No. 1

Vol. 26

1月

2018 年

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2018.01.002

# 关于生态功能与管理的生物土壤结皮研究

戴黎聪 $^{1,2}$ ,柯  $^{1,2}$ ,曹莹芳 $^{1,2}$ ,张法伟 $^{1}$ ,曹广民 $^{1}$ ,李以康 $^{1*}$ 

(1. 中国科学院西北高原生物研究所,青海 西宁 810008; 2. 中国科学院大学,北京 100049)

摘要:生物土壤结皮(biological soil crusts,BSCs)是由土壤中的低等植物、微生物和和土壤颗粒粘合形成的一种特殊复合体,广泛分布于世界干旱和半干旱地区。研究表明,BSCs 主要由藻类、地衣、苔藓等自养生物和细菌、微小真菌等异养生物构成并被誉为生态系统修复工程师,对于沙地和荒漠碳、氮、磷等养分的固定以及土壤酶活性具有重要的意义,同时调节土壤表层的水文过程(降水入渗、地表径流、蒸发等过程),进而影响地上植被种子萌发、幼苗存活及生长过程。BSCs 的分类,一般依据 BSCs 中的优势物种和演替方向,可将结皮依次分为藻类结皮、地衣结皮及苔藓结皮 3 类;其形成、发育和结构、功能受人类活动和气候干扰的影响,但关于 BSCs 的监测和管理研究甚少。本文结合比值植被指数(Simple Ratio Index)和归一化色素指数(Normalized Difference Vegetation Index)方法,旨在对 BSCs 的形态类群进行科学监测,同时结合 BSCs 的恢复演替程度,重点阐述不同利用方式和强度下,生物结皮演替及其生态功能对干旱、半干旱生态系统的影响,以期探索可行的管理措施,为认识干旱半干旱区地表过程,促进退化生态系统修复进程奠定基础。

关键词:生物土壤结皮;生态系统修复工程师;水文过程;监测和管理

中图分类号:S812.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2018)01-0022-08

# The Study on Ecological Functions and Management of Biological Soil Crusts

DAI Li-cong<sup>1,2</sup>, KE Xun<sup>1,2</sup>, CAO Ying-fang<sup>1,2</sup>, ZHANG Fa-wei<sup>1</sup>, CAO Guang-ming<sup>1</sup>, LI Yi-kang<sup>1\*</sup>

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, Guangxi Province 810001, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Biological soil crusts (BSCs) are special complexes composed of lower plant, microorganism (bacteria, fungi) and surface soil fine particles bonded by their exuding mucilaginous material, which are widespread in the semi-arid regions all over the world. In many literatures, BSCs are known as ecosystem restoration engineer, it not only makes great contribution to nutrient fixation (Carbon, nitrogen and phosphorus) and soil enzyme activity, but also plays vital roles in seed germination and seedling survival by regulating hydrological process of soil surface (precipitation infiltration, surface runoff, evaporation and other processes), which include autotrophic and heterotrophic organisms. The autotrophic organisms mainly consist of algae, lichen and moss, and heterotrophic organisms are composed of bacteria, microscopic fungi, etc. The classification of BSCs can be divided into three categories: algae, lichen and moss crust based on the dominant species and succession direction of BSCs. The formation, development and structure of BSCs are affected by human activities and climate disturbances, but little attention have devoted to the monitoring and management of BSCs. In this study, the simple ratio index (SRI) and normalized difference vegetation index (NDVI) were summarized to monitor the morphology of BSCs. Furthermore, the effect of BSCs succession and its ecological function on arid and semi-arid ecosystems under different utilization ways and intensity were also discussed, which laid a foundation for a further understanding of the surface process of arid and semi-arid areas and promoting the restoration of degraded ecosystem.

**Key words:** Biological soil crusts; Ecosystem restoration engineer; Hydrological processes; Monitoring and management

生物土壤结皮(biological soil crusts, BSCs)是 世界干旱、半干旱地区另一类最重要的生物资源。

收稿日期:2017-03-27;修回日期:2018-01-11

基金项目:国家自然科学基金项目(31270576);国家自然科学基金重点项目(41730752);青海省科技厅基础研究项目(2016-ZJ-710)资助作者简介:戴黎聪(1993-),男,汉族,江西上饶人,研究生,主要从事生物结皮与演替研究,E-mail:18270821151@163.com; \*通信作者Author for correspondence,E-mail: liyikang501@163.com

许多研究表明,BSCs 是由藻类、地衣、苔藓等隐花植物与土壤中的细菌、真菌和土壤颗粒粘合形成的一种特殊复合体<sup>[1-2]</sup>。国外对 BSCs 的研究最早始于二十世纪五十年代。我国科学家从二十世纪八十年代开始,致力于 BSCs 影响土壤理化性质和种子萌发等机理研究<sup>[3]</sup>。此后,随着研究手段和方法的不断改进,发现 BSCs 在沙地或荒漠生态系统中扮演着重要的角色,对其研究逐渐得到广泛重视。

