

生物结皮土壤—水文—侵蚀效应研究进展

张冠华^{1,2}, 胡甲均³

(1. 长江科学院水土保持研究所, 武汉 430010;

2. 水利部山洪地质灾害防治工程技术研究中心, 武汉 430010; 3. 水利部长江水利委员会, 武汉 430010)

摘要: 生物土壤结皮(简称生物结皮)是由隐花植物、微小生物和土壤表层颗粒胶结形成的一种特殊复合体,广泛分布于各类气候和生境条件。作为生态系统的重要组分,生物结皮在不同生物气候区土壤的生态过程、水文过程、生物过程、地球化学循环过程以及生态修复过程中发挥着重要作用。从生物结皮影响土壤物理、化学、生物学性质以及土壤水文与侵蚀过程等方面对其生态功能进行总结和概述,在此基础上,从研究区域和时空尺度、多过程耦合机制、生物结皮影响氮循环的过程及其对氮沉降的响应机制、生物结皮与维管植物空间分布及互动关系等方面,展望了该领域有待深化的问题及今后的发展方向,以期促进我国生物结皮相关研究工作,加深对生物结皮生态功能及地表过程的认识。

关键词: 生物土壤结皮; 生态功能; 土壤水文过程; 土壤侵蚀过程

中图分类号: S154.1; S157 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2019)01-0001-08

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2019.01.001

Advances in Soil-Hydrology-Erosion Effects of Biological Soil Crusts

ZHANG Guanhua^{1,2}, HU Jiajun³

(1. Soil and Water Conservation Department, Changjiang River Scientific Research Institute, Wuhan 430010;

2. Research Center on Mountain Torrent & Geologic Disaster Prevention of Ministry of Water Resources,

Wuhan 430010; 3. Changjiang Water Resources Commission of the Ministry of Water Resources, Wuhan 430010)

Abstract: Biological soil crusts (BSCs) are special complexes composed of cryptogam, microorganism and soil fine particles bonded by their exuding mucilaginous material, which widely distributed in various climate and habitat conditions. As important components of ecosystem, BSCs play vital roles in soil ecological, hydrological, biological and geochemical processes as well as ecological restoration process. The paper reviewed the ecological functions of BSCs, mainly centering on the effects of BSCs on soil physical, chemical, and biological characteristics, and soil hydrological and erosional processes. Although much has been achieved, there are still many problems need to be deeply and systematically explored. The future studies may focus on the extension of the study region and spatial-temporal scale, multiprocess coupling mechanism, the process of BSCs influencing nitrogen cycle and its responding mechanism to nitrogen deposition, and the spatial distribution and interaction between vascular plants. The results can promote the correlational research on BSCs and deepen the understanding of BSCs ecological functions and earth surface processes.

Keywords: biological soil crusts; ecological functions; soil hydrological process; soil erosion process

生物结皮亦即生物土壤结皮(biological soil crusts, BSCs),是由藻类、地衣类、苔藓类等隐花植物和土壤中微生物,以及其他生物体通过菌丝体、假根、分泌物等与土壤表层颗粒胶结而成的复合体^[1-2]。BSCs广泛分布于各类气候区、土壤和植被类型中,是陆地生态系统地表景观的重要组成部分^[3-4];在不同生物气候区的土壤物理、化学、生物过程以及土壤水文、侵蚀过程中发挥着重要作用^[5-8]。

国外对 BSCs 的研究始于 20 世纪 50 年代,我国自 20 世纪 80 年代致力于 BSCs 相关研究;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角色,对其研究逐渐得到广泛重视。目前,关于 BSCs 对旱区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,其生态过程及其作用机理尚存争议。本文综述了近几十年国内外 BSCs 研究成果,重点总结了 BSCs 对土壤物理、化学、生物学性质及水文、侵蚀过程的影响,并讨论了其前沿科学问题及未来研究方向,以期推进我国 BSCs 研究工作,加深对其生态功能的认识。

1 生物结皮对土壤属性的影响

1.1 生物结皮对土壤物理属性的影响

国内外关于 BSCs 对土壤质地的影响方面得到了比较一致的结论,即 BSCs 的发育能够明显增加结皮层及下伏土壤细颗粒含量^[9-13],其原因可能是 BSCs 的发育增加了土壤表面粗糙度并且能够分泌胶状物质捕获较细颗粒,从而累积黏粒和粉粒^[6,13]。BSCs 还会影响土壤孔隙和土壤容重,且影响程度与其组成及发育程度有关^[14-15]。高丽倩等^[11]研究表明,随着 BSCs 发育,结皮层孔隙度和黏结力增加,土壤容重和硬度降低。赵允格等^[16]指出,随着 BSCs 发育,土壤容重先增加后降低,当苔藓结皮盖度达到 60% 以上时,土壤容重较发育初期的藻结皮降低 15%;肖波等^[10]发现,沙土发育的苔藓结皮可使土壤容重降低 0.39 个单位,而黄土发育的苔藓结皮则使土壤容重降低 0.14 个单位。

