

高寒草甸植被退化过程中生物土壤结皮演变特征*

李以康^{1,2} 欧阳经政^{1,2} 林 丽¹ 张法伟¹ 杜岩功¹ 曹广民¹ 韩 发^{1**}

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

摘 要 对生物土壤结皮(BSCs)在青藏高原的分布和作用还知之甚少,为了解其在高寒草甸退化过程中的演变特征,以高寒草甸为对象,研究其退化和人工重建对BSCs生长和分布影响。结果表明:随草甸退化,植被盖度不断降低,苔藓类结皮在禾草嵩草草甸和6年人工草地出现频度最高,随植被退化出现频度降低,“黑土滩”阶段最低(43.6%);黑斑、菌斑和地衣都是在矮嵩草阶段形成,在小嵩草草甸裂缝期或者剥蚀期出现频度最高,在禾草嵩草群落、6年人工草地及黑土滩均未出现;相关分析表明,苔藓类结皮出现频率与植被盖度呈极显著相关($P < 0.01$),而与黑斑和地衣出现频率呈负相关,菌斑与地衣出现频度呈显著相关($P < 0.05$)。BSCs在高寒草甸广泛分布,不同演替阶段,其分布和物种组成存在较大差别。植被生长和表土稳定性状况导致了BSCs的异质性分布格局。

关键词 青藏高原; 演替; 植被盖度; 苔藓类结皮

中图分类号 Q148 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2015)8-2238-07

Evolution characteristics of biological soil crusts (BSCs) during alpine meadow degradation. LI Yi-kang^{1,2}, Ouyang Jing-zheng^{1,2}, LIN Li¹, ZHANG Fa-wei¹, DU Yan-gong¹, CAO Guang-min¹, HAN Fa^{1**} (¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(8): 2238–2244.

Abstract: Biological soil crusts (BSCs) are an important component of ecosystems, especially in arid and semi-arid ecosystems, but we know little about their distribution and function on the Tibetan Plateau. In this study, we investigated the effects of alpine meadow degradation and artificial grassland construction on the distribution and growth of BSCs. Results showed that community coverage decreased with the degradation of alpine meadow. The occurrence frequency of moss was the highest in Gramineous + *Kobresia* community and 6-year-old artificial grassland, and then decreased along alpine meadow degradation succession, being the lowest in black soil beach (43.6%). Black patches, white patches and lichen formed in *K. humilis* community, and were most abundant at Mattic epipedon crack stage of *K. pygmaea* meadow or Mattic epipedon erosion stage as indicated by the highest occurrence frequency, but were not observed in Gramineous + *Kobresia* community, 6-year-old artificial grassland and black soil beach. The correlation analysis showed that the occurrence frequency of moss was significantly positively correlated with vegetation coverage, but negatively correlated with the occurrence frequencies of both black patches and white patches. A significant positive correlation was observed between the occurrence frequency of white patches and lichen ($P < 0.05$). These findings demonstrate that BSCs distribute widely in alpine meadows, and vary greatly in distribution and species composition, indicating strong heterogeneity in distribution pattern due to the changes in vegetation growth and soil surface stability with meadow degradation.

Key words: Tibetan Plateau; succession; plant coverage; bryophyte-formed crust.