BSCs 对沙地或荒漠生态系统的影响主要表现在以下几个方面:(1)影响表层土壤的养分循环,如一些藻类结皮的生物固氮作用,通过影响土壤碱性磷酸酶的活性间接调控土壤磷素的排放[4-5]等。(2)通过改变土壤水文过程(地表径流、降雨入渗、蒸发和凝结水的捕获等过程),进而对土壤的水分进行重新分配<sup>[6]</sup>。(3)通过改变表层土壤理化性质和结构,影响维管束植物种子的传播、萌发及幼苗生长等过程<sup>[3,7]</sup>。

目前,关于 BSCs 对沙地或荒漠生态系统功能的研究已有大量报道,然而由于 BSCs 组成、结构及演替等方面的复杂性<sup>[8]</sup>,其生态过程及其作用机理尚存在较大争议。近年来,由于沙地或荒漠区人为活动加剧和放牧强度增加,BSCs 受到不同程度的破坏,BSCs 作为荒漠生态系统重要的组成部分,一旦被破坏很难在短期内恢复<sup>[9]</sup>,且 BSCs 的形成和发育是一个动态过程,如果缺乏长期的监测和有效的管理,将在很大程度上制约沙地或荒漠生态系统恢复。

本文综述了近几十年国内外 BSCs 研究成果,重点总结了 BSCs 对土壤养分循环、水文循环、土壤酶活性及维管植物等的影响,并提出了相应的管理措施,讨论了其前沿科学问题以及未来研究方向,试图对 BSCs 的生态功能和管理提出新的价值和见解,加深对荒漠生态系统地表过程的认识。

# 1 生物土壤结皮的组成、分类与演替

BSCs 中的生物群落,主要包括自养生物和异养生物两类。其中,自养生物主要由藻类、地衣、苔藓等组成,异养生物有细菌、微小真菌等 $^{[10]}$ 。

BSCs 的分类,多根据结皮生物的物种组成、结皮形态、生态功能等进行[11]。根据 BSCs 中的优势物种结皮分为藻类结皮、地衣结皮及苔藓结皮,依据结皮形态划分为光滑结皮、皱结皮、卷结皮和塔结皮等。

在干旱沙漠和荒漠地区,结皮生物演替过程是一个极其复杂的生物学过程。有研究表明, $\mathrm{BSCs}$ 的发育主要是在生物和非生物作用下进行, $\mathrm{BSCs}$ 的演

替过程大致分为 3 个阶段。早期阶段,土壤酶和微生物相互作用,改善土壤的理化性质,增加土壤的有机物质,为藻类生长发育创造一个良好的环境;此后,大量藻类快速繁殖与生长,地表形成了以藻类生物为主的生物结皮,使 BSCs 演替进入初级阶段;最后,随着藻类生物的大量繁衍,多糖类分泌物增加,地表土壤微环境得到进一步改善,为地衣和苔藓结皮的繁衍提供了良好条件,最终形成了以藻类、地衣、苔藓为主的高级阶段[12]。我国科学家在流沙地治理实践中,采用麦草方格十栽植旱生植物技术其BSCs 的发育也大致经历了 3 个阶段,首先是粉粒物沉积和雨滴冲击的结皮,然后形成以苔藓为优势种群的苔藓结皮,最后形成以藻类、苔藓及叶苔为主的生物结皮[13]。

## 2 生物土壤结皮的生态功能

## 2.1 生物土壤结皮对土壤养分循环的影响

许多研究证实,BSCs 对改善荒漠土壤的养分状况,维持维管束植物的正常生长发挥着重要的作用。 其中,BSCs 中地衣和藻类等生物通过土壤酶和微生物相互作用及降尘的捕获,改善土壤的理化性质,增加土壤有机物质,为沙地或荒漠植被演替提供养分[14]。

2. 1. 1 生物土壤结皮对土壤氮循环的影响 在沙地或荒漠区,BSCs 中蓝藻细菌和藻类可以固定大气中氮,是沙地或荒漠生态系统氮的主要来源[15],Mayland等[16]和 Rogers等[17]研究发现,BSCs 能够将氮直接输入到维管植物、真菌、放线菌和细菌群落中。但 BSCs 的固氮能力受多种因素影响,不同类型结皮固氮能力存在一定的差异,藻类结皮的固氮能力高于地衣和苔藓结皮[18];其次,降水丰寡也影响 BSCs 的固氮能力。研究表明,在干旱地区,由于降水稀少,BSCs 群落结构单一,固氮能力弱[19],而在湿润条件下 BSCs 固氮能力较强,尤其当结皮织水分含量达到  $36\%\sim50\%$ 时,固氮能力最强[20]。此外,BSCs 的固氮能力还受温度影响,在一定范围内,结皮的固氮能力与温度呈正相关,但当气温超过 30%,结皮的固氮能力明显下降[21]。

