



生物土壤结皮在喀斯特生态治理中的应用潜力

郑智恒^{1,2}, 熊康宁^{1,2*}, 容 丽^{1,3}, 池永宽^{1,2}

(1 贵州师范大学 喀斯特研究院, 贵阳 550001; 2 贵州省喀斯特山地生态环境国家重点实验室培育基地, 贵阳 550001; 3 贵州师范大学 地理与环境科学学院, 贵阳 550001)

摘 要:喀斯特地区生境条件复杂, 生态系统脆弱, 其中石漠化成为制约喀斯特地区发展的重要因素。该文综述了生态系统中生物土壤结皮的可抗逆性特征及其对加速母岩成土速率、提高地表抗侵蚀力、改善土壤环境状态, 调控降水下渗、改变土壤中水分再分配格局、促进土壤微生物和植被演替以及提高生物多样性的关键作用。探讨了生物土壤结皮与喀斯特生态系统的反馈机制及人工培育结皮植被对石漠化防治的应用潜力。此外, 生物土壤结皮与生态系统间的互作机制是研究喀斯特生态治理的关键, 两者间的耦合关系是一个动态过程, 需要长期的不间断多维度监测。建议加强对生物土壤结皮与喀斯特生境间耦合机制及其在喀斯特岩溶过程的互作机制, 喀斯特地区生物土壤结皮耐胁迫特性以及在喀斯特生境下人工培植技术与机理等方面的研究。

关键词:人工培育; 生物土壤结皮; 生态恢复; 喀斯特地区; 石漠化; 互作机制

中图分类号: Q948.114 **文献标志码:** A

Application Potential of Biological Soil Crust in Karst Ecological Management

ZHENG Zhiheng^{1,2}, XIONG Kangning^{1,2*}, RONG Li^{1,3}, CHI Yongkuan^{1,2}

(1 School of Karst Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; 2 State Key Laboratory Incubation Base for Karst Mountain Ecology Environment of Guizhou Province, Guiyang 550001, China; 3 Geography and Environmental Science School of Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China)

Abstract: The habitat conditions in the karst area are complex and the ecosystem is fragile and rocky desertification has become an important factor in restricting the development of karst areas. In this paper, we reviewed the stress resistance of biological soil crust in ecosystem and its key role in accelerating soil formation rate, improving surface erosion resistance, improving soil environmental state, regulating precipitation infiltration, changing soil water redistribution pattern, promoting soil microbial derivation and vegetation succession, and improving ecosystem biodiversity. The feedback mechanism of biological soil crusts and karst ecosystems and the application potential of the technology of artificial cultivation crust vegetation for rocky desertification control were demonstrated. In addition, the interaction mechanism between biological soil crusts and ecosystems is the key to studying ecological management in karst areas. The relationship between biological soil crusts and ecosystems is a dynamic process and requires long-term uninterrupted multidimensional monitoring. The researches on mechanism between biological soil crust and karst habitat and their interaction in karst processes, the stress tolerance of biological soil crust in karst areas and artificial cultivation technology and mechanism in karst habitat are recommended to strengthen.

收稿日期: 2019-12-26; 修改稿收到日期: 2020-05-06
基金项目: 贵州省科技计划重大专项(黔科合[2014]6007号); 贵州省科技合作计划(黔科合[2016]7199号); 贵州省自然科学基金(黔科合[2008]2063号)
作者简介: 郑智恒(1992—), 男, 在读硕士研究生, 研究方向为喀斯特地貌与洞穴、石漠化生态治理。E-mail: zlh2e3n4g5199261@163.com
* 通信作者: 熊康宁, 教授, 博士生导师, 研究方向为喀斯特地貌与洞穴、石漠化生态治理。E-mail: xiongkn@163.com

Key words: artificial cultivation; biological soil crust; ecological rehabilitation; karst area; rocky desertification; interaction mechanism

喀斯特(karst)是指在特定的外部环境条件下,水对可溶性岩石进行溶蚀作用后形成地表与地下双层空间结构的自然地貌。喀斯特地貌区约占陆地总面积的12%,欧洲中部、北美东南部,中国西南地区是主要分布地域。中国南方喀斯特面积超过55万km²,包括贵州、云南、广西、四川、湖北等地,其中以贵州高原为核心向四周呈放射式分布,是地球上喀斯特地貌发育最全面、最复杂、演化时间最长的生态脆弱区^[1]。喀斯特地貌区具有母岩成土时间长、土层浅薄且贫瘠、基岩裸露度高、植被覆盖率低等生态问题,在如此脆弱的环境背景下如果再叠加过度的社会经济活动,会给喀斯特地区带来更为严重的破坏^[2];生境条件复杂、水土流失现象严重致使自然灾害频发,导致地表出现石漠化生态灾害,不仅破坏喀斯特生态系统,更加剧了当地的贫困程度^[3]。主流的石漠化治理多采用“林-灌-草”植被组合模式、混农林立体发展模式搭配水土流失阻控技术等方式^[4]。由于岩石大面积裸露于地表,植被立地条件差,不适合木本类植物的大量种植,常规的防治手段所需周期长且生态收益不稳定^[5]。生物土壤结皮与不同类型的生境契合度高、抗逆性强、生态价值高、维护成本较低,作为新型的生态修复植物被广泛运用于待修复重建的生态系统中^[6]。

生物结皮又称生物土壤结皮(biological soil crust, BSC),由细菌、真菌、藻类、地衣、苔藓等隐花植物及其菌丝、分泌物与土壤沙粒粘结后在部分气候条件下形成的地表复合体,属于重要的地表覆盖类型,是生态系统中的重要组成部分^[7]。在石漠化地区这种恶劣生境下,生物土壤结皮依靠其强大的可抗逆性与生态修复功能成为环境治理的先锋植物^[8];凭借特殊的生理结构与适应机制分布于高寒、高温、干旱、贫瘠等极端生境中,在生态治理方面起到关键作用。国外对生物土壤结皮的研究主要来自于美国、澳大利亚、德国和以色列等地区,近年来多集中在生物土壤结皮对生态环境建设与多维度生态系统演替机制的影响,以及生物间关联性分析等方面^[9-10]。国内对生物土壤结皮的研究起步较晚,近十年来发展迅速,以对地球化学、生物、能量循环路径的驱动机理及培育技术,水土保持功能、生态系统演替规律等方面为主,多集中于西北沙漠地区、黄土高原地区和青藏高寒山区^[11-14]。而在喀斯特地区

的生物土壤结皮研究处在探索期,开展了结皮植被的分类构成和演替习性分析,植物持水性及固土能力等部分功能特性的基础研究。

生物土壤结皮能显著改良土壤的理化性,增加土壤有机质含量,提升土地承载力与抗侵蚀能力,促进土壤团聚体形成,改善土壤环境,为植被的生长发育提供良好的先决条件。因此,掌握并研究生物土壤结皮的功能性状、分布和演替规律及其与生态系统间的交互机制对研究喀斯特地区遗传、物种多样性,有机质循环路径、氮沉降、碳汇效应以及石漠化防治研究等意义重大。由于在喀斯特地区生物土壤结皮研究涉及众多学科领域、层次复杂多样,还未进入系统性研究阶段。为破除学科间壁垒,促进喀斯特地区生物土壤结皮研究多维度发展,本文根据近年来生物土壤结皮与生态修复间的文献资料及其在喀斯特地区的相关研究,从以下方面综述生物土壤结皮在喀斯特生态治理中的应用潜力。

1 生物土壤结皮群落构成

生物土壤结皮组成类型多以藻类、苔藓类、真菌与藻类共生的复合体“地衣”呈交叉状分布,这些结皮植物利用菌丝体假根依托地表的支撑结构通过分泌的多聚糖束缚胶结土壤细小颗粒,形成生物土壤结皮^[15]。根据群落中优势物种,可划分为藻类结皮、地衣结皮和藓类结皮,各类型结皮的形态功能各异,组分构成多样,在生态系统内通过土壤过程、水文过程及生物过程发挥生态功能,维持着生态环境的动态平衡^[16-17]。

1.1 藻类结皮的组分构成

生物土壤结皮的起始阶段为藻类(algae)结皮。以物理结皮和微生物结皮为基础,伴随时间的推移和微生境条件改善以及在大气降尘等作用的影响下,细菌分泌的胞外多糖粘结形成细致平滑的表层,藻类出现并迅速繁殖^[18-20]。藻类虽不易被肉眼观察到,但部分藻类存在的土壤表面一般会有相对应的色斑,蓝细菌占优势的结皮呈现蓝绿色或黑色,而绿藻会在土壤湿润时呈绿色^[21-22]。

