

冬季低温及模拟升温对生物土壤结皮固氮活性的影响^{*}

张 鹏^{**} 李新荣 何明珠 李小军 高艳红

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所沙坡头沙漠试验研究站, 兰州 730000)

摘 要 以腾格里沙漠东南缘固沙植被区和相邻天然植被区发育的藻类和藓类结皮为研究对象, 采用不同规格的 OTCs 研究了冬季低温及短期模拟升温对其固氮活性的影响。结果表明: 不同规格的 OTCs 装置冬季全天气温升温幅度在 1 ℃ 左右, 不同深度土层升温幅度更加明显, 约为 3.2 ℃; 冬季试验期, 湿润条件下藻类和藓类结皮均具有固氮活性, 平均固氮活性分别为 1.2×10^4 和 0.4×10^4 nmol C₂H₄ · m⁻² · h⁻¹, 藻类结皮的固氮活性显著高于藓类结皮 ($P < 0.01$); 试验期藻类和藓类结皮的固氮活性均与培养期气温显著正相关 ($P < 0.001$), 与试验前 3 d 降水量也呈显著正相关 ($P < 0.001$)。低温湿润冷冻环境下, 结皮生物体胞内冰晶形成而导致的固氮酶体系受损可能是造成冬季结皮固氮活性降低的主要原因, 冬季升温能促进结皮固氮活性的提高。本研究表明, 在未来全球变暖和降水格局变化背景下, 冬季升温能促进生物土壤结皮对区域生态系统的氮贡献。

关键词 低温; 模拟升温; 生物土壤结皮; 固氮活性; 固氮

中图分类号 Q945.13 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2012)7-1653-06

Effects of wintertime low temperature and simulated warming on nitrogen-fixing activity of soil biocrusts. ZHANG Peng^{**}, LI Xin-rong, HE Ming-zhu, LI Xiao-jun, GAO Yan-hong (Shapotou Desert Research and Experiment Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(7): 1653–1658.

Abstract: Taking the soil algal and moss crusts in natural and re-vegetated areas at the southeast edge of Tengger Desert as test objects and by using different types of OTC, this paper studied the nitrogen-fixing activities of the crusts under effects of wintertime low temperature and simulated warming. In the OTCs, the increment of wintertime daily air temperature was about 1 ℃, and that of the soil temperature at different depths was about 3.2 ℃. During the experimental period, the average nitrogen-fixing activity of algae crust was 1.2×10^4 nmol C₂H₄ · m⁻² · h⁻¹, which was significantly higher than that of moss crust (0.4×10^4 nmol C₂H₄ · m⁻² · h). The nitrogen-fixing activities of algal and moss crusts were significantly positively correlated with the air temperature in whole experimental period, and with the precipitation amount three days before the experiment. Under the low temperature, wet, and freezing conditions in wintertime, the damaged nitrogen-fixing enzyme system because of the intracellular ice formation of crust organisms could be the main reason for the decline of the crust's nitrogen-fixing activities, while warming could promote the crust's nitrogen-fixing activities. Our study suggested that under the background of future global warming and precipitation pattern change, the increase of air temperature in winter-time could promote the nitrogen contribution of soil biocrusts to arid area ecosystems.

Key words: low temperature; simulated warming; soil biocrust; nitrogen-fixing activity; nitrogen fixation.

^{*} 国家杰出青年科学基金项目(40825001)、博士后科学基金项目(20100470890)和干旱气象科学研究基金项目(IAM201110)资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: zhangp1419@163.com