虽然 BSCs 在一定程度上增加了沙地或荒漠区氮的输入,但 BSCs 通过硝化、反硝化及淋溶过程流失的氮也是不能忽视的(图 1)。 West 等[22] 发现,在寒冷的荒漠生态系统中,BSCs 利用降雨为反硝化过程提供一个有利的环境,通过硝化和反硝化以及蒸发过程将氮重新排放到大气中,从而流失大量的氮。

同时, Nadehoffer 等[23] 也发现, 土壤有机物质通过 径流方式也可以流失大量的氮素。

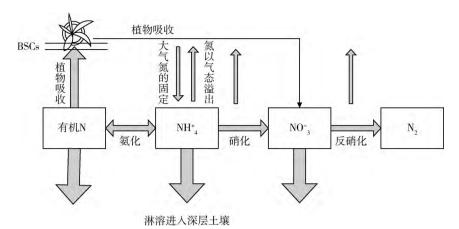


图 1 荒漠生态系统的氮循环

Fig. 1 The nitrogen cycle of desert ecosystem

- 2.1.2 生物土壤结皮对土壤碳循环的影响 BSCs 对调节土壤碳循环具有重要作用。在干旱地区,土壤碳主要分布在表层土壤中<sup>[24]</sup>,BSCs 的固碳能力与其发育阶段、结皮类型以及外界环境条件等有关。不同发育阶段生物结皮固碳能力存在显著差异,且同一发育时期也受温度和降水的影响<sup>[25]</sup>。Escolar等<sup>[26]</sup>发现,温度升高可显著增加土壤碳排放速率,但苔藓凋亡后又会增加土壤有机碳。尽管短时间内温度升高,土壤碳含量呈增加趋势,但随着地衣的死亡消失,这种增加趋势会慢慢减弱<sup>[27]</sup>。
- 2.1.3 生物土壤结皮对土壤磷循环的影响 Jafaril 等研究发现<sup>[28]</sup>,BSCs 可以提高土壤表层 0~5 cm 磷素含量,其作用机理是通过影响土壤碱性磷酸酶的活性间接调控土壤磷素的排放,土壤碱性磷酸酶活性越高,可溶磷、速效磷释放越高<sup>[29]</sup>。有研究发现,蓝藻可以将难溶的磷酸酶转化为土壤中植物可以吸收利用的可溶性磷酸盐,从而提高土壤磷素的可溶磷、速效磷含量<sup>[30]</sup>。此外,在沙地或荒漠区,坡向及植物种类不同,BSCs 固磷能力差异显著,其中,迎风坡土壤结皮层的速效磷的含量显著高于背风坡,披碱草

(Elymus Elymusdahuricus)下的结皮层土壤速效磷含量均高干沙蒿(Artemisia desertorum)[29]。

## 2.2 生物土壤结皮对土壤水文过程的影响

荒漠区 BSCs 的分布改变土壤表层的水文过程,并在调节荒漠生态系统水循环过程中发挥重要作用<sup>[31]</sup>。许多研究证实,BSCs 主要是通过地表径流、入渗和蒸发等途径来影响土壤水分循环(图 2)。在黄土高原区,BSCs 能够显著增加地表 5 cm 土层水分含量,增幅达 7.6%;而 15 cm、30 cm 和 50 cm 土层分别增加了 3.1%,6.1%和 8.1%<sup>[32]</sup>,其作用机理可能与减少土壤水分径流和蒸发有关。此外,Booth 等<sup>[33]</sup>发现,在 BSCs 盖度高的地方,相比于 BSCs 对入渗的影响,土壤大孔隙的影响占主导作用,水分主要是通过大孔隙增加入渗率,而在一些 BSCs 严重破坏或者退化的地区,土壤表面由于侵蚀严重大孔隙大量减少,水分只能借助基质途径入渗到土壤中。