藻类结皮是生物土壤结皮演替进程中的初始阶段,由于个体形态小不易观察,往往需要借助显微仪器研究。目前对于藻类结皮的研究多集中在生理特征、对浅层土壤的影响以及部分功能特征(碳、氮固

定能力、光合呼吸作用等)。虽然研究表明藻结皮与浅层土壤环境存在一定相关性,然而目前这种关联性所能论证的元素物质十分有限,同时对于中下层土壤环境的研究仍尚未得到科学揭示。藻结皮对岩溶作用以及基岩成土影响的关注度欠缺,很多规律有待考证,然而这些因素是探索藻结皮生态功能机理的关键,也是生态治理过程中重要的科学依据。

1.2 地衣结皮的组分构成

地衣(lichen)是真菌和光合生物(绿藻或蓝细菌)之间稳定而又互利的共生联合体,全世界迄今已探明地衣物种约为 2 万余种,中国目前已发现地衣型真菌有 240 余属约 2 000 余种,占预估种数的 6%~9%,占全世界已报道的地衣型真菌总数的 13%^[23]。真菌是主要成员,其形态及后代的繁殖均依靠真菌,也就是说地衣是一类专化性的特殊真菌,属于藻类与菌类的共生衍体,其菌丝与假根能够粘结土壤,在穿透沙土层时紧密连接叶状体,形成稳定的结皮形态^[24]。地衣结皮会根据不同的环境状况,包括水热组合状况、地质条件及微生物活跃程度造成表皮层呈现不同颜色,其中以色斑为黑、绿、黄等为主^[25-26]。

地衣结皮的相关性研究涉及众多交叉学科,研究层次复杂。目前针对其研究报告主要集中在地衣的组分构成及其对地质演化进程、生理代谢过程等方面。而关于不同种群微生物对地衣形成的共性关系研究及不同生境下地衣与微生物种群间的伴生关系影响仍未引起人们的关注,环境因子(辐射强度、大气降水、土壤温湿度、地形条件等)等对地衣的演替速率影响研究仍需加强;而这些因素对于地衣的生理构造及演替规律研究相当重要,也是探究地衣与生态因子发生交互作用的基础。

1.3 苔藓结皮的组分构成

苔藓(moss)结皮是通过生长在极端环境(如石漠化、荒漠化、极地等地域)的藓类植物以其独特的假根粘结土表颗粒物而形成的一种地表复合体。在苔藓结皮生长中后期,由于地形条件及水热组合条件的影响,一般呈现出黑褐色、墨绿色等暗色调^[27-29]。

苔藓结皮属于生物土壤结皮正向演替过程中的最高阶段^[30-31],在各类型结皮中拥有较高的生态价值,目前藓类结皮的研究报告最为丰富,涉及藓类结皮的生理特性、演替规律,在生境中发生的生物过程、水文过程、土壤过程等方面。但仍存在部分功能特征的研究不足,例如藓类结皮在沉积作用过程中仅对沉积形式和速率进行探索,而对地貌改造及两

者间的交互机制缺乏进一步的考究。同时藓类结皮在重金属物质循环路径中所扮演的角色将是研究的新方向。

影响生物土壤结皮演替进程的因素多种多样(图 1),结皮植被被起始于藻类、菌类的繁殖,随着地表下层土壤组成结构的改善,地衣结皮和苔藓结皮

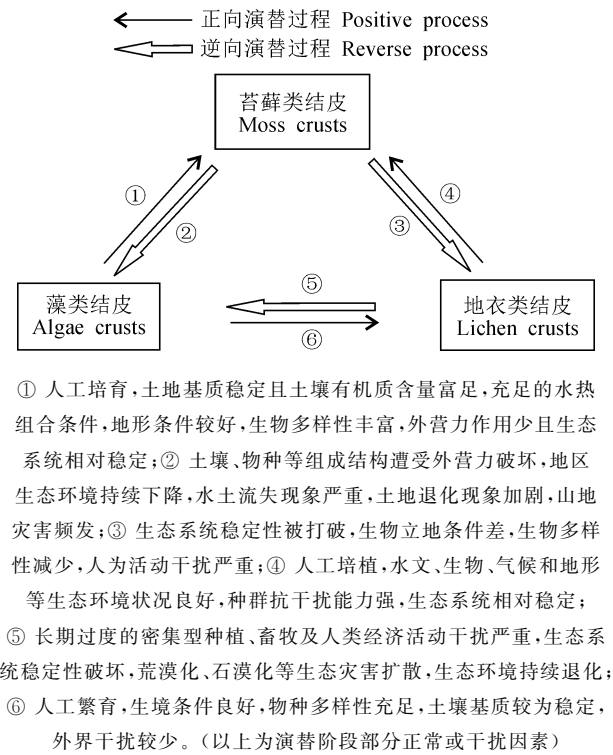


图 1 生物土壤结皮演替过程示意图

① Artificial cultivation technology, stable soil matrix and rich soil organic matter, sufficient hydrothermal conditions, good terrain conditions, rich biodiversity, little external force, and relatively stable ecosystem; ② The composition structure of soil, species, etc. has been damaged by external forces, the regional ecological environment has continued to decline, soil and water loss has been serious, the land degradation has increased, and mountain disasters have occurred frequently; ③ Ecosystem stability is aborted, the soil physical properties are poor, biodiversity is reduced, and human activities are seriously disrupted; ④ Artificial cultivation technology, the ecological environment such as hydrology, biology, climate and terrain is in good condition, the population has strong anti-interference ability, and the ecosystem is relatively stable; ⑤ Long-term excessive intensive planting, animal husbandry, and severe human activity, disrupted ecosystem stability, and spreading ecological disasters such as desertification and rocky desertification, and the degenerate ecological environment; ⑥ Artificial breeding, good habitat conditions, sufficient species diversity, stable soil matrix, and less external disturbance. (All of the above are normal or interferential factors in the succession stage)

Fig. 1 Schematic flowchart showing the succession of biological soil crust

开始发育,此时结皮的蓄水保水能力、固土及含养功能显著增强。在这个过程中,组成植物种从低等到高等,种群丰富度及群落多样性从小到大,生物土壤结皮将随着时间的推进及微生境条件的改善完成它的演化^[32]。相反,在生物土壤结皮典型的地域,由于频繁放牧、旅游业发展、种植业过度等人类经济活动将造成生物土壤结皮的丰富度与覆盖度减少,甚至向上一个阶段退化^[33]。

2 生物土壤结皮在喀斯特生态系统中的作用

生物土壤结皮凭借着特殊的生理结构与强大的适应机制维持着生态系统的动态平衡,对土壤环境的改良、水文环境的稳定、生物演替进程的发展拥有积极作用。结皮植被与不同类型的生境拥有良好的契合度,在生态环境建设过程中扮演着重要角色,因此探索生物土壤结皮在喀斯特生态系统中的作用对于研究喀斯特生态防治具有重大意义。

2.1 生物土壤结皮对土壤环境的影响

生物土壤结皮能有效促进土壤的形成,增加土壤养分含量。例如,随着生物土壤结皮演替的进行,浅层土壤中的黏粉粒含量由初期的 3%~5% 提高至后期的 8%~25%,氮(N)、碳(C)、磷(P)、钾(K)等化学元素含量均明显增加^[34]。大量研究数据表明生物土壤结皮是维持土壤系统中的关键性因子,它不仅参与微环境下的碳、氮循环,更是土壤中有机物质的生产者^[35-36],藻类结皮的碳固定和碳释放量分别为 $2.9 \sim 11.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $4.6 \sim 61.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,地衣结皮为 $3.5 \sim 37.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $5.8 \sim 48.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,藓类结皮为 $26.8 \sim 64.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 和 $4.7 \sim 140.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。生物土壤结皮的起始阶段为藻类结皮,藻类在植物的根系处开始繁殖,紧接着地衣开始发挥其固氮功能并大量生长,在此过程中,地衣的繁殖起到保水固土,促进了土壤中有机质的积累^[37]。藓类土壤结皮是土壤结皮演替最终阶段,地表浅层中有机质含量不断累积,为各类植物的生长提供一定的物质基础^[38]。研究者发现,生物土壤结皮依附在地表上繁殖,蓝藻、地衣、绿藻及藓类通过光合作用固定碳,提高植物间隙的土壤肥力,为浅根系植物种子的萌发和生长提供营养元素^[39],促进维管束植物的繁衍及更新,对中国喀斯特石漠化地区的生态恢复具备一定参考价值。苔藓结皮下的土壤氮转化速率及其对温度的敏感性均高于无结皮土壤,土壤中供氮能力得到加强,

