

# 影响生物土壤结皮分布的环境因子\*

程军回<sup>1,2</sup> 张元明<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室,中国科学院新疆生态与地理研究所,乌鲁木齐 830011;<sup>2</sup> 中国科学院研究生院,北京 100039)

**摘 要** 生物土壤结皮广泛分布于干旱荒漠地区,在干旱和荒漠生态系统中,有重要的生态功能。然而,并不是所有的干旱荒漠区都有生物土壤结皮的分布。在全球和区域尺度上,生物土壤结皮的分布与年降水、凝结水量和土壤含水量呈正相关趋势,温度对生物土壤结皮分布的影响因组成生物土壤结皮的物种而异。小尺度范围内,生物土壤结皮的分布受土壤类型、质地和养分的限制。维管植物对生物土壤结皮分布的影响,暂没有一致的结论。适度干扰对生物土壤结皮分布和生态功能无明显影响,但高强度干扰导致生物土壤结皮结构、功能和分布的退化与减少。全球变化背景下生物土壤结皮的分布变化、不同区域生物土壤结皮分布和演替的差异机理以及受损后恢复过程中的生态功能,将成为以后工作的重点。

**关键词** 生物土壤结皮;分布适应;环境因子;干旱荒漠区

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)1-0133-09

**Environmental factors affecting soil bio-crust distribution.** CHENG Jun-hui<sup>1,2</sup>, ZHANG Yuan-ming<sup>1</sup>(<sup>1</sup>Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Chinese Academy of Sciences, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology* 2010 29(1):133-141.

**Abstract:** Soil bio-crust (SBC) widely distributes in arid and desert regions, and plays a key role in the functioning of arid and desert ecosystems. However, not all the arid lands and deserts are covered by SBC. At global and regional scales, the distribution of SBC is positively related to the annual precipitation, dew, and soil moisture content, while the effects of temperature on the distribution vary with the species composition of SBC. At local and small scales, the distribution of SBC is affected by soil texture and nutrients availability. At present, the effects of vascular plants on the distribution of SBC are uncertain. Moderate disturbance has little effects on the distribution and ecological functions of SBC, but severe disturbance can induce the decrease of SBC cover and the deterioration of the structure and function of SBC. The effects of global change on SBC distribution, the mechanisms of the adaptive distribution and succession of SBC, as well as the ecological functions of SBC in its recovery process, would be the hot topics in the future.

**Key words:** soil bio-crust; distribution adaptation; environmental factor; arid, desert region.

全球范围内,干旱和荒漠地区约占整个陆地面积的40%(Bowker, 2007)。受高强度地表辐射、高温和水分缺乏等因素的限制,高等植物在干旱和荒漠地区中分布稀疏而单调(Gold & Bliss, 1995; Loik *et al.*, 2004)。而由土壤中微生物、孢子植物类群和土壤有机复合体共同形成的生物土壤结皮,却广

泛分布于干旱和荒漠地区(Büdel, 2003)。在部分地区,生物土壤结皮盖度可以达到70%,甚至更高(Belnap *et al.*, 1994; Belnap, 1995)。生物土壤结皮的存在,不仅对干旱和荒漠地区生态恢复、生物多样性保护、地表稳定性维护和生态系统演替等方面,有重要的生态学意义(Bowker, 2007),也影响和改变了干旱和荒漠生态系统中土壤生态、土壤水分、土壤微生物和地球化学循环等过程(李新荣等, 2000, 2001, 2009)。

然而,并不是所有的干旱和荒漠地区都有生物

\* 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB825104)、中国科学院知识创新工程重要项目(KZCX2-YW-336)和国家自然科学基金项目(40771114)。

\*\* 通讯作者 E-mail: zhangym@ms.xjbg.ac.cn

收稿日期:2009-04-20 接受日期:2009-09-04

土壤结皮的存在。生物土壤结皮的发育和形成是对降雨、温度、土壤状况、相邻维管植物和干扰等因素综合适应的结果( Eldridge & Tozer, 1997; 张元明和王雪芹, 2003; 宋阳等, 2004; Bowker, 2007)。不同的尺度范围内, 生物土壤结皮均存在着选择性分布的特点。景观尺度上, 在中国鄂尔多斯、沙坡头、准噶尔等干旱荒漠区, 都有发育良好的生物土壤结皮。而同属于温带荒漠区的塔克拉玛干沙漠, 则无生物土壤结皮的分布。区域尺度上, 如在准噶尔盆地, 生物土壤结皮在南部的盖度和分布远远高于中部和北部地区( 张元明等, 2005a; Zhang *et al.*, 2007)。沙丘尺度上, 沿沙丘顶部、坡中、坡底和沙丘间基部一线, 生物土壤结皮的盖度和种类也不尽相同( 张元明等, 2004; Chen *et al.*, 2005, 2007)。微尺度上, 如在同质性的米和厘米尺度上, 地衣和苔藓结皮也呈非连续的斑块状分布( Bowker *et al.*, 2006)。

国外有关生物土壤结皮的研究开始较早, 在美国的研究遍及了西部的科罗拉多高原、大盆地、哥伦比亚盆地、西南部的莫哈韦沙漠等地区( Belnap, 1995; Belnap & Phillips, 2001; Belnap & Eldridge, 2003)。澳大利亚则包括东南部的南威尔士州、西部的大沙沙漠和维多利亚大沙漠、东部昆士兰州以及北方地区和南部的干旱荒漠地区( Eldridge & Greene, 1994; Eldridge, 1996; Eldridge & Myers, 1998; Eldridge *et al.*, 2006)。亚洲以色列内盖夫沙漠、南非和北非撒哈拉地区也有研究( Gillette & Dobrowolski, 1993; Johansen, 1993)。国内对生物土壤结皮的研究主要集中在鄂尔多斯、科尔沁、沙坡头、陕北水蚀风蚀地区 and 新疆古尔班通古特沙漠等干旱半干旱地区( Li *et al.*, 2000, 2003; 崔燕等, 2004; 肖波等, 2007; 薛英英等, 2007; Zhang *et al.*, 2006, 2007)。本文从水分条件、温度、土壤、植被及干扰等方面对生物土壤结皮进行了综述, 期望更好地进行生物土壤结皮的生态学研究。

