

生物土壤结皮——荒漠化地区研究的热点问题

杨晓晖^{1,2}, 张克斌^{1,2}, 赵云杰¹

(1. 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; 2. 中国科学院沙坡头沙漠试验研究站, 兰州 730000)

摘要: 生物土壤结皮在荒漠化地区广为分布。从结皮的概念、结皮对生态系统和景观变化的影响(包括水文循环、土壤侵蚀、土壤养分循环、维管植物的萌发和生长、动物多样性、景观异质性以及生态系统和景观变化监测和评价等)以及生物土壤结皮对干扰的反应及其恢复机理等方面详细地论述了生物土壤结皮在荒漠化发生发展及其防治中所起的重要作用, 并提出了今后生物土壤结皮研究的方向和着眼点。

关键词: 荒漠化地区; 生物土壤结皮; 生态系统和景观变化

Microbiotic soil crust —— a research forefront in desertification-prone areas

YANG Xiao-Hui^{1,2}, ZHANG Ke-Bin^{1,2}, ZHAO Yun-Jie¹ (1. College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; Shapotou Desert Experimental Station, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Microbiotic soil crust exists in desertification-prone areas. The authors overviews the significant role, which microbiotic crust plays in desertification and its recovery processes. This paper focuses on the concept of crusts, the influence of crust on ecosystem and landscape change, including hydrological cycle, soil erosion, soil nutrient cycle, seedling establishment and growth of vascular plant, animal diversity, landscape heterogeneity, assessment of ecosystem change, and response of crust to disturbance and its recovery. Some preliminary suggestions are given for further understanding the relationship between microbiotic soil crust and ecosystem or landscape in desertification-prone areas.

Key words: desertification-prone areas; microbiotic soil crust; ecosystem and landscape changes

文章编号: 1000-0933(2001)03-0474-07 中图分类号: Q142.2 文献标识码: A

作为特定气候区域内(干旱、半干旱、亚湿润干旱区)的土地退化, 荒漠化被看作是生物地球物理过程和生物地球化学循环的复合体^[1], 其中生物过程对荒漠化的发生发展及其防治起着至关重要的作用^[2]。以往的研究表明, 在干旱半干旱地区天然、半天然植被(主要指高等植物)的平均盖度通常低于 30%~40%^[3], 而覆盖在土壤表面的生物土壤结皮则占该地区生物覆盖的 70% 以上^[4], 其独特的生态地位已引起越来越多研究者的关注。近 20 年来, 国际上开展了大量有关生物土壤结皮方面的研究, 这些研究对人们进一步了解旱地生态系统和景观的结构、功能及其反馈机制具有重要的科学价值和广泛的实践意义。

1 生物土壤结皮的概念

土壤结皮一般可分为物理结皮和生物结皮两种, 物理结皮通常是指在雨滴冲溅和土壤粘粒理化分散的作用下, 土表孔隙被堵塞后形成的, 或挟沙水流流经土表时细小颗粒沉积而形成的一层很薄的土表硬壳^[5]。物理结皮通常被称为土壤结皮(Soil crust), 这一术语现已为大多数土壤学家所接受。对生物结皮而言, 不同的学者则采用不同的术语, Fletcher 等人最早用雨水结皮(Raincrust)一词描述生物结皮^[6], 但由于

基金项目: 国家自然科学基金(39970610)及中国科学院沙坡头沙漠试验研究站开放基金(2000010)资助项目

收稿日期: 2000-01-03; 修订日期: 2000-10-15

作者简介: 杨晓晖(1968—), 男, 内蒙古赤峰人, 博士, 副教授。主要从事荒漠化防治及干旱区景观生态的研究。

该词容易与雨滴冲击土面形成的物理结皮相混淆,因此并未得到广泛应用,许多学者开始用结皮的主要生物组成来描述生物结皮,如藻类结皮、地衣结皮等;Kleiner 等人提出的隐花植物结皮(Cryptogamic crust)一词在 20 世纪 90 年代以前被该领域的研究者特别是土壤学家和地理学家广泛用来表示生物结皮,以区别于土表所形成的物理结皮,一些生态学家则使用微植物结皮(Microphytic crust)一词,还有少数学者更倾向于使用隐生物结皮(Cryptobiotic crust)一词,然而越来越多的学者认为用微小生物结皮(Microbiotic crust)来描述生物结皮是最准确的,因为它既强调了结皮中所包括的生物比较微小这一特性,又包含了藻类、真菌和细菌等重要组分^[7]。无论用哪个词来描述生物结皮,但就其生物组成成分而言学者们的意见基本上是一致的,即主要是由不同种类的苔藓、地衣、地钱、藻类、真菌、蓝藻以及细菌等组成^[8],生物土壤结皮就是由这些生物组分与其下层很薄的土壤共同形成的一个复合的生物土壤层^[4]。由于“微小生物土壤结皮”不太符合中国人的语言习惯,因此为了既体现结皮的生物特性,又能将“微小生物的(Microbiotic)”与“微生物的(Microbiological 或 micobial)”区别开来,不至于引起混淆,本文中采用“生物土壤结皮”这一术语(以下简称“生物结皮”)。