进而提升氮转化和循环效率,对于土壤系统的稳定运行至关重要^[40]。

在中国西南喀斯特地貌区,基岩裸露度高,母岩成土较慢,地表侵蚀严重且土层浅薄,极易形成石漠化现象。生物土壤结皮通过其独特的功能特性有效改善了土壤环境,对喀斯特系统中土壤的形成、改良、有机质的累积拥有特殊意义。研究人员在贵州白云岩喀斯特地区通过实验明确其固氮活性介于 $2.5 \sim 62.0 \text{ } \mu\text{mol}$,其中藻类结皮的平均固氮活性 ($28.1 \text{ } \mu\text{mol}$) > 地衣结皮 ($24.3 \text{ } \mu\text{mol}$) > 藓类结皮 ($14.0 \text{ } \mu\text{mol}$),生物土壤结皮的年固氮量介于 $13.2 \sim 3713.2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,得出藻类 > 地衣 > 藓类结皮,验证其对生态系统氮输入以及转化为土壤中养分供给植物生长的事实^[41]。证明了微环境下结皮植被对碳、氮循环的关键性作用以及对土壤有机质含量积累做出的突出贡献^[42-44]。通过结皮植被的生理特性在其培育及利用过程中能有效提高存活率进而增加示范利用的可行性,同时也为中国喀斯特石漠化地区生物土壤结皮与土壤间机理研究提供一定的借鉴和经验(图 2)。

目前生物土壤结皮对喀斯特土壤环境的研究主要集中在土表下垫面的土壤层,而结皮植被对于土壤中下层的有机质循环机理研究仍处在一个盲区。生物土壤结皮对于土壤中下层的影响机制是否与浅层间存在共性?生物土壤结皮在喀斯特区域碳氮固持能力到底有多大,占了多少比重?尚未得到证实。因此,在今后的研究分析中应多结合液相色谱、同位素示踪、核磁共振、连续流动分析等技术手段深入探讨生物土壤结皮在土壤环境中的纵向及横向研究。

2.2 生物土壤结皮对水文的影响

生物土壤结皮时刻影响着土壤水文,中国学者^[45]在贵州喀斯特地区通过对 5 种石生藓类的持水性能及吸水特性比较得出结皮植物在一定程度上影响着降水下渗、地表水凝结及蒸发。研究表明,生物土壤结皮能够影响大气降水下渗及土壤中水分再分配格局,并在一定条件下控制降水对深层土壤的水分补给。结皮植被的生理结构特殊,个体微小,附着于地表生长,植物体具有大量表皮毛管,可直接从配子体外吸收水分,具有持水性强,蓄水量大等特点。同时在降水量 $70 \sim 150 \text{ mm}$ 的古尔班通古特沙漠地区,藻类、地衣、藓类结皮的下渗速率为 17%~36%、35%~47% 及 36%~50%^[46],在降水量约为 $150 \sim 200 \text{ mm}$ 腾格里沙漠地区,下渗截载量对比为藓类 > 地衣 > 藻类结皮^[47]。而在降水量高于 400

mm 的黄土高原地区,它的减渗控水功能使水分停留于土地表层,控制了水分过多下渗而增加了地表径流,亦对中国西南喀斯特石漠化地区具有一定的参考意义^[48-49]。相比无结皮覆盖的裸地,附着结皮的地表吸取凝结水含量是对比组的 2 倍以上,这对生物的演替分布具有重要意义,为地区生态系统的平衡稳定带来积极效益。

生物土壤结皮能有效改善土壤理化性进而改变地表蒸发状况,通过影响折射率和反射率提高浅层土壤的保水固土能力,控制蒸发速率^[50]。另一方面,蒸发速率还与区域水热组合条件、土壤植被结构类型以及地形地貌等综合因素相关^[51]。生物土壤结皮的类型特征对地表蒸发的影响也存在差异,高持水性结皮能更好吸水保水;李冰和张朝晖在贵州喀斯特石漠化地区发现藓类结皮拥有更强的保水性,13 种苔藓类结皮的平均饱和吸水率在 780.4%~1705.6%,最高的达到 2228.6%,最低的则为 513.0%,平均饱和吸水量为 1 256.5~18 434.1 kg·hm⁻²,最高达 68 140.3 kg·hm⁻²。藓类结皮相对于地衣和藻类结皮的保水效力更强,高持水性抑制地表水的蒸发,藓类结皮的最大持水量最高可达自身干重 5~6 倍,随着植被面积与厚度的增加,持水量也相应增加。水分的滞留时间延长,促进了种子萌发与生长,对植被演替具有重要的意义^[43,52]。降水下渗速率通过大气降水停留在土壤表层时间与土层的透水性优劣共同影响^[53]。藓类结皮的发育可以增加土壤表面糙度,延长降水在结皮层的滞留时间,伴随着降水的缓慢下渗从而增加结皮下层土壤含水量^[54]。相反,生物土壤结皮的生长发育也有机率减小土壤孔隙度,降低表层土壤的透水率,阻碍降水的下渗,增加地表径流量,间接提高水土流失的可能性^[55]。结皮植被一定程度上控制了降水下渗过程和土壤中水分的再分配格局,不同区域内影响降水下渗率的原因可能是土壤理化性的时空差异所致,亦有可能与结皮的发育程度、种类及所处气候区微地形共同作用相关。

在南方喀斯特石漠化地区,常年受季风气候影响,降水期强度和频次较高,地表岩石裸露面积大,植被覆盖率低且物种多样性匮乏,地表径流滞留时间较短,极易形成季节性枯水期,严重制约了喀斯特生态系统的运转。生物土壤结皮因其特殊的生理结构具备强大的持水性,可吸收超过自身数倍的水分,对防控地表径流的形成有一定的积极作用,有效缓解了喀斯特石漠化地区的季节性干旱状况。此外李

冰和张朝晖在贵州喀斯特石漠化地区的实验表明了生物土壤结皮可以增强土壤持水能力以及凝结水捕获现状,改变原有水分平衡状态并驱动水保植被在组成、性质及功能方面的演替,印证了结皮植被在维持水文系统稳定性上拥有巨大的生态潜力,为生物土壤结皮在喀斯特生境下与土壤水文作用机制研究提供了相关经验和参考(图 2)。

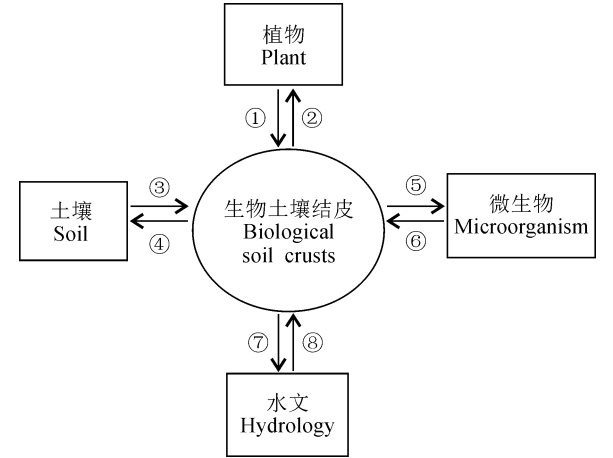
由于生物土壤结皮与喀斯特水文间的交互作用是一个动态过程,需要长期在时空尺度下监测,研究难度较大,目前的研究多集中在结皮植被对水土流失的形成及影响,改变土壤中水分再分配格局以及生物持水性对生境的影响等方面。而生物土壤结皮对地下暗河的形成与发展是否存在一定的关联性?结皮植被的持水特性对地域生态水又造成何种影响?很多规律尚缺乏科学论证,然而这些规律是探索生物土壤结皮与地球水圈间联系的关键,也是指导水文环境生态治理的科学依据。