学者们对 BSCs 的土壤水、热效应也进行了探索。Xiao 等^[17]发现 BSCs 在湿热的夏季可降低土壤温度,在干冷的冬季可增加土壤温度,且这种调控作用与气温和土壤水分呈正相关,进而推论“生物结皮在一定程度上可以缓解土壤微环境的极端冷热”。对苔藓结皮影响土壤剖面水分(0—150 cm)、温度(0—30 cm)的研究显示,苔藓结皮显著增加表层 5 cm 土壤水分,却显著降低 15,30,50 cm 土层水分含量,而对 70—150 cm 土层水分无影响;苔藓结皮在湿热夏季显著降低整个剖面土壤温度,而在干冷冬季显著增加土壤剖面温度^[18]。Chamizo 等^[19]也指出湿季藻类结皮土壤水分低于地衣结皮,干季则相反。另外,有学者^[20]认为 BSCs 可作为 30 cm 内土层含水量的生物指示。

1.2 生物结皮对土壤化学属性的影响

BSCs 对土壤化学属性的影响主要包括固定碳氮作用、提高土壤有机质及养分含量。

BSCs 是干旱半干旱地区重要的碳源^[1],其固碳能力与其演替阶段、群落组成以及外界环境条件等有关。不同演替阶段 BSCs 固碳能力存在显著差异,且同一发育时期也受降水和温度的影响^[21]。我国腾格里沙漠藻类结皮和地衣—苔藓混生结皮年平均固碳量分别为 11.36,26.75 g/(m²·a)^[22];而流动沙丘、藻类结皮、混生结皮和苔藓结皮年平均碳释放量分别为 56.6,67.9,90.3,128.8 g/(m²·a)^[23],苔藓结皮固碳速率高于藻类结皮及藻类—地衣混生结皮 2.4~7.5 倍^[24]。而古尔班通古特沙漠苔藓结皮、藻类—地衣混生结皮土壤碳通量与裸地并无显著差异^[25],且降雨可显著增大碳通量。Escolar 等^[26]发现,温度升高可显著增加 BSCs 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^[27]。

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^[1]。沙漠地区年平均氮输入量为 6 kg/hm²^[5],且藻类结皮固氮活性显著高于苔藓结皮^[28]。我国黄土丘陵区藻类结皮和苔藓结皮年均固氮量分别为 13,3 kg/hm²^[29],固氮活性依次为:藻类结皮>地衣结皮>苔藓结皮^[30]。除了发育程度的影响,BSCs 固氮能力还受降水和温度的影响。干旱区 BSCs 群落单一,固氮能力弱,而湿润条件下 BSCs 固氮能力较强^[31];在一定温度范围内,结皮固氮能力与温度呈正相关,但当气温超过 30℃,其固氮能力明显下降^[32]。

关于 BSCs 对土壤有机质含量的影响,虽然所得结论中有机质含量增加的幅度和影响深度有所差异,但几乎无一例外的证实 BSCs 的形成和演替能够显著增加表层土壤,特别是 0—2 cm 土层的有机质含量^[9-10,15-16]。Gao 等^[33]研究指出土壤有机质含量与苔藓生物量呈显著正相关;赵允格等^[15-16]发现 10 年以上的苔藓结皮土壤有机质含量是研究区农田土壤的 4~5 倍。在极地地区,生物结皮土壤有机质的增加更为显著,含量可高达 14%^[34]。BSCs 提高土壤全氮、全磷、速效氮、速效磷等含量基本得到了共识^[29,35-36]。赵允格等^[15-16]认为 BSCs 的发育使土壤养分呈表聚现象,随年限和发育程度增加更趋明显,同时也会迅速增加下层 2 cm 土层的养分含量,但对深层土壤影响较小^[32]。

1.3 生物结皮对土壤生物学属性的影响

BSCs 对土壤生物学属性的影响主要涉及土壤微生物量和酶活性两方面。

BSCs 的发育可提高结皮层及其下伏土壤微生物生物量和活性^[1,37],且这种作用受 BSCs 组成分布、发育程度、恢复年限、土层厚度、季节变化等影响^[38-40]。有研究^[40-41]显示,BSCs 中微生物数量随其发育程度增加,发育晚期的结皮中微生物数量和活性高于发育早期的结皮。我国沙坡头人工植被固沙区的研究^[39]表明,BSCs 可提高土壤微生物生物量碳(SMBC)和氮(SMBN),藓类结皮下 SMBC 和 SMBN 高于藻类—地衣结皮,且固沙年限与 SMBC 和 SMBN 呈正相关;BSCs 可显著提高 0—20 cm 土层 SMBC 和 SMBN,这种影响随土层的增加而减弱。刘立超等^[42]对该区的研究也指出,BSCs 恢复 15 年后细菌的多样性和丰富度最高,真菌的多样性和丰富度则随着固沙年限的延长而增加。

BSCs 的发育能够提高土壤酶活性,且主要体现在结皮层及其下伏 0—20 cm 土层,随着土层增加这种作用减弱^[43]。土壤酶活性随 BSCs 发育程度显著增加^[35],发育晚期的苔藓结皮土壤酶活性显著高于发育早期的藻类—地衣结皮,且土壤酶活性与固沙年

限成正相关^[43-44]。

2 生物结皮对土壤水文过程的影响

生物结皮的土壤水文过程(入渗、吸持水、蒸发等)一直是学术界关注的热点^[45],前人^[2]也进行了大量研究,但由于研究区域、研究方法、BSCs 发育程度和生境条件等方面的差异,至今对二者的关系和响应机制尚无定论,尤其在 BSCs 影响降雨入渗和土壤蒸发的研究上存在很大争议。

2.1 生物结皮对降雨入渗的影响

关于 BSCs 对降雨入渗的影响,结论并不一致,可概括为阻碍、促进、无显著影响 3 种观点:

(1)阻渗观点 大量研究^[3,46-50]认为 BSCs 阻碍入渗,并归因于 BSCs 阻塞表土基质孔,形成相对不透水层,以及其斥水性增加径流从而减少入渗^[14,51-52]。也有一些研究从 BSCs 发育程度、厚度、盖度等角度进一步阐释其阻渗作用。李新荣等^[46]在沙坡头植被固沙区的研究发现,湿润锋随 BSCs 厚度增加而降低,由此认为,BSCs 的存在降低了水分入渗。李守中等^[53]对该区的研究也证实 BSCs 不仅降低了水分渗透速度和深度,还引起了土壤水分渗透的不稳定性。刘翔等^[50]对古尔班通古特沙漠的研究显示,不同发育程度 BSCs 的阻渗作用表现为藻类结皮>地衣结皮>苔藓结皮。但 Li 等^[54]对毛乌素沙地的研究则认为 BSCs 阻渗作用为苔藓结皮>地衣结皮>藻类结皮,水分入渗深度为藻类结皮>地衣结皮>苔藓结皮;且随着结皮厚度增加,阻渗作用增强,入渗深度降低。Wang 等^[49,55]对黄土高原的研究也表明苔藓结皮阻渗作用强于藻类结皮,并进一步得到土壤水力参数与结皮盖度呈负指数关系。

(2)增渗观点 该观点一方面归因于 BSCs 拦截降雨,其粗糙表面有利于吸持水分^[45]。有研究^[56]发现,BSCs 在干旱环境下常形成丛生或者垫状群落,在结皮层交错形成较多的毛细孔隙,可有效涵养水源。Galun 等^[57]发现以色列沙漠地区的蓝地衣在短短几分钟里就可以吸收其本身干重或体积的 3~13 倍的水分。我国腾格里沙漠的沙坡头地区,BSCs 吸持水分的现象亦非常明显,有生物结皮覆盖的地表最低持水量可达 20.3%~20.4%,为无结皮覆盖流沙的 6 倍^[58]。另一方面,BSCs 的存在增强土壤团粒稳定、改善土壤结构,其假根、丝状体等增加了水分进入土壤的通道^[59-60],进而增加入渗。对于 BSCs 增渗作用与其发育程度的关系,Belnap 等^[61]认为,随 BSCs 发育程度提高,入渗增加而径流减少;Whitney 等^[62]进一步指出 BSCs 主要通过改变入渗和减缓蒸散来调控土壤水分,对径流的作用实际很小,且这种调控作用与其发育程度并非线性关系。

(3)无显著影响 持该观点的研究认为,在 BSCs

发育的地方,土壤大孔隙的影响占绝对优势而导致结皮覆盖的影响微不足道,水分可以有效地穿过结皮层,因而入渗率也高;在 BSCs 退化的地方,由于地表遭受侵蚀,大孔隙缺乏,水分只通过基质孔传导土壤水分,入渗率本来就低;因此,BSCs 对入渗的影响应归因于土壤物理性质(特别是多孔性和团聚体稳定性)的不同、水分进入土壤剖面通道的不同以及地表的侵蚀史,而不是生物结皮^[63-64]。Yair 等^[65]探索了 BSCs 沿降雨梯度的水文响应,发现湿润(多雨)条件下,结皮发育较厚,能吸持大量雨水从而限制水分渗透深度;而干燥(少雨)条件下,结皮发育不厚,只能吸持有限雨水,导致地表产流进而增加了汇流区渗透深度;此结果也对普遍持有的“多降雨必然导致多(深)入渗”观点提出质疑。Li 等^[46]和 Wang 等^[47]提出了 BSCs 在土壤水文过程,特别是对降雨入渗的影响,取决于降雨强度、区域的降雨量和结皮层下土壤基质的理化性质以及隐花植物组成的综合评价观点。

2.2 生物结皮对土壤蒸发的影响

多数研究^[1,3,66-67]认为 BSCs 的形成促进土壤水分蒸发,一方面因其颜色较深,容易吸收更多的太阳辐射,增加地表温度;另一方面,BSCs 增加了地表粗糙度,从而增大表面积并延长水分滞留时间,进而提高了水分被蒸发的可能性^[59,68]。但也有研究^[51]认为 BSCs 的覆盖阻塞土壤孔隙从而抑制蒸发;另有原因是 BSCs 的存在降低了地表温度,从热力学角度认为抑制土壤蒸发^[69]。而 Xiao 等^[17]发现 BSCs 在湿热的夏季降低土壤温度,在干冷的冬季则增加土壤温度,且这种作用与气温和土壤水分呈正相关。Yang 等^[70]同样认为水分状况影响 BSCs 蒸发过程,当 4 cm 深的土壤体积含水量超过 24.7%,苔藓结皮对日蒸发无显著影响;当体积含水量介于 6.5%~24.7%,苔藓结皮增加日蒸发,低于 6.5%则减小日蒸发。有关 BSCs 发育程度对土壤蒸发的影响,刘立超等^[71]指出在蒸发过程的不同阶段,BSCs 的影响不同,总的说来,发育良好的苔藓结皮导致相对较少的无效降水,但在更长的时间维持较高的蒸发速率。周丽芳等^[72]研究表明 BSCs 对土壤蒸发的影响以抑制作用为主,但随着发育程度的提高,由抑制蒸发渐转为促进蒸发。