通常在降雨强度较小条件下,BSCs 可以增加土壤水分的入渗,土壤水分入渗率越高,被蒸发的可能性越小[34]。

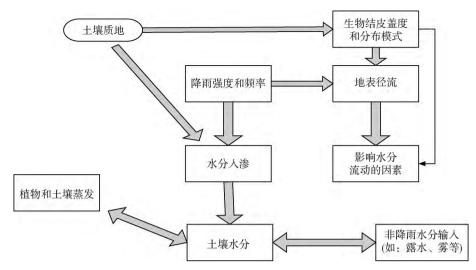


图 2 荒漠生态系统的水循环

Fig. 2 The hydrologic cycle of desert ecosystem

#### 2.3 生物土壤结皮对维管束植物的影响

在干旱的荒漠地区,BSCs 不仅改善了荒漠土壤碳、氮等养分的供应及土壤水分分布格局,而且还深刻影响土壤表层的物理和化学性质,进而影响维管束植物的萌发、存活、定居等过程。目前,关于 BSCs 的萌发研究较多,但对其响应机制存在一定分歧。野外观测发现,有 BSCs 分布区的维管束植物丰富度是无 BSCs 分布的 5 倍左右[35],其机理可能是与改变表层土壤的水分、养分、温度、pH 值等生态条件有关[36]。因为,随着 BSCs 的逐步形成与演替,结皮含水量逐渐增加,从而有利于维管束植物种子的萌发。此外,维管束植物种子的转发。此外,维管束植物种子的转发。此外,维管束植物种子的发还受温度影响,结皮中的某些有机物质可以吸收紫外线,在一定程度上提高土壤的温度,从而影响维管束种子的定居和萌发[37]。

#### 2.4 生物土壤结皮对土壤酶活性的影响

土壤酶是土壤最活跃的有机成分之一,其活性的变化可敏感反应土壤的恢复程度<sup>[38]</sup>。杨航宇等<sup>[39]</sup>发现,与无结皮分布的植被相比,人工植被固沙区的藻地衣结皮和藓类结皮可显著提高土壤蛋白酶、纤维素酶及碱性磷酸酶活性,且土壤酶活性还与结皮类型以及结皮发育程度有关。一般,发育晚期的苔藓结皮土壤酶活性显著高于发育早期的藻一地衣结皮土壤酶活性,这可能是由于 BSCs 为土壤微生物提供了足够的食物来源和适宜的生存条件,促进了土壤微生物的快速生长、繁殖,从而提高了土壤酶的活性<sup>[40]</sup>。此外,结皮下土壤酶活性还受季节变化影响,不同季节由于温度、水分和光照不同,进而

影响对土壤酶活性。一般,土壤碱性磷酸酶活性表现为夏季>秋季>冬季>春季,而土壤蛋白酶和纤维素酶活性则为夏季>秋季>春季>冬季<sup>[41]</sup>。

# 3 干扰对牛物土壤结皮的影响

在干旱沙地或荒漠区,BSCs 在抵抗风蚀、水蚀等方面具有重要意义,但关于干扰对 BSCs 理化性质影响的研究较少。特别是随着牲畜啃食、践踏及火烧、机械扰动等人类活动的不断加剧,BSCs 也受到不同程度的破损,进而影响其生态功效的正常发挥。

#### 3.1 火烧对生物土壤结皮的影响

频繁火烧会降低藻类、地衣等隐花植物的生物量和盖度,改变地上植物的物种组成<sup>[42]</sup>,但轻度火烧可以减少地表凋落物和一些高等植物的生物量,为 BSCs 的重新分布创造良好条件<sup>[43]</sup>。在澳大利亚半干旱块状红壤区,植物群落经过连续火烧 7 年后,BSCs 中的微生物基本消失,其菌丝体结构严重破坏<sup>[44]</sup>。相比于放牧干扰而言,火烧对 BSCs 的破坏性更强<sup>[45]</sup>,可能由于 BSCs 主要聚集在土壤 1~3 mm,火烧破坏了 BSCs 所有繁殖体,使其得不到有效恢复。因此,适度火烧有利于 BSCs 的发育和演替,但频繁火烧将大幅降低结皮盖度,增大土壤侵蚀的可能性。

#### 3.2 放牧对生物土壤结皮的影响

放牧过程中家畜过度啃食与践踏是 BSCs 形成

与发育的重要干扰源之一。Anderson 等<sup>[46]</sup> 发现,过度放牧干扰后,BSCs 的恢复期相当长,有些可以达到 40 年,主要是由于高强度的牲畜啃食与践踏,抑制了新的 BSCs 形成<sup>[47]</sup>;戎郁萍等<sup>[48]</sup> 发现,随着放牧强度的增加,土壤速效氮和速效钾含量增加,全磷和速效磷减少,上层土壤 pH 值下降。Shachak等<sup>[49]</sup> 研究发现,经过牲畜啃食后蓝藻丰富度有所提高,而地衣的比例却明显下降,从而减少 BSCs 在荒漠生态系统的固氮能力,加速了气态氮的流失。