2.3 生物土壤结皮对植物的影响

生物土壤结皮影响植物种子萌发的机理较为复杂,由结皮植物表层结构特征、水热组成条件、土壤含养量、光谱特征等因素与种子自身生物学特性共同作用的结果^[56]。研究人员^[57]对结皮发育状况与地区土壤种子库间的耦合关系进行相关实验,研究表明土壤种子库密度与结皮发育覆盖度呈正比关系,土壤种子库密度伴随着结皮的生长而提高,一方面由于粗糙的结皮表面对种子的捕获能力加强,有利植被种子的立地生存。另一方面是结皮的演替过程对地表微环境的改良,使微生境下的气候条件得到改善,促使植物幼苗的萌发,为植被的立地及演替提供有利的基础条件,植被覆盖率得到提高,从而增加了土壤种子库多样性等^[58]。相反,植被种子形态、大小及生理特征与结皮植物结构差异性有可能降低种子萌发概率^[59]。研究人员在贵州喀斯特典型地貌区发现生物土壤结皮与种子发生交互作用并抑制种子的萌发^[60],苔藓结皮抑制了大型种子的萌发却增加了小种子萌芽概率,这可能是种子和土壤接触面积与结皮植物类型特征共同所致。一般情况下,在高寒山区由于冻融作用使生物土壤结皮所覆盖的土表层糙度增加,提高种子的萌芽率;而其他地区影响植被种子萌发的因素则是由生物土壤结皮的类型、演替程度、生境条件与植物种子生物特性共同决定^[61-62]。

中国南方喀斯特石漠化地区,土壤贫瘠,水土流失严重,植被的立地条件差,受限于水源的分布状

况,生物土壤结皮往往与植物呈镶嵌式分布。其强大的持水能力积累了大量的微量元素,显著提高种子的萌芽及生长概率,通过自身强大的可抗逆性成为



- ① 为生物土壤结皮提供微量元素及养分,促进结皮植被演替进程,控制适宜的生长环境;② 释放剩余的营养物质和水分,保障植物的生长发育并捕获种子,调控土壤温湿度,改善植物立地条件;
- ③ 生物土壤结皮的空间载体,为其提供生存所需的各种物质能量;④ 积累有机质和微量元素,控制水分与热量的空间交换,改良土壤理化属性,增加土层厚度及稳定性,改善土壤环境;⑤ 为其提供生存空间并提供相应的养分来源,调控土壤温湿度等生长发育环境指标;
- ⑥ 生物土壤结皮演替过程的参与者,微环境下生物作用过程中重要组成部分;⑦ 控制地表水下渗及径流形成过程和改变土壤水分再分配格局,增强土壤持水能力以及凝结水捕获现状;⑧ 为生物土壤结皮提供水分及适宜的温湿环境,影响其演替的发生与进程

图2 生物土壤结皮与喀斯特生态系统的响应机制

- ① Trace elements and nutrients were provided for biological soil crusts, succession process of crust vegetation was promoted, and the suitable growth environment was controlled; ② Releasing the remaining nutrients and water to ensure the growth and development of plants and capture seeds, regulating soil temperature and humidity, and improving the soil physical properties; ③ The space carrier of biological soil crusts, providing them with various material energy required for survival; ④ The organic matter and the trace elements were accumulated, the spatial exchange of water and heat was controlled, the physical and chemical properties of soil were improved, the soil layer thickness and stability of soil were increased, the soil environment was improved; ⑤ Providing them with living space and corresponding nutrient sources, and regulating growth and development environmental indicators such as soil temperature and humidity;
- ⑥ An participant in the succession process of biological soil crusts, an important part of biological processes in the microenvironment; ⑦ Controlling the process of surface infiltration and runoff formation and changing the pattern of soil water redistribution, enhancing water retention of soil and status of condensed water capture; ⑧ Providing moisture, humidity and a suitable environment for biological soil crusts, affecting its occurrence and progress

Fig. 2 Response mechanism of biological soil crust and Karst ecosystem

恶劣生境中的拓植先锋,并在各种极端环境下迅速生长发育。由于生物土壤结皮的存在改变了土壤中温湿度、光谱特征等因素,一定程度上将促进喀斯特石漠化地区的植被演替,对待修复的喀斯特生态系统有着积极效益^[63]。

目前,喀斯特地区相关研究大多以生物土壤结皮对微生境地形条件的改善进而影响植物种子萌发为主,对功能性状方面仅停留在特定小生境下的结皮植被研究,无法对整个喀斯特生态系统的生物土壤结皮起代表意义。在多维度时空分析上,因生境差异性所造成种群在结构组分、代谢过程、光合呼吸特性以及对氮(N)、磷(P)、钾(Mg)、碳(C)等化学元素间的生理调节机制研究有待加强。喀斯特生态系统中元素循环路径研究相对匮乏,生物土壤结皮具备一定的有机质存储功能,因此研究碳(C)、磷(P)、氮(N)、钾(Mg)等元素在结皮植被中循环机理对于揭示喀斯特生境下生物土壤结皮与植物间生物多样性交互机制具有重大意义(图2)。

2.4 生物土壤结皮对微生物的影响

微生物是生物土壤结皮形成的重要参与者,取食于结皮植被也受到其演替进程的影响。土壤微生物多为恒温生物,对土层温度依赖性较高,当土壤温度起伏过大时,常引发土壤微生物的大量消亡^[64]。演替发育正常的结皮层能控制土壤温度变化幅度、降低土表水分的蒸发,使土壤温湿度维持相对稳定,显著增加微小细菌、真菌、放线性菌等的分布繁殖状况,为微生物提供适宜的生存环境^[65]。根据李靖宇等^[66]的研究,当藻类结皮向藓类结皮的发育过程中,蓝型细菌和放线性菌的生物量变化明显,蓝型细菌的丰富度先增加后降低,表明这2类微生物在生物土壤结皮演替过程中具有关键作用,直接影响着生物土壤结皮,加快结皮植被的发育和演替。同时,在不同演替阶段的生物土壤结皮对微生物的影响不同,演替末期的藓类结皮相比于藻类和地衣类结皮更适合微生物的发育及繁殖,印证了结皮植物的发育提高微生物种群数量。在藓类结皮覆盖下的土壤环境中微生物数量高于藻类和地衣类结皮,比较3种类型的结皮植物,藓类结皮能为土壤生物提供更好的食物来源、土壤温湿度及有机物质。

喀斯特地貌区石漠化现象严重,生态系统脆弱致使自然灾害频发,生物多样性受到严重的威胁。在这种严苛的生存条件下,生物土壤结皮与各类型微生物互惠共生,通过独特的功能特性与演替机制有效改善了土壤环境状况,为喀斯特地区的生物多

样性建设做出了一定贡献^[67-68]。从春蕾等在贵州普定喀斯特受损生态区的研究证实了生物土壤结皮在发育和演替过程中控制着适宜的土壤温湿度,改善土层养分状况,为土壤中各类型微生物的生存繁衍提供良好的生存环境,促进土壤圈的良性循环,为中国喀斯特石漠化地区的生物土壤结皮与微生物动态关系研究提供了新思路(图 2)。

当前,生物土壤结皮在喀斯特地区与微生物间的相关研究仅局限在特定的小生境下结皮植被的演替进程对土壤中微生物的影响。而不同种群的结皮植被是否与微生物间存在相同的共生机制?在不同的小生境(土壤类型、土壤温湿度、地形、气候、地质条件等)下这种共生机制是否依然存在?探索两者间的交互耦合机制的资料仍十分欠缺,因此在研究微生物与生物土壤结皮的共性关系时应注意环境因子、演替规律、种群间差异性与代谢作用、光合作用等功能特性所产生的相互联系。

3 生物土壤结皮在喀斯特石漠化地区人工培育应用潜力

生物土壤结皮作为一种分布地域广且生命力强的拓植植被,不仅拥有特殊的变水性、有机质贮存功能及其通过特殊的繁殖演替特性对喀斯特生态系统具有良好的适应性,对防控水土流失与地质灾害具有积极的效用^[63],在石漠化生态系统中对植被恢复与生态重建起着不可替代的效用。生物土壤结皮在喀斯特生态系统中的突出表现为:(1)结皮植被能利用体外假根胶结住土壤中细小颗粒,形成土壤团聚体,从而减小外营力对地表的侵蚀作用。(2)结皮植被通过自身的变水特性,一定程度上减少地表径流的形成与拦截,抑制水土流失,降雨后水分供自身及微环境内生物利用。(3)结皮植被表层毛细管具备吸附养分功能,能有效锁住土壤中养分流失,同时对碳固定、氮沉降及土壤环境改善与有机质循环亦具有关键作用。(4)结皮植被对微生境条件的改良,为生物的演替提供适宜的生长环境,丰富了生物多样性及维持喀斯特生态系统的平衡稳定。