收稿日期: 2011-12-16 接受日期: 2012-04-12

全球变化与陆地生态系统的相互作用一直是生态学研究的重点问题(Zaehle & Dalmonech, 2011)。气候变暖是全球变化的主要表现之一,IPCC 预测到21 世纪末,全球地表将平均增温 1.1 ~ 6.4 °C,北半球高纬度地区升温幅度更大,同时冬季被认为是增温幅度最大的一个季节(IPCC, 2007)。由于温度控制着陆地生态系统中几乎所有的生物化学过程(如土壤碳氮循环、凋落物分解、养分矿化等)。因此,全球变暖导致的土壤温度升高可能会对陆地生态系统土壤的生态过程产生深刻而复杂的影响。然而,作为生态系统中一个非常敏感的类群,生物土壤结皮及其与之紧密联系在一起的土壤微生物如何应对这些变化所带来的影响,是生态学领域广泛关注的和最为重要的问题之一(Panikov, 1998; 房世波等, 2008)。干旱半干旱区占地球陆地表面的 35% 以上(Housman *et al.*, 2006),氮素可利用性是除水分之外影响干旱区生态系统生物活性和生产力的关键控制因子(Whitford, 2002)。生物土壤结皮(biocrusts)是全球干旱半干旱地区陆地表面的重要组成部分(Belnap, 2002; Belnap & Lange, 2003),同时也是该系统重要的碳源和氮源(Belnap & Lange, 2003; 张鹏等, 2011a),在促进维管束植物定居生长、稳定土壤表面、影响水分再分配等方面具有重要作用(李新荣等, 2009a, 2009b)。研究证实在湿润和光照条件下,温度是控制生物土壤结皮固氮活性的关键因子(Belnap & Lange, 2003; 张鹏等, 2011a)。但有关极端低温及模拟升温对生物土壤结皮固氮活性的影响目前尚不明确,尤其缺乏来自野外的实验数据。本文以腾格里沙漠东南缘沙坡头地区人工固沙植被区和相邻天然植被区广泛发育的两类生物土壤结皮为研究对象,利用开顶式生长室(OTC),采用乙炔还原法(ARA)研究了冬季低温及短期模拟升温对生物土壤结皮固氮活性的影响,分析并阐述了其影响机理,本研究可为深入认识和准确评价全球变化背景下生物土壤结皮对区域生态系统的氮贡献提供理论依据和基础数据。

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院沙坡头沙漠试验研究站包兰铁路以北人工固沙植被区和相邻天然植被区(37°32'N—37°26'N, 105°02'E—104°30'E),该区海拔 1300 ~ 1350 m,年均温 10 °C,1 月平均气温

-6.9 °C,7 月 24.3 °C;年均降水量 186 mm,80% 的降水集中在 5—9 月;年均潜在蒸发量约 2900 mm,平均风速 2.6 m · s⁻¹(Li *et al.*, 2010)。土壤基质为松散贫瘠的流沙,主要土壤类型为灰钙土和风沙土,土壤稳定含水量介于 2% ~ 3%。人工植被区的主要固沙灌木、半灌木为柠条(*Caragana korshinskii*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)和油蒿(*Artemisia ordosica*),草本植物主要有小画眉草(*Eragrostis poaeoides*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)等。天然植被区灌木、半灌木有柠条(*C. korshinskii*)、红砂(*Reaumuria soongorica*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)、油蒿(*A. ordosica*)等,优势草本植物有茵陈蒿(*A. capillaris*)、冷蒿(*A. frigida*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、寸苔草(*Carex duriuscula*)等(冯丽等, 2011)。

研究区人工固沙植被建立后经过 40 多年(1964 年建植)的发展,藻类结皮主要由蓝藻门、绿藻门、硅藻门和裸藻门组成。藻类共有 22 种,盖度达 30%,苔藓只有 3 种,但其盖度却高达 75%(Li *et al.*, 2003)。相邻天然植被区在小尺度上(如沙堆)蓝、绿藻共有 20 种,地衣和苔藓有 10 种,其中具有固氮能力的坚韧胶衣(*Collema tenax*)为常见种。在中小尺度上(如固定沙丘),丘顶和背风坡,种的丰富度最高有 22 种,包括蓝、绿藻、地衣等;迎风坡有 16 种,主要有蓝藻和苔藓;丘底处最少,约有 3 ~ 4 种,均为苔藓(Li *et al.*, 2010)。

1.2 样品采集与布置

2010 年 10 月中旬采用样线法在沙坡头人工固沙植被区(1964 年建植)和相邻红卫天然植被区选择生物土壤结皮发育良好的区域采集典型生物土壤结皮样品(藻类结皮和藓类结皮),为避免地貌和灌木及草本植物对样品的影响,采样时选择各种类型结皮均有发育的迎风坡和垅间低地,距离灌丛 2 m 外的区域采集结皮样品。为保证样品的完整性,采样前先湿润地表,之后用 PVC 管(直径 10 cm,高 10 cm)采集原状结皮土壤样品。将野外采集的原状样带回沙坡头沙漠试验研究站气候观测场摆放在不同规格的 OTCs(大 OTC:边长 1.3 m、高 2 m 等边八边体;小 OTC:边长 1 m、高 1.5 m 等边四边体)内中心位置及 OTC 外自然环境下(对照),2 种结皮类型(藻类结皮和藓类结皮),3 个温度处理(大、小 OTCs 和对照),各 3 个重复。