## 1 水分条件

干旱和荒漠地区, 生物土壤结皮的形成和分布, 对水分有一个需求阈值, 即连续6个月的降水量不少于17~51 mm, 如低于这个阈值, 将无法维持其盖度和正常的生理活动( Belnap *et al.*, 2007)。在干旱和荒漠地区, 决定生物土壤结皮分布的主要水分条件是降水、夜间产生的凝结水分、对大气中水汽的吸附和土壤含水量( Agam & Berliner, 2006)。

### 1.1 降水

在全球和区域尺度上, 生物土壤结皮的形成和分布明显受年降雨量、降雨季节、降雨频率以及蒸发散等因素的影响。

Belnap 等( 2007) 连续监测发现, 以坚韧胶衣( *Collema tenax*)、齿肋赤藓( *Syntrichia caninervis*) 为优势物种的地衣结皮和苔藓结皮, 盖度随降雨量的减少而下降。在降水充足的年份, 总盖度平均增加17%。而在降水较缺乏的年份, 总盖度减少达到了33%。其他地区的研究也支持这一结果, 在非洲撒哈拉沙漠和澳大利亚昆士兰州西南部, 苔藓结皮的盖度和盖度随年降雨量的减少而下降。在年降雨量达到700 mm的地区, 生物土壤结皮主要由苔类、藓类和地衣构成。而年降雨量为在300~650 mm的地区, 苔藓结皮的盖度逐渐减少, 地衣结皮占据优势地位( Hodgins & Rogers, 1997)。

在年降雨量维持不变的情况下, 以夏季降雨为主的荒漠地区, 地衣结皮的盖度和丰度随夏季降雨频率的增加而减少。2种原因导致了这种现象的发生: 一是荒漠地区夏季温度较高, 高频率而少量降雨事件之后, 地衣和苔藓结皮干燥速度较快。一些保护植物免受辐射胁迫的色素, 如 $\beta$ -胡萝卜素、蓝藻叶黄素、角黄素和海胆酮等, 其含量大幅度下降, 使得结皮中的藻类和地衣死亡率较高( Belnap *et al.*, 2004)。二是少量降雨抑制了土壤中线虫等原生动物的丰度和活动。而这些动物呼吸和活动所产生的分泌物, 是生物土壤结皮形成和发展的条件( Darby *et al.*, 2007)。一些以冬季降雨为主的地区, 因为降雨频率高、降雨的天数分布均匀且干旱持续时间较短, 藻结皮的种类和丰度, 是以夏季降雨为主地区的1.7倍( Büdel *et al.*, 2009)。

此外, 生物土壤结皮的组成和分布也受到潜在蒸发散的影响。在美国南部的 Mojave 和 Chihuahuan 等热沙漠中, 由于蒸发散较高, 藻结皮占优势地位且分布广泛。向北过渡到科罗拉多高原、大盆地沙漠和哥伦比亚高原时, 潜在蒸发散减少, 地衣和苔藓结皮替代了藻结皮, 其分布和盖度也逐渐增加( Rosentreter & Belnap, 2003)。

小尺度范围内, 降水并不能解释生物土壤结皮的分布差异。Kidron 等( 2000) 对以色列内盖夫沙漠的研究表明, 沙丘南坡主要以藻结皮为主, 北坡和固定沙丘间以苔藓结皮为主, 虽然南坡在一年中比北坡多接受了约为22.2%的降水, 但降水不能完全解

释不同类型生物土壤结皮在沙丘上的分布格局。Thompson 等(2006)的研究结果也支持这一结论。即分布于柏科 *Callitris glaucophylla* 周围的生物土壤结皮,降水只改变了其物种组成,但与其分布并没有显著关系。

## 1.2 凝结水

干旱荒漠地区的夜晚,当地表温度低于或等于凝结点温度时,大气中水汽与冷的地面接触,就形成了凝结水。凝结水是荒漠地区中生物土壤结皮的重要水分来源(Jacobs *et al.*, 1999, 2000)。荒漠地区夏季后期和秋季,凝结水的发生频率超过了50%。平均每天的凝结水量约为0.1~0.3 mm,凝结水对生物土壤结皮全年的湿润贡献率约为3.2%~9.4%(Kidron, 1999, 2000; Kidron *et al.*, 2002)。生物土壤结皮固着凝结水的能力随发育程度而增加,物理结皮平均每天所固定的凝结水约为0.08 mm,而藻结皮和苔藓结皮则为0.12~0.15 mm(Liu *et al.*, 2006)。部分干旱和荒漠地区,凝结水的总量甚至可以超过年降雨量,是生物土壤结皮在干旱时期可利用的惟一水分(Richards, 2004)。在西班牙的Tabernas沙漠,凝结水是决定黄枝衣(*Teloschistes laciniosus*)分布的主要因子(del Prado *et al.*, 2007)。

以坚韧胶衣为优势种的地衣结皮,通过吸收夜间凝结产生的水分,使其自身含水量迅速达到饱和状态。延长了其在强光和高温下的水化阶段,并且维持一个相对较长的光合作用阶段(Lange *et al.*, 1998)。凝结水量达到0.2~0.3 mm,或者凝结水使生物土壤结皮表面的湿度达到10%~40%时,地衣结皮的光合能力可以达到最大状态(Lange *et al.*, 1992)。凝结水量不足0.1 mm时,虽然藻结皮和苔藓结皮的光合作用受到抑制,但通过生物土壤结皮表面吸收的凝结水,土壤中革兰氏阴性菌(占土壤中总细菌的50%以上)的生长和扩散并未终止,且生长速度与水分含量成线性增加关系(Zuberer & Kenerley, 1993)。土壤中菌丝体和藻丝体对沙粒的连接和捆绑,及其分泌的黏性胞外多糖,不仅增加了地表的稳定性,减少了风对地表的侵蚀,也是生物土壤结皮形成和分布的重要前提条件(Zhang *et al.*, 2006)。