鉴于生物土壤结皮在喀斯特生态区中对水文进程、生物演替进程、土壤演化进程中扮演着不可替代的角色,在喀斯特生态治理中拥有较高的应用潜力。如何利用人工培育结皮技术,加快喀斯特石漠化地区的生态恢复成为研究重点。核桃树是喀斯特地区治理石漠化的特殊经济型林木,在毕节撒拉溪喀斯特高原山地石漠化综合防治示范区推广并应用,且

取得了一定的生态及经济效益。由于核桃树叶、枝稀疏且生长周期长,对降雨下渗与径流侵蚀拦截作用有限,同时核桃树对土壤中下层养分掠夺较强,林下灌、草等植被很难存活,极易造成林下大面积土层裸露状况,水土流失、地下漏失现象严重。而结皮植被能直接通过特殊的生理结构借助假根从体表直接吸收水分和养分^[63,68],在核桃林下培育生物土壤结皮能有效减少外营力对土表的侵蚀,获得较大的生态收益。与传统的石漠化治理方法相比,人工培育生物土壤结皮前期成本低,中期培植容易,后期养护方便,生长周期较短且存活率高,耐胁迫能力好,与不同生境的兼容度高,可为现有的喀斯特石漠化防治手段提供新型的补充。

人工培植生物土壤结皮的可行性在荒漠化地区早已得到验证^[69-71],为利用生物土壤结皮治理石漠化提供相关理论依据及经验,并为中国的生态治理工程提供技术支持和案例示范。当前荒漠化地区的生物土壤结皮研究较为前沿^[70-72],从理论研究至技术示范,已初步形成整套的培育体系^[73-75]。而喀斯特地区生物土壤结皮培育研究仍处在探索阶段,对于石漠化生态治理中人工培育技术欠缺系统报告,在培育类型、控制因素、培育方式等实验研究中存在不足。因此,在今后的相关研究中应对喀斯特石漠化地区生物土壤结皮培育类型、控制因素、培育方式等的方法进行试验,寻求高效便捷的生物土壤结皮培育体系,以期推动喀斯特石漠化地区治理工程的进展。

4 展望与不足

作为生态系统中重要的结构组分,生物土壤结皮能显著提高土壤有机质含量与土层稳定性,一定程度上防控水土流失与山地灾害;为土壤理化性改良与生态系统抵抗力提高打下坚实的基础,依靠独特的可抗逆性与强大的生态修复功能成为环境治理的新型植被^[76-78]。二十世纪以来,国内外众多学者对生物土壤结皮开展研究分析并取得了一定进展,主要集中在生物土壤结皮的分类构成、持水特性、碳氮固定能力、耐胁迫力等功能分析,生物土壤结皮与基岩的互作机制及其与生境间交互关系等方面。但也存在不足,以下几个方面更为突出。

4.1 生物土壤结皮在喀斯特生境下人工培植技术与机理

人类社会产生的经济活动对生物土壤结皮的损害是无法在短时间内弥补的,因此合理利用生物土

壤结皮人工培植技术对喀斯特石漠化地区的生态功能修复具有重要的实践意义。目前中国在结皮植被培育技术方面较为成熟的是西北荒漠化地区,虽然相关的技术研究及案例示范给喀斯特地区提供了一定的参考借鉴,但在不同生境条件下各种群间的结皮植被生长习性与环境因子的耦合机制研究仍存在差异性。与荒漠化地区生境条件截然不同,喀斯特石漠化地区的干旱并不是由于降水不足导致,属于季节性间断式干旱。因此,今后在优化培育结皮的类型时应结合当地喀斯特区域的特征,优选石生、耐旱、喜钙、保水固土能力强的种群。针对不同的喀斯特石漠化地区微气候、地形特征甄选适合的培育方法进行试验,建立一套完整的评价标准,形成相对应的结皮培育体系。利用好生物土壤结皮人工培植技术实现从试验阶段进入全方位、多领域相结合阶段以期推动喀斯特石漠化治理工程的进展。

4.2 生物土壤结皮与喀斯特生境间耦合机制

生物土壤结皮与生境间的交互作用是一个动态过程,两者间相互联系又互相制约。蒙文萍等^[79]在喀斯特地区的研究阐释了生物土壤结皮对地貌发育及其分布特征、演替规律与生境(温度、光照强度、湿度、地质地形条件等)的平衡关系,但生物土壤结皮对喀斯特生境的改造功能及相关生态因子对生物土壤结皮作用的机理还有待考究。与西北荒漠化地区、青藏高寒地区不同的是,喀斯特地貌区多呈现出石漠化现象,两者间的影响因素存在着部分差异,今后应针对喀斯特石漠化地区加强以下相关研究:(1)土壤温湿度、土壤 pH 值、太阳辐射强度、大气湿度、地形特征等环境因子对生物土壤结皮种群多样性、演替繁殖特性、生理构造机制、生态功能性状等的影响;(2)生态因子对生物土壤结皮演替进程中对物质能量守恒与循环转化的影响;(3)不同种群特征的生物土壤结皮间的共生互作机制以及与各生物间的化感效应研究;(4)生物土壤结皮耐胁迫力功能分析与喀斯特生境下土壤过程、水文过程、生物过程中共性机制的影响。

4.3 生物土壤结皮与喀斯特岩溶过程的互作机制

岩溶地貌是喀斯特地区特有的地貌类型,在黄土高原地区、西北荒漠地区、青藏高寒地区和喀斯特岩溶区中生物土壤结皮对地质地貌演化所产生的作

用各不相同。结皮植物对基岩的演化形成、地貌塑造有一定的促进作用,结皮植被的岩溶作用多以定性分析为主要研究方法,对于喀斯特岩溶过程中的发生条件、反应类型及反馈机制研究不足。何种化学元素影响岩溶进程?在化学物质与母岩发生作用时,如何通过定性定量结合方式判别它们对岩溶过程的影响?在不同习性的结皮种群间对于喀斯特岩溶进程是否存在差异?这些问题值得深思。因此,在今后的科研工作中应加强生物土壤结皮对喀斯特岩溶速率、驱动机理及反馈机制的研究。

4.4 喀斯特地区生物土壤结皮耐胁迫特性及生物多样性稳定机制

在不同生境条件下土壤、植被、气候方面具有一定的差异,特别是土质、沙质生境与喀斯特地区石质生境存在着差别。因此在实验过程中应针对喀斯特石漠化地区的特征加强结皮植被发育、演替及组成方面机理及其对土壤、植被等环境因子的依赖性与相互作用机理研究。基岩裸露度高,生物多样性不足,土层保水能力弱,土壤渗透性强是喀斯特生态系统典型特征。生物土壤结皮在喀斯特生境下长期演化过程中与该生境形成了契合度较高的功能性状,现有的喀斯特地区生物土壤结皮耐胁迫力与生态系统功能特性研究相当有限,无法得出其对喀斯特生态系统生物多样性稳定机制的影响。在今后研究中应加强喀斯特地区生物土壤结皮种群结构组分特性、繁殖演替机制、生理调节功能(代谢过程、碳氮固定、光合呼吸作用等)、遗传及物种多样性等与喀斯特生态系统组分类型、功能结构及生物多样性间的交互机制分析。生物土壤结皮抗逆性等功能性状与生态系统间的互作机制将成为未来植物生态领域研究的重点。

此外,在进行喀斯特地区生物土壤结皮生态治理研究过程中,应建全野外监测体系,通过不间断监测结皮植被的区域变化,同时利用同位素示踪、液相色谱等技术手段探究生物土壤结皮在喀斯特生态系统中对能量物质循环的影响,寻求建立一套水文环境-土壤环境-大气环境-动物-植物“五位一体”的研究体系,为喀斯特生态治理工程提供新思路,促进石漠化地区的生态恢复与稳定。

参考文献:

[1] 熊康宁,李晋,龙明忠. 典型喀斯特石漠化治理区水土流失特征与关键问题[J]. 地理学报, 2012, **67**(7): 878-888.
XIONG K N, LI J, LONG M Z. Features of soil and water loss and key issues in demonstration areas for combating Karst rocky desertification[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2012, **67**(7): 878-888.