2.3 生物结皮对凝结水捕获的影响

对 BSCs 影响凝结水捕获的研究结果似乎得到了不同区域研究者的肯定^[73]。凝结水是 BSCs 中隐花植物和其他微小生物体的珍贵水源,可激活生物体活性,促进光合作用和结皮固氮,BSCs 叶绿素含量与其凝结水捕获能力成正相关^[74],凝结水捕获量随着其发育程度增加^[75]。BSCs 对旱区,特别是年降水<200 mm 沙区生态与水文过程的重要影响在于其促进有效水分的浅层化^[2],这一影响深刻改变了沙地原有的水分循环,影响了沙地植被的组成和格局^[3],较好地揭示了

我国沙区人工植被演变的基本规律,即向特定生物气候区地带性植被的演替^[32]。

3 生物结皮对土壤侵蚀过程的影响

尽管目前 BSCs 增强土壤抗侵蚀能力方面的作用在不同的研究区域均得到了证实^[6-7],但其作用机理仍不清楚。有研究^[76]显示 BSCs 中的藻类在生长过程中分泌的多糖不仅提供能源,而且可以通过藻丝体固定松散沙粒,提高土壤的团聚性,从而增强土壤抗侵蚀能力。杨凯等^[77]认为 BSCs 的强稳定层状结构是其具有较强抗侵蚀能力的根本原因。而有研究^[78]指出 BSCs 是通过削弱侵蚀动力(增加地表粗糙度、增加起沙风速、减小径流量、削减流速风速等)从而减轻侵蚀。Knapen 等^[79]同样认为,地表覆盖物(作物残茬、植被、枯落物、生物结皮、砾石覆盖等)严格讲都不属于土壤侵蚀阻力概念,其减蚀作用是通过影响侵蚀动力而不是通过影响土壤性质。Gao 等^[33]则持相反观点,认为 BSCs 是通过改变土壤属性降低土壤可蚀性。另有研究^[80]显示 BSCs 降低侵蚀主要因其覆盖及物理保护作用,而非其对土壤属性的改变。Belnap 等^[81]认为生物结皮覆盖是影响风蚀区土壤稳定性的重要的生物因子,且生物结皮的发育可以解释 77% 的土壤稳定性的变化^[82]。Chaudhary 等^[83]也指出 BSCs 覆盖对土壤抗侵蚀作用的解释程度是其他因子的 3 倍。可见,目前关于 BSCs 如何影响土壤侵蚀的变化尚存争议,均是基于某一个方面,如覆盖作用、结构特性、改变土壤属性、影响侵蚀动力等,仍未系统阐明其作用机制。

有关 BSCs 抗侵蚀能力与其发育程度、生物组成及盖度的关系,Munson 等^[84-85]的研究表明发育至稳定期的苔藓结皮和地衣结皮即使在缺少高等植被时也能够完全抵抗风蚀。Belnap 等^[86]研究也表明发育较好的生物结皮土壤的稳定性较高,随着生物结皮的发育演替,土壤流失量显著降低。Kidron 等^[87]同样发现演替后期的苔藓结皮能够显著降低径流量,进而降低土壤流失。BSCs 中苔藓盖度 > 50% 时,其即可完全抵抗径流的冲刷作用^[88];而在流域尺度上,BSCs 发育的地方,即使径流量增加,生物结皮也可以完全控制土壤流失^[89]。

BSCs 的形成和发育引起地表特性的变化,进而对土壤分离过程产生重要影响^[3]。Knapen 等^[90]研究发现 BSCs 可显著降低土壤分离速率,演替后期的苔藓结皮抑制土壤分离的能力为演替早期藻类结皮的 2 倍。Wang 等^[91]对黄土高原的研究指出,土壤分离能力与 BSCs 厚度、发育程度成负指数关系;BSCs 在近地表特性(植物茎秆、生物结皮、枯落物、根系)抑制土壤分离作用中的贡献率可达 15%,其抑制土壤分离的径流剪切力阈值为 11 Pa。Liu 等^[8]对黄土高

原的研究也表明,BSCs 显著降低土壤分离能力,且苔藓-藻类混生结皮的作用强于苔藓结皮;BSCs 发育的土壤其相对土壤分离速率随其厚度增加呈指数降低。Liu 等^[92]进一步将 BSCs 对土壤分离的作用分为地表覆盖、假根及菌丝的缠绕捆绑和分泌物胶结 3 部分,并分别量化其贡献,结果表明与裸地相比,苔藓结皮和藻类结皮土壤分离能力分别减小 89.8% 和 69.2%,其中地表覆盖的作用分别为 68.9% 和 37.7%。

4 生物结皮季节变化及其土壤、水文、侵蚀效应

受环境因子季节性和年际间周期性变化的影响,生物结皮(群落结构、盖度、厚度、生物量等)也存在季节上的节律性^[45,93-94],进而产生不同的土壤、水文、侵蚀效应。然而,目前有关 BSCs 季节/年际变化的土壤性质及土壤水文、侵蚀过程动态响应研究非常薄弱。少量研究^[39]表明,BSCs 下 SMBC 和 SMBN 的季节变化表现为夏季 > 春季 > 秋季,水热因子是决定土壤微生物生物量季节变化的主要因子;土壤酶活性为夏季 > 秋季 > 春季和冬季^[43]。刘艳梅等^[95]发现随着季节的变化,藻类和藓类结皮下土壤线虫多度基本表现为秋季 > 夏季 > 春季 > 冬季,这也反映了 BSCs 生物量、盖度和种类组成随季节变化而变化。Zhao 等^[96]发现 BSCs 的季节演替会引起 C 释放的季节变化。Wang 等^[55]表明 BSCs 厚度在一个生长季内(5—10 月)呈增加趋势,但除了土壤含水量增加,土壤容重、有机质、黏粒、粉粒含量均未表现出明显的季节变化;BSCs 发育的土壤入渗性能随时间降低,并认为土壤入渗性能的季节变化与结皮厚度和土壤含水量的季节变化密切相关。