## 1.3 地表产生的水汽吸附

当地表温度高于凝结点温度且土壤孔隙中相对湿度低于空气中相对湿度时,虽然无法产生凝结水,但地表可以吸附一部分大气中的水汽。地表对大气

中的水汽吸附,是一个普遍而可逆的土壤物理过程。地表所产生的吸附水,与荒漠地区地表面积和粘土的含量成正相关(Marshall *et al.*, 1996)。研究发现,当地表温度高于凝结点温度时,在土壤0~10 cm层发现了水分含量的增加,说明地表吸附了大气中的水分。虽然目前有关吸附水与生物土壤结皮的形成和分布之间的关系,没有直接的研究和报道。但间接的证据是土壤中绿藻和以绿藻参与形成的地衣结皮,可以利用吸附所产生的水汽而启动光合过程(Lange *et al.*, 1993; Pintado & Sancho, 2002)。有学者推测,吸附水对生物土壤结皮形成和分布产生的影响,是不可忽略的(Agam & Berliner, 2006)。

## 1.4 土壤含水量

区域尺度上,来自非洲纳米布沙漠的研究结果显示,在沿海岸至内地沙漠的水分梯度上,地衣结皮盖度和组成明显随土壤水分而发生变化。靠近海岸的地区,分布着以*Teloschistes capensis*和*Xanthoparmelia walteri*占优势的地衣结皮。而在距离海岸3~5 km处,前者的盖度急剧的减少,而*X. walter*却占据了主导地位(Schieferstein & Loris, 1992)。在该沙漠的几大临时性河流周围,地衣的分布和组成也随土壤水分而发生变化。壳状地衣主要分布在河岸周围,而叶状地衣的分布和种类与离河岸的距离呈正比关系(Jennifer *et al.*, 2006)。

沙丘尺度上,虽然荒漠地区土壤含水量在年际、季节和昼夜等时间尺度上都存在着分异,但总趋势是垅间低地的土壤水分高于坡中和坡顶(王雪芹等, 2006)。在中国新疆的古尔班通古特沙漠,生物土壤结皮的分布和类型与土壤含水量的最高值呈现同步性的变化。在沙丘顶部土壤含水量最高值出现在10~20 cm处,而在该沙漠中,沙丘顶部为流动性裸沙,无生物土壤结皮的分布;在沙丘中下部,土壤含水量的最高值则出现在5~10 cm处,出现了藻结皮和地衣结皮;在沙丘底部,土壤含水量的最高值出现在土壤深度2~5 cm处的次表层,苔藓结皮分布占优势地位(Chen *et al.*, 2005)。丘间低地因为地势低缓,多在融雪、降水过程后出现临时性积水,是生物结皮最为丰富的部位(张元明等, 2005b)。

## 2 温度

目前有关温度与生物土壤结皮分布关系之间的研究,都建立在野外调查分析的基础上,控制实验较缺乏。但生物土壤结皮对全球变暖的响应比较敏感

(房世波等 2008)。从现有的地衣和苔藓对全球变暖的响应结果,可以总结出如下的规律。

全球和区域尺度内,温度对生物土壤结皮发育和形成的影响,因组成生物土壤结皮的优势物种不同而异。对挪威 329 种地衣(大多在全球都有分布)22 年来的监测发现,全球变暖使得 50% 的极地、高山和山区森林种,在数量和分布上都呈减少趋势,只有 14% 的物种在数量和分布范围上有所增加。而所有的热带和亚热带种,数量没有任何减少的趋势。约有 85% 的物种,其种群数量和地理分布范围明显增加(Spier & van Herk, 1997; van Herk *et al.*, 2002)。模型模拟结果也显示,一些地衣,如 *Lecanora populicola*, 其分布范围也随温度升高而增加(Ellis *et al.*, 2007)。温度的升高,使得地衣植物的潜在分布区增加,同时也加速了掉落物的分解,有利于土壤中细菌和真菌的活动(Bell *et al.*, 2008)。

小尺度范围内,生物土壤结皮的分布受温度影响不太明显。对美国科罗拉多高原的生物土壤结皮研究发现,虽然以叶状地衣为优势物种的地衣结皮,其盖度在年际和季节内波动较大,但温度并不是引起这种波动的主要原因(Belnap *et al.*, 2007)。Kidron 等(2000)对内盖夫沙漠的研究也支持这一结果,即沙丘地表和地表下层(0~5 cm)的温度,无论是冬季还是夏季,南坡均都高于北坡。一个明显的现象是,藻结皮主要分布在沙丘南部,苔藓结皮主要分布在北部,但温度并不能解释结皮在沙丘不同部位的分布。

### 3 土壤

土壤在生物土壤结皮的形成过程中,一方面为藻类、地衣和苔藓等孢子植物生长和发育提供必需的水分和养分条件;另一方面,土壤中的微生物和有机体直接参与了生物土壤结皮的形成。Bowker 等(2006)在科罗拉多高原的研究表明,在不同的尺度上,大到区域和宏观尺度,小至微环境和土壤有机体尺度上,生物土壤结皮的分布明显受土壤质地、机械组成和养分的影响。在综合前人的研究基础上,他们提出了不同尺度上,地衣和苔藓结皮分布的等级概念模型(hierarchical conceptual model)。该模型较系统地反映了生物土壤结皮分布、土壤类型与养分之间的关系。