DOI:10.13292/j.1000-4890.2015.0189

* 国家自然科学基金项目(31270576)和青海省科技厅项目(2013-N-540、2013-Z-915)资助。

** 通讯作者 E-mail: hanfa@nwipb.cas.cn

收稿日期: 2014-11-06 接受日期: 2015-03-14

生物土壤结皮(biological soil crusts, BSCs)是由土壤微生物、藻类、地衣、苔藓植物类群与土壤颗粒紧密结合共同形成的复合体(Eldridge, 1994; 李新荣等, 2009; 张元明等, 2010; 贺郝钰等, 2014)。BSCs通常发育于地表,随发育阶段不同,其斑块大小、厚度、颜色均会发生变化(李守中等, 2005, 2008; 赵允格等, 2008),是世界范围内干旱、半干旱生态系统的主要生物组成部分(Belnap *et al.*, 1994; Li *et al.*, 2003; Maestre *et al.*, 2011; Root *et al.*, 2011)。其形成使土壤表面在物理、化学和生物学特性上均明显不同于松散沙土,具有较强的抗风蚀功能,对干旱、半干旱地区植被恢复与重建具有重要的生态学意义,是干旱荒漠区植被演替的重要基础(Nash *et al.*, 1979)。关于BSCs的研究是地学和生物学学科交叉的前沿研究领域,为国际干旱区地表过程研究的重要核心科学问题之一(李新荣等, 2009)。BSCs在碳固定、氮固定、抗侵蚀及细土物质固着、养分循环、水文效应、植被生态效应(Bowker *et al.*, 2010; 余韵等, 2014)等方面具有重要作用。其盖度和组成受不同时空条件下生物和非生物因素,包括植被盖度和组成、降水、基质成分、土壤理化特点、扰动方式和强度等影响较大(Belnap *et al.*, 2004; 赵洋等, 2014)。

沙漠藻类作为沙漠中的先锋植物,可以通过改变土壤物质循环从而改变生物多样性(潘臻等, 2009)。BSCs在草原上受放牧干扰和植被盖度影响较大(张健等, 2008)。放牧造成地衣、苔藓及藻类盖度明显减少,采取保护措施藓类植物盖度和种类增加明显(Anderson *et al.*, 1982; Johansen *et al.*, 1986);也有研究发现,由于过牧造成草本植物盖度的大幅度降低致使地表苔藓类覆盖增加(Schofield, 1985)。有研究表明,植被恢复抑制BSCs生长(Eldridge, 1993),BSCs反过来也会影响植被生长,如杨秀莲等(2010)通过对封育草地研究发现,BSCs降低了植物多样性和土壤初始入渗速率,入渗深度降低。BSCs出现在世界大多数干旱生态系统的瞬息演替序列中(王华磊等, 2013),但植被与其生长分布的关系在相关研究中有时候结论相悖,这可能与生态类型有关。

青藏高原地处西部边陲,海拔高,气候寒冷,植被类型独特,被誉为“地球第三极”。在对青藏高原的野外考察中,观察到BSCs也是高寒草甸地被层的重要组分,目前对高寒草甸的研究多集中在植被

演替、养分循环等方面(曹广民等, 2007; 刘洪来等, 2011),而关于BSCs在青藏高原高寒草甸上的生态分布和作用等的研究还是空白。本文通过对高寒草甸植被退化演替过程中BSCs的调查,旨在对其在青藏高原的分布特点做研究,为青藏高原BSCs分布及生态功能等方面研究提供基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

将高寒草甸植被分为人工草地和天然草地。天然草地依据退化演替阶段不同,分为禾草-嵩草草地、矮嵩草草地、小嵩草草地草毡表层剥蚀期、黑土滩型退化草地等。样地分别设置于青海省果洛州玛沁县和海北州祁连县,样地类型及位置见表1。人工草地位于果洛州军马场,原为黑土滩,失去放牧利用价值,后于2002年用机械翻耕,播种垂穗披碱草种子,成为垂穗披碱草人工草地。样地土壤都为寒冻雏形土。

1.2 试验设计和样品采集

样地调查采用样线法,在样地中间隔10 m设置3条50 m长的样线,沿样线每隔10 m设置一个100 cm × 100 cm的样方,在样方内调查植被盖度、主要植物物种组成和BSCs组成。植被盖度测定采用目测法,BSCs的调查主要为结皮的种类和频度,参照魏江春等(1998)著作鉴定BSCs的地衣种类,在每个样方中设置用细线平均分成100个小格子的样方框,以出现结皮的小格子数表示BSCs的频度。

1.3 数据处理

采用Microsoft Excel 2007整理数据,通过SPSS 16.0软件(SPSS, Chicago, USA)对样地植被盖度变化和苔藓类出现频度等数据进行单因素分析(one-way ANOVA),对BSCs和植被盖度等进行相关分析(Pearson correlation),利用Duncan检验法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同类型草地植被特征