1.3 生物土壤结皮固氮活性的测定

2010 年 12 月 25 日,2011 年 1 月 16 日,2 月 27 日有降雪(降水量分别为 1.0、1.2 和 0.4 mm),等样品表面积雪融化后,将有机玻璃罩(直径 12 cm,高 15 cm,下端开口,上端密封,中间留一圆孔用橡皮塞密封)罩在样品上,下端插入沙子中,创造一个密闭环境。之后向培养器中注入乙炔气体,使容器乙炔体积百分比(V/V)为 10%。在自然状态下培养 4 h,同时每隔 1 h 记录大小 OTCs 内及室外的空气、地表、地下 5 和 10 cm 温度。培养结束后用注射器收集培养器顶部气体 5 mL。收气结束后即刻去除收气罩。将收集的气体带回实验室后即刻用气相色谱仪(Agilent GC6820,USA)测定乙烯生成量。结皮固氮活性结果以乙烯生成速率($\text{nmol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)表示。

1.4 统计分析

采用单因素方差(one-way ANOVA)分析不同植被区、不同类型及不同温度处理下结皮固氮活性的差异,用线性相关(Pearson)分析结皮固氮活性与温度、降水的相关性。所有统计分析在 SPSS 11.5 for Windows (SPSS,Chicago,IL,USA)下完成。

2 结果与分析

2.1 不同规格 OTCs 冬季模拟升温效果

试验期(2010.12—2011.2)不同处理下全天平均气温在-12.6~-0.7℃变化,平均为-4.7℃;大、小 OTCs 和 CK 处理下的全天平均气温分别为-4.4、

-4.6 和-5.2℃,大、小 OTCs 分别比 CK 升温 0.8 和 0.6℃(图 1)。白天(9:00—19:00)平均气温在-6.6~4.0℃变化,平均为 0.4℃,大、小 OTCs 和 CK 下的白天平均气温分别为 0.4、1.1 和 0.1℃,大、小 OTCs 分别比 CK 升温 0.3℃和 1.0℃。夜间(21:00—7:00)平均气温在-19.7~-4.4℃变化,平均为-9.8℃,大、小 OTCs 和 CK 下的夜间平均气温分别为-9.1、-9.9 和-9.8℃,大、小 OTCs 分别比 CK 升温 0.8 和 0.1℃。大 OTC 白天升温幅度小于夜间,小 OTC 则正好相反。整个试验期大、小 OTCs 处理下地表、地下 5 和 10 cm 温度分别比 CK 升高了 3.1、3.4、4.0、3.2 和 3.0、2.5℃(图 2)。

2.2 冬季模拟升温对生物土壤结皮固氮活性的影响

整个试验期,培养期(11:00—15:00)平均气温在-1.6~5.3℃变化,大、小 OTCs 分别比 CK 平均升温 1.0 和 1.9℃(图 3)。试验期藻类和藓类结皮的平均固氮活性分别为 1.2×10^4 和 $0.4 \times 10^4 \text{ nmol C}_2\text{H}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,藻类结皮的固氮活性显著高于藓类结皮($P<0.01$)。自然植被区藻类和藓类结皮平均固氮活性均略高于人工植被区,但差异不显著($P>0.05$)。模拟升温对藻类结皮固氮活性的影响不显著,但升温处理下其固氮活性均有所提高,大、小 OTCs 处理下藻类结皮的平均固氮活性是 CK 的 1.1 和 1.3 倍。大、小 OTCs 处理下藓类结皮的固氮活性显著高于 CK($P<0.05$),是 CK 的 1.4 和 1.5 倍(图 3)。