#### 3.1 土壤类型

生物土壤结皮的分布和盖度因土壤类型的差异

也不相同。平原地带上结皮的盖度是钙质沙丘的 3 倍。Eldridge(1996)研究发现,以 *Collema coccophorum*、*Endocarpon pallidum* 和 *Heppia despreauxii* 为优势物种的地衣结皮,在红壤上的盖度可以达到 27.7%,而在钙质土壤中则为 20.9%。在粘土上,苔藓和地衣结皮总的盖度为 20% 左右,是沙土上同类生物土壤结皮盖度的 6 倍(Bowker *et al.*, 2005)。与沙土相比,生物土壤结皮盖度在壤土上较高。苔藓和地衣结皮,其平均盖度在壤土上为 13.2%,远高于在沙土上的 7.8%(Thompson *et al.*, 2006)。对中东 Karrykul 地区的研究发现,地表 2~5 cm 以细沙为主的粘土,在经过 5~6 年的保护后,出现了生物土壤结皮(Orlovsky *et al.*, 2004)。

#### 3.2 土壤机械组成

生物土壤结皮的分布和盖度还受到土壤机械组成的影响。沙粒粗糙的土壤中无生物土壤结皮的分布,而在沙粒较小的土壤中,生物土壤结皮的分布和盖度在都较高。研究表明,在生物土壤结皮形成过程中,土壤中 0.01~0.05 mm 细沙是生物土壤结皮形成和发育的前提条件(Duan *et al.*, 2003)。在土壤机械组成为 70%~80% 的沙土,12%~21% 的粘土,4%~11% 的淤泥,有机质含量在 0.2%~0.7% 的红色沙土上,出现了不同类型的生物土壤结皮(Garcia-Pichel & Belnap, 1996)。

对中国鄂尔多斯、沙坡头等地的研究发现随着生物土壤结皮的出现,>0.2 mm 沙粒和 0.02~0.2 mm 的细沙含量分别减少了 5% 和 60%~80%,而 0.02~0.002 mm 的淤泥和 <0.01 mm 的粘粒含量分别增加了 14%~20% 和 1.5%~2%(Duan *et al.*, 2003, 2004; 薛英英等, 2007; 李守中等, 2008; Guo *et al.*, 2008)。在古尔班通古特沙漠南缘的沙丘上,沿沙丘顶部、坡中、坡底到沙丘间的基部,生物土壤结皮下面 0~5 cm 的土壤中,细沙以下成分逐渐增加,而中沙和粗沙含量明显减少。与此相对应的是,生物土壤结皮类型从裸沙也逐渐过渡到了发育良好的苔藓结皮(Chen *et al.*, 2005, 2007; 王雪芹等, 2006)。土壤中细沙含量的增加和微生物的活动,增加了地表稳定性。反过来,地表的稳定又促进了生物土壤结皮的发育和分布(Maestre *et al.*, 2005)。

#### 3.3 土壤养分

生物土壤结皮的形成和分布受土壤养分和一些微量元素的限制。有研究发现,生物土壤结皮的分布

布和盖度与土壤中有有机碳和氮的含量并没有直接的联系,而与土壤呼吸呈正相关关系。原因可能是在碳和氮素含量较低的荒漠生态系统中,土壤自身所含的碳和氮,不足以维持生物土壤结皮生理过程。而生物土壤结皮所固定的碳和氮(土壤中碳和氮素的主要来源),刺激和加强了土壤微生物的活动。而微生物的活动是生物土壤结皮形成的前期过程和必须条件( Maestre *et al.*, 2005; Martinez *et al.*, 2006)。一些藻类在脱水后再水化的过程中,光合作用的恢复与 K 元素含量成指数增长关系。当植株中 K 含量占到总干质量的 0.42% 时,光合速率可以恢复到 95%。其他养分,如 Fe、Mg、Na、P 和 Cl 等,其含量的增加均可以加快光合速率的恢复,但并不起决定作用( Qiu & Gao, 1999)。地衣结皮中, Mn 的缺乏限制了坚韧胶衣的生长和发育,而 Mn 和 Zn 共同决定着 *Collema coccophorum* 的分布,当土壤中 Mn 和 Zn 的含量不小于  $8 \times 10^{-6}$  和  $4 \times 10^{-7} \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$  时,地衣结皮的分布将不受限制( Bowker *et al.*, 2005)。

#### 4 维管植物

维管植物与生物土壤结皮的分布关系是一个复杂且相互影响的过程( Bowker, 2007)。受维管植物种类及影响途径的不同,生物土壤结皮的分布与维管植物之间的关系,并不能一概而论( Maestre & Cortina, 2002; Bowker, 2007)。

一部分研究表明,维管植物的出现与生物土壤结皮的分布存在着互惠关系。来自干旱区草原的研究发现,荒漠植物形成的密集草丛,一方面减少了沉积物的流失,产生明显的“肥岛”效应,使有机质和总稳定度提高了 4.8 和 1.3 倍;另一方面,过滤和吸收了部分到达地表的太阳辐射,形成了一个温度相对较低,土壤水分含量较高的微环境( Bochet *et al.*, 1999)。养分的富集和适宜微环境的保护,加速了生物土壤结皮的形成和发育。在细茎针茅( *Stipa tenacissima* )枝群下,地衣结皮盖度有明显地增加( Martínez-Sánchez *et al.*, 1994; Maestre & Cortina, 2002; Maestre, 2003)。其他地区的研究也支持这一结果,如在洋槐( *Robinia pseudoacacia* )、兴安悬钩子( *Rubus flagellaris* )、无芒雀麦( *Bromus inermis* )和毛叶苕子( *Vicia villosa* )等维管植物之间,生物土壤结皮的盖度和多样性较高( Eldridge, 1996; Neher *et al.*, 2003; Thompson *et al.*, 2006)。1 年生草本的盖