5 问题与展望

综上所述,在过去几十年里,BSCs 的土壤、水文、侵蚀效应等方面取得了众多成果,为认识其在各类生物气候区的生态功能、建立基于 BSCs 覆盖条件下的土壤水文、侵蚀过程模型奠定重要基础,但仍存在诸多问题有待进一步探索。

(1)从研究区域和空间尺度看,我国主要集中在干旱、半干旱荒漠区和黄土高原,且多集中于 BSCs 的水文效应(以中国科学院寒区旱区环境与工程研究所、中国科学院新疆生态与地理研究所为主),对 BSCs 的侵蚀效应关注较少(以中国科学院水利部水土保持研究所为主的部分相关研究),湿润气候区良好的水、热条件下 BSCs 的形成机制、发育演替、群落组成及其生态功能方面未见报道。这可能是由于土壤水分是旱区的主要生态限制因子,旱区植被(BSCs)组成、格局和过程取决于水文过程,植被(BSCs)的演替又改变着水文过程。然而,BSCs 及其下伏土壤存在明显的空间异质性,不同地区的研究成

果很难直接推演至其他地区。特别是在湿润气候区,水分并不是限制因子,那么植被(BSCs)空间分布、水文过程与降水的动态关系以及BSCs的形成演替对地表过程的响应与反馈机制必然不同。因此,未来应加强其他区域BSCs的研究工作,特别是中、大尺度上,以增加不同地区、不同尺度研究成果的可比性,这既是对全球生物结皮认知的补充,也是深入了解或揭示其生态系统多功能性的基础。

(2)从研究的时间尺度看,对BSCs发育的土壤物理、化学、生物、水文、侵蚀等过程及功能的研究,多集中在结皮形成发育的某一阶段或某个季节,缺乏长期系统的定位观测,无法将BSCs的季相变化与地表过程演变进行耦合。未来应加强BSCs季节变化与地表过程响应及其维护生态系统稳定性机理方面的研究。

(3)多过程耦合机制研究。植物群落、BSCs、土壤、水文、侵蚀的相互作用涉及多过程、多界面、多因素,已有研究多为某一部分过程的单因素、单方向影响研究,如本文所述BSCs对入渗、蒸发、土壤侵蚀等的影响,且影响机制并不清楚,对BSCs的植物群落属性及其影响植被-土壤系统水文、侵蚀过程的综合分析涉及甚少,BSCs对植被生态过程、土壤水文过程、土壤侵蚀过程的响应与反馈机理方面的研究亦十分薄弱。今后应考虑整合其他组成部分,如土壤、植被等,将所研究成果嵌入当前的水文、侵蚀过程模型,从而全面、系统地阐释BSCs对地表过程的影响。

(4)BSCs影响氮循环的过程及其对氮沉降的响应机制。有关BSCs对土壤氮循环的影响,过去的研究只关注BSCs的固氮或土壤氮的输入,而对BSCs硝化、反硝化流失氮的过程、机理研究十分薄弱^[97],且BSCs是否可以增加农田土壤肥力,从而增加作物产量也是未来有待研究的一个重要方向。另外,在全球氮沉降背景下,少量的氮素增加可能影响生态系统的结构和功能^[98],例如,有研究^[99]显示适当的氮添加能够促进BSCs的生长发育,苔藓结皮对氮素的敏感性高于藻类结皮和地衣;随着施氮量的增加,藻类结皮盖度显著提高,而苔藓结皮盖度和高度却显著下降^[100]。然而,以往对生态系统氮沉降的研究多停留在维管植物和土壤系统,对BSCs关注不足,未来需在BSCs对氮沉降的响应机制方面进行深入探索。

(5)BSCs与维管植物空间分布及其互动关系。自然条件下,维管植物与BSCs共同存在,呈镶嵌式分布,其格局及动态对土壤性质、坡面水文与侵蚀过程的影响程度和方式存在差异,特别是随着大规模生态环境建设工程的实施,维管植物和BSCs的生长发育均得到改善,这一影响更趋明显。但目前关于BSCs与维管植物分布格局及其互动关系的研究十分缺乏,致使国内关于BSCs与维管植物研究仍不能揭示坡面水文与侵蚀规律,亟待深入的、系统的研究,以

期为科学评估植被恢复和BSCs形成演替的生态环境效应提供理论依据。

参考文献:

- [1] Belnap J, Lange O L. Biological soil crusts: Structure, function, and management [M]. Germany, Berlin: Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2003.
- [2] 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.
- [3] Belnap J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles [J]. Hydrological Processes, 2006, 20: 3159-3178.
- [4] 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):1793-1801.
- [5] 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: 459-462.
- [6] Rodríguez-Caballero E, Cantón Y, Chamizo S, et al. Effects of biological soil crusts on surface roughness and implications for runoff and erosion [J]. Geomorphology, 2012, 145/146: 81-89.
- [7] Chamizo S, Rodríguez-Caballero E, Román J R, et al. Effects of biocrust on soil erosion and organic carbon losses under natural rainfall [J]. Catena, 2016, 148 (S1):117-125.
- [8] Liu F, Zhang G H, Sun L, et al. Effects of biological soil crusts on soil detachment process by overland flow in the Loess Plateau of China [J]. Earth Surface Processes and Landforms, 2016, 41: 875-883.
- [9] Chamizo S, Cantón Y, Miralles I, et al. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2012, 49: 96-105.
- [10] 肖波,赵允格,邵明安.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[J].生态学报,2007,27(11):4662-4670.
- [11] 高丽倩,赵允格,秦宁强,等.黄土丘陵区生物结皮对土壤物理属性的影响[J].自然资源学报,2012,27(8):1316-1326.
- [12] 高广磊,丁国栋,赵媛媛,等.生物结皮发育对毛乌素沙地土壤粒度特征的影响[J].农业机械学报,2014,45(1):115-120.
- [13] Mager D M, Thomas A D. Extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts: A review of their role in dryland soil processes [J]. Journal of Arid Environments, 2011, 75: 91-97.
- [14] Malam I O, Défarge C, Trichet J, et al. Microbiotic soil crusts in the sahel of western Niger and their influence on soil porosity and water dynamics [J]. Catena, 2009, 77: 48-55.
- [15] 赵允格,许明祥,王全九,等.黄土丘陵区退耕地生物结皮理化性状初报[J].应用生态学报,2006,17(8):1429-1434.

- [16] 赵允格,许明祥,王全九,等.黄土丘陵区退耕地生物结皮对土壤理化性状的影响[J].自然资源学报,2006,21(3):441-448.
- [17] Xiao B, Wang H F, Fan J, et al. Biological soil crusts decrease soil temperature in summer and increase soil temperature in winter in semiarid environment [J]. *Ecological Engineering*, 2013, 58: 52-56.
- [18] Xiao B, Hu K L, Ren T S, et al. Moss-dominated biological soil crusts significantly influence soil moisture and temperature regimes in semiarid ecosystems [J]. *Geoderma*, 2016, 263: 35-46.
- [19] Chamizo S, Cantón Y, Lazaro R, et al. The role of biological soil crusts in soil moisture dynamics in two semiarid ecosystems with contrasting soil textures [J]. *Journal of Hydrology*, 2013, 489: 74-84.
- [20] Kidron G J, Benenson I. Biocrusts serve as biomarkers for the upper 30 cm soil water content [J]. *Journal of Hydrology*, 2014, 509: 398-405.
- [21] 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.
- [22] Li X R, Zhang P, Su Y G, et al. Carbon fixation by biological soil crusts following revegetation of sand dunes in arid desert regions of China: A four-year field study [J]. *Catena*, 2012, 97: 119-126.
- [23] Zhao Y G, Xu M X, 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):1186-1191.
- [24] Lan S B, Ouyang H L, Wu L, et al. Biological soil crust community types differ in photosynthetic pigment composition, fluorescence and carbon fixation in Shapotou region of China [J]. *Applied Soil Ecology*, 2017, 111: 9-16.
- [25] Su Y G, Wu L, Zhang Y M. Characteristics of carbon flux in two biologically crusted soils in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China [J]. *Catena*, 2012, 96: 41-48.
- [26] Escolar C, Martinez 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] Weber B, Büdel B, Belnap J. Biological soil crusts: An organizing principle in drylands [M]. Switzerland: Springer International Publishing, 2016.
- [29] Zhao H L, Guo Y R, Zhou R L, et al. Biological soil crust and surface soil properties in different vegetation types of Horqin Sand Land, China [J]. *Catena*, 2010, 82:70-76.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] Gao L Q, Bowker M A, Xu M X, et al. Biological soil crusts decrease erodibility by modifying inherent soil properties on the Loess Plateau, China [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 105: 49-58.
- [34] Breen K, Lévesque E. The influence of biological soil crusts on soil characteristics along a high arctic glacier foreland, nunavut, Canada [J]. *Arctic Antarctic & Alpine Research*, 2016, 40(2):287-297.
- [35] Zhang B C, Zhou X B, Zhang Y M. Responses of microbial activities and soil physical-chemical properties to the successional process of biological soil crusts in the Gurbantunggut Desert, Xinjiang [J]. *Journal of Arid Land*, 2015, 7(1): 101-109.
- [36] Baumann K, Glaser K, Mutz J E, et al. Biological soil crusts of temperate forests: Their role in P cycling [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 109: 156-166.
- [37] 边丹丹,廖超英,孙长忠,等.黄土丘陵区土壤生物结皮对土壤微生物分布特征的影响[J].干旱地区农业研究,2011,29(4):109-114.
- [38] 胡忠旭.黄土丘陵区生物结皮对土壤微生物数量分布的影响[D].陕西 杨凌:西北农林科技大学,2016.
- [39] 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.
- [40] Yu J, Steinberger Y. Vertical distribution of soil microbial biomass and its association with shrubs from the Negev Desert [J]. *Journal of Arid Environments*, 2012, 78: 110-118.
- [41] 尹瑞平,王峰,吴永胜,等.毛乌素沙地南缘沙丘生物结皮中微生物数量及其影响因素[J].中国水土保持,2014,12:40-44,69.
- [42] Liu L C, Liu Y M, Hui R, et al. Recovery of microbial community structure of biological soil crusts in successional stages of Shapotou desert revegetation, northwest China [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2017, 107: 125-128.
- [43] 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.