植被类型表征草地的演替状况和生长状态,植被类型不同,对样地环境会产生很大影响。天然草地在放牧压力驱动下,植被发生演替,群落优势种发生变化,植被盖度也发生相应变化。禾草嵩草草甸是青藏高原高寒草甸的顶极群落,植被生长茂盛,盖度高(100%),具有典型的2层结构,上层生长较高

表1 样地基本情况

Table 1 Basic information of grassland plots

草地类型	演替阶段	地点	经纬度	海拔(m)	草地状况
天然	禾草-嵩草草地	果洛州大武河对岸	34°27.843' N, 100°12.477' E	3744	植被生长良好, 主要以禾草为主, 盖度 100%, 下层植物主要有鹅绒委陵菜(<i>Potentilla anserina</i> L.)、珠芽蓼(<i>Polygonum viviparum</i> L.)、矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i> (C. A. Mey. ex Trautv.) Sergiev)、异叶米口袋(<i>Gueldenstaedtia diversifolia</i> Maxim.) 等。植被下结皮生长稀疏, 主要以苔藓类植物为主, 不能连接成片生长
	矮嵩草草地	果洛州赛马场	34°24.755' N, 100°21.414' E	3846	样地植被盖度在 95% 左右, 主要植物有矮嵩草、矮火绒草(<i>Leontopodium nanum</i> (Hook. f. et Thoms.) Hand. -Mazz.)、羊茅(<i>Festuca ovina</i> L.) 等。苔藓、黑斑和菌斑等都出现
	小嵩草草毡表层裂缝期	海北州祁连县俄博	37°56.561' N, 100°57.533' E	3419	是濒临退化的阶段, 主要植被为小嵩草(<i>Kobresia pygmaea</i> Parz.)、放牧以牦牛为主, 地表塌陷 35%, 裂隙 5%, 无鼠害活动, 矮火绒草盖度 25%。地表黑斑频度 85%, 菌斑频度 10%
	“黑土型”退化草地	果洛州军马场	34°21.298' N, 100°31.368' E	3736	样地鼠坑多, 新鲜鼠洞多, 主要植物有细叶亚菊(<i>Ajania tenuifolia</i> (Jacq.) Tzvel.) 和梭子芹(<i>Pleurospermum cantschaticum</i> Hoffm.) 禾草和矮嵩草少
人工	2002 年垂穗披碱草草地	果洛州军马场	34°22.003' N, 100°29.612' E	3739	2002 年种植以垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i> Griseb.) 为优势种的人工草地。调查时间为 2010 年, 草地中杂草以龙胆科植物和伏毛铁棒锤(<i>Aconitum flavum</i> Hand. -Mazz.) 为主, 其它物种少。地表有大量藓类生物结皮, 在甘肃马先蒿(<i>Papaver kansuensis</i> Maxim.) 植株下面有鳞片状地衣

的植物主要为禾本科类牧草, 下层为以植株低矮的杂类草和莎草科为主。随着草地退化为矮嵩草草甸, 植被盖度降低(90.1%), 群落优势种以矮嵩草为主, 成为单层群落结构。而随着草地进一步退化演替, 植被成为以小嵩草为主的小嵩草群落, 植被盖度显著降低($P < 0.05$)。植物生长稀疏, 样地斑块增多, 植被生长条件进一步恶化, 而在极度退化阶段—黑土滩阶段, 植被盖度最低(43.7%), 草毡表层受到破坏, 植被生长条件进一步恶化。6 年人工草地的植被生长已经发生退化, 但是由于是种植禾草, 植被生长较高, 植被盖度相对较高(95.3%) (表 2)。

2.2 不同类型草地 BSCs 分布

调查结果表明, 研究区域的 BSCs, 根据其外貌可分为: 藓类结皮、黑斑、菌斑和地衣类结皮 4 类, 其在草地中的分布, 与草地退化程度和植被类型有关。

表2 不同草地的植被盖度

Table 2 Vegetation coverage of different steppes

样地类型	植被盖度(%)
禾草嵩草草甸	100 a
矮嵩草草甸	90.1 ± 2.3 ab
小嵩草草甸裂缝期	84.1 ± 1.6 abc
小嵩草草甸剥蚀期	80.2 ± 6.5 bc
黑土滩	43.7 ± 4.4 c
8 年人工草地	95.3 ± 0.6 a*