度为 0~5% 时,生物土壤结皮的盖度从 10% 突然增加到 20%。

另一部分研究表明,生物土壤结皮的分布与维管植物之间存在着负相关关系( Eldridge *et al.*, 2006)。在没有植被覆盖的地方,隐花结皮中的物种和盖度显著高于有植被的地方( Eldridge & Tozer, 1997)。2 种原因导致了这种结果的发生:一是维管植物,尤其是浅根系的草本植物,对土壤中有限的养分竞争,限制了生物土壤结皮形成和分布所需要的资源;二是维管植物凋落物的增加,减少了生物土壤结皮潜在的分布空间( Martinez *et al.*, 2006; Briggs & Morgan, 2008)。凋落物与生物土壤结皮分布之间并不是简单的线性关系。当凋落物盖度变化在 40% 以内时,生物土壤结皮盖度一直保持在 20% 左右,而凋落物盖度增加到 40%~60% 时,生物土壤结皮盖度减少到了 10%。凋落物盖度继续增加到 60%~100%,则生物土壤结皮盖度一直维持在 10%,未有明显变化。

#### 5 干扰

生物土壤结皮是干旱荒漠地区中比较脆弱和敏感的生态系统,其分布受干扰的影响波动较大。影响生物土壤结皮分布的自然干扰主要为外来种入侵和火烧,人为干扰主要为放牧和药材采集等。

外来入侵种是影响生物土壤结皮分布的重要因素之一。由于高度的适应性和快速的生长和繁殖,入侵种占据了多年生植物和生物土壤结皮之间的空隙,减少了生物土壤结皮的潜在分布空间( Belnap & Phillips, 2001)。旱雀麦( *Bromus tectorum* )的入侵 3 年内,使得以坚韧胶衣为主的地衣结皮减少了 50%,逐渐被苔藓和蓝细菌结皮所代替( Belnap & Phillips, 1998)。这种代替不仅改变了生物土壤结皮的分布格局,也弱化了生物土壤结皮固定氮和碳素的能力。

生物土壤结皮通过快速的恢复力和较强的抵抗力,以应对火烧的干扰。火烧后的 3 个月内,处于休眠状态的生物土壤结皮,其固氮能力和叶绿素 a 含量明显降低。而处于生长期的生物土壤结皮,则没有明显的变化。火烧 1 年之后,生物土壤结皮的固氮能力和叶绿素含量则无显著差异( Ford & Johnson, 2006)。另一方面,火烧强度决定着生物土壤结皮的分布和盖度。低强度的火烧干扰后,苔藓和地衣结皮盖度的减少并没有达到显著水平。频繁的低

强度火烧可消除 26% ~ 47% 的维管植物生物量和凋落物,使更多的光到达地表,有利于结皮的重新形成和分布( Bowker *et al.*, 2004; Ford & Johnson, 2006)。高强度火烧显著降低了生物土壤结皮的盖度和固氮速率,增加了地表侵蚀的风险。干扰前总的结皮盖度为 40%,在干扰后的 3 ~ 4 年,地衣结皮的盖度只有 4%,苔藓结皮则不存在( Belnap & Eldridge 2003)。

过度放牧和动物践踏通过三个方面来影响生物土壤结皮分布:一是改变了生物土壤结皮的物种组成,受践踏后,土壤中真菌、地衣和苔藓的种类和数量明显减少(梁少民等, 2005; Williams *et al.*, 2008)。二是改变了土壤的机械组成,践踏导致土壤中粗沙比例增加了 3%,钙含量下降 21.5%,土壤有机质和 pH 值也发生变化( Eldridge & Myers, 1998; 王雪芹等, 2007)。三是迅速减少了生物土壤结皮在小尺度上的盖度和分布,甚至使生物结皮破损率达到 80%(王雪芹等, 2007)。但在适度干扰情况下,如人为和动物践踏引起的生物土壤结皮破碎率 < 30% 时,生物土壤结皮防止风蚀和维持地表稳定等生态功能并没有发生减弱(王雪芹等, 2004)。

## 6 展 望

由于生物土壤结皮具有独特的生理生态过程和极强的逆境适应性,使其可广泛存在于各种荒漠生境条件下( Belnap, 1995)。包括极端干旱、高温和高 pH 值的环境(吴玉环等, 2002)。生物土壤结皮的分布已在世界各大沙漠地区得到确认,在某些地区其盖度甚至可以占到地表的 70%( Belnap *et al.*, 1994; Belnap & Eldridge, 2003)。在干旱荒漠地区,开展生物土壤结皮生态学研究,是评估该区域整体植被构成、变化趋势及生态学功能的一个重要内容。以后的工作,可能将集中在以下几个方面。

1) 全球变化背景下生物土壤结皮的分布响应和潜在分布范围变化的研究。生物土壤结皮是荒漠生态系统的主要组成部分,且生物土壤结皮中各生物类群解剖结构十分简单,对外界干扰和环境条件变化的反应极其敏感,能够远远超前于荒漠生态系统中的维管植物而将气候变化的影响表现出来,是荒漠生态系统中对环境、气候变化的最敏感指示生物( Conti & Cecchetti, 2001; 吴玉环等, 2002, 2003)。作为荒漠生态系统中最早和最易受到扰动和影响的地表系统,生物土壤结皮微生态系统便成为研究全

球变化对荒漠生态系统影响的理想信息载体。通过 30 年来对北疆准噶尔荒漠生物土壤结皮分布格局变化的分析,发现生物土壤结皮覆盖度变化规律与降水变化格局惊人地同步,表现出生物土壤结皮对气候变化的快速而敏感的反应。因此,选择以水分、温度为梯度的气候要素,开展不同气候因子和多因子耦合条件下,生物土壤结皮分布格局的变化。以及因全球变化背景下,生物土壤结皮潜在分布范围的变化,将是未来工作需要回答的问题。

