



•研究报告•

干旱区绿洲扩张方式对土壤生物优势类群及功能的影响

刘继亮^{1,2} 李锋瑞^{1,2*}

1 (中国科学院西北生态环境资源研究院临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000)

2 (中国科学院内陆河流域生态水文重点实验室, 兰州 730000)

摘要: 内陆干旱区人口数量急剧增加驱动了绿洲快速扩张, 扩张方式主要包括: 灌木地、林地和农地扩张, 尚缺乏绿洲扩张方式对土壤生物多样性和生态系统服务功能影响的研究。本文以河西走廊黑河中游张掖绿洲为研究区域, 选择绿洲边缘天然草地及其转变的人工梭梭(*Haloxylon ammodendron*)灌木地(无灌溉)、人工杨树(*Populus gansuensis*)林地(灌溉)、玉米(*Zea mays*)地(灌溉 + 施肥)为研究对象, 测定了4种生境土壤食物网中9种优势功能类群的密度以及反映土壤生态系统功能特征的有机碳储量、氮储量、磷储量与土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶活性。主要结果如下: (1)灌木地扩张显著降低了甲螨、植食性昆虫密度, 增加了跳虫、捕食性螨密度和真菌的OTUs, 对其余类群无显著影响; 林地扩张增加了捕食性节肢动物、植食性昆虫、捕食性螨、跳虫、甲螨的密度及细菌和真菌OTUs, 对其余类群无显著影响; 农地扩张增加了蚓类、捕食性节肢动物、捕食性螨、跳虫、甲螨的密度及细菌和真菌的OTUs, 对其余类群无显著影响。(2)林地和灌木地扩张显著提高了土壤有机碳储量和氮储量, 而农地扩张显著提高了土壤有机碳储量、氮储量和磷储量。(3) 3种扩张方式显著提高了土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶活性, 玉米地和杨树林地土壤酶活性的增幅高于灌木地。人工绿洲扩张方式显著和有差异地改变了土壤食物网结构及其生态功能水平, 该结果对建立基于土地利用结构优化调控的人工绿洲生物多样性保护管理新方法具有重要意义, 并为人工绿洲生态系统功能稳定性评价研究提供了基础资料。

关键词: 内陆干旱区; 人工绿洲扩张; 土地利用变化; 土壤生物; 土壤食物网结构; 生态服务功能

Effects of oasis expansion regimes on ecosystem function and dominant functional groups of soil biota in arid regions

Jiliang Liu^{1,2}, Fengrui Li^{1,2*}

1 Linze Inland River Basin Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000

2 Key Laboratory of Eco-hydrology of Inland River Basin, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000

Abstract: Rapid human populations growth in inland arid regions of northwestern China has resulted in rapid oasis expansion, mainly through transforming natural grasslands to arable land, afforested forest and shrub plantations. However, little is known about how different oasis expansion regimes affect soil biodiversity and ecosystem function. In this study, we measured the abundance of nine dominant functional groups of soil biota across multiple trophic levels, including soil macrofauna (oligochaetes, ants, predatory arthropods and herbivorous insects), soil mesofauna decomposers (Oribatida and Collembola) and soil microbial decomposers (bacteria and fungi) in natural grasslands (NG), arable lands (AL), tree (*Populus gansuensis*) plantations (TP) and shrub (*Haloxylon ammodendron*) plantations (SP). The study was performed in Zhangye Oasis in the middle reaches of the Heihe River Basin in northwestern China. We measured the contents of soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP), as well as the activities of four soil enzymes (catalase, urease, sucrase and phosphatase). The results showed the following important findings. First, the land conversion of NG to SP significantly lowered the abundance of Oribatida and herbivorous insects, while

收稿日期: 2018-04-28; 接受日期: 2018-06-20

基金项目: 国家自然科学基金(41471210, 41771290)和中国科学院西部之光博士项目(Y529881001)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: lifengrui@lzb.ac.cn

increasing the abundance of Collembola, predatory mites and fungal OTU numbers. However, converting NG to TP significantly increased the abundance of predatory arthropods, herbivorous insects, Collembola, Oribatida, predatory mites and numbers of both bacterial OTUs and fungal OTUs, whereas converting NG to AL significantly increased the abundance of all the above plus oligochaetes. Second, converting NG to either TP or SP significantly enhanced SOC and TN stocks, whereas converting NG to AL significantly enhanced the above plus TP stocks. Finally, converting NG to either SP, TP or AL significantly enhanced the activities of catalase, urease, sucrase and phosphatase, but these four soil enzymes show significantly higher activity in AL and TP sites with irrigation than in SP sites without irrigation. Our results suggest that different oasis expansion regimes significantly and differentially affect the structure and diversity of the desert soil food web, which in turn, cascades down to ecosystem functioning. Understanding the responses of both different soil food web components and of different ecological function variables to changes in land use and management level is essential for developing novel and more effective strategies for oasis ecosystem management in arid regions worldwide. Overall, this study provided key insights into the assessment of the functional stability of the oasis ecosystem.

Key words: inland arid regions; oasis expansion; land use change; soil biota; soil food web structure; ecosystem functioning

中国内陆干旱区是中亚干旱区的重要组成部分,主要包括新疆、内蒙古、甘肃等省区,总面积近200万平方公里(Chen et al, 2011)。由于青藏高原隆升的气候环境效应,在内陆干旱区孕育形成了一系列独特的自然地理环境景观,包括高山、冰川、冻土、森林、灌丛、草甸、草原、戈壁、湿地、沙漠和湖泊等(潘晓玲等, 2004)。在内陆干旱区,还分布着数量众多面积大小不同的人工绿洲,其面积约占内陆干旱区面积的5% (赵文智等, 2016)。这些依赖高山区降水与冰川积雪融水形成的地表水资源维持生存的人工绿洲,是干旱区人类定居、生存和繁衍的重要场所,也是干旱区农耕文化和生态文明的发生地(韩德林, 1999)。因此,无论从地理景观的独特性,还是从区域经济发展的重要性上讲,人工绿洲是迫切需要予以重点保护的人文地理景观(贾保全和慈龙骏, 2003)。

过去60年来,由于内陆干旱区人口数量的急剧增加,对粮食、油料等农产品的需求量越来越大。在国家和地方政府大力发展绿洲农业、保护人工绿洲生态环境政策的引导下,导致了人工绿洲面积的快速扩张,进一步加剧了绿洲农业用水与维护绿洲安全生态需水之间的矛盾(陈亚宁和陈忠升, 2013; Cheng et al, 2014)。在内陆干旱区,人工绿洲扩张的方式主要包括: (1)农地扩张,即绿洲边缘的天然荒漠草地被开垦为农田; (2)林地扩张,即绿洲边缘的天然荒漠草地转变为人工防护林地; (3)灌木地扩张,即绿洲边缘及荒漠-绿洲过渡带天然荒漠草地转变