# 4 生物土壤结皮的监测和管理

### 4.1 生物土壤结皮的监测

BSCs 是沙地和荒漠生态系统功能发挥的主要 主体,很多学者承认牧场的健康指标与 BSCs 存在 着密切联系,却很少有人对 BSCs 的生物群落进行 监测和记录[50],这可能是由于在野外对 BSCs 的鉴 定具有一定的困难性。过去研究者只是通过 BSCs 形态类群的盖度、丰富度和密度等作为 BSCs 监测 评估的重要指标[50],虽然这种方法只需监测 BSCs 形态类群的盖度和丰富度,就能够高效地对更多样 地 BSCs 进行监测,且 BSCs 形态类群方法在不同地 区适应性较好,得到许多研究者的认可,但这种传统 方法人力成本较大,且耗时较长。因此,后面慢慢发 展了重复像点法、遥感法和大尺度航拍法[31]。通过 遥感方法可以监测全球气候变化对干旱区 BSCs 群 落组成的影响[51],但该方法只适用于湿润的生态系 统,而对干旱区运用效果较差,尤其当植被盖度较低 时,遥感法对 BSCs 群落的变化并不敏感[52-53]。近 年来,随着 BSCs 在干旱区的生态功能愈加重要,生 物物理和植被指数方法被广泛作为评估 BSCs 群落 的分布和生态功能的重要指标,如归一化植被指数 (normalized difference vegetation index, DNVI), 增 强型植被指数(enhanced vegetation index, EVI)指 数等[54-55],然而其运用也有一定的局限性,DNVI与 EVI 指数也只适用于湿润的生态系统中,对于一些 降雨较少的干旱和沙地生态系统,由于土壤较干旱, BSCs 组织光合作用较弱,几平相当干裸土,一些植 被指数并不能准确区别于 BSCs 和裸土,导致不能 准确反映 BSCs 群落组成和演替变化。鉴于此,比 值植被指数(Simple Ratio Index)和归一化色素指 数(Normalized Difference Vegetation Index)方法 被发展用于一些分布在较干旱生态系统的 BSCs 群 落监测[56],其优点是克服了对干旱区域 BSCs 群落 监测不敏感问题,比值植被指数和归一化色素指数原理主要是借助于 BSCs 群落叶绿素光谱的波段,从而区分 BSCs 的种类、分布和演替阶段。一般 BSCs 叶绿素的光谱吸收波段范围介于  $667\sim682$  nm,且不同结皮种类吸收波段都不同[56]。通过对 BSCs 的监测,可以评估全球变化和外界干扰对 BSCs 的组成、分布、演替及生态功能影响,以期为管理者的抉择提供可靠的理论依据。

### 4.2 生物土壤结皮的管理

尽管 BSCs 在干旱和沙地生态系统中发挥着重 要的作用,但随着全球气候变化和人类活动扰动的 加剧,BSCs 大面积被破坏。总结起来,BSCs 主要受 到牲畜、机械、火灾和气候干扰,因此,需要通过不同 的管理措施为 BSCs 的保护提供理论指导。大致可 从以下 4 个方面进行管理:(1)对于放牧干扰,可以 通过减少载畜量,合理设置水源,根据 BSCs 的不同 生长时期,:制定不同的放牧策略(如:休牧、轮牧、分 散放牧和禁牧等),调整放牧时间,在降雨较少时期, 应禁止牧民放牧,从而减少牲畜的踩踏,为 BSCs 的 恢复提供良好条件[57]。(2)对于火灾干扰,主要由 于一年生外来物种的入侵,为火灾的发生提供了燃 料,加大了火灾发生的可能性。因此,需要定期对一 些易燃的外来物种进行移除。(3)对于机械干扰,主 要是车辆的碾压,可以通过设置标志牌警示或规定 其行驶路线,从而避免对一些敏感的 BSCs 分布区 造成二次破坏。(4)对于气候影响,则主要是通过降 雨、辐射和风速影响 BSCs 的生长和分布。当降雨 较少时,BSCs的萌发和生长受到抑制,且风速愈大, BSCs 种子的萌发率愈小,同时紫外线愈强也会抑制 BSCs 种子的萌发[2]。因此,当风速较大或降雨较少 时,可以通过铺盖秸秆方法,减少表层土壤水分的蒸 发,同时可以减少风速和紫外线对 BSCs 种子着床 和萌发影响。

由于 BSCs 生长缓慢,繁殖速率慢,易受到外界干扰,且干扰后恢复时间周期长,因此,关于 BSCs 的恢复已经成为干旱和沙地区域研究的热点和挑战,目前对 BSCs 的恢复主要有主动恢复和被动恢复法<sup>[58]</sup>,主动恢复主要是通过间接改善土壤理化性质,减少外界干扰,为 BSCs 的恢复提供良好生长繁殖条件。而主动恢复法则主要借助于接种法和实验室培养法恢复,这两种方法皆有利弊,接种法主要是通过选择一种适合当地气候条件且抗性较好的BSCs 种类,接种到 BSCs 破坏严重的区域,其优点