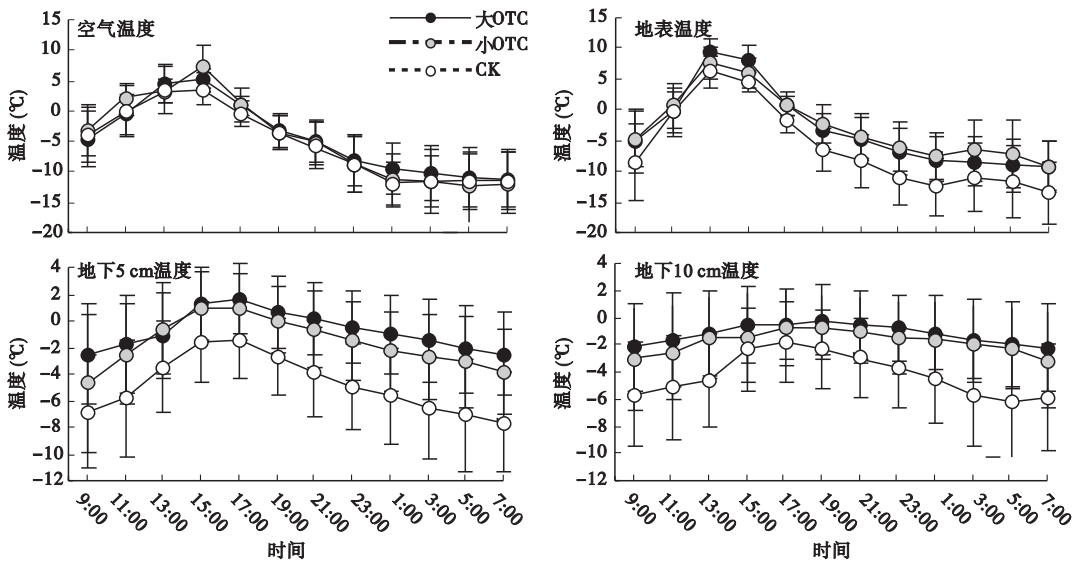


图 1 不同规格 OTCs 及对照下冬季空气温度与土壤温度的全天变化
Fig. 1 Variation of air temperature and soil temperature of different depths of different OTCs and CK in winter
数据为平均值±标准误。

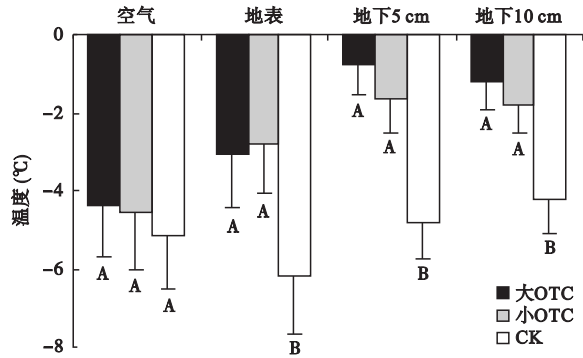


图 2 试验期 OTCs 内外空气温度与不同深度土壤温度的变化

Fig. 2 Variation of air temperature, soil surface temperature and soil temperature at 5 and 10 cm depth of different OTCs and CK in winter

不同大写字母表示空气、地表、地下 5 cm 和 10 cm 温度在不同处理下差异显著, $P < 0.05$ 。数据为平均值 \pm 标准误。

2.3 生物土壤结皮固氮活性与温度和降水的关系

对试验期实验前 3 d 的降水量及培养期气温与结皮固氮活性的相关分析发现,藻类和藓类结皮固氮活性均与培养期气温显著正相关($r_{\text{藻类结皮}} = 0.92$,

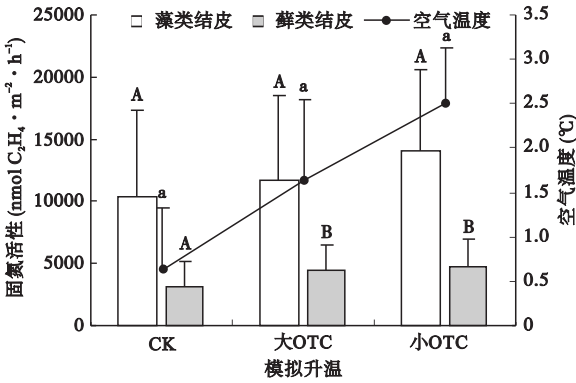


图 3 模拟升温对生物土壤结皮固氮活性的影响及培养期气温的变化

Fig. 3 Effects of simulated warming on nitrogen-fixing activity of biocrusts and air temperature changes during incubation in winter