不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$), * 差异极显著($P < 0.01$)。n = 15。

在调查区域, 藓类结皮是 BSCs 的主要组分。由表 3 可知, 在调查的所有草地类型中, 藓类结皮的频度都高于其他 3 种结皮类型。藓类结皮的频度随草地退化程度的加剧, 呈现明显的下降趋势, 这表明植被生长状况对草地地表环境的影响会直接影响到生物结皮的生长和分布。在顶级群落禾草嵩草草甸中, 典型的 2 层植被结构和较高的植被盖度, 以及退化程度轻微的 8 年人工草地中植被的高覆盖度(表 2), 似乎有利于藓类的生长。调查发现, 在上述 2 类草地中, 植被生长茂密, 植被盖度为 95% ~ 100%, 地表土壤湿润, 结皮主要以稀疏生长的藓类植物为主, 不连接成片生长, 分布均匀, 高度较退化样地要高, 株高在 1 cm 左右。但随草地退化程度的加剧, 植被生长状况恶化, 植被盖度降低, 藓类结皮的频度明显下降, 由禾草嵩草草甸和 6 年人工草地的 96% 下降到黑土滩的 43.6% (表 3)。

黑斑是指在植被之间的空地上, 由于黑色的膜质的蓝藻等的生长, 在样地地表形成的一层紧密的、有时龟裂形的类似黑色结皮的结构。黑斑仅出现于草甸退化演替序列的中间阶段, 即矮嵩草草甸阶段、小嵩草草甸裂缝期和小嵩草草甸剥蚀期, 其频度随退化程度的增高呈现明显的钟形曲线关系, 在禾草嵩草草甸、6 年人工草地和黑土滩中均无分布, 这与草甸在放牧扰动下植被盖度降低有关: 较低植被盖

表 3 BSCs 在不同样地分布(%)

Table 3 Distribution of BSCs in different plots

出现频度	禾草嵩草草甸	矮嵩草草甸	小嵩草草甸		黑土滩	6 年人工草地
			裂缝期	剥蚀期		
苔藓类	96.0 ± 2.2 a	91.2 ± 5.1 ab	75.3 ± 5.8 b	83.6 ± 7.0 b	43.6 ± 8.9 c	96.0 ± 2.2 a
黑斑	0	8.0 ± 2.5	53.9 ± 5.0	2.8 ± 0.9	0	0
菌斑	0	20.0	26.7	27.8	0	0
地衣	0	10.0	73.3	61.1	0	0



A 退化草地中的地衣类结皮



B 植物间隙中的黑斑



C 退化样地上的藓类结皮



D 白色的菌斑



E 菌斑上植被生长稀疏

图 1 不同样地 BSCs 景观

Fig.1 BSCs in different steppes

度下的光照有利于黑斑的主要组分—蓝藻进行光合作用,这种有利条件在小嵩草草甸裂缝期进一步提高,黑斑的频度也最高(53.9%)。但在小嵩草草甸剥蚀期,黑斑频度显著降低,这应与此阶段草毡表层发生剥蚀,地表状况发生改变有关;而在黑土滩阶

段,这种表层土壤的不稳定性更强,不利于黑斑结皮的发育(表3)。

菌斑是指在草甸地表形成的突出于地表的白色或橘色的斑块,经鉴定主要由 *Diploschistes diacapsis* 和 *Fulgensia fulgens* 等壳状地衣构成。菌斑在草地

表4 不同类型样地植被盖度与BSCs的相关关系
Table 4 Relationship of plant coverage and BSCs in different plots

	植被盖度	苔藓类出现频度	黑斑出现频度	菌斑出现频度	地衣出现频度
植被盖度	1.000	0.976**	0.730	0.289	0.154
苔藓类出现频度		1.000	-0.101	0.092	-0.044
黑斑出现频度			1.000	0.590	0.732
菌斑出现频度				1.000	0.879*