是能够快速恢复一些野外繁殖困难或则实验室无法 培养的结皮种类,提高 BSCs 的多样性,缺点是技术 要求高,花费成本较大,且原材料获得较为困难,不 适于大规模推广。而实验室培养法,则主要通过实 验室培养结皮,其优点是能够大面积推广,快速恢复 结皮的盖度,缺点是培养工程量大,且对于一些结皮 种类无法通过实验室培养获得(如:一些地衣种类)。 总体而言,相比于主动恢复,被动恢复优势更大。因 此,在未来的 BSCs 恢复管理过程中应坚持被动恢 复为主,主动恢复为辅原则,因地制宜,根据 BSCs 干扰的程度和气候条件的不同采取不同的恢复方 法,对于一些破坏较轻的 BSCs,可以先采取主动恢 复法,即改善土壤理化性质,减少外界干扰,从而为 BSCs 的恢复提供良好条件。对于一些破坏严重的 BSCs,被动恢复法具有较好的效果,且可以同时结 合接种法和实验室培养法,前期可以通过实验室培 养法培养藻类结皮,用于改善土壤的理化性质,对于 后期较难培养的地衣和苔藓结皮,则可以通过接种 法进行恢复[59]。当然目前接种技术还未成熟,尤其 在一些热沙漠区域的运用还处在初步探索阶段,未 来需要进一步加强研究。

# 5 问题与展望

目前关于 BSCs 的研究主要存在以下几个问题:

第一,BSCs 仍停留在对其某个功能和作用的定性认识,且对 BSCs 的一些生态功能存在较大争议,而在全球气候变化背景下,关于定量分析 BSCs 影响土壤养分循环的关键过程研究还是比较缺乏<sup>[45]</sup>。因此,需要加强碳、氮、水三者之间的耦合关系从全局把握 BSCs 对土壤养分循环影响的机理。

第二,过去大量的研究只关注 BSCs 对土壤氮的输入,而对 BSCs 硝化、反硝化流失氮过程机理研究仍然比较薄弱 $^{[30]}$ ,且 BSCs 是否可以增加农业土壤的肥力,从而增加作物的产量也是未来研究的一个重要方向。由于荒漠生态系统氮素匮乏,在全球氮沉降背景下,少量的氮素增加可能影响荒漠生态系统的结构和功能 $^{[60]}$ ,过去研究者对荒漠生态系统氮沉降的研究多停留在维管植物和土壤系统,而专门关于 BSCs 对氮沉降响应少见报道。

第三,目前关于 BSCs 对土壤水文过程的研究 多数集中在其某一部分,如土壤水分的入渗、地表径 流及土壤水分的蒸发[61-62],而没有从入渗一径流一 蒸发耦合全局把握 BSCs 对干旱、半干旱区水分平衡的影响。未来应考虑时空的变异,整合其他组成部分,如土壤、植被等,将所研究成果嵌入当前的水文模型中,从而进一步理解生物结皮对荒漠区土壤水分的影响。

此外,自从退耕还林政策实施后,黄土高原维管束植物和 BSCs 生长、发育都得到改善,关于 BSCs 与维管束植物分布格局的研究较少,致使国内关于 BSCs 与维管束植物研究仍不能解释坡面水土流失的规律,要解决该问题必须明晰 BSCs 与维管束植物的分布格局和空间变异特征,以期为我国退耕还林后植物和 BSCs 对水土流失模型建立和荒漠化治理具有重要的理论指导意义。

## 参考文献

- [1] 李新荣,张元明,赵允格. 生物土壤结皮研究:进展,前沿与展望[J]. 地球科学进展,2009,24(1):11-24
- [2] Belnap J, Lange O L. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management [M]. Berlin: Springer, 2003: 281-286
- [3] 刘翔,周宏飞,刘昊,等. 不同类型生物土壤结皮覆盖下风沙土的入渗特征及模拟[J]. 生态学报,2016,36(18);5820-5826
- [4] Li X R. Influence of variation of soil spatial heterogeneity on vegetation restoration [J]. Science in China Series D: Earth Science 2005, 48(11):2020-2031
- [5] Zhang Z S, Liu L C, Li X R, et al. Evaporation properties of a revegetated area of the Tengger Desert, North China[J]. Journal of Arid Environments, 2008, 72(6):964-973
- [6] 陈孟晨,张景光,刘立超. 生物土壤结皮对一年生植物影响研究进展[J]. 中国沙漠, 2017,37(3):483-490
- [7] Eldridge D J, Tozer M E, Slangen S. Soil hydrology is independent of microphytic crust cover: Further evidence from a wooded semiarid australian rangeland[J]. Arid Soil Research & Rehabilitation, 1997, 11(2):113-126
- [8] Dojani S, Büdel B, Deutschewitz K, et al. Rapid succession of biological soil crusts after experimental disturbance in the Succulent Karoo, South Africa[J]. Applied soil ecology, 2011, 48 (3):263-269
- [9] **马**洁,陈先江,侯扶江. 草地生物土壤结皮[J]. 草业科学, 2016,33(7):1243-1252
- [10] 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
- [11] Eldridge D J, Greene R S B. Assessment of sediment yield from a semi-arid red earth with varying cover of cryptogams [J]. Journal of Arid Environments, 1994, 26:221-232
- [12] 李守中,郑怀舟,李守丽,等. 沙坡头植被固沙区生物结皮的发育特征[J]. 生态学杂志,2008,27(10):1675-1679
- [13] Evans R D, Ehleringer J R. Water and nitrogen dynamics in an arid woodland[J]. Oecologia, 1994, 99(3-4):233-242