2) 不同区域生物土壤结皮形成与演替机制的对比研究。目前,国内外有关生物土壤结皮适应性分布的研究,主要集中于某个特定的区域或特定的研究主体,缺乏在大尺度空间背景下的综合和对比研究。干旱荒漠区生物土壤结皮在种类组成、演替序列、分布格局等方面存在较大差异。尤其是不同区域生物土壤结皮演替的顶极阶段不同,一些区域生物土壤结皮发育到藻类结皮阶段便进入稳定的顶极群落,而有些区域却能发育到更为高级的地衣或苔藓结皮阶段。其次,在温带荒漠区域,并不是所有的沙漠都有生物土壤结皮的分布,如中国新疆的两大沙漠中,北疆的古尔班通古特沙漠生物土壤结皮发育良好,盖度较高,而南疆的塔克拉玛干沙漠则无生物土壤结皮的分布。那么形成这些差异的内因(如物种多样性组成、种源)和外因(如水分条件和温度、下垫面特征)是什么?大区域背景下,水分和温度梯度变化是如何影响生物土壤结皮发育、演化和空间分布格局的?这些问题的回答和解释,对于深入理解生物土壤结皮的分布与环境因子之间的关系有重要的作用。

3) 受干扰后生物土壤结皮重新恢复过程中生态功能研究。干扰后生物土壤结皮的重新恢复过程,相关研究较为缺乏,且结论不太统一。现有的研究中,干扰后生物土壤结皮的恢复时间,存在这较大的争议。在以细沙为主的冷沙漠中,6 年以后受破坏的生物土壤结皮可以恢复,而对干热地方的生物土壤结皮,其恢复时间则需要 1 个世纪,甚至有的地方需要 1000 年左右。这就带来了一个必需要解释的问题:在生物土壤结皮恢复过程中,其恢复时间差异的机理是什么?其次,受干扰后生物土壤结皮的恢复和演替过程,是否能达到干扰前的水平?以及恢复过程中其生态功能的变化规律是怎样的?对这些问题的深入研究,将有助于我们理解生物土壤结皮在生态恢复中的作用和功能,为人工利用生物土

壤结皮,开展沙漠化防治工作提供理论支持。

## 参考文献

- 崔燕,吕贻忠,李保国. 2004. 鄂尔多斯沙地土壤生物结皮的理化性质. *土壤*, **36**(2):197-202.
- 房世波,冯凌,刘华杰,等. 2008. 生物土壤结皮对全球气候变化的响应. *生态学报*, **28**(7):3312-3321.
- 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,张景光,王新平,等. 2000. 干旱沙漠区土壤微生物结皮及其对固沙植被影响的研究. *植物学报*, **42**(9):965-970.
- 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.
- 李新荣,龙利群,王新平,等. 2001. 干旱半干旱地区土壤微生物结皮的生态学意义及若干研究进展. *中国沙漠*, **21**(1):4-11.
- 梁少民,吴楠,王红玲,等. 2005. 干扰对生物土壤结皮及其理化性质的影响. *干旱区地理*, **28**(6):818-823.
- 宋阳,严平,张宏,等. 2004. 荒漠生物结皮研究中的几个问题. *干旱区研究*, **21**(4):439-443.
- 王雪芹,张元明,蒋进,等. 2007. 放牧对古尔班通古特沙漠南部沙垄地表性质的影响. *地理学报*, **62**(7):698-706.
- 王雪芹,张元明,王远超,等. 2006. 古尔班通古特沙漠生物结皮小尺度分异的环境特征. *中国沙漠*, **26**(5):711-716.
- 王雪芹,张元明,张伟民,等. 2004. 古尔班通古特沙漠生物结皮对地表风蚀作用影响的风洞实验. *冰川冻土*, **36**(5):633-638.
- 吴玉环,高谦,程国栋. 2002. 生物土壤结皮的生态功能. *生态学杂志*, **21**(4):41-45.
- 吴玉环,高谦,于兴华. 2003. 生物土壤结皮的分布影响因素及其监测. *生态学杂志*, **22**(3):38-42.
- 肖波,赵允格,邵明安. 2007. 陕北水蚀风蚀交错区两种生物结皮对土壤理化性质的影响. *生态学报*, **27**(11):4662-4670.
- 薛英英,闫德仁,李钢铁. 2007. 鄂尔多斯地区沙漠生物结皮特征研究. *内蒙古农业大学学报*, **28**(2):102-105.
- 张元明,陈晋,王雪芹,等. 2005a. 古尔班通古特沙漠生物结皮的分布特征. *地理学报*, **60**(1):53-60.
- 张元明,王雪芹. 2003. 准噶尔荒漠生物结皮研究. 北京:科学出版社.
- 张元明,杨维康,王雪芹,等. 2005b. 生物结皮影响下的土壤有机质分异特征. *生态学报*, **25**(12):1243-1243.
- 张元明,潘惠霞,潘伯荣. 2004. 古尔班通古特沙漠不同地貌部位生物结皮的选择性分布. *水土保持学报*, **18**(4):61-64.
- Agam N, Berliner PR. 2006. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments: A review. *Journal of Arid Environments*, **65**:572-590.
- Bell C, McIntyre N, Cox S, et al. 2008. Soil microbial responses to temporal variations of moisture and temperature in a Chihuahuan Desert Grassland. *Microbial Ecology*, **56**:153-167.
- Belnap J. 1995. Surface disturbances: Their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment*, **37**:39-57.
- Belnap J, Eldridge DJ. 2003. Disturbance and recovery of biological soil crusts// Belnap J, Lange OL, eds. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer: 363-383.
- Belnap J, Harper KT, Warren SD. 1994. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, **8**:1-8.
- Belnap J, Phillips SL. 1998. Shifting carbon dynamics due to the effects of *Bromus tectorum* invasion on biological soil crusts. *Ecological Bulletin*, **79**:205.
- Belnap J, Phillips SL. 2001. Soil biota in an ungrazed grassland: Response to annual grass (*Bromus tectorum*) invasion. *Ecological Applications*, **11**:1261-1275.
- Belnap J, Phillips SL, Miller ME. 2004. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, **141**:306-316.
- Belnap J, Phillips SL, Smith SD. 2007. Dynamics of cover, UV-protective pigments, and quantum yield in biological soil crust communities of an undisturbed Mojave Desert shrubland. *Flora*, **202**:674-686.
- Bochet E, Rubio JL, Poesen J. 1999. Modified topsoil islands within patchy Mediterranean vegetation in SE Spain. *Catena*, **38**:23-44.
- Bowker MA. 2007. Biological soil crust rehabilitation in theory and practice: An underexploited opportunity. *Restoration Ecology*, **15**:13-23.
- Bowker MA, Belnap J, Davidson DW, et al. 2005. Evidence for micronutrient limitation of biological soil crusts: Importance to arid-lands restoration. *Ecological Applications*, **15**:1941-1951.
- Bowker MA, Belnap J, Davidson DW, et al. 2006. Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: Support for a hierarchical conceptual model. *Journal of Applied Ecology*, **43**:152-163.
- Bowker MA, Belnap J, Rosentreter R, et al. 2004. Wildfire-resistant biological soil crusts and fire-induced loss of soil stability in Palouse prairies, USA. *Applied Soil Ecology*, **26**:41-52.
- Briggs A, Morgan JW. 2008. Morphological diversity and abundance of biological soil crusts differ in relation to landscape setting and vegetation type. *Australian Journal of Botany*, **56**:246-253.
- Büdel B. 2003. Synopsis: Comparative biogeography of soil-crust biota// Belnap J, Lange OL, eds. *Biological Soil Crust: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer: 141-152.
- Büdel B, Darienko T, Deutschewitz K, et al. 2009. Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency. *Microbial Ecology*, **56**:229-247.
- Chen YN, Li WH, Zhou ZB, et al. 2005. Ecological and environmental explanation of microbiotic crusts on sand dune scales in the Gurbantonggut Desert, Xinjiang. *Progress in Natural Science*, **15**:1089-1095.
- Chen YN, Wang Q, Li WH, et al. 2007. Microbiotic crusts and their interrelations with environmental factors in the Gurbantonggut desert, western China. *Environmental Geology*, **52**:691-700.