为人工灌木固沙林地。这3种人工绿洲扩张方式代表了内陆干旱区3种主要的土地利用变化与土地管理模式(李锋瑞等, 2011)。为揭示3种不同的人工绿洲扩张方式对荒漠绿洲生态系统的土壤食物网结构、生物多样性及其生态功能水平的影响,迫切需要在内陆干旱区代表性的人工绿洲区域选择典型的天然荒漠草地及其转变的人工梭梭(*Haloxylon ammodendron*)灌木地、人工杨树(*Populus gansuensis*)林地和玉米(*Zea mays*)地作为研究对象,运用土壤生物学、动物分类学和分子生物学等研究手段和方法,深入系统研究干旱荒漠环境下土壤食物网不同组分、生态系统不同服务功能对土地利用变化的响应以及土壤生物多样性与生态系统服务功能的关系。研究结果将为建立基于土地利用结构优化调控的人工绿洲生物多样性保护管理新方法提供科学依据,促进人工绿洲生态水文过程-生物过程-生态经济过程的多过程、多尺度耦合机理研究,丰富和完善荒漠绿洲生态系统适应性管理理论和技术体系。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区域与样地选择

本研究以甘肃河西走廊中段的张掖人工绿洲为研究区域(39°21' N, 100°08' E; 平均海拔1,384 m)。研究区属典型大陆性干旱气候,年平均降水量117.0 mm,年平均蒸发量2,390 mm,干燥度指数0.05。年平均气温7.6℃, ≥ 10℃年积温3,085℃,无霜期165 d。

张掖绿洲是河西走廊最大的一块人工绿洲,亦是一个有数百年农业垦殖历史的古老人工绿洲(颜耀文和汪桂生, 2014)。张掖绿洲由一系列小的人工绿洲组成, 20世纪70年代以来主要通过农地扩张、林地扩张和灌木地扩张, 使面积不断扩大(巩杰等, 2016)。在张掖绿洲, 选择3个小的人工绿洲(面积500–700 km²)作为研究对象。在每个人工绿洲边缘, 选择天然荒漠草地及其转变的成年人工梭梭灌木地(32龄, 雨养)、成年人工杨树林地(36龄, 灌溉)和玉米地(开垦35年, 灌溉 + 施肥)作为研究样地。在每种类型研究样地随机设置3个采样区(20 m × 20 m), 在每个采样区随机设置5个采样小区(2 m × 2 m)。3个绿洲每种研究样地的样本数共为45个(5个采样小区/采样区 × 3个采样区/研究样地 × 3个绿洲)。

1.2 土壤动物和微生物取样方法

2014年8月下旬(植物和土壤动物生物量峰值期; 刘继亮等, 2010), 在每个采样小区采集原状土壤样品(面积为50 cm × 50 cm, 深为20 cm), 利用手捡法收集大型土壤动物。同时, 在每个采样小区, 采集原状土壤样品(面积为10 cm × 10 cm, 深为10 cm), 使用改进的Berlese-Tullgren漏斗分离法收集中小型土壤动物(Li et al, 2013)。将采集的土壤动物鉴定到科和亚目(尹文英, 1998; Song et al, 1999; 郑乐怡和归鸿, 1999; 彩万志等, 2011), 并统计其个体数量。此外, 在每个采样小区, 用土钻(直径7 cm)采取表层(0–10 cm)土壤样品, 委托专业测序公司(北京诺禾致源生物信息科技有限公司)采用高通量基因测序技术确定细菌和真菌的多样性, 用可操作的分类单元(operational taxonomic units, OTUs)来表征(Jia et al, 2016)。

1.3 植被和土壤理化特性测定方法

完成土壤动物和微生物样品采集后, 在每个采样区, 利用样方法(1 m²)确定每种研究样地的草本植物地上生物量和物种丰富度, 每个采样区5个草本调查样方(Zhou et al, 2011)。然后, 在每个样方中采集表层土壤样品, 用于土壤理化性质分析。测定内容包括土壤水分含量、容重、pH、电导率、有机碳含量、总氮含量、总磷含量以及土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶的活性。土壤物理和化学性质分析参照《土壤理化分析》(中国科学院南京土壤研究所, 1978)。蔗糖酶用3,5-二硝基水杨酸比色法测定, 以37℃在蔗糖酶作用下24 h内1 g土壤中含

有的葡萄糖质量表示(mg·g⁻¹·d⁻¹); 脲酶用苯酚二钠比色法测定, 以37℃在脲酶作用下24 h内1 g土壤中含有NH₃-N的质量表示(mg·g⁻¹·d⁻¹); 过氧化氢酶用高锰酸钾滴定法测定, 以37℃在过氧化氢酶作用下1 h内1 g土壤中消耗的0.1 M KMnO₄溶液的体积表示(mL·g⁻¹·h⁻¹); 碱性磷酸酶用磷酸苯二钠比色法测定, 以37℃在磷酸酶作用下24 h内1 g土壤中含有苯酚的质量表示(mg·g⁻¹·d⁻¹)(关松荫, 1986)。根据土壤容重与土壤有机碳、总氮、总磷含量数据, 计算4种类型研究样地土壤有机碳储量、氮储量和磷储量。

1.4 数据分析

本研究主要考虑了土壤食物网中9种优势的功能类群, 包括: 处于土壤食物网底层的细菌和真菌, 处于土壤食物网中层的中小型土壤动物捕食性螨、甲螨和跳虫, 处于土壤食物网上层的大型土壤动物蚓类(蚯蚓和线蚓)、蚁科、捕食性节肢动物和植食性昆虫。统计蚓类(蚯蚓和线蚓)、蚁科、捕食性节肢动物、植食性昆虫、捕食性螨、甲螨和跳虫的密度和相对多度(每个动物类群密度占土壤动物密度的比重)。采用方差分析确定土地利用方式对9种土壤优势功能类群数量以及对土壤有机碳储量、氮储量、磷储量、土壤酶(过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶)活性的影响。采用Pearson相关分析确定9种土壤优势功能类群数量与选择的环境因子(土壤水分、pH、电导率、有机碳、总氮、总磷、草本植物地上生物量和物种丰富度)的关系。采用多元回归分析确定8个关键环境因子对9种土壤优势功能类群数量变化的总效应。统计分析使用SPSS 21.0软件包。

2 研究结果

2.1 绿洲扩张方式对土壤生物多样性的影响

对大型土壤动物而言, 灌木地扩张方式显著降低了大型土壤植食性昆虫的密度, 对蚓类、蚁科、捕食性节肢动物密度无显著影响; 同时, 该种扩张方式驱动了由捕食性节肢动物和植食性昆虫为优势组分向由捕食性节肢动物和蚁科为优势组分的大型土壤动物群落结构的转变(图1)。林地扩张方式显著增加了土壤捕食性节肢动物和植食性昆虫密度, 对蚓类和蚁科密度无显著影响; 同时, 该种扩张方式对大型土壤动物群落结构的影响较小(图1)。农地扩张方式显著增加了蚓类和捕食性节肢动物