- [44] Liu Y M, Yang H Y, Li X R, et al. Effects of biological soil crusts on soil enzyme activities in revegetated areas of the Tengger Desert, China [J]. *Applied Soil Ecology*, 2014, 80: 6-14.
- [45] 李守中,肖洪浪,李新荣,等. 干旱、半干旱地区微生物结皮土壤水文学的研究进展[J]. *中国沙漠*, 2004, 24(4):500-506.
- [46] Li X R, Wang X P, Li T, et al. Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificial stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 35: 147-154.
- [47] Wang X P, Li X R, Xiao H L, et al. Effects of surface characteristics on infiltration patterns in an arid shrub desert [J]. *Hydrological Processes*, 2007, 21: 72-79.
- [48] Lichner L, Holko L, Zhukova N, et al. Plants and biological soil crust influence the hydrophysical parameters and water flow in an aeolian sandy soil [J]. *European Journal of Soil Science*, 2012, 40: 563-568.
- [49] Wang H, Zhang G H, Liu F, et al. Effects of biological crust coverage on soil hydraulic properties for the Loess Plateau of China [J]. *Hydrological Processes*, 2017, 31: 3396-3406.
- [50] 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.
- [51] Fischer T, Veste M, Wiehe W, et al. Water repellency and pore clogging at early successional stages of microbiotic crusts on inland dunes, Brandenburg, NE Germany [J]. *Catena*, 2010, 80: 47-52.
- [52] 张培培,赵允格,王媛,等. 黄土高原丘陵区生物结皮土壤的斥水性[J]. *应用生态学报*, 2014, 2(3):657-663.
- [53] 李守中,肖洪浪,罗芳,等. 沙坡头植被固沙区生物结皮土壤水文过程的调控作用[J]. *中国沙漠*, 2005, 25(2): 228-233.
- [54] Li B, Gao J R, Wang X R, et al. Effects of biological soil crusts on water infiltration and evaporation Yanchi Ningxia, Maowusu Desert, China [J]. *International Journal of Sediment Research*, 2016, 31:311-323.
- [55] Wang H, Zhang G H, Liu F, et al. Temporal variations in infiltration properties of biological crusts covered soils on the Loess Plateau of China [J]. *Catena*, 2017, 159: 115-125.
- [56] 张元明,曹同,潘伯荣. 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学综述[J]. *生态学报*, 2002, 22(7):1129-1134.
- [57] 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.
- [58] Li X R, Zhang J G, Wang X P, et al. Study on soil microbiotic crust and its influence on sand-fixing vegetation in arid desert region [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(9): 1-6.
- [59] Belnap J, Welter J R, Grimm N B, et al. Linkages between microbial and hydrologic processes in arid and semiarid watersheds[J]. *Ecology*, 2005, 86: 298-307.
- [60] Bu C F, Wu S F, Zhang K, et al. Biological soil crusts: An eco-adaptive biological conservative mechanism and implications for ecological restoration [J]. *Plant Biosystems*, 2013, 149: 1-10.
- [61] Belnap J, Wilcox B P, Scoyoc M W V, et al. Successional stage of biological soil crusts: An accurate indicator of ecohydrological condition [J]. *Ecohydrology*, 2012, 6: 474-482.
- [62] Whitney K M, Vivoni E R, Duniway M C, et al. Ecohydrological role of biological soil crusts across a gradient in levels of development [J]. *Ecohydrology*, 2017, 10(7): 1-18.
- [63] Williams J D. Influence of microphytic crusts on selected soil physical and hydrologic properties in the Hartnet Draw, Capitol Reef National Park, Utah [D]. Logan: Utah State University, 1993.
- [64] 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 and Rehabilitation*, 1997, 11: 113-126.
- [65] Yair A, Almog R, Veste M. Differential hydrological response of biological topsoil crusts along a rainfall gradient in a sandy arid area: Northern Negev desert, Israel [J]. *Catena*, 2011, 87: 326-333.
- [66] Qin Z, Berliner P, Karnieli A. Micrometeorological modeling to understand the thermal anomaly in the sand dunes across the Israel-Egypt border [J]. *Journal of Arid Environments*, 2002, 1: 281-318.
- [67] Kidron G J, Tal S Y. The effect of biocrusts on evaporation from sand dunes in the Negev Desert [J]. *Geoderma*, 2012, 179-180: 104-112.
- [68] Eldridge D J, Zaady E, Shachak M. Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel [J]. *Catena*, 2000, 40: 323-336.
- [69] 杨永胜,卜崇峰,高国雄. 毛乌素沙地生物结皮对土壤温度的影响[J]. *干旱区研究*, 2012, 29(1):352-359.
- [70] Yang Y S, Bu C F, Mu X M, et al. Effects of differing coverage of moss-dominated soil crusts on hydrological processes and implications for disturbance in the Mu Us Sandland, China [J]. *Hydrological Processes*, 2015, 29: 3112-3123.
- [71] 刘立超,李守中,宋耀选,等. 沙坡头人工植被区微生物结皮对地表蒸发影响的试验研究[J]. *中国沙漠*, 2005, 25(2):191-195.
- [72] 周丽芳,阿拉木萨. 生物结皮发育对地表蒸发过程影响机理研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2011, 25(4):193-200.
- [73] Liu L C, Li S Z, Duan Z H. Effects of microbiotic crusts on dew deposition in the restored vegetation area at shapotou, northwest China [J]. *Journal of Hydrolo-*