不同大写字母表示不同处理下藻类和藓类结皮固氮活性差异显著,不同小写字母表示不同处理下空气温度差异显著, $P < 0.05$ 。固氮活性为平均值 \pm 标准差,气温为平均值 \pm 标准误。

$P < 0.001$; $r_{\text{藓类结皮}} = 0.84$, $P < 0.001$) (图 4A); 与试验前 3 天降水量也均呈显著正相关关系($r_{\text{藻类结皮}} = 0.69$, $P < 0.001$; $r_{\text{藓类结皮}} = 0.67$, $P < 0.001$) (图 4B)。

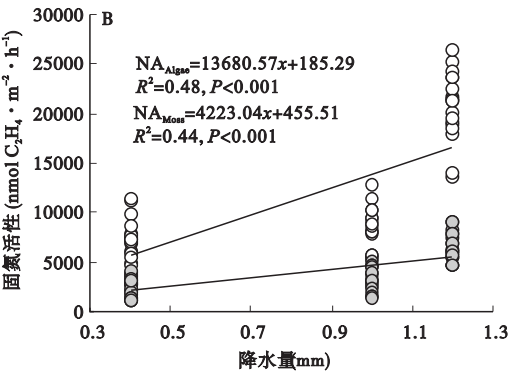
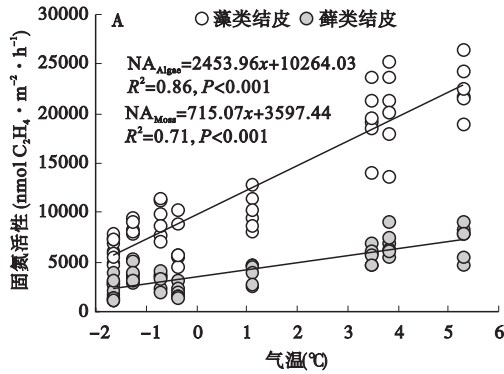


图 4 生物土壤结皮固氮活性与温度 (A) 和降水量 (B) 的关系

Fig. 4 Relationship between air temperature (A), precipitation (B) and nitrogenase activity of biocrusts

3 讨论

来自全球范围内生物土壤结皮固氮的研究结果显示,结皮的固氮活性与结皮发育的生物气候区及结皮种类组成关系密切 (Belnap & Lange, 2003)。试验期冬季低温湿润环境下两类结皮均具有固氮活性,藻类结皮的固氮活性显著高于藓类结皮 (图 3),两类结皮间这种固氮差异主要归因于结皮组成生物体即隐花植物的差异。天然植被区的藻类和藓类结皮的固氮活性均略高于人工植被区,但差异不显著,

说明人工固沙植被建立后经过近半个世纪的演替,生物土壤结皮的种类组成和固氮能力都已接近天然植被区。由于生物土壤结皮只有在湿润的条件下才具有生理活性,而固氮作用所需的 ATP 和能量仅能由光合作用合成 (Honegger, 1998),因此,水分是影响生物土壤结皮固氮的先决条件 (Nash, 1996; Hungate *et al.*, 2003; 张鹏等, 2011b)。试验期两类生物土壤结皮固氮活性与降水量 (0.4 ~ 1.2 mm) 均呈显著的线性正相关关系 (图 4B),但这一结果并非适用于所有水分条件。研究证实,持续的高水分含量能

导致结皮生物体内非结晶葡萄糖大量排出,该过程会消耗用以氮固定的能量贮存(Kershaw,1985),因此长时间的高土壤水分含量一般会降低生物结皮的固氮能力。例如,本研究在野外进行的为期5个月的模拟降水实验证实藻类和藓类结皮固氮活性在模拟3 mm降水时即可达到最大值,超过3 mm的降水(5/10 mm)时其固氮活性并无显著增加(张鹏等,2011a)。