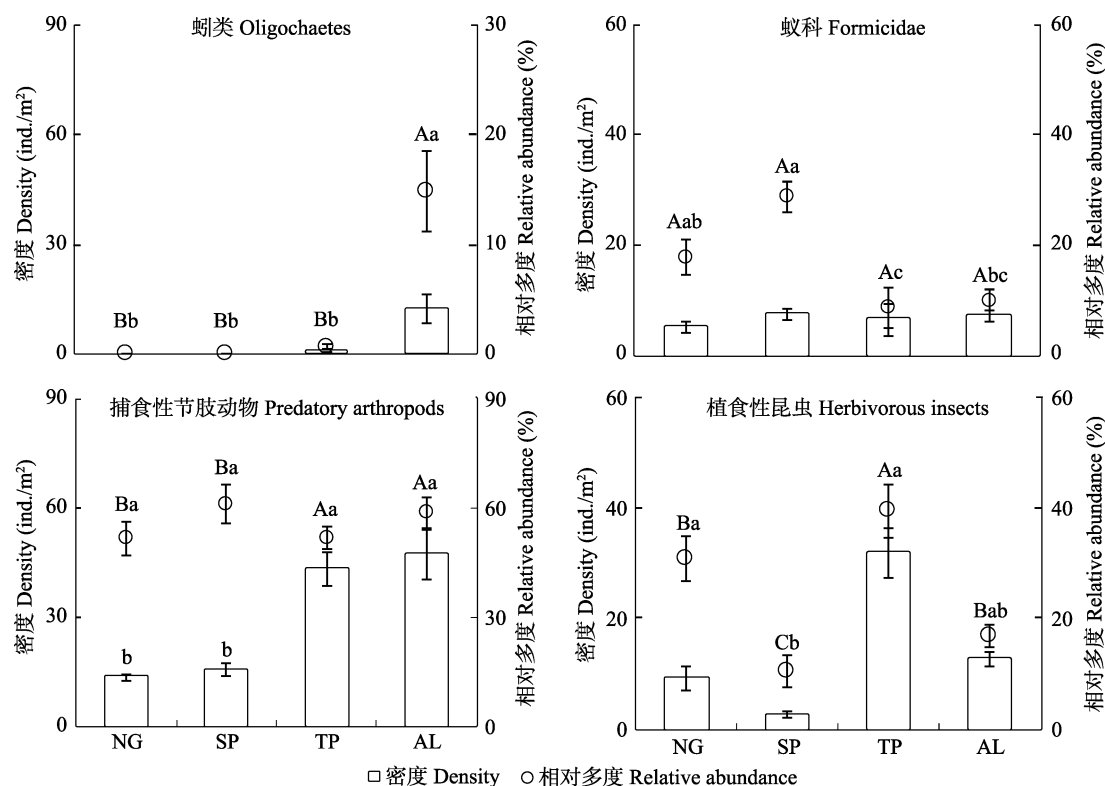


图1 绿洲边缘天然草地(NG)转变为人工梭梭灌木地(SP)、人工杨树林地(TP)、玉米地(AL)对大型土壤动物优势类群(蚓类、蚁科、捕食性节肢动物和植食性昆虫)密度和相对多度的影响。图中不同大写字母表示不同生境类型间土壤动物密度存在显著差异($P < 0.05$), 不同小写字母表示不同生境类型间土壤动物相对多度存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 1 The effects of converting natural grasslands (NG) to shrub plantations (SP), tree plantations (TP) and arable lands (AL) on the density and relative abundance of oligochaetes, Formicidae, predatory arthropods and herbivorous insects. Means (\pm SE) with different capital letters indicate significant difference in the density of different groups between habitats ($P < 0.05$), means (\pm SE) with different lower-case letters indicate significant difference in the relative abundance of different groups between habitats ($P < 0.05$).

密度, 对蚁科和植食性昆虫密度无显著影响; 同时, 该种扩张方式驱动了大型土壤动物群落结构由捕食性节肢动物和植食性昆虫为优势组分向捕食性节肢动物和蚓类为优势组分的转变(图1)。

对中小型土壤动物而言, 灌木地扩张方式显著增加了中小型土壤动物跳虫和捕食性螨密度, 降低了甲螨密度, 并驱动了由甲螨为优势组分向捕食性螨和跳虫为优势组分的中小型土壤动物群落结构转变(图2)。林地扩张方式显著增加了跳虫、甲螨和捕食性螨密度, 但对中小型土壤动物群落结构的影响不显著(图2)。农地扩张方式显著增加了土壤跳虫、甲螨和捕食性螨密度, 同时还驱动了中小型土壤动物群落结构由甲螨为优势组分向跳虫和捕食性螨为优势组分的转变(图2)。

对土壤微生物而言, 灌木地扩张方式显著增加了真菌OTUs, 对细菌OTUs无显著影响; 同时, 该种扩张方式还显著降低了细菌/真菌比例。林地扩张

方式显著增加了细菌和真菌OTUs, 但是对细菌/真菌比例无显著影响(图3)。农地扩张方式显著增加了细菌和真菌OTUs, 同时还降低了细菌/真菌比例(图3)。

2.2 绿洲扩张方式对土壤生态功能的影响

灌木地和林地扩张方式均显著增加了土壤有机碳储量和氮储量, 而对土壤磷储量无显著影响(图4)。然而, 农地扩张方式显著提高了土壤有机碳储量、氮储量和磷储量(图4)。灌木地、林地和农地扩张方式均显著提高了土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶和碱性磷酸酶活性(图5)。

2.3 环境因子对土壤功能类群数量的影响

图6相关分析表明, 土壤蚓类数量与土壤含水量、有机碳、总氮、总磷呈显著正相关($P < 0.05$), 而与土壤电导率和草本植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。土壤捕食性节肢动物数量与土壤含水量、有机碳、总氮、总磷含量和草本植物物种丰富度呈显著正相关($P < 0.05$), 而与pH、电导率和草本

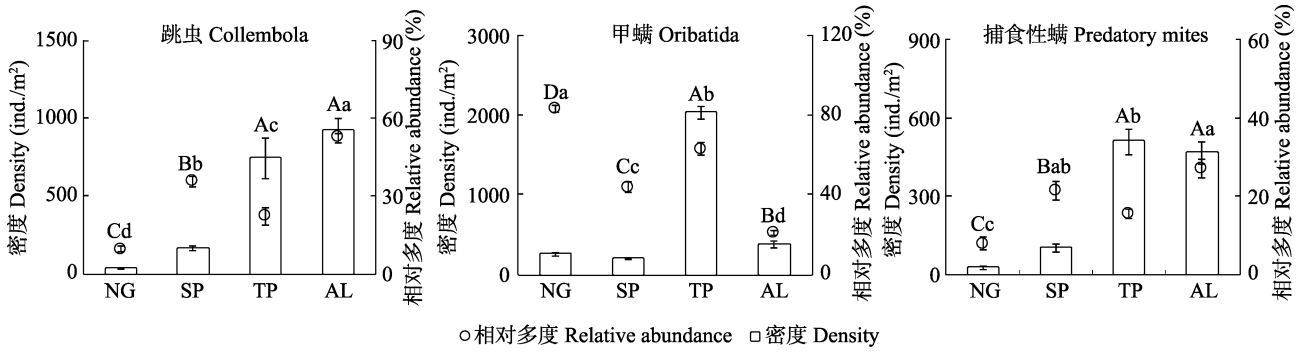


图2 绿洲边缘天然草地(NG)转变为人工梭梭灌木地(SP)、人工杨树林地(TP)、玉米地(AL)对中小型土壤动物优势类群(跳虫、甲螨和捕食性螨)密度和相对多度的影响。图中大写字母不同表示不同生境类型间土壤动物密度存在显著差异($P < 0.05$), 小写字母不同表示不同生境类型间土壤动物相对多度存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 2 The effects of converting natural grasslands (NG) to shrub plantations (SP), tree plantations (TP) and arable lands (AL) on the density and relative abundance of Collembola, Oribatida and predatory mites. Means (\pm SE) with different capital letters indicate significant difference in the density of different groups between habitats ($P < 0.05$), means (\pm SE) with different lower-case letters indicate significant difference in the relative abundance of different groups between habitats ($P < 0.05$).