** $P < 0.01$, * $P < 0.05$ 。

退化演替序列中的出现格局与黑斑相同,也是仅出现退化序列的中间阶段。构成菌斑的地衣对植被覆盖和土壤扰动的响应,基本与构成黑斑的蓝藻相似,6年人工草地和禾草高草草甸过高的植被生长和黑土滩的土壤不稳定性均限制了菌斑的生长和发展。在小嵩草草甸剥蚀期,菌斑的频度较高,在一定程度上表明了其对土壤扰动的耐性强于黑斑(表3)。

地衣类结皮多由肉眼可见的明显鳞片状地衣(*Endocarpon* spp. 和 *Cladonia* spp. 等)构成,它在草地退化演替序列上的出现格局与黑斑和菌斑相同,也是在小嵩草草甸裂缝期达到最高,在小嵩草草甸剥蚀期降低,而随着草甸基质彻底改变,在黑土滩和6年人工草地地衣没有出现(表3)。

综上所述,BSCs的出现频率和类型与草地的植被生长状况和地表状况有密切关系。藓类结皮随草地退化演替的推进,频度呈持续下降趋势;黑斑、菌斑和地衣类结皮则出现于退化演替的中间阶段,并在小嵩草草甸裂缝期频度达到或接近峰值(表3)。

2.3 植被盖度与BSCs相关性

植被与BSCs的生长密切相关。表4表明,样地植被盖度与藓类结皮出现的频度极显著相关($P < 0.01$),而黑斑、菌斑和地衣类结皮出现频度与植被盖度无显著相关性;菌斑出现频度与地衣出现频度显著相关($P < 0.05$);藓类结皮出现频度与黑斑、菌斑和地衣类结皮的出现频度相关性也不显著($P > 0.05$)。这表明,随着草地退化,植被盖度降低,藓类出现频率减少,而黑斑和地衣出现频度增大。

3 讨论

生物土壤结皮是生态系统的重要一环,特别是在干旱半干旱生态系统,其形成和发育会影响许多生态过程,同时环境变化也影响到生物土壤结皮的演变。青藏高原不同演替阶段高寒草甸生物结皮状况调查表明,随青藏高原高寒草甸退化演替,BSCs的种类和生长状况也发生了很大变化,而这种变化

与植被生长和土壤的变化有关。

不同发育阶段的BSCs在物质组成和丰富度等方面表现较大的差异(Eldridge *et al.*, 1998; 邵玉琴等 2004),这与本研究结果相符:BSCs在草地不同发育阶段和不同植被状况下其类型组成和频度有很大不同(表3)。其中黑斑在退化严重的黑土滩并未出现,在退化严重的小嵩草草甸剥蚀期中频度较低,在中度退化的小嵩草草甸裂缝期,其频度达到峰值,而后随退化程度的降低而频度下降至消失(表3)。黑斑的主要组分为藻类,而藻类结皮的研究在我国主要集中于干旱半干旱荒漠地区。如张丙昌等(2009)发现,在结皮的不同演替阶段,藻类种类组成不同,藻类生物量差异极显著,这与本研究结果相符。徐杰等(2003)对沙坡头固定沙丘生物结皮的研究表明,随着固沙时间的延长,BSCs中藻类总盖度呈上升趋势,这与本研究结果部分相符,其原因可能在于该研究生态系统与本研究调查区的顶极群落的差异。

在调查区域,藓类结皮在整个BSCs的演替中均占据优势,其频度随植被的退化程度降低而降低(表3),这与前人的研究结果相符。徐杰等(2003)发现,在沙坡头固定沙丘,生物结皮中藓类和藻类总盖度随固沙时间的延长呈上升趋势,真藓的生物量和固沙量增加。赵允格等(2008)对黄土丘陵区不同发育退耕地上藓结皮发育状况的研究也表明,在退耕的前11年里,藓类植物生物量随发育年限的延长而增加,至11年时藓类植物生物量达到最大值。