在湿润和光照条件下,结皮固氮活性主要受制于温度。大多数蓝藻和蓝藻地衣在 $-5 \sim 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 均具有固氮活性,其固氮的理想温度在 $20 \sim 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Belnap,2002;Belnap & Lange,2003)。低温对生物土壤结皮固氮酶活性影响的研究报道差异较大(Belnap & Lange,2003)。在野外对独生和与地衣共生的念珠藻属(*Nostoc*)固氮酶活性测定的最低温度分别是 -7.6 和 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Davey & Marchant,1983)。而在 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,真枝藻属(*Stigonema*)和伪枝藻属(*Scytonema*)结皮固氮酶无活性(Isichei,1980)。试验期冬季全天平均气温在 $-12.6 \sim -0.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ 变化,平均为 $-4.7\text{ }^{\circ}\text{C}$,低于 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。培养期温度在 $-1.6 \sim 5.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 变化,藻类和藓类结皮均具有固氮活性且都与气温显著正相关(图4A),OTCs模拟升温对两类结皮的固氮活性均具有促进作用,对藓类结皮固氮活性的影响尤为显著(图3)。低温环境下结皮生物体细胞内冰晶的形成可导致细胞脱水,进而引起细胞膜通透性增高,碳的淋溶量增多,光合速率降低(Nash,1996)。同时,固氮酶体系在胞内冰晶作用下也会受损(DuBois & Kapustka,1983;Scherer *et al.*,1984)。由于生物土壤结皮的固氮能力高度依赖于光合产物、ATP水平和能量储备(Belnap,2002;Belnap & Lange,2003),因此,湿润冰冻条件下结皮胞内冰晶形成过程中的固氮酶体系受损和能量水平下降均可导致其固氮活性的下降(Hartley,2002)。低温致使结皮生物体胞内冰晶的形成,这导致融解后结皮光合产物和能量首先用于固氮酶体系的修复或重建,进而造成复水后从表现固氮活性和到达最大固氮速率所需时间的延长(刘华杰等,2010)。研究表明,在 25 和 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的环境中,冷冻3 d的念珠藻固氮酶活性即可恢复到冷冻前的水平,且恢复速度比其他任何温度都快;而冷处理前对样品进行光处理,能减轻对蛋白质合成的抑制作用,可以缩短恢复时间(Scherer *et al.*,1984)。这说明,冷冻处理后结皮有机体需要重新构建固氮酶体系,之后才能启动固氮作用。

在有冬季覆雪的寒区和干旱区生境中,几乎没有蓝藻和蓝藻地衣固氮酶活性的报道(Belnap & Lange,2003),但菌体在经历 $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温后,其固氮酶功能并未完全丧失(Crittenden & Kershaw,1979;Kershaw,1985)。实验室研究表明,采集于积雪覆盖下的结皮在光照和升温条件下其固氮酶活性亦可恢复,而当供试样品保持在黑暗和温暖环境中,其活性却不能恢复(Kershaw & MacFarlane,1980)。这说明,在积雪覆盖下,低温低光照导致了低能量或冗余贮存,结皮固氮酶活性降低,但并不会完全丧失(Kershaw,1985)。由于生物土壤结皮仅在湿润条件下才具有生理活性,所以试验中我们选择降雪发生积雪融化后再进行培养测试,所有供试样品都表现出固氮活性,且与温度显著正相关(图4A)。而且不同OTCs模拟升温处理下,藻类和藓类结皮的固氮活性均高于对照,说明积雪融化后温度的上升和光照的恢复促进了结皮固氮酶活性的恢复和提高。整个试验期,虽然空气温度在不同规格OTCs处理下升温幅度不大,但不同深度的土壤温度(1、5、10 cm)却显著高于对照(平均升温约 $3.2\text{ }^{\circ}\text{C}$)(图2)。试验中我们也观察到,降雪发生后OTCs处理下的样品表面积雪融化速度总是快于对照,这使得OTCs内的结皮样品相对于对照能接收更多的光照和太阳辐射,进而促进了固氮酶活性的提高。

4 结 论

腾格里沙漠东南缘广泛分布的藻类和藓类结皮在冬季降雪发生后湿润条件下均具有固氮能力,藻类结皮的固氮活性显著高于藓类结皮。不同规格OTCs装置冬季模拟升温效果显著,试验期两类结皮固氮活性与培养期气温和试验前3天降水量均呈显著正相关。在冬季湿润条件下,升温能促进结皮固氮活性的提高。冬季低温冷冻环境下结皮生物体胞内冰晶形成而导致的固氮酶体系受损可能是造成结皮固氮活性较低的主要原因。以上结果说明,在未来全球变暖和降水格局变化背景下,冬季变暖能促进生物土壤结皮对区域生态系统的氮贡献。

参考文献

- 房世波,冯 凌,刘华杰,等. 2008. 生物土壤结皮对全球气候变化的响应. 生态学报, 28(7): 3312-3321.
- 冯 丽,李新荣,郭 群,等. 2011. 腾格里沙漠东南缘公路对路域植被物种组成的影响. 应用生态学报, 22(5): 1114-1120.