- Conti ME , Cecchetti G. 2001. Biological monitoring : Lichens as bioindicators of air pollution assessment : A review. *Environmental Pollution* , **114** : 471–492.
- Darby BJ , Neher DA , Belnap J. 2007. Soil nematode communities are ecologically more mature beneath late- than early-successional stage biological soil crusts. *Applied Soil Ecology* , **35** : 203–212.
- del Prado R , Sancho LG. 2007. Dew as a key factor for the distribution pattern of the lichen species *Teloschistes lacunosus* in the Tabernas Desert ( Spain ). *Flora* , **202** : 417–428.
- Duan ZG , Wang G , Xiao HL , *et al.* 2003. Abiotic soil crust formation on dunes in an extremely arid environment : A 43-year sequential study. *Arid Land Research and Management* , **17** : 43–54.
- Duan ZH , Xiao HL , Li XR , *et al.* 2004. Evolution of soil properties on stabilized sands in the Tengger Desert , China. *Geomorphology* , **59** : 237–246.
- Eldridge DJ. 1996. Distribution and floristics of terricolous lichens in soil crusts in arid and semi-arid New South Wales , Australia. *Australian Journal of Botany* , **44** : 581–599.
- Eldridge DJ , Freudenberger D , Koen TB. 2006. Diversity and abundance of biological soil crust taxa in relation to fine and coarse-scale disturbances in a grassy eucalypt woodland in eastern Australia. *Plant and Soil* , **281** : 255–268.
- Eldridge DJ , Greene RSB. 1994. Microbiotic crusts : A view of the roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research* , **32** : 389–415.
- Eldridge DJ , Myers CA. 1998. Enhancement of soil nutrients around nest entrances of the funnel at *Aphaenogaster barbigula* ( Myrmicinae ) in semi-arid eastern Australia. *Australian Journal of Soil Research* , **36** : 1009–1017.
- Eldridge DJ , Tozer ME. 1997. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in semi-arid eastern Australia. *Bryologist* , **100** : 28–39.
- Ellis CJ , Coppins BJ , Dawson TP. 2007. Predicted response of the lichen epiphyte *Lecanora populicola* to climate change scenarios in a clean-air region of Northern Britain. *Biological Conservation* , **135** : 396–404.
- Ford PL , Johnson GV. 2006. Effects of dormant- vs. growing-season fire in shortgrass steppe : Biological soil crust and perennial grass responses. *Journal of Arid Environments* , **67** : 1–14.
- Garcia-Pichel F , Belnap J. 1996. Microenvironments and microscale productivity of cyanobacterial desert crusts. *Journal of Phycology* , **32** : 774–782.
- Gillete DA , Dobrowski JP. 1993. Soil crust formation by dust deposition at Shaartuz , Tadzhik , USSR. *Atmosphere Environment* , **27** : 2519–2525.
- Gold WG , Bliss LC. 1995. Water limitations and plant community development in a polar desert. *Ecology* , **76** : 1558–1568.
- Guo YR , Zhao HL , Zuo XA , *et al.* 2008. Biological soil crust development and its topsoil properties in the process of dune stabilization , Inner Mongolia , China. *Environmental Geology* , **54** : 653–662.
- Hodgins IW , Rogers RW. 1997. Correlations of stocking with the cryptogamic soil crust of a semi-arid rangeland in south-west Queensland. *Australian Journal of Ecology* , **22** : 425–431.
- Jacobs AFG , Heusinkveld BG , Berkowicz SM. 1999. Dew deposition and drying in a desert system : A simple simulation model. *Journal of Arid Environments* , **42** : 211–222.
- Jacobs AFG , Heusinkveld BG , Berkowicz SM. 2000. Dew measurements along a longitudinal sand dune transect , Negev desert , Israel. *International Journal of Biometeorology* , **43** : 184–190.
- Jennifer SL , Heather AV , Neill C , *et al.* 2006. The influence of multi-scale environmental variables on the distribution of terricolous lichens in a fog desert. *Journal of Vegetation Science* , **17** : 831–838.
- Johansen JR. 1993. Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North American. *Journal of Phycology* , **29** : 140–147.
- Kidron GJ. 1999. Altitude dependent dew and fog in the Negev Desert , Israel. *Agricultural and Forest Meteorology* , **96** : 1–8.
- Kidron GJ. 2000. Analysis of dew precipitation in three habitats within a small arid drainage basin , Negev Highlands , Israel. *Atmospheric Research* , **55** : 257–270.
- Kidron GJ , Barzilay E , Sachs E. 2000. Microclimate control upon sand microbiotic crusts , western Negev Desert , Israel. *Geomorphology* , **36** : 1–18.
- Kidron GJ , Herrnsstadt I , Barzilay E. 2002. The role of dew as a moisture source for sand microbiotic crusts in the Negev Desert , Israel. *Journal of Arid Environments* , **52** : 517–533.
- Lange OL , Belnap J , Reichenberger H. 1998. 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. *Functional Ecology* , **12** : 195–202.
- Lange OL , Büdel B , Meyer A , *et al.* 1993. Further evidence that activation of net photosynthesis by dry cyanobacterial lichens requires liquid water. *Lichenologist* , **25** : 175–189.
- Lange OL , Kindron GJ , Büdel B , *et al.* 1992. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the biological soil crusts covering sand dunes in the western Negev Desert. *Functional Ecology* , **5** : 519–527.
- Li XR , Zhang JG , Wang XP , *et al.* 2000. Study on soil microbiotic crust and its influences on sand-fixing vegetation in arid desert region. *Acta Botanica Sinica* , **42** : 965–970.
- Li XR , Zhou HY , Wang XP , *et al.* 2003. The effect of sand stabilization and revegetation on cryptogam species diversity and soil fertility in the Tengger Desert , Northern China. *Plant and Soil* , **251** : 237–245.
- Liu LC , Li SZ , Duan ZH , *et al.* 2006. Effects of microbiotic crusts on dew deposition in the restored vegetation area at Shapotou , northwest China. *Journal of Hydrology* , **328** : 331–337.
- Loik ME , Breshears DD , Lauenroth WK , *et al.* 2004. A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems : Climatology and ecohydrology of the western USA. *Oecologia* , **141** : 269–281.
- Maestre FT. 2003. Small-scale spatial patterns of two soil lichens in semi-arid Mediterranean steppe. *Lichenologist* , **35** : 71–81.
- Maestre FT , Cortina J. 2002. Spatial patterns of surface soil