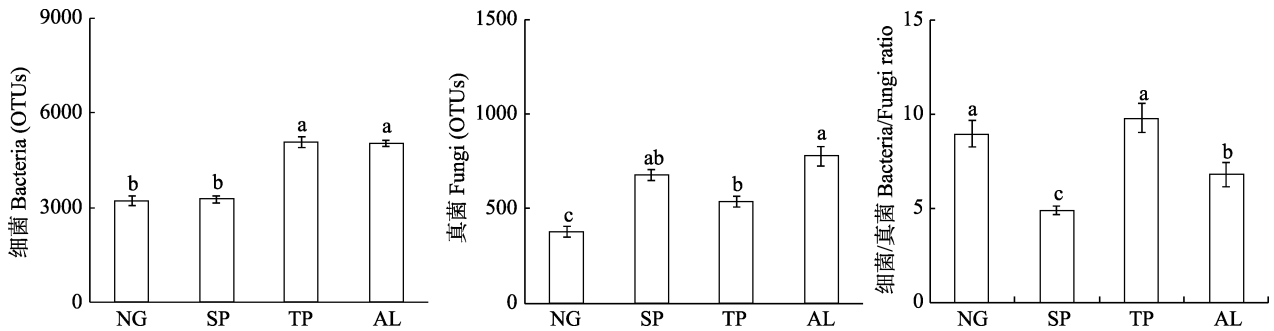


图3 绿洲边缘天然草地(NG)转变为人工梭梭灌木地(SP)、人工杨树林地(TP)、玉米地(AL)对土壤细菌和真菌及细菌/真菌比例的影响。图中字母不同表示不同生境类型间存在显著的差异($P < 0.05$)。

Fig. 3 The effects of converting natural grasslands (NG) to shrub plantations (SP), tree plantations (TP), and arable lands (AL) on the OTUs of bacteria and fungi as well as the ratio of bacteria and fungi. Means (\pm SE) with different letters indicate significant differences between habitats ($P < 0.05$).

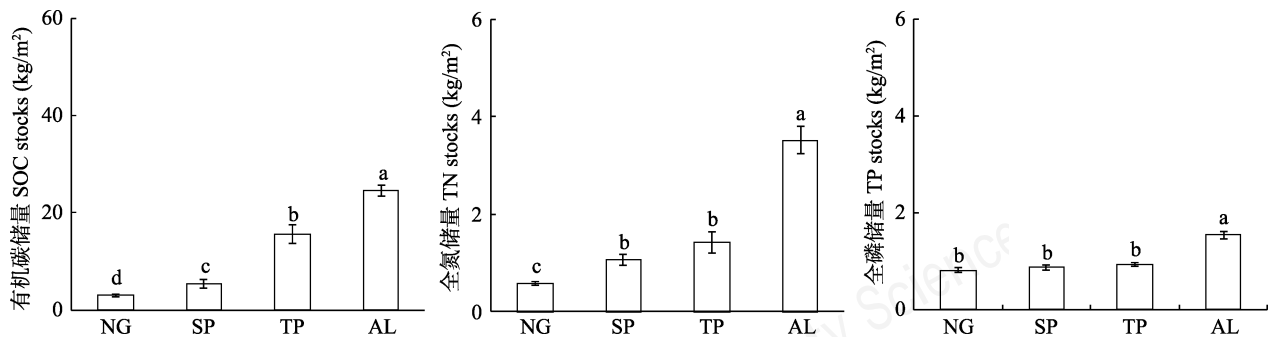


图4 绿洲边缘天然草地(NG)转变为人工梭梭灌木地(SP)、人工杨树林地(TP)、玉米地(AL)对土壤有机碳储量、全氮储量、全磷储量的影响。图中字母不同表示不同生境类型间存在显著的差异($P < 0.05$)。

Fig. 4 The effects of converting natural grasslands (NG) to shrub plantations (SP), tree plantations (TP) and arable lands (AL) on the soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) stocks. Means (\pm SE) with different letters indicate significant differences between habitats ($P < 0.05$).

植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。土壤植食性昆虫数量与土壤含水量、有机碳含量和草本植物

物种丰富度呈显著正相关($P < 0.05$), 而与pH、电导率和草本植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。

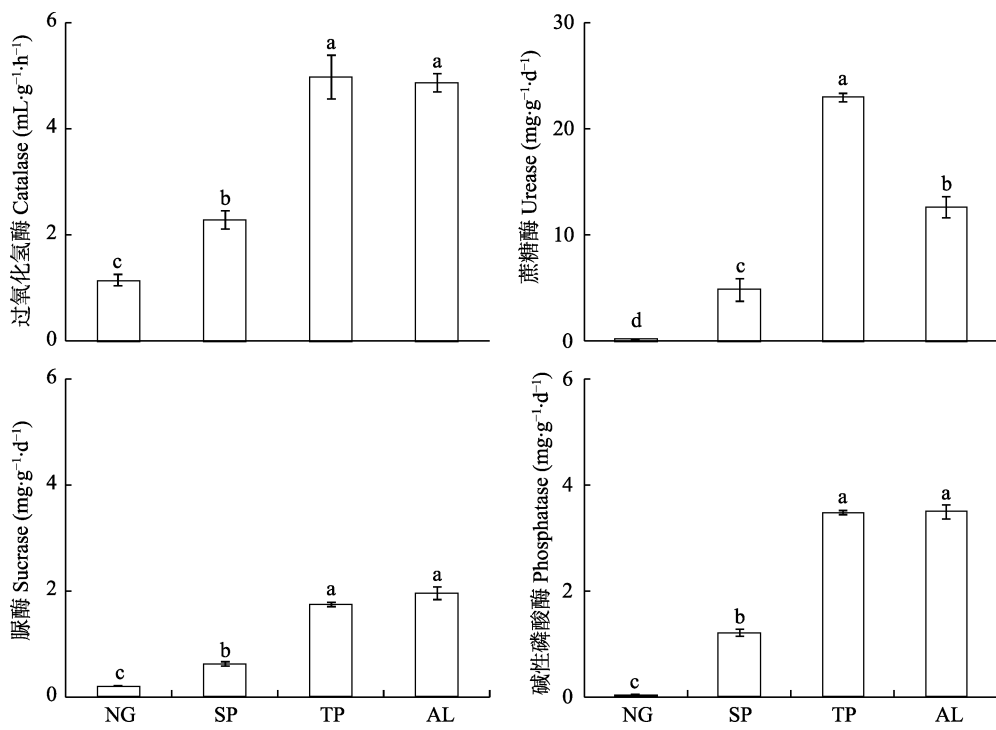


图5 绿洲边缘天然草地(NG)转变为人工梭梭灌木地(SP)、人工杨树林地(TP)、玉米地(AL)对土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶活性的影响。图中字母不同表示不同生境类型间存在显著差异($P < 0.05$)。

Fig. 5 The effects of converting natural grasslands (NG) to shrub plantations (SP), tree plantations (TP) and arable lands (AL) on the activities of soil catalase, urease, sucrase and phosphatase. Means (\pm SE) with different letters indicate significant difference between habitats ($P < 0.05$).