- 李新荣, 张元明, 赵允格. 2009a. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. 地球科学进展, **24**(1): 11–24.
- 李新荣, 张志山, 王新平, 等. 2009b. 干旱区土壤-植被系统恢复的生态水文学研究进展. 中国沙漠, **29**(5): 845–852.
- 刘华杰, 吴清风, 房世波, 等. 2010. 不同水分条件下坚韧胶衣固氮活性对冻融的响应. 菌物学报, **29**(2): 228–233.
- 张 鹏, 李新荣, 贾荣亮, 等. 2011a. 沙坡头地区生物土壤结皮的固氮活性及其对水热因子的响应. 植物生态学报, **35**(9): 906–913.
- 张 鹏, 李新荣, 胡宜刚, 等. 2011b. 湿润持续时间对生物土壤结皮固氮活性的影响. 生态学报, **31**(20): 6116–6124.
- Belnap J, Lange OL. 2003. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin: Springer-Verlag.
- Belnap J. 2002. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA. *Biology and Fertility of Soils*, **35**: 128–35.
- Crittenden PD, Kershaw KA. 1979. Studies of lichen-dominated systems. XXII. The environmental control of nitrogenase activity in *Stereocaulon paschale* in spruce-lichen woodland. *Canadian Journal of Microbiology*, **57**: 236–254.
- Davey A, Marchant HJ. 1983. Seasonal variation in nitrogen fixation by *Nostoc commune* Vaucher at the Vestfold Hills, Antarctica. *Phycotogia*, **22**: 377–385.
- DuBois JD, Kapustka LA. 1983. Biological nitrogen influx in an Ohio relict prairie. *American Journal of Botany*, **70**: 8–16.
- Hartley AE, Schlesinger WH. 2002. Potential environmental controls on nitrogenase activity in biological crusts of the northern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, **52**: 293–304.
- Honegger R. 1998 The Lichen Symbiosis: What is so spectacular about it? *The Lichenologist*, **30**: 193–212.
- Housman DC, Powers HH, Collins AD, et al. 2006. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, **66**: 620–634.
- Hungate BA, Dukes JS, Shaw MR, et al. 2003. Nitrogen and climate change. *Science*, **302**: 1512–1513.
- IPCC. 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. The Fourth Assessment Report of Working Group. Cambridge: Cambridge University Press.
- Isichei AO. 1980. The role of algae and cyanobacteria in arid lands: A review. *Arid soil Research and Rehabilitation*, **4**: 1–17.
- Kershaw KA, MacFarlane JD. 1980. Physiological-environmental interactions in lichens. X. Light as an ecological factor. *New Phytologist*, **84**: 687–702.
- Kershaw KA. 1985. Physiological Ecology of Lichens. London: Cambridge University Press.
- Li XR, He MZ, Zerbe S, et al. 2010. Micro-geomorphology determines community structure of biological soil crusts at small scales. *Earth Surface Processes and Landforms*, **35**: 932–940.
- Li XR, Zhou HY, Wang XP, et al. 2003. The effects of sand stabilization and revegetation on cryptogam species diversity and soil fertility in the Tengger Desert, Northern China. *Plant and Soil*, **251**: 237–245.
- Nash TH III. 1996. Lichen Biology. Cambridge: Cambridge University Press.
- Panikov NS. 1998. Understanding and prediction of soil microbial community dynamics under global change. *Applied Soil Ecology*, **11**: 161–176.
- Scherer S, Ernst A, Chen TW, et al. 1984. Rewetting of drought-resistant blue-green algae: Time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation. *Oecologia*, **62**: 418–423.
- Zaehle S, Dalmonech D. 2011. Carbon-nitrogen interactions on land at global scales: Current understanding in modelling climate biosphere feedbacks. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, **3**: 311–320.
- Whitford WG. 2002. Ecology of Desert Systems. San Diego: Academic Press.

作者简介 张 鹏,男,1979年生,博士。主要从事干旱区生态学研究。E-mail: zhangpl419@163.com
责任编辑 王 伟