BSCs的群落组成和频度变化,与植被生长和土壤变化有关。在青藏高原高寒草甸的不同演替阶段和人工草地中,随草甸退化,盖度降低,植物群落斑块状的分布为BSCs的拓殖和覆盖提供了空间和适宜的生态位(李新荣等 2009)。张健等(2008)在黄土丘陵区的研究也表明,植被盖度和基盖度的变化对BSCs退化的影响较大,生物结皮的自身生长状况与其退化过程的关系不明显。藓类结皮频度和植被盖度之间的显著正相关关系(表4)表明,随草地退化,藓类植物的出现几率降低。在禾草矮嵩草草甸和人工草地中,植被生长茂密,荫蔽潮湿的生长环境为藓类生长创造了条件,藓类结皮的出现频率最高,长势高而明显,并且不连片生长;随着草地退化,植被演替,植被盖度降低,生长环境恶化,藓类植物长势低而小,成片生长。Anderson等(1982)研究表明,放牧造成地衣、苔藓及藻类的盖度明显减少,采

取保护措施 14~18 年后藓类植物盖度和种类增加明显。Eldridge 等(1994,1998)认为,在植物生长稀疏的地方,BSCs 的盖度低,随着植物盖度的增加,藓类植物成为结皮层的优势成分。也有研究发现,由于过牧造成草本植物盖度的大幅度降低,致使地表藓类覆盖增加(Schofield,1985)。在草甸的退化演替过程中,BSCs 的其他组分也发生变化。本研究发现,在过牧造成草本植物盖度降低的生态系统中,低等的蓝细菌等形成的黑斑结皮优势度上升(表 3)。但当草地逆行演替至植被盖度最低的“黑土滩”时,黑斑、菌斑和地衣则消失,这应归因于“黑土滩”中的较低的土壤稳定性。

BSCs 的组成和频度的变化,导致其对草地的反馈作用可能有很大不同。“黑土滩”退化样地中连片生长的藓类植物对保持土壤水分含量具有一定的意义。黑斑和菌斑等在退化的青藏高原矮高草草甸和小嵩草草甸中非常常见。黑斑和秃斑的形成在草甸表面形成了一层致密的结皮层,对降雨的入渗造成阻隔,影响草甸水分重分布,可能会加剧土壤的干旱化;同时,该结皮层还会使种子与土壤层隔开,影响到种子定植和萌发。在放牧加重情况下,一定程度上加速草甸退化速度。

本研究表明,BSCs 在青藏高原广泛存在,在高寒草甸的不同退化阶段和不同生长环境下都有生长。BSCs 的类型组成和分布受草甸退化程度及其所伴随的地表植被生长和土壤状况的影响。随退化程度加重,由适于阴湿环境生长的藓结皮向耐干旱光照的藻结皮和地衣结皮演替。高寒草甸退化,造成地衣和黑斑等的大面积发展,在地表形成一层薄层结构,其对植物的种子萌发、生长定植、水分入渗等生态功能会造成怎样的影响,尚需要进一步研究。

参考文献

曹广民,杜岩功,梁东营,等. 2007. 高寒高草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理. *山地学报*, **25**(6): 641-648.

贺郝钰,侯春梅,迟秀丽,等. 2014. 国际生物土壤结皮研究发展态势文献计量分析. *生态学报*, **34**(4): 1035-1041.

李守中,肖洪浪,罗芳,等. 2005. 沙坡头植被固沙区生物结皮对土壤水文过程的调控作用. *中国沙漠*, **25**(2): 228-233.

李守中,郑怀舟,李守丽,等. 2008. 沙坡头植被固沙区生物结皮的发育特征. *生态学杂志*, **27**(10): 1675-1679.

李新荣,张元明,赵允格. 2009. 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.

刘洪来,鲁为华,陈超. 2011. 草地退化演替过程及诊断研究进展. *草地学报*, **19**(5): 865-871.

潘臻,邢进. 2009. 2种植被下生物结皮化学特征及其对下层土壤的影响. *现代农业科技*, **13**: 271-273.