- gy, 2006, 328: 331-337.
- [74] 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.
- [75] Zhang J, Zhang Y M, Alison D, et al. The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, Northwestern China [J]. Journal of Hydrology, 2009, 379: 220-228.
- [76] Bowker M A, Belnap J A. Simple classification of soil types as habitats of biological soil crusts on the Colorado plateau, USA [J]. Journal of Vegetation Science, 2008, 19(19): 831-840.
- [77] 杨凯,赵允格,马昕昕. 黄土丘陵区生物土壤结皮层水稳性[J]. 应用生态学报, 2012, 23(1): 173-177.
- [78] 李林,赵允格,王一贺,等. 不同类型生物结皮对坡面产流特征的影响[J]. 自然资源学报, 2015, 30(6): 1013-1023.
- [79] Knapen A, Poesen J, Govers G, et al. Resistance of soils to concentrated flow erosion: A review [J]. Earth Science Review, 2007, 80: 75-109.
- [80] Bowker M A, Belnap J, Chaudhary V B, et al. Revisiting classic water erosion models in drylands: The strong impact of biological soil crusts [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2008, 40(9): 2309-2316.
- [81] Belnap J, Reynolds R L, Reheis M C, et al. Sediment losses and gains across a gradient of livestock grazing and plant invasion in a cool, semi-arid grassland, Colorado Plateau, USA [J]. Aeolian Research, 2009, 1: 27-43.
- [82] Belnap J, Phillips S L, Witwicki D L, et al. Visually assessing the level of development and soil surface stability of cyanobacterially dominated biological soil crusts [J]. Journal of Arid Environments, 2008, 72(7): 1257-1264.
- [83] Chaudhary V B, Bowker M A, O'Dell T E, et al. Untangling the biological contributions to soil stability in semiarid shrublands [J]. Ecological Applications, 2009, 19(1): 110-122.
- [84] Munson S M, Belnap J, Okin G S. Responses of wind erosion to climate-induced vegetation changes on the Colorado Plateau [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2011, 108(10): 3854-3859.
- [85] Munson S M, Belnap J, Schelz C D, et al. On the brink of change: plant responses to climate on the Colorado Plateau [J]. Ecosphere, 2011, 2(6): 1-15.
- [86] Belnap J, Walker B J, Munson S M, et al. Controls on sediment production in two US deserts [J]. Aeolian Research, 2014, 14: 15-24.
- [87] Kidron G J, Yair A, Vonshak A, et al. Microbiotic crust control of runoff generation on sand dunes in the Negev Desert [J]. Water Resources Research, 2003, 39(4): doi: 10.1029/2002WR001561.
- [88] 冉茂勇,赵允格,刘玉兰. 黄土丘陵区不同盖度生物结皮土壤抗冲性研究[J]. 中国水土保持, 2011(12): 43-45, 67.
- [89] Rodriguez-Caballero E, Cantón Y, Lazaro R, et al. Cross-scale interactions between surface components and rainfall properties. Non-linearities in the hydrological and erosive behavior of semiarid catchments [J]. Journal of Hydrology, 2014, 517(1): 815-825.
- [90] Knapen A, Poesen J, Galindo-Morales P, et al. Effects of microbiotic crusts under cropland in temperate environments on soil erodibility during concentrated flow [J]. Earth Surface Processes and Landforms, 2007, 32: 1884-1901.
- [91] Wang B, Zhang G H, Zhang X C, et al. Effects of near soil surface characteristics on soil detachment by overland flow in a Natural Succession Grassland [J]. Soil Science Society of America Journal, 2014, 78: 589-597.
- [92] Liu F, Zhang G H, Sun F B, et al. Quantifying the surface covering, binding and bonding effects of biological soil crusts on soil detachment by overland flow [J]. Earth Surface Processes and Landforms, 2017, 42(15): 1-9.
- [93] Orlovsky L, Dourikov M, Babaev A. Temporal dynamics and productivity of biogenic soil crusts in the central Karakum desert, Turkmenistan [J]. Journal of Arid Environments, 2004, 56: 579-601.
- [94] Jimenez-Aguilar A, Huber-Sannwald E, Belnap J, et al. Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability [J]. Journal of Arid Environments, 2009, 73(12): 1158-1169.
- [95] 刘艳梅,李新荣,赵昕,等. 生物土壤结皮对荒漠土壤线虫群落的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(9): 2816-2824.
- [96] Zhao Y, Zhang Z S, Hu Y G, et al. The seasonal and successional variations of carbon release from biological soil crust-covered soil [J]. Journal of Arid Environments, 2016, 127: 148-153.
- [97] 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.
- [98] 刘军,张宇清,冯薇,等. 几种外源添加剂对生物土壤结皮培育的影响[J]. 北京林业大学学报, 2016, 38(5): 100-107.
- [99] 周晓兵,尹本丰,张元明. 模拟氮沉降对不同类型生物土壤结皮生长和光合生理的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(11): 3197-3205.
- [100] 李兆松,王兵,李盼盼,等. 氮添加条件下白羊草种群及近地表生物鸡皮对土壤入渗性能的影响[J]. 山地学报, 2018, 36(3): 354-363.