.
- [24] 辜晨, 贾晓红, 吴波, 成龙, 杨占武, 杨德福, 赵雪彬. 高寒沙区生物土壤结皮覆盖土壤碳通量对模拟降水的响应. 生态学报, 2017, 37(13): 4423-4433.
- [25] IPCC. Summary for policymakers//Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom, New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2007.
- [26] 董云社, 齐玉春, 刘纪远, 耿元波, Domroes M, 杨小红, 刘立新. 不同降水强度4种草地群落土壤呼吸通量变化特征. 科学通报, 2005, 50(5): 473-480.
- [27] 刘殿君, 吴波, 李永华, 林光辉, 陈世莘, 朱雅娟, 卢琦, 姚斌. 极端干旱区增雨对泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)群落土壤呼吸的影响. 中国沙漠, 2013, 33(3): 788-796.
- [28] 赵允格, 许明祥, 王全九, 邵明安. 黄土丘陵区退耕地生物结皮对土壤理化性状的影响. 自然资源学报, 2006, 21(3): 441-448.
- [29] 肖波, 赵允格, 邵明安. 陕北水蚀风蚀交错区两种生物结皮对土壤理化性质的影响. 生态学报, 2007, 27(11): 4662-4670.
- [30] 傅子洹, 王云强, 安芷生. 黄土区小流域土壤容重和饱和导水率的时空动态特征. 农业工程学报, 2015, 31(13): 128-134.
- [31] 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水脉冲的响应. 东北林业大学学报, 2019, 47(12): 67-72.
- [32] 王亚军, 郁珊珊. 城市绿地生态系统雨季土壤呼吸对降雨变化的响应. 生态环境学报, 2018, 27(4): 625-633.
- [33] 韩丹, 李玉霖, 杨红玲, 宁志英, 张子谦. 模拟增温和改变降雨频率对干旱半干旱区土壤呼吸的影响. 中国沙漠, 2021, 41(2): 100-108.
- [34] Liu Y C, Liu S R, Wang J X, Zhu X L, Zhang Y D, Liu X J. Variation in soil respiration under the tree canopy in a temperate mixed forest, central China, under different soil water conditions. Ecological Research, 2014, 29(2): 133-142.
- [35] Rey A, Oyonarte C, Morán-López T, Raimundo J, Pegoraro E. Changes in soil moisture predict soil carbon losses upon rewetting in a perennial semiarid steppe in SE Spain. Geoderma, 2017, 287: 135-146.
- [36] Kidron G J, Li X R, Jia R L, Gao Y H, Zhang P. Assessment of carbon gains from biocrusts inhabiting a dunefield in the Negev Desert. Geoderma, 2015, 253-254: 102-110.
- [37] 赵洋, 齐欣林, 陈永乐, 张志山, 贾荣亮, 胡宜刚, 张鹏. 极端降雨事件对不同生物土壤结皮覆盖土壤碳排放的影响. 中国沙漠, 2013, 33(2): 543-548.

- [38] 肖波, 郭成久, 赵东阳, 胡克林, 贾玉华. 黄土和风沙土藓结皮土壤呼吸对模拟降雨的响应. 生态学报, 2017, 37(11): 3724-3732.
- [39] Davidson E A, Nepstad D C, Ishida F Y, Brando P M. Effects of an experimental drought and recovery on soil emissions of carbon dioxide, methane, nitrous oxide, and nitric oxide in a moist tropical forest. *Global Change Biology*, 2008, 14(11): 2582-2590.
- [40] 吴林, 苏延桂, 张元明. 模拟降水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.
- [41] 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.
- [42] 韩海燕. 高寒沙地生物结皮碳释放及其对土壤呼吸的影响[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2014.
- [43] 彭信浩, 徐小芳, 韩海荣, 程小琴, 蔡锰柯, 白英辰. 降雨减少对华北落叶松人工林土壤呼吸的影响. 生态环境学报, 2017, 26(8): 1310-1316.
- [44] 周世兴, 黄从德, 向元彬, 肖永翔, 唐剑东, 韩博涵. 华西雨屏区天然常绿阔叶林土壤呼吸对降雨减少的响应. 应用与环境生物学报, 2016, 22(3): 499-504.
- [45] 姚静. 黄土丘陵区草地土壤呼吸对模拟降雨变化的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [46] 赵东阳, 肖波, 郭成久, 贾玉华. 藓结皮对陕北黄土高原两种质地土壤呼吸的影响. 生态学杂志, 2016, 35(5): 1219-1225.
- [47] Oberbauer S F, Tweedie C E, Welker J M, Fahnestock J T, Henry G H R, Webber P J, Hollister R D, Walker M D, Kuchy A, Elmore E, Starr G. Tundra CO₂ fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, 2007, 77(2): 221-238.
- [48] Maestre F T, Escolar C, de Guevara M L, Quero J L, Lázaro R, Delgado-Baquerizo M, Ochoa V, Berdugo M, Gozalo B, Gallardo A. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 2013, 19(12): 3835-3847.
- [49] 徐冰鑫, 胡宜刚, 张志山, 陈永乐, 张鹏, 李刚. 模拟增温对荒漠生物土壤结皮-土壤系统 CO₂、CH₄ 和 N₂O 通量的影响. 植物生态学报, 2014, 38(8): 809-820.
- [50] 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.
- [51] Lange O L, Meyer A, Zellner H, Heber U. Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, 1994, 8(2): 253-264.
- [52] Huang G, Li Y, Su Y G. Effects of increasing precipitation on soil microbial community composition and soil respiration in a temperate desert, northwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 83: 52-56.
- [53] 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.
- [54] 胡宜刚, 冯玉兰, 张志山, 黄磊, 张鹏, 徐冰鑫. 沙坡头人工植被固沙区生物结皮-土壤系统温室气体通量特征. 应用生态学报, 2014, 25(1): 61-68.
- [55] 李新鸽, 韩广轩, 朱连奇, 孙宝玉, 姜铭, 宋维民, 路峰. 降雨量改变对黄河三角洲滨海湿地土壤呼吸的影响. 生态学报, 2019, 39(13): 4806-4820.
- [56] 张鹤, 陈吉, 熊沛枫, 贾昭, 王智, 徐炳成. 黄土丘陵区 3 种典型天然草地群落土壤呼吸对模拟降雨的响应. 环境科学学报, 2017, 37(8): 3139-3148.