邵玉琴,赵吉. 2004. 不同固沙区结皮中微生物生物量和数量的比较研究. *中国沙漠*, **24**(1): 68-71.

王华磊,贾长虹,李潞滨. 2013. 土壤结皮及研究进展. *河北联合大学学报: 自然科学版*, **35**(2): 107-112.

魏江春. 1998. *菌物大全(地衣部分)*. 北京: 科学出版社.

徐杰,白学良,杨持,等. 2003. 固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙左右研究. *植物生态学报*, **27**(4): 545-551.

杨秀莲,张克斌,曹永翔. 2010. 封育草地土壤生物结皮对水分入参与植物多样性的影响. *生态环境学报*, **19**(4): 853-856.

余韵,卫伟,吴南生,等. 2014. 黄土丘陵区不同土地利用类型下生物土壤结皮的入渗效应. *环境科学研究*, **27**(4): 415-421.

张健,刘国彬,许明祥,等. 2008. 黄土丘陵区影响生物结皮退化因素的初步研究. *中国水土保持科学*, **6**(6): 14-20.

张丙昌,张元明,赵建成,等. 2009. 古尔班通古特沙漠生物结皮不同发育阶段中藻类的变化. *生态学报*, **29**(1): 9-17.

张元明,王雪芹. 2010. 荒漠地表生物土壤结皮形成与演替特征概述. *生态学报*, **30**(16): 4484-4492.

赵洋,张鹏,胡宜刚,等. 2014. 黑岱沟露天煤矿排土场不同植被配置对生物土壤结皮拓殖和发育的影响. *生态学杂志*, **33**(2): 269-275.

赵允格,徐冯楠,许明祥. 2008. 黄土丘陵区藓结皮生物量测定方法及其随发育年限的变化. *西北植物学报*, **28**(6): 1228-1232.

Anderson DC, Harper KT, Rushforth SR. 1982. Recovery of cryptogamic soil crusts from grazing on Utah winter ranges. *Journal of Range Management*, **35**: 355-359.

Belnap J, Harper KT, Warren SD. 1994. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research & Rehabilitation*, **8**: 1-8.

Belnap J, Phillips SL, Miller ME. 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, **141**: 306-316.

Bowker MA, Maestre FT, Escolar C. 2010. Biological crusts as a model system for examining the biodiversity-ecosystem function relationship in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, **42**: 405-417.

Eldridge DJ, Greene RSB. 1994. Microbiotic soil crusts: A review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research*, **32**: 389-415.

Eldridge DJ, Koen TB. 1998. Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. *Plant Ecology*, **137**: 101-114.

- Eldridge DJ. 1993. Cryptogams, vascular plants and soil hydrological relations: Some preliminary results from the semi-arid woodlands of eastern Australia. *Western North American Naturalist*, **53**: 48–58.
- Johansen JR, Clair LLS. 1986. Cryptogamic soil crusts: Recovery from grazing near camp Floyd State Park, Utah, USA. *Western North American Naturalist*, **46**: 632–640.
- Li XR, Zhou HY, Wang XP, *et al.* 2003. The effects of revegetation on cryptogam species diversity in Tengger Desert, Northern China. *Plant and Soil*, **251**: 237–245.
- Maestre FT, Bowker MA, Cantón Y, *et al.* 2011. Ecology and functional roles of biological soil crusts in semi-arid ecosystems of Spain. *Journal of Arid Environments*, **75**: 1282–1291.
- Nash TH, White SL, Marsh JE. 1979. Lichen and moss distribution and biomass in hot desert ecosystems. *The Bryologist*, **80**: 470–479.
- Root HT, Miller JED, McCune B. 2011. Biotic soil crusts lichen diversity and conservation in shrub-steppe habitats of Oregon and Washington. *Bryologist*, **114**: 796–812.
- Schofield WB. 1985. Introduction of Bryology. New York: Macmillan.
-
- 作者简介 李以康,男,1973年生,博士研究生,研究方向为草地生态学。E-mail: liyikang501@163.com
- 责任编辑 王伟
-