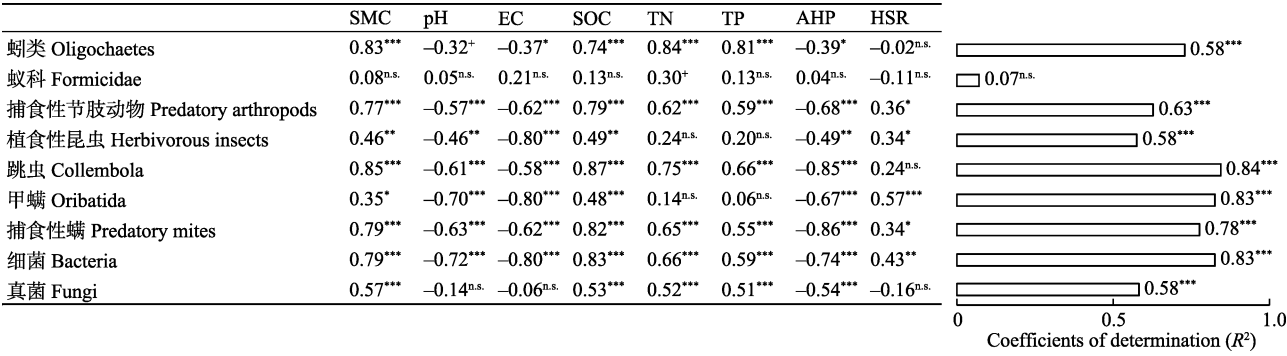


图6 9个土壤优势功能类群数量对环境因子变化的响应。左面表格为9个土壤生物类群和8个环境因子的Pearson相关系数, 右图为8个环境因子对9个土壤生物类群影响的多元回归系数。SMC: 土壤含水量; EC: 电导率; SOC: 有机碳; TN: 全氮; TP: 全磷; AHP: 草本地上生物量; HSR: 草本物种丰富度。

Fig. 6 The responses of nine dominant soil organism groups to changes in environmental factors. Pearson's correlations between the diversity of nine dominant soil organism groups and eight environmental variables such as soil moisture content (SMC), soil pH, soil electrical conductivity (EC), soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), aboveground herbaceous biomass (AHP), and herbaceous species richness (HSR). The overall effect of the eight selected environmental variables on variation in nine dominant soil organism groups was determined by multiple regression analyses. *** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, + $P < 0.1$, n.s. $P > 0.1$.

土壤蚁科密度与8种环境因子之间无显著相关性。此外, 研究还发现8种环境因子对蚓类、捕食性节肢动物、植食性昆虫的影响较大, 8个因子解释了58–63%的数量变异; 而对蚁科的影响较小, 8个因

子仅解释了7%的蚁科数量变异(图6)。

土壤跳虫密度与土壤含水量、有机碳、总氮、总磷含量呈显著正相关($P < 0.05$), 而与pH、电导率和草本植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。土

壤甲螨密度与土壤含水量、有机碳含量和草本植物物种丰富度呈显著正相关($P < 0.05$), 而与pH、电导率和草本植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。土壤捕食性螨数量与土壤含水量、有机碳、总氮、总磷含量和草本植物物种丰富度呈显著正相关($P < 0.05$), 而与pH、电导率和草本植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。此外, 研究还发现8种环境因子对跳虫、甲螨和捕食性螨的影响较大, 8个因子解释了78–84%的数量变异(图6)。

土壤细菌与土壤含水量、有机碳、总氮、总磷含量和草本植物物种丰富度呈显著正相关($P < 0.05$), 与pH、电导率和草本植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$)。土壤真菌与土壤含水量、有机碳、总氮、总磷含量呈显著正相关($P < 0.05$), 与草本植物地上生物量呈显著负相关($P < 0.05$), 而与pH和电导率无显著关系。此外, 研究还发现8种环境因子对细菌和真菌的影响较大, 8个因子解释了83%的细菌和58%的真菌的OTUs变异(图6)。

3 讨论

本文所涉及的3种人工绿洲扩张方式, 代表了我国内陆干旱区3种主要的土地利用与土地管理模式。本研究首次系统探讨了3种人工绿洲扩张方式对土壤食物网结构及其生态功能的影响。结果显示, 不同人工绿洲扩张方式显著和有差异地改变了土壤食物网的结构及其主要功能类群的数量和相对丰度, 土壤食物网结构及功能变化影响土壤恢复过程。研究结果支持以往土地利用变化是导致陆地生态系统生物多样性及其功能丧失的主要驱动因子的研究结论(Filser et al, 1995; Jangid et al, 2008; Newbold et al, 2015; Paz-Kagan et al, 2017)。

本研究发现组成土壤食物网的9种优势功能类群对人工绿洲扩张方式的响应模式存在显著差异, 这种差异实质上反映了不同功能类群对人工绿洲扩张方式导致的土壤环境条件变化的生态适应能力的差别。例如, 灌木地扩张方式显著增加了土壤捕食性节肢动物、跳虫和真菌数量, 降低了土壤植食性昆虫和甲螨数量, 但对土壤细菌多样性无显著影响。人工梭梭林地恢复显著提高了植被盖度和土壤碳氮含量, 减弱了极端环境对土壤生物的影响, 而凋落物资源的增加为土壤生物活动提供了更多的食物资源, 这些环境要素的改变为一些土壤生物

的栖居提供了适宜的生活环境。人工梭梭恢复提高了植食性昆虫的密度, 这与新疆地区人工梭梭林的研究相近, 梭梭恢复导致一些害虫种类和数量增加, 从而危害林地健康(李婷等, 2017)。跳虫、甲螨和真菌是主要的凋落物分解类群, 它们的数量增加与凋落物资源的增加有关, 而捕食性螨和细菌的降低可能与食物资源和土壤环境的变化有关。此外, 研究也发现旱生灌木梭梭是一种典型的泌盐植物, 梭梭恢复导致土壤表层含盐量增加。我们的观测数据表明, 人工梭梭灌木地表层(0–10 cm)土壤的盐分含量显著高于天然荒漠草地。研究发现, 人工梭梭灌木地捕获的土壤捕食性节肢动物、跳虫和真菌的数量要显著高于天然荒漠草地, 而天然荒漠草地捕获的土壤植食性昆虫和甲螨数量则显著高于人工梭梭灌木地。这些结果表明, 灌木地土壤盐分含量增加对土壤捕食性节肢动物、跳虫和真菌的生长、繁殖和生存显示了正的效应, 同时也证实了这3个功能类群对土壤盐胁迫具有较强的容忍能力。相反, 灌木地土壤盐分含量的增加对土壤植食性昆虫和甲螨的生长、繁殖和生存显示了负效应, 同时也说明这2个功能类群对土壤盐胁迫的容忍能力较弱。这一结果支持Liu等(2006)在华北平原开展的一个有关步甲虫响应土壤盐胁迫环境的试验研究工作和Owojori等(2009)在南非西开普省(Western Cape)开展的4种跳虫和2种蚯蚓对盐胁迫响应的研究工作。这两项研究均显示, 不同步甲、跳虫和蚯蚓种在土壤盐胁迫的容忍能力方面存在明显的差异。总之, 人工梭梭林地恢复虽然提高了植被盖度、改善了土壤环境, 但也导致土壤表层含盐量增加, 抑制了林下草本生长和一些不耐盐的土壤生物生存, 这会影响土壤的恢复过程。