- [14] 胡尧,侯雨乐,李懿. 红壤生物结皮对土壤侵蚀及养分的影响 [J]. 贵州农业科学,2015,43(5):114-119
- [15] Levy G J, Levin J, Shainberg I. Seal formation and interrill soil erosion[J]. Soil Science, 1994, 58
- [16] Mayland H F, McIntosh T H. Availability of biologically fixed atmospheric nitrogen<sup>-15</sup> to higher plants[J]. Nature, 1966, 209 (5021): 421-422
- [17] Rogers S L. Burns R G. Changes in aggregate stability, nutrient status, indigenous microbial populations, and seedling emergence, following inoculation of soil with Nostoc muscorum [J]. Biology and Fertility of Soils, 1994, 18(3):209-215
- [18] Li X R, He M Z, Zerbe S, et al. Micro-geomorphology determines community structure of biological soil crusts at small scales[J]. Earth Surface Processes and Landforms, 2010, 35 (8), 932-940
- [19] Reed S C, Coe K K, Sparks J P, et al. Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility[J].

  Nature Climate Change, 2012, 2(10): 752-755
- [20] Lange O L, Belnap J, Reichenberger H. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen Collema tenax from arid lands in southern Utah, USA; Role of water content on light and temperature responses of CO<sub>2</sub> exchange[J]. Functional Ecology, 1998, 12(2):195-202
- [21] Solheim B, Zielke M, Bjerke J W. Effects of Enhanced UV-B Radiation on Nitrogen Fixation in Arctic Ecosystems[J]. Plant Ecology, 2006, 182(1):109-118
- [22] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions[J]. Advances in ecological research, 1990, 20:179-223
- [23] Natelhoffer K J, Fry B. Controls on natural nitrogen<sup>-15</sup> and carbon<sup>-13</sup> abundances in forest soil organic matter[J]. Soil Science Society of America Journal, 1988, 52(6):1633-1640
- [24] Thomas A D. Impact of grazing intensity on seasonal variations in soil organic carbon and soil CO<sub>2</sub> efflux in two semiarid grasslands in southern Botswana [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 2012, 367(1606):3076-3086
- [25] Grote E E, Belnap J, Housman D C. Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change [J]. Global Change Biology, 2010, 16(10):2763-2774
- [26] Escolar C, Martínez I, Bowker M A, et al. Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: implications for ecosystem structure and functioning[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 2012, 367 (1606): 3087-3099
- [27] Ciais P, Bombelli A, Williams M, et al. The carbon balance of Africa; synthesis of recent research studies[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London A; Mathematical, Physical and Engineering Sciences, 2011, 369 (1943): 2038–2057
- [28] Jafari M, Tavili A, Zargham N, et al. Comparing some properties of crusted and uncrusted soils in Alagol region of Iran[J]. Pakistan Journal of Nutrition, 2004, 3:273-277