[2] 苏维词,朱文孝,熊康宁. 贵州喀斯特山区的石漠化及其生态经济治理模式[J]. 中国岩溶, 2002, **21**(1): 19-24.
SU W C, ZHU W X, XIONG K N. Stone desertification and eco-economics improving model in Guizhou Karst Mountain [J]. *Carsologica Sinica*, 2002, **21**(1): 19-24.

[3] 许留兴,熊康宁,张锦华,等. 西南喀斯特地区草地生态系统面临的问题及对策[J]. 草业科学, 2015, **32**(5): 828-836.
XU L X, XIONG K N, ZHANG J H, *et al.* The problems and resolutions of grassland ecosystem in Karst of southwest China[J]. *Pratacultural Science*, 2015, **32**(5): 828-836.

[4] 熊康宁,池永宽. 中国南方喀斯特生态系统面临的问题及对策[J]. 生态经济, 2015, **31**(1): 23-30.
XIONG K N, CHI Y K. The problems in Southern China Karst ecosystem in southern of China and its countermeasures [J]. *Ecological Economy*, 2015, **31**(1): 23-30.

[5] DAI Q H, PENG X D, WANG P J, *et al.* Surface erosion and underground leakage of yellow soil on slopes in Karst regions of southwest China[J]. *Land Degradation & Development*, 2018, **29**(8): 2 438-2 448.

[6] STEGGLES E K, FACELLI J M, AINSLEY P J, *et al.* Biological soil crust and vascular plant interactions in Western Myall (*Acacia papyrocarpa*) open woodland in South Australia[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2019, **30**(4): 756-764.

[7] 韩炳宏,牛得草,贺磊,等. 生物土壤结皮发育及其影响因素研究进展[J]. 草业科学, 2017, **34**(9): 1 793-1 801.
HAN B H, NIU D C, HE L, *et al.* A review on the development and effect of biological soil crusts[J]. *Pratacultural Science*, 2017, **34**(9): 1 793-1 801.

[8] 李军峰,贾少华,王智慧,等. 喀斯特石漠化过程中苔藓植物多样性及分布与环境关系[J]. 生态科学, 2015, **34**(1): 68-73.
LI J F, JIA S H, WANG Z H, *et al.* The diversity of bryophytes and their distribution associated with environmental factors during the process of Karst rocky desertification[J]. *Ecological Science*, 2015, **34**(1): 68-73.

[9] 李新荣,谭会娟,回嵘,等. 中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究[J]. 科学通报, 2018, **63**(23): 2 320-2 334.
LI X R, TAN H J, HUI R, *et al.* Researches in biological soil crust of China: a review[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2018, **63**(23): 2 320-2 334.

[10] 房世波,冯凌,刘华杰,等. 生物土壤结皮对全球气候变化的响应[J]. 生态学报, 2008, **28**(7): 3 312-3 321.
FANG S B, FENG L, LIU H J, *et al.* Responses of biological soil crusts(BSC) from arid-semiarid habitats and polar region to global climate change[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(7): 3 312-3 321.

[11] 戴黎聪,柯浔,曹莹芳,等. 关于生态功能与管理的生物土壤结皮研究[J]. 草地学报, 2018, **26**(1): 22-29.
DAI L C, KE X, CAO Y F, *et al.* The study on ecological functions and management of biological soil crusts[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, **26**(1): 22-29.

[12] 徐恒康,刘晓丽,史雅楠,等. 生物结皮对高寒退化草地植物群落的影响[J]. 草地学报, 2018, **26**(3): 539-544.
XU H K, LIU X L, SHI Y N, *et al.* Effects of biological soil crusts on plant communities in degraded alpine grassland[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, **26**(3): 539-544.

[13] 张健,徐明,邹晓,等. 不同土壤和植被生境下生物结皮对土壤性质的影响[J]. 水土保持学报, 2019, **33**(5): 323-328.
ZHANG J, XU M, ZOU X, *et al.* Effects of biological crusts on soil properties under different soil and vegetation habitats [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, **33**(5): 323-328.

[14] ZHOU X J, AN X L, DE PHILIPPIS R, *et al.* The facilitative effects of shrub on induced biological soil crust development and soil properties[J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 137: 129-138.

[15] 张元明. 荒漠地表生物土壤结皮的微结构及其早期发育特征[J]. 科学通报, 2005, **50**(1): 42-47.

[16] ZHANG Y M, CHEN J, WANG L, *et al.* The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2007, **68**(4): 599-610.

[17] 张元明,曹同,潘伯荣. 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学研究综述[J]. 生态学报, 2002, **22**(7): 1 129-1 134.
ZHANG Y M, CAO T, PAN B R. A review on the studies of bryophyte ecology in arid and semi-arid areas[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(7): 1 129-1 134.

[18] 吕建亮,廖超英,孙长忠,等. 黄土地表藻类结皮分布影响因素研究[J]. 西北林学院学报, 2010, **25**(1): 11-14.
LŪ J L, LIAO C Y, SUN C Z, *et al.* Distribution of algae crusts and its influencing factors on the soil surface of the loess plateau[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, **25**(1): 11-14.

[19] 麻云霞,王月林,李钢铁,等. 生物地毯治沙工程——生物结皮现状的研究进展[J]. 草地学报, 2019, **27**(3): 531-538.
MA Y X, WANG Y L, LI G T, *et al.* Research progress on the status of biological crust—A kind of biological carpet sand control engineering[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, **27**(3): 531-538.

[20] 王博,段玉玺,王伟峰,等. 库布齐沙漠东部不同生物结皮发育阶段土壤温室气体通量[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(3): 857-866.
WANG B, DUAN Y X, WANG W F, *et al.* Greenhouse gas fluxes at different growth stages of biological soil crusts in eastern Hobq desert, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(3): 857-866.

[21] 郑云普,赵建成,张丙昌,等. 荒漠生物结皮中藻类和苔藓植物研究进展[J]. 植物学报, 2009, **44**(3): 371-378.