- properties and vegetation in a Mediterranean semi-arid steppe. *Plant and Soil*, **241** : 279–291.
- Maestre FT, Escudero A, Martinez I, *et al.* 2005. Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology*, **19** : 566–573.
- Marshall TJ, Holmes JW, Rose CW. 1996. *Soil Physics*. New York : Cambridge University Press.
- Martinez I, Escudero A, Maestre FT, *et al.* 2006. Small-scale patterns of abundance of mosses and lichens forming biological soil crusts in two semi-arid gypsum environments. *Australian Journal of Botany*, **54** : 339–348.
- Martínez-Sánchez JJ, Casares-Porcel M, Guerra J, *et al.* 1994. A special habitat for bryophytes and biological crusts in the arid zones of Spain. *Lindbergia*, **19** : 116–121.
- Neher DA, Walters T, Tramer E, *et al.* 2003. Biological soil crust and plant communities in a sand savanna of northwestern Ohio. *Journal of the Torrey Botanical Society*, **130** : 244–252.
- Orlovsky L, Dourikov M, Babaev A. 2004. Temporal dynamics and productivity of biological soil crusts in the central Karakum desert, Turkmenistan. *Journal of Arid Environments*, **56** : 579–601.
- Pintado A, Sancho LG. 2002. Ecological significance of net photosynthesis activation by water vapour uptake in *Ramalina capitata* from rain-protected habitats in central Spain. *Lichenologist*, **34** : 403–413.
- Qiu B, Gao K. 1999. Dried field populations of *Nostoc fiagelliforme* (Cyanophyceae) require exogenous nutrients for their photosynthetic recovery. *Journal of Applied Phycology*, **11** : 535–541.
- Richards K. 2004. Observation and simulation of dew in rural and urban environments. *Progress in Physical Geography*, **28** : 76–94.
- Rosentreter R, Belnap J. 2003. Biological soil crust of North America// Belnap J, Lange OL, eds. *Biological Soil Crust : Structure, Function, and Management*. Berlin : Springer : 31–50.
- Schieferstein B, Loris K. 1992. Ecological investigations on lichen fields of the Central Namib. I. Distribution patterns and habitat conditions. *Vegetatio*, **98** : 113–128.
- Spier L, van Herk CM. 1997. Recent increase of *Parmelia borrieri* in the Netherlands. *Lichenologist*, **29** : 390–393.
- Thompson WA, Eldridge DJ, Boner SP. 2006. Structure of biological soil crust communities in *Callitris glaucophylla* woodlands of New South Wales, Australia. *Journal of Vegetation Science*, **17** : 271–280.
- van Herk CM, Aptroot A, van Dobben HF. 2002. Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. *Lichenologist*, **34** : 141–154.
- Williams WJ, Eldridge DJ, Alchin BM. 2008. Grazing and drought reduce cyanobacterial soil crusts in an Australian Acacia woodland. *Journal of Arid Environments*, **72** : 1064–1075.
- Zhang YM, Chen J, Wang XQ, *et al.* 2007. The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. *Journal of Arid Environments*, **68** : 599–610.
- Zhang YM, Wang HL, Wang XQ, *et al.* 2006. The microstructure of microbiotic crust and its influence on wind erosion for a sandy soil surface in the Gurbantunggut Desert of Northwestern China. *Geoderma*, **132** : 441–449.
- Zuberer DA, Kenerley CM. 1993. Seasonal dynamics of bacterial colonization of cotton fiber and effects of moisture on growth of bacteria within the cotton boll. *Applied and Environmental Microbiology*, **59** : 974–980.

---

作者简介 程军回,男,1983年生,硕士。主要从事植物生态学研究。E-mail : chengjunhui916@126.com  
责任编辑 王 伟

---