- [29] 吴易雯,饶本强,刘永定,等.不同生境对人工结皮发育及表土 氮、磷含量及其代谢酶活性的影响[J]. 土壤,2013,45(1):52-59
- [30] 贾宝全,张红旗,张志强,等. 甘肃省民勤沙区土壤结皮理化性质研究[J]. 生态学报,2003,23(7):1442-1448
- [31] Belnap J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles[J]. Hydrological processes, 2006, 20(15): 3159-3178
- [32] Xiao B, Hu K, Ren T, et al. Moss-dominated biological soil crusts significantly influence soil moisture and temperature regimes in semiarid ecosystems[J]. Geoderma, 2016, 263; 35-46
- [33] Booth W E. Johansen J R. Ashley J. Effects of rangefire on soil algal crusts in semiarid shrub-steppe of the lower Columbia Basin and their subsequent recovery[J]. The Great Basin Naturalist, 1993, 53(1):73-88
- [34] Beymer R J, Klopatek J M. Effects of grazing on cryptogamic crusts in pinyon-juniper woodlands in Grand Canyon National Park [J]. American Midland Naturalist, 1992, 127(1); 139-148
- [35] Zhang Y, Belnap J. Growth responses of five desert plants as influenced by biological soil crusts from a temperate desert, China[J]. Ecological Research, 2015, 30(6):1037-1045
- [36] 邵晨曦,秦树高,冯薇,等. 生物土壤结皮物理因子对植物种子 萌发的影响[J]. 中国农业大学学报,2016,21(2):20-30
- [37] Zamfir M. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: evidence from greenhouse experiments [J]. Oikos, 2000, 88(3):603-611
- [38] Lebrun J D, Trinsoutrot-Gattin I, Vinceslas-Akpa M, et al.
  Assessing impacts of copper on soil enzyme activities in regard
  to their natural spatiotemporal variation under long-term different land uses[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 49
  (6):150-156
- [39] 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):654-664
- [40] Darby B J, Neher D A, Belnap J. Soil nematode communities are ecologically more mature beneath late-than early-successional stage biological soil crusts[J]. Applied Soil Ecology, 2007,35(1):203-212
- [41] Belnap J. Recovery rates of cryptobiotic crusts: inoculant use and assessment methods [J]. The Great Basin Naturalist, 1993,53(1):89-95
- [42] Ford P L, Johnson G V. Effects of dormant-vs, growing-season fire in shortgrass steppe: biological soil crust and perennial grass responses[J]. Journal of Arid Environments, 2006, 67 (1):1-14
- [43] Greene R S B, Chartres C J, Hodgkinson K C. The effects of fire on the soil in a degraded semiarid woodland of cryptogam cover and physical and micromorphological properties [J]. Soil Research, 1990, 28(5):755-777
- [44] 张元明,曹同,潘伯荣. 新疆古尔班通古特沙漠南缘土壤结皮中苔藓植物的研究[J]. 西北植物学报,2002,22(1):18-23
- [45] Johansen J R. Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of north America[J]. Journal of Phycology, 1993, 29(2):140-147
- [46] Anderson D C, Harper K T, Rushforth S R. Recovery of cryp-

- togamic soil crusts from grazing on Utah winter ranges[J].

  Journal of Range Management Archives, 1982, 35(3): 355-359
- [47] Karnieli A, Tsoar H. Spectral reflectance of biogenic crust developed on desert dune sand along the Israel-Egypt border[J].

  International Journal of Remote Sensing, 1995, 16(2); 369-374
- [48] 戎郁萍,韩建国,王培,等. 放牧强度对草地土壤理化性质的影响[J]. 中国草地,2001,23(4):41-47
- [49] Shachak M, Lovett G M. Atmospheric deposition to a desert e-cosystem and its implications for management [J]. Ecological Applications, 1998, 8(2):455-463
- [50] Belnap J, Rosentreter R, Leonard S, et al. Biological soil crusts: e-cology and management [J]. Ecological Studies, 2001(47):119-131
- [51] Elmore A J, Mustard J F, Manning S J, et al. Quantifying vegetation change in semiarid environments: precision and accuracy of spectral mixture analysis and the normalized difference vegetation index[J]. Remote Sensing of Environment, 2000, 73
- [52] Prasad V K. Recent advances in remote sensing and geoinformation processing for land degradation assessment[J]. Photogrammetric Record, 2012, 27(138): 238-239
- [53] Wu W. The generalized difference vegetation index (GDVI) for dryland characterization[J]. Remote Sensing, 2014, 6(2): 1211-1233
- [54] Chen J, Zhang M Y, Wang L, et al. A new index for mapping lichen-dominated biological soil crustsin desert areas [J]. Remote Sens. Environ, 2005, (96):165-175
- [55] Karnieli A, Shachak M, Tsoar H, et al. The effect of microphytes

- on the spectral reflectance of vegetation in semiarid regions[J]. Remote Sensing of Environment, 1996, 57(2):88-96
- [56] Young K E, Reed S C. Spectrally monitoring the response of the biocrust moss Syntrichia caninervis to altered precipitation regimes[J]. Scientific Report, 2017(7):41793
- [57] 韩炳宏,牛得草,袁晓波,等. 围封与放牧措施下生物土壤结皮 发育及其微生境土壤养分特征[J]. 草地学报,2016,24(6): 1218-1225
- [58] Chiquoine L P, Abella S R, Bowker M A. Rapidly restoring biological soil crusts and ecosystem functions in a severely disturbed desert ecosystem[J]. Ecological Applications A Publication of the Ecological Society of America, 2016, 26(4):1260
- [59] Wang W, Liu Y, Li D, et al. Feasibility of cyanobacterial inoculation for biological soil crusts formation in desert area[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2009(41):926-929
- [60] Brooks M L. Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert[J]. Journal of Applied Ecology, 2003, 40(2):344-353
- [61] Solheim B, Zielke M, Bjerke J W, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on nitrogen fixation in arctic ecosystems[J]. Plant Ecology, 2006, 182(1):109-118
- [62] 肖波,赵允格,邵明安. 黄土高原侵蚀区生物结皮的人工培育及其水土保持效应[J]. 草地学报,2008,16(1):28-33

(责任编辑 贾 婉)