- ZHENG Y P, ZHAO J C, ZHANG B C, *et al.* Advances on ecological studies of algae and mosses in biological soil crust [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2009, **44**(3): 371-378.
- [22] GUO Y R, ZHAO H L, ZUO X A, *et al.* Biological soil crust development and its topsoil properties in the process of dune stabilization, Inner Mongolia, China [J]. *Environmental Geology*, 2008, **54**(3): 653-662.
- [23] 魏江春. 中国地衣学现状综述[J]. 菌物学报, 2018, **37**(7): 812-818.
- WEI J C. A review on the present situation of lichenology in China [J]. *Mycosystema*, 2018, **37**(7): 812-818.
- [24] 刘 萌, 魏江春. 腾格里沙漠沙坡头地区地衣物种多样性研究[J]. 菌物学报, 2013, **32**(1): 42-50.
- LIU M, WEI J C. Lichen diversity in Shapotou region of tengger desert, China [J]. *Mycosystema*, 2013, **32**(1): 42-50.
- [25] 朱远达, 蔡强国, 胡 霞, 等. 土壤理化性质对结皮形成的影响[J]. 土壤学报, 2004, **41**(1): 13-19.
- ZHU Y D, CAI Q G, HU X, *et al.* Effects of soil physical and chemical properties on soil crusting [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2004, **41**(1): 13-19.
- [26] GAO S, YE X, CHU Y, *et al.* Effects of biological soil crusts on profile distribution of soil water, organic carbon and total nitrogen in Mu Us Sandland, China [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2010, **3**(4): 279-284.
- [27] 李茜倩, 张元明. 荒漠藓类结皮边缘效应下土壤肥力的灰色关联度分析[J]. 中国沙漠, 2019, **39**(3): 17-24.
- LI X Q, ZHANG Y M. Grey relation analysis on soil fertility as influenced by edge effects of moss crust patch in a temperate desert [J]. *Journal of Desert Research*, 2019, **39**(3): 17-24.
- [28] 马 洁, 陈先江, 侯扶江. 草地生物土壤结皮[J]. 草业科学, 2016, **33**(7): 1 243-1 252.
- MA J, CHEN X J, HOU F J. A review on biological soil crusts of grassland [J]. *Pratacultural Science*, 2016, **33**(7): 1 243-1 252.
- [29] 吴玉环, 高 谦, 于兴华. 生物土壤结皮的分布影响因子及其监测[J]. 生态学杂志, 2003, **22**(3): 38-42.
- WU Y H, GAO Q, YU X H. Distribution influencing factors and monitoring of biological soil crusts [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, **22**(3): 38-42.
- [30] 徐 杰, 白学良, 杨 持, 等. 固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙作用研究[J]. 植物生态学报, 2003, **27**(4): 545-551.
- XU J, BAI X L, YANG C, *et al.* Study on diversity and binding-sand effect of moss on biotic crusts of fixed dunes [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, **27**(4): 545-551.
- [31] 吉雪花, 张元明, 周小兵, 等. 不同尺度苔藓结皮土壤性状的空间分布特征[J]. 生态学报, 2014, **34**(14): 4 006-4 016.
- JI X H, ZHANG Y M, ZHOU X B, *et al.* Spatial distribution of soil properties covered by moss crusts on different scales [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(14): 4 006-4 016.
- [32] HU R, WANG X P, PAN Y X, *et al.* Seasonal variation of net N mineralization under different biological soil crusts in Tengger Desert, North China [J]. *Catena: An Interdisciplinary Journal of Soil Science Hydrology-Geomorphology Focusing on Geocology and Landscape Evolution*, 2015, 127: 9-16.
- [33] HUANG L, ZHANG Z S, LI X R. Soil CO₂ concentration in biological soil crusts and its driving factors in a revegetated area of the Tengger Desert, Northern China [J]. *Environmental Earth Sciences*, 2014, **72**(3): 767-777.
- [34] JIA R L, TENG J L, CHEN M C, *et al.* The differential effects of sand burial on CO₂, CH₄, and N₂O fluxes from desert biocrust-covered soils in the Tengger Desert, China [J]. *Catena*, 2018, 160: 252-260.
- [35] LI L H, LIU H J, HAN X G, *et al.* Grazing density effects on cover, species composition, and nitrogen fixation of biological soil crust in an Inner Mongolia steppe [J]. *Rangeland Ecology & Management*, 2009, 62: 321-327.
- [36] YAN-GUI S, XIN-RONG L, YING-WU C, *et al.* Carbon fixation of cyanobacterial-algal crusts after desert fixation and its implication to soil organic carbon accumulation in desert [J]. *Land Degradation & Development*, 2013, **24**(4): 342-349.
- [37] ZHAO Y, XU M, BELNAP J. Potential nitrogen fixation activity of different aged biological soil crusts from rehabilitated grasslands of the hilly Loess Plateau, China [J]. *Journal of Arid Environments*, 2010, **74**(10): 1 186-1 191.
- [38] LIU W Q, SONG Y S, WANG B, *et al.* Nitrogen fixation in biotic crusts and vascular plant communities on a copper mine tailings [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 50: 15-20.
- [39] HU R, WANG X P, PAN Y X, *et al.* The response mechanisms of soil N mineralization under biological soil crusts to temperature and moisture in temperate desert regions [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2014, **62**: 66-73.
- [40] 李以康, 欧阳经政, 林 丽, 等. 高寒草甸植被退化过程中生物土壤结皮演变特征[J]. 生态学杂志, 2015, **34**(8): 2 238-2 244.
- LI Y K, OUYANG J Z, LIN L, *et al.* Evolution characteristics of biological soil crusts (BSCs) during alpine meadow degradation [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(8): 2 238-2 244.
- [41] 申家琛, 张朝晖, 王慧慧, 等. 贵阳喀斯特公园南石林秋季藓类植物的持水特性[J]. 生态与农村环境学报, 2017, **33**(10): 907-912.
- SHEN J C, ZHANG Z H, WANG H H, *et al.* Water retention capacity of autumn mosses in south stone forest of Guiyang Karst Park [J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2017, **33**(10): 907-912.
- [42] LIU L C, LI S Z, DUAN Z H, *et al.* Effects of microbiotic crusts on dew deposition in the restored vegetation area at Shapotou, northwest China [J]. *Journal of Hydrology*, 2006, **328**(1-2): 331-337.
- [43] 李 冰, 张朝晖. 喀斯特石漠结皮层藓类物种多样性及在石漠化治理中的作用研究[J]. 中国岩溶, 2009, **28**(1): 55-60.

- LI B, ZHANG Z H. Species diversity of mosses crust and the effect in Karst rocky desertification control[J]. *Carsologica Sinica*, 2009, **28**(1): 55-60.
- [44] ZHAO Y M, ZHU Q K, LI P, *et al.* Effects of artificially cultivated biological soil crusts on soil nutrients and biological activities in the Loess Plateau[J]. *Journal of Arid Land*, 2014, **6**(6): 742-752.
- [45] 张显强, 龙华英, 刘天雷, 等. 贵州喀斯特地区 5 种石生藓类的持水性能及吸水特征比较[J]. 中国岩溶, 2018, **37**(6): 835-841.
- ZHANG X Q, LONG H Y, LIU T L, *et al.* Comparison of water absorption characteristic and water retention capacity of five epilithic mosses in the Karst areas of Guizhou Province[J]. *Carsologica Sinica*, 2018, **37**(6): 835-841.
- [46] XIAO B, ZHAO Y G, SHAO M A. Characteristics and numeric simulation of soil evaporation in biological soil crusts[J]. *Journal of Arid Environments*, 2010, **74**(1): 121-130.
- [47] 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[J]. 生态学报, 2012, **32**(13): 4 103-4 113.
- WU L, SU Y G, ZHANG Y M. Effects of simulated precipitation on apparent carbon flux of biologically crusted soils in the Gurbantunggut Desert in Xinjiang, Northwestern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(13): 4 103-4 113.
- [48] BU C F, ZHAO Y, HILL R L, *et al.* Wind erosion prevention characteristics and key influencing factors of bryophytic soil crusts[J]. *Plant and Soil*, 2015, **397**(1-2): 163-174.
- [49] LI X, ZHOU H, WANG X, *et al.* The effects of sand stabilization and revegetation on cryptogam species diversity and soil fertility in the Tengger Desert, Northern China[J]. *Plant and Soil*, 2003, **251**(2): 237-245.
- [50] 潘颜霞, 王新平, 张亚峰, 等. 沙坡头地区吸湿凝结水对生物土壤结皮的生态作用[J]. 应用生态学报, 2013, **24**(3): 653-658.
- PAN Y X, WANG X P, ZHANG Y F, *et al.* Ecological effect of hygroscopic and condensate water on biological soil crusts in Shapotou region of China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, **24**(3): 653-658.
- [51] 王方琳, 张锦春, 纪永福, 等. 不同结皮破坏对退化梭梭林地土壤水分及梭梭生长的影响[J]. 草原与草坪, 2011, **31**(4): 56-59, 63.
- WANG F L, ZHANG J C, JI Y F, *et al.* Effects of soil crust breaking on soil moisture and growth of degraded *Haloxyylon ammodendron* community[J]. *Grassland and Turf*, 2011, **31**(4): 56-59, 63.
- [52] 张立恒, 李昌龙, 姜生秀, 等. 梭梭林下土壤结皮对土壤水分空间分布格局的影响[J]. 西北林学院学报, 2019, **34**(5): 17-22.
- ZHANG L H, LI C L, JIANG S X, *et al.* Effects of soil crusts on the spatial distribution pattern of soil moisture under *Haloxyylon ammodendron* plantations[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2019, **34**(5): 17-22.
- [53] 杨巧云, 赵允格, 包天莉, 等. 黄土丘陵区不同类型生物结皮下的土壤生态化学计量特征[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(8): 2 699-2 706.
- YANG Q Y, ZHAO Y G, BAO T L, *et al.* Soil ecological stoichiometry characteristics under different types of biological soil crusts in the hilly Loess Plateau region, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(8): 2 699-2 706.
- [54] 王国鹏, 肖 波, 李胜龙, 等. 黄土高原水蚀风蚀交错区生物结皮的地表粗糙度特征及其影响因素[J]. 生态学报, 2019, **38**(10): 3 050-3 056.
- WANG G P, XIAO B, LI S L, *et al.* Surface roughness of biological soil crusts and its influencing factors in the water-wind erosion crisscross region on the Loess Plateau of China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(10): 3 050-3 056.
- [55] 张 健, 徐 明, 邹 晓, 等. 不同土壤和植被生境下生物结皮对土壤性质的影响[J]. 水土保持学报, 2019, **33**(5): 323-328.
- ZHANG J, XU M, ZOU X, *et al.* Effects of biological crusts on soil properties under different soil and vegetation habitats[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, **33**(5): 323-328.
- [56] 李国栋, 张元明. 生物土壤结皮与种子附属物对 4 种荒漠植物种子萌发的交互影响[J]. 中国沙漠, 2014, **34**(3): 725-731.
- LI G D, ZHANG Y M. Interactive effects of biological soil crusts and seed appendages on seed germination of four desert species[J]. *Journal of Desert Research*, 2014, **34**(3): 725-731.
- [57] 龙利群, 李新荣. 土壤微生物结皮对两种一年生植物幼苗存活和生长的影响[J]. 中国沙漠, 2003, **23**(6): 656-660.
- LONG L Q, LI X R. Effects of soil microbiotic crusts on seedling survival and seedling growth of two annual plants[J]. *Journal of Desert Research*, 2003, **23**(6): 656-660.
- [58] 秦福雯, 康澜月, 姜凤岩, 等. 生物土壤结皮演替对高寒草原植被结构和土壤养分的影响[J]. 生态环境学报, 2019, **28**(6): 1 100-1 107.
- QIN F W, KANG B Y, JIANG F Y, *et al.* Effects of biological soil crust succession on vegetation structure and soil nutrients in alpine steppe[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, **28**(6): 1 100-1 107.
- [59] 成 龙, 贾晓红, 吴 波, 等. 高寒沙区生物土壤结皮覆盖区凝结水组分分析[J]. 高原气象, 2019, **38**(2): 439-447.
- CHENG L, JIA X H, WU B, *et al.* Composition analysis of condensation water in biological soil crusts covering area in alpine sandy lands[J]. *Plateau Meteorology*, 2019, **38**(2): 439-447.
- [60] 程 才, 李玉杰, 龙明忠, 等. 苔藓结皮在我国喀斯特石漠化治理中的应用潜力[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(7): 2 501-2 510.
- CHENG C, LI Y J, LONG M Z, *et al.* Application potential of bryophyte soil crust on the control of Karst rocky desertification[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(7): 2 501-2 510.
- [61] 苏延桂, 李新荣, 赵 昕, 等. 不同类型生物土壤结皮固氮活性及对环境因子的响应研究[J]. 地球科学进展, 2011, **26**(3): 332-338.
- SU Y G, LI X R, ZHAO X, *et al.* The nitrogenase activity of biological soil crusts and their responses to environmental