与灌木地扩张方式不同, 林地扩张和农地扩张方式显著增加了研究的9种土壤优势功能类群的数量, 尽管林地扩张方式对植食性昆虫和甲螨显示了更大的效应, 而农地扩张方式对捕食性节肢动物和真菌显示了更大的效应。这一结果与先前在内陆干旱区的相关研究工作相一致。例如, Li等(2013)发现将天然荒漠草地转变为灌溉农田显著提高了土壤跳虫和螨类的数量和丰富度。Li等(2015)发现将天然荒漠草地转变为灌溉农田显著提高了土壤细菌的多样性。我们的研究区域属于温带干旱荒漠环境, 不仅降水稀少、土壤水分含量低, 而且是pH很高(> 8.5)

的强碱性土壤(Liu et al, 2017)。绿洲扩张过程中土壤pH的变化会强烈影响细菌、真菌群落, 我们的研究发现pH的降低提高了细菌和真菌的OTUs, 细菌和真菌的OTUs均与土壤pH呈显著负相关, 说明pH值的降低与微生物群落变化相关(Delgado-Baquerizo et al, 2017)。

与无灌溉的人工梭梭灌木地不同, 由于人工杨树林地和农田长期接受灌溉管理, 显著提高了土壤水分的有效性、碳、氮和磷含量, 降低了土壤盐分含量和pH值, 从而为土壤生物的繁殖、生长和存活创造了一个良好的环境, 导致了土壤多种功能类群数量的显著提高(Nielsen et al, 2010; Koellner & Geyer, 2013)。我们的相关分析结果支持上述结论。此外, 研究还发现人工杨树林地与农田相比凋落物资源更丰富, 人工杨树林地甲螨和植食性昆虫密度均显著高于农田生境, 这与吾玛尔·阿布力孜等(2013)在新疆阜康绿洲和刘任涛等(2012)在内蒙古科尔沁沙地的研究结果一致, 说明土壤环境改善提高了大多数土壤动物类群的数量, 而植被恢复增加了食物资源的数量及质量, 这导致杨树林地甲螨和植食性昆虫的密度高于农田生境。人工杨树林地真菌的OTUs低于农田生境, 真菌和细菌比值的变化表明随着土壤肥力的提升土壤向细菌型转化(林先贵, 2010)。相关分析显示, 所研究的9种土壤优势功能类群的数量与土壤水分含量、碳、氮和磷含量呈显著正相关, 而与土壤pH值和电导率呈显著负相关。世界其他干旱地区的相关研究工作同样表明, 水是干旱、半干旱区动植物生存的主要限制因子, 土壤水分有效性是决定土壤生物群落结构、组成、多度和功能多样性最重要的生态因子, 进而影响土壤养分循环过程(Brockett et al, 2010; Darby et al, 2011; Nielsen & Ball, 2015; Tripathi et al, 2017)。总之, 人工杨树林地和农田恢复改善了土壤环境、提高了土壤水分有效性从而增加了9类土壤生物的密度, 林地和农田间凋落物的数量及质量不同显著影响了甲螨和一些植食性昆虫, 说明了绿洲扩张过程中水、植被和土壤的互馈作用驱动了土壤食物网结构变化, 从而影响土壤恢复过程。

研究还显示, 灌木地和林地扩张方式程度不同地显著提高了土壤有机碳储量和氮储量, 而农地扩张方式不仅显著提高了土壤有机碳储量和氮储量, 还显著提高了土壤磷储量。这些结果表明, 不同人

工绿洲扩张方式显著和有差异地影响土壤碳氮磷的生物化学循环过程及其积累能力。此外, 我们还发现, 三种人工绿洲扩张方式(灌木地、林地和农地扩张)显著提高了土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶的活性, 特别是杨树林地和农田4种土壤酶活性的增幅要显著高于灌木地, 这与土壤水分和碳氮等生境条件的改善有关(Hu et al, 2016)。绿洲扩张过程中, 土壤动物、微生物及酶活性的提高与土壤碳氮磷储量增加的变化趋势一致, 说明干旱区土地利用变化强烈影响土壤生物多样性及功能, 它们可能在土壤恢复过程中扮演重要的角色。3种人工绿洲扩张方式导致土壤有机碳和氮储量增加的关键原因在于土壤跳虫、螨、细菌和真菌等功能类群数量及多样性的提高。在内陆干旱区, 跳虫、螨、细菌和真菌是荒漠绿洲生态系统土壤食物网的优势组分, 而蚓类密度随土壤环境的改善也显著提高(Li et al, 2013, 2014)。细菌和真菌是初级分解者(Delgado-Baquerizo et al, 2016), 而跳虫和螨是次级分解者(Siepel & Maaskamp, 1994; Rusek, 1998; De Groot et al, 2016), 蚓类是重要的分解者和“土壤生态工程师”(张卫信等, 2007), 它们在土壤有机物质的分解、碳氮转化过程(包括矿质化过程和腐殖化过程)中发挥着极为重要的生态作用(Whitford & Parker, 1989; De Vries et al, 2013; 时雷雷和傅声雷, 2014; Guan et al, 2018)。土壤蚓类、跳虫、螨、细菌和真菌数量及多样性的提高, 将促进土壤有机物质的分解和转化速率, 最终提高土壤碳氮磷元素的浓度及其储量。我们的相关分析结果支持以上的推论。我们发现, 土壤有机碳储量、氮储量、磷储量及4种土壤酶活性与研究的9种土壤功能类群(除蚁科)数量存在显著的正相关关系。目前, 越来越多的试验研究提供的证据显示土壤生物多样性与生态系统功能之间存在显著的正相关(Nielsen et al, 2011; De Vries et al, 2013; Bardgett & van der Putten, 2014; Wagg et al, 2014)。

4 结论与展望

干旱区绿洲扩张强烈影响了植被和土壤环境, 进而影响了土壤生物多样性及其生态功能, 驱动了土壤的恢复过程。我们的研究发现, 灌木地扩张显著降低了甲螨、植食性昆虫密度, 增加了跳虫、捕食性螨密度和真菌的OTUs, 对其余类群无显著影

响;林地扩张增加了捕食性节肢动物、植食性昆虫、捕食性螨、跳虫、甲螨的密度及细菌和真菌的OTUs,对其余类群无显著影响;农地扩张增加了蚓类、捕食性节肢动物、捕食性螨、跳虫、甲螨密度及细菌和真菌的OTUs,对其余类群无显著影响。林地扩张和灌木地扩张程度不同地提高了土壤有机碳储量、氮储量,而农地扩张显著提高了土壤有机碳储量、氮储量和磷储量。3种扩张方式显著提高了土壤过氧化氢酶、蔗糖酶、脲酶、碱性磷酸酶活性,且玉米地和杨树林地土壤酶活性的增幅高于灌木林地。

人工绿洲是干旱荒漠环境下形成的高度依赖水资源投入维持其生存的人工生态系统,水资源短缺、生态环境脆弱、功能稳定性差是人工绿洲生态系统最本质的特性。科学和全面评价人工绿洲生态系统的功能稳定性,不仅要考虑人工绿洲生态系统的经济属性和资源禀赋(特别是水资源的持续供给能力),还要考虑人工绿洲生态系统的土壤生物多样性和生态功能属性,更重要的是,要确定与土地利用变化相关的人类干扰活动对人工绿洲生态系统的经济、水资源供给能力、土壤生物多样性和生态服务功能等多种属性的影响。本研究系统解析了3种不同人工绿洲扩张方式下土壤食物网不同组分、生态系统不同服务功能对土地利用与管理强度变化的响应模式。这些新的科学发现为进一步开展人工绿洲生态系统功能稳定性的评价研究提供了重要基础资料,同时为建立基于土地利用结构优化调控的人工绿洲生物多样性保护管理新方法提供了新的思路。