- factors[J]. *Advances in Earth Science*, 2011, **26**(3): 332-338.
- [62] 宋金凤, 汝佳鑫, 张红光, 等. 地衣和地衣酸与岩石矿物风化及其机制研究进展[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2019, **43**(4): 169-177.
- SONG J F, RU J X, ZHANG H G, *et al.* Research progress on lichens, lichenic acids, rock and mineral weathering and its mechanisms[J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition), 2019, **43**(4): 169-177.
- [63] 从春蕾, 刘天雷, 孔祥远, 等. 贵州普定喀斯特受损生态系统石生藓类植物区系及物种多样性研究[J]. 中国岩溶, 2017, **36**(2): 179-186.
- CONG C L, LIU T L, KONG X Y, *et al.* Flora and species diversity of epilithic mosses on rock desertification in the Puding Karst area [J]. *Carsologica Sinica*, 2017, **36**(2): 179-186.
- [64] 刘艳梅, 杨航宇, 李新荣. 生物土壤结皮对荒漠区土壤微生物生物量的影响[J]. 土壤学报, 2014, **51**(2): 394-401.
- LIU Y M, YANG H Y, LI X R. Effects of biological soil crusts on soil microbial biomass in desert area[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2014, **51**(2): 394-401.
- [65] SONG G, LI X R, HUI R. Biological soil crusts determine the germination and growth of two exotic plants[J]. *Ecology and Evolution*, 2017, **7**(22): 9 441-9 450.
- [66] 李靖宇, 刘建利, 张 琇, 等. 腾格里沙漠东南缘结皮微生物组基因多样性及功能[J]. 生物多样性, 2018, **26**(7): 727-737.
- LI J Y, LIU J L, ZHANG X, *et al.* Gene diversity and its function in the soil microbiome for moss crusts found south-east of the Tengger Desert[J]. *Biodiversity Science*, 2018, **26**(7): 727-737.
- [67] 徐春燕, 郭 洋, 王 涛, 等. 荒漠草原地区生物结皮的微生物群落与产漆酶细菌分离纯化[J]. 干旱区资源与环境, 2019, **33**(8): 160-166.
- XU C Y, GUO Y, WANG T, *et al.* Microbial community structure of biological soil crust and isolation of laccase producing bacteria from the desert steppe[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2019, **33**(8): 160-166.
- [68] ZHUANG W W, DOWNING A, ZHANG Y M. The influence of biological soil crusts on ^{15}N translocation in soil and vascular plant in a temperate desert of northwestern China [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2015, **8**(4): 420-428.
- [69] 吉雪花, 吴 楠, 张丙昌, 等. 苔藓密度对生物结皮土壤微生物的影响[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2013, **31**(4): 408-413.
- JI X H, WU N, ZHANG B C, *et al.* Effect of moss density on soil microbes of biological soil crust[J]. *Journal of Shihezi University*(Natural Science), 2013, **31**(4): 408-413.
- [70] 李永刚, 张元明. 荒漠齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)非结构性碳水化合物含量对植株脱水的响应[J]. 生态学报, 2018, **38**(23): 8 408-8 416.
- LI Y G, ZHANG Y M. Response of non-structural carbohydrate content of *Syntrichia caninervis* to dehydration process [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(23): 8 408-8 416.
- [71] 李茹雪, 杨永胜, 孟 杰, 等. 黄土地与沙地生物结皮的发育特征及其生态功能异同[J]. 干旱区研究, 2017, **34**(5): 1 063-1 069.
- LI R X, YANG Y S, MENG J, *et al.* Similarities and differences of development and ecological functions of biological soil crusts between loessland and sandy land[J]. *Arid Zone Research*, 2017, **34**(5): 1 063-1 069.
- [72] ZHI D J, DING X X, NAN W B, *et al.* *Nematodes* as an *Indicator* of biological crust development in the tengger desert, China[J]. *Arid Land Research and Management*, 2009, **23**(3): 223-236.
- [73] 张建国, 李红伟, 李雅菲, 等. 土壤盐结皮人工培育及其破损程度对土壤蒸发的影响[J]. 农业工程学报, 2019, **35**(13): 138-144.
- ZHANG J G, LI H W, LI Y F, *et al.* Artificial cultivation of soil salt crust and effects of its damage rate on soil evaporation [J]. *Transactions of the CSAE*, 2019, **35**(13): 138-144.
- [74] 李茜倩, 张元明. 荒漠藓类结皮斑块中土壤理化性质、酶活性及微生物生物量分布的边缘效应[J]. 生态学杂志, 2018, **37**(7): 2 114-2 121.
- LI X Q, ZHANG Y M. The horizontal distribution of soil physicochemical properties, soil enzyme activities, and microbial biomass in moss crust patch in a temperate desert[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(7): 2 114-2 121.
- [75] HUANG X F, WANG S J, ZHOU Y C. Soil organic carbon change relating to the prevention and control of rocky desertification in Guizhou Province, SW China[J]. *International Journal of Global Warming*, 2018, **15**(3): 315.
- [76] XIAO B, ZHAO Y G, WANG Q H, *et al.* Development of artificial moss-dominated biological soil crusts and their effects on runoff and soil water content in a semi-arid environment[J]. *Journal of Arid Environments*, 2015, **117**: 75-83.
- [77] 张冠华, 胡甲均. 生物结皮土壤-水文-侵蚀效应研究进展[J]. 水土保持学报, 2019, **33**(1): 1-8.
- ZHANG G H, HU J J. Advances in soil-hydrology-erosion effects of biological soil crusts[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2019, **33**(1): 1-8.
- [78] ZHANG J, ZHANG Y M, DOWNING A, *et al.* The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, Northwestern China[J]. *Journal of Hydrology*, 2009, **379**(3-4): 220-228.
- [79] 蒙文萍, 戴全厚, 冉景丞. 苔藓植物岩溶作用研究进展[J]. 植物生态学报, 2019, **43**(5): 396-407.
- MENG W P, DAI Q H, RAN J C. A review on the process of bryophyte karstification[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, **43**(5): 396-407.