参考文献

- Abliz O, Nurmammat G, Tursuna A, Hajim M, Wu SL (2013) Community diversity and its seasonal dynamics of soil fauna in Fukang oasis of Xinjiang, Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1412–1420. (in Chinese with English abstract) [吾玛尔·阿布力孜, 古丽布斯坦·努尔买买提, 阿布都肉苏力·吐孙, 木开热木·阿吉木, 吴松林 (2013) 新疆阜康绿洲不同生境土壤动物群落多样性及其季节动态. *生态学杂志*, 32, 1412–1420.]
- Bardgett RD, van der Putten WH (2014) Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Brockett BFT, Prescott CE, Grayston SJ (2010) Soil moisture is the major factor influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology & Biochemistry*, 44, 9–20.
- Cai WZ, Pang XF, Hua BZ, Liang GW, Song DL (2011) General Entomology, 2nd edn. China Agricultural University Press, Beijing. (in Chinese) [彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 梁广文, 宋敦伦 (2011) 普通昆虫学(第2版). 中国农业大学出版社, 北京.]
- Chen FH, Huang W, Jin LY, Chen JH, Wang JS (2011) Spatiotemporal precipitation variations in the arid Central Asia in the context of global warming. *Science China Earth Sciences*, 54, 1812–1821.
- Chen YN, Chen ZS (2013) Analysis of oasis evolution and suitable development scale for arid regions: A case study of the Tarim River Basin. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 21, 134–140. (in Chinese with English abstract) [陈亚宁, 陈忠升 (2013) 干旱区绿洲演变与适宜发展规模研究: 以塔里木河流域为例. *中国生态农业学报*, 21, 134–140.]
- Cheng GD, Li X, Zhao WZ, Xu ZM, Feng Q, Xiao SC, Xiao HL (2014) Integrated study of the water-ecosystem-economy in the Heihe River Basin. *National Science Review*, 1, 413–428.
- Darby BJ, Neher DA, Housman DC, Belnap J (2011) Few apparent short-term effects of elevated soil temperature and increased frequency of summer precipitation on the abundance and taxonomic diversity of desert soil micro- and meso-fauna. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, 1474–1481.
- De Groot GA, Jagers op Akkerhuis GAJM, Dimmers WJ, Charrier X, Faber JH (2016) Biomass and diversity of soil mite functional groups respond to intensification of land management, potentially affecting soil ecosystem services. *Frontiers in Environmental Science*, 4, 15. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2016.00015>.
- De Vries FT, Thébault E, Liiri M, Birkhofer K, Tsiafouli MA, Bjørnlund L, Jørgensen HB, Brady MV, Christensen S, de Ruiter PC, d'Hertefeldt T, Frouz J, Hedlund K, Hemerik L, Hol WHG, Hotes S, Mortimer SR, Setälä H, Sgardelis SP, Uteseny K, van der Putten WH, Wolters V, Bardgett RD (2013) Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 14296–14301.
- Delgado-Baquerizo M, Eldridge DJ, Ochoa V, Gozalo B, Singh BK, Maestre FT (2017) Soil microbial communities drive the resistance of ecosystem multifunctionality to global change in drylands across the globe. *Ecology Letters*, 20, 1295–1305.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Reich PB, Jeffries TC, Gaitan JJ, Encinar D, Berdugo M, Campbell CD, Singh BK (2016) Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7, 10541. doi.org/10.1038/ncomms10541.
- Filser J, Fromm H, Nagel RF, Winter K (1995) Effects of previous intensive agricultural management on microorganisms and the biodiversity of soil fauna. *Plant and Soil*, 170, 123–129.
- Gong J, Qian DW, Zhang LL, Xie YC, Gao YJ (2016) Spatiotemporal change of oasis/desert land and its landscape response

- in Linze County in recent 35 years. *Arid Zone Research*, 33, 805–813. (in Chinese with English abstract) [巩杰, 钱大文, 张玲玲, 谢余初, 高彦净 (2016) 近35 a 临泽县绿洲-荒漠土地变化及其景观响应. *干旱区研究*, 33, 805–813.]
- Guan PT, Zhang XK, Yu J, Cheng YY, Li Q, Andriuzzi WS, Liang WJ (2018) Soil microbial food web channels associated with biological soil crusts in desertification restoration: The carbon flow from microbes to nematodes. *Soil Biology & Biochemistry*, 116, 82–90.
- Guan SY (1986) *Soil Enzyme and Its Research Methods*. Agriculture Press, Beijing. (in Chinese) [关松荫 (1986) 土壤酶及其研究法. 农业出版社, 北京.]
- Han DL (1999) The process of research on oasis in China. *Scientia Geographica Sinica*, 19, 313–319. (in Chinese with English abstract) [韩德林 (1999) 中国绿洲研究之进展. *地理科学*, 19, 313–319.]
- Hu R, Wang XP, Zhang YF, Shi W, Jin YX, Chen N (2016) Insight into the influence of sand-stabilizing shrubs on soil enzyme activity in a temperate desert. *Catena*, 137, 526–535.
- Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences (1978) *Analytical Methods of Soil Physical and Chemical Properties*. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. (in Chinese) [中国科学院南京土壤研究所 (1978) 土壤理化分析. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Jangid K, Williams MA, Franzluebbers AJ, Sanderlin JS, Reeves JH, Jenkins MB, Endale DM, Coleman DC, Whitman WB (2008) Relative impacts of land-use, management intensity and fertilization upon soil microbial community structure in agricultural systems. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2843–2853.
- Jia BQ, Ci LJ (2003) *The Ecological Research of Oasis Landscape*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [贾保全, 慈龙骏 (2003) 绿洲景观生态研究. 科学出版社, 北京.]
- Jia HR, Geng LL, Li YH, Wang Q, Diao QY, Zhou T, Dai PL (2016) The effects of Bt CryIIe toxin on bacterial diversity in the midgut of *Apis mellifera ligustica* (Hymenoptera: Apidae). *Scientific Reports*, 6, 24664. doi:10.1038/srep24664.
- Koellner T, Geyer R (2013) Global land use impact assessment on biodiversity and ecosystem services in LCA. *International Journal of Life Cycle Assessment*, 18, 1185–1187.
- Li CH, Tang LS, Jia ZJ, Li Y (2015) Profile changes in the soil microbial community when desert becomes oasis. *PLoS ONE*, 10, e0139626. doi.org/10.1371/journal.pone.0139626.
- Li FR, Feng Q, Liu JL, Sun TS, Ren W, Guan ZH (2013) Effects of the conversion of native vegetation to farmlands on soil microarthropod biodiversity and ecosystem functioning in a desert oasis. *Ecosystems*, 16, 1364–1377.
- Li FR, Liu JL, Hua W, Niu RX, Liu QJ, Liu CA (2011) Trophic group responses of ground arthropods to land-cover change and management disturbance. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4169–4181. (in Chinese with English abstract) [李锋瑞, 刘继亮, 化伟, 牛瑞雪, 刘七军, 刘长安 (2011) 地面节肢动物营养类群对土地覆被变化和管理扰动的响应. *生态学报*, 31, 4169–4181.]
- Li FR, Liu JL, Sun TS, Jin BW, Chen LJ (2014) Converting natural vegetation to farmland alters functional structure of ground-dwelling beetles and spiders in a desert oasis. *Journal of Insect Conservation*, 18, 57–67.
- Li T, Su J, Xu ZQ, Li XL, Han GD, Zhang JP (2017) The distribution and dynamic of Curculionidae on *Haloxylon ammodendron* in Gurbantünggüt Desert. *Journal of Shihezi University (Natural Science)*, 35, 201–206. (in Chinese with English abstract) [李婷, 苏杰, 许照强, 李兴龙, 韩国栋, 张建萍 (2017) 古尔班通古特沙漠梭梭林象甲科昆虫分布及其动态研究. *石河子大学学报(自然科学版)*, 35, 201–206.]
- Lin XG (2010) *Principles and Methods of Soil Microbiology Research*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [林先贵 (2010) 土壤微生物原理与方法. 高等教育出版社, 北京.]
- Liu JL, Li FR, Liu LL, Yang K (2017) Responses of different Collembola and mite taxa to experimental rain pulses in an arid ecosystem. *Catena*, 155, 53–61.
- Liu JL, Li FR, Liu QJ, Niu RX (2010) Composition and diversity of surface-active soil fauna communities in arid desert ecosystems of the Heihe Basin. *Journal of Desert Research*, 30, 342–349. (in Chinese with English abstract) [刘继亮, 李锋瑞, 刘七军, 牛瑞雪 (2010) 黑河流域干旱荒漠土壤动物群落组成与多样性的季节变异. *中国沙漠*, 30, 342–349.]
- Liu RT, Zhao HL, Zhao XY (2012) Effects of different afforestation types on soil faunal diversity in Horqin Sand Land. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 1104–1110. (in Chinese with English abstract) [刘任涛, 赵哈林, 赵学勇 (2012) 科尔沁沙地不同造林类型对土壤动物多样性的影响. *应用生态学报*, 23, 1104–1110.]
- Liu YH, Yu ZR, Gu WB, Axmacher JC (2006) Diversity of carabids (Coleoptera, Carabidae) in the desalinized agricultural landscape of Quzhou County, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 113, 45–50.
- Newbold T, Hudson LN, Hill SLL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L, Bennett DJ, Choimes A, Collen B, Day J, Palma AD, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar MJ, Feldman A, Garon M, Harrison MLK, Alhusseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Correia DLP, Martin CD, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HRP, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck SL, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JPW, Purvis A (2015) Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520, 45–50.
- Nielsen UN, Ayres E, Wall DH, Bardgett RD (2011) Soil biodiversity and carbon cycling: A review and synthesis of studies examining diversity–function relationships. *European Journal of Soil Science*, 62, 105–116.
- Nielsen UN, Ball BA (2015) Impacts of altered precipitation regimes on soil communities and biogeochemistry in arid

and semi-arid ecosystems. *Global Change Biology*, 21, 1407–1421.

- Nielsen UN, Osler GHR, Campbell CD, Burslem DFRP, van der Wal R (2010) The influence of vegetation type, soil properties and precipitation on the composition of soil mite and microbial communities at the landscape scale. *Journal of Biogeography*, 37, 1317–1328.
- Owojori OJ, Reinecke AJ, Voua-Otomo P, Reinecke SA (2009) Comparative study of the effects of salinity on life-cycle parameters of four soil-dwelling species (*Folsomia candida*, *Enchytraeus doerjesi*, *Eisenia fetida* and *Aporrectodea caliginosa*). *Pedobiologia*, 52, 351–360.
- Pan XL, Ma YJ, Gao W, Qi JG, Shi QD, Lu HY (2004) The eco-environmental evolution in arid area of West China. *Journal of Desert Research*, 24, 663–673. (in Chinese with English abstract) [潘晓玲, 马映军, 高炜, 齐家国, 师庆东, 陆海燕 (2004) 中国西部干旱区生态环境演变过程. *中国沙漠*, 24, 663–673.]
- Paz-Kagan T, Caras T, Herrmann I, Shachak M, Karnieli A (2017) Multiscale mapping of species diversity under changed land use using imaging spectroscopy. *Ecological Applications*, 27, 1466–1484.
- Rusek J (1998) Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservations*, 7, 1207–1219.
- Shi LL, Fu SL (2014) Review of soil biodiversity research: History, current status and future challenges. *Chinese Science Bulletin*, 59, 493–509. (in Chinese) [时雷雷, 傅声雷 (2014) 土壤生物多样性研究: 历史、现状与挑战. *科学通报*, 59, 493–509.]
- Siepel H, Maaskamp F (1994) Mites of different feeding guilds affect decomposition of organic matter. *Soil Biology & Biochemistry*, 26, 1389–1394.
- Song DX, Zhu MS, Chen J (1999) *The Spiders of China*. Hebei Science & Technology Publishing House, Shijiazhuang.
- Tripathi BM, Moroenyane I, Sherman C, Lee YK, Adams JM, Steinberger Y (2017) Trends in taxonomic and functional composition of soil microbiome along a precipitation gradient in Israel. *Microbial Ecology*, 74, 168–176.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014) Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 111, 5266–5270.
- Whitford WG, Parker LW (1989) Contributions of soil fauna to decomposition and mineralization processes in semiarid and arid ecosystems. *Arid Land Research and Management*, 3, 199–215.
- Xie YW, Wang GS (2014) Reconstruction of historic spatial pattern for water resources utilization in the Heihe River basin. *Geographical Research*, 33, 1977–1991. (in Chinese with English abstract) [颉耀文, 汪桂生 (2014) 黑河流域历史时期水资源利用空间格局重建. *地理研究*, 33, 1977–1991.]
- Yin WY (1998) *Pictorial Keys to Soil Animals of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [尹文英 (1998) *中国土壤动物检索图鉴*. 科学出版社, 北京.]
- Zhang WX, Chen DM, Zhao CC (2007) Functions of earthworm in ecosystem. *Biodiversity Science*, 15, 142–153. (in Chinese with English abstract) [张卫信, 陈迪马, 赵灿灿 (2007) 蚯蚓在生态系统中的作用. *生物多样性*, 15, 142–153.]
- Zhao WZ, Yang R, Liu B, Yang QY, Li F (2016) Oasification of northwestern China: A review. *Journal of Desert Research*, 36, 1–5. (in Chinese with English abstract) [赵文智, 杨荣, 刘冰, 杨淇越, 李芳 (2016) 中国绿洲化及其研究进展. *中国沙漠*, 36, 1–5.]
- Zheng LY, Gui H (1999) *Classification of Insects in China*. Nanjing Normal University Publishing House, Nanjing. (in Chinese) [郑乐怡, 归鸿 (1999) *昆虫分类*. 南京师范大学出版社, 南京.]
- Zhou ZY, Li FR, Chen SK, Zhang HR, Li G (2011) Dynamics of vegetation and soil carbon and nitrogen accumulation over 26 years under controlled grazing in a desert shrubland. *Plant and Soil*, 341, 257–268.

(责任编辑: 傅声雷 责任编辑: 闫文杰)