2 生物结皮对生态系统和景观变化的影响

2.1 生物结皮对降水资源再分配的影响

有关生物结皮对水文循环的影响目前存在着两种截然不同的观点,一些学者认为生物结皮的存在有利于水分入渗^[7,9],而另一些学者则认为其存在降低了水分入渗^[10,11],导致这两种结果的原因可能是由于结皮的生物组成不同,入渗试验时结皮前期的水分状况不同,或者观测时降雨量和雨强的不同所致。当降雨量较小时,结皮的存在改变了微地形,结皮可以吸收一部分降雨从而阻碍径流的形成,被结皮吸收的降雨中的一部分将逐渐渗入到下层土壤中去。在较大降雨的情况下,由于生物结皮与表层土壤颗粒形成的相当致密的薄层部分或全部堵塞了原土壤表面的孔隙,从而降低了水分入渗^[12]。虽然存在着上述争议,但一些研究表明,在微地形起伏的地貌类型下,生物结皮的存在可以大大增加径流区内的地表径流,例如在干旱半干旱区沙丘和丘间地组成的地貌类型上,由于生物结皮在土壤表面形成一种极薄的半透性网状层,沙丘坡面上的径流明显提高^[13,14]。

2.2 生物结皮对土壤特性的影响

土壤抗蚀性 生物结皮的存在,可以显著地提高土壤的抗蚀性。生物结皮的生物组分所分泌的有机凝胶体和多聚糖将松散的土粒同自身粘结在一起,形成了一个致密的抗蚀层,从而增加了土壤表面的稳定性^[15],大量的研究表明生物结皮降低水蚀的能力是物理结皮的 3~5 倍^[16];生物结皮也可以降低土壤风蚀,对沙质土壤的研究表明,在未受扰动的生物结皮覆盖的表面,临界起沙风速远远高于无结皮覆盖的地区,甚至在结皮中的生物组成被杀菌剂杀死后仍能抵抗一定强度的风蚀^[17]。

土壤养分及其循环 在世界上许多干旱半干旱地区,与菌类形成共生的固氮豆科或其它固氮的维管植物是相对稀少的^[18],以北美的沙漠为例,非共生异养型生物每年每公顷固氮量不足 2kg^[19,20],每年每公顷从大气降水中所获得的氮约为 1~2kg 到 4~6kg^[21,22],虽然大气降尘中的氮超过了降水中的氮^[21],但这也也许难以补充沙漠中因风蚀尘粒所损失的氮^[23],同时沙漠中的反硝化过程也是十分强烈的,甚至超过了氮的固定速率^[24],由此可见,沙漠中的氮处于一种非常匮乏的状态。大量的研究表明,在干旱半干旱区广泛分布的生物结皮中的蓝藻和地衣具有固氮作用,实验室的研究结果表明藻类结皮固定的氮可以为维管植物利用^[25]。然而有的学者对这一结论提出了异议,他们认为结皮中固定的氮并不能直接提高维管植物生产力,目前的大量研究多是在实验室中完成的,无法反映野外的真实情况^[8]。有的学者提出生物结皮对土壤养分循环的影响主要是通过降低土壤表面侵蚀实现的^[26]。生物结皮也影响到土壤中的碳循环,一些学者已开始关注结皮中蓝藻光合作用所固定的碳对土壤中碳循环的影响^[27],但具体的作用机制还有待于进一步研究。此外生物结皮中各生物组分的腐烂分解将增加土壤中的有机质含量,虽然数量很少,但足以维持生长周期较短的先锋维管植物的生长^[28]。

2.3 生物结皮对先锋植物萌发和生长的影响

一些研究结果表明,生物结皮上出现的裂缝和结皮发育形成的复合微地貌及其所提供的良好的水分

和养分环境为幼苗的萌发和存活提供了有利条件,特别是在自然条件比较恶劣的生长季节^[6,29]。对此说法也存在一些争议。McIlvanie 的早期研究表明,一些植物的种子在裸土上更易于萌发,结皮的存在只能使种子无法接触到土壤而干死^[30],Eldridge 等人在澳大利亚 Broken 丘陵区的研究表明生物结皮与滨藜属植物幼苗的萌发和存活间没有任何的相关关系,其萌发的可能性与种子的大小和形状有关,同滨藜属植物等具有较大种子的植物相比,较小的种子可能与土壤间有更多的接触面积^[31]。

目前一些研究者指出生物结皮盖度与维管植物生长间存在着正相关关系,例如 Harper 等人认为生物结皮的存在可以促进维管植物对一些所需营养元素的吸收,从而有利于植物的生长^[25],Tongway 等人则从生产力的角度提出红土上发育的生物结皮盖度及多样性与维管植物生物量间存在正相关关系^[32],然而不同的观点仍然存在。在澳大利亚牧场进行的生物量调查显示,牧场生物量的提高是以隐花植物覆盖的减少为代价的^[33];Schofield 指出在北美因过牧造成的草类植物覆盖的大幅度减少导致地表苔藓类覆盖的增加^[34]。生物结皮与维管植物间的相关关系可能与两者的不同生长发育阶段有关,在结皮发育的早期,两者呈正相关关系,随着维管植物覆盖的增加,位于下层的结皮盖度可能会因光照和水分等的竞争而降低,与此同时,维管植物也可能因结皮对降水的截留而枯死^[12]。

2.4 生物结皮对动物多样性的影响

如果说生物结皮的存在使养分大量积累,维管植物生物量大幅度提高的话,那么动物多样性的增加就成为必然结果^[12]。例如一些种类的蚂蚁以苔藓的外壳为食,其它一些无脊椎动物则以生物结皮作为其生境^[8],一些沙漠等足类甲壳类动物从生物结皮中获得能量和蛋白质及其它营养物质^[35],Harper 等人指出生物结皮的存在可以促进维管植物对一些营养元素(如 N、P、Ca、Mg)的吸收,使得荒漠龟的饮食结构得到改善,大大降低了死亡率^[25]。

2.5 生物结皮对景观异质性的影响

在干旱半干旱景观中,“肥力岛(Fertile island)”或“资源岛(Resource island)”现象广泛存在^[1,36]。水是干旱半干旱区生物和非生物过程的决定性因子,因此降水资源的再分配及与此相应的土壤资源再分配(通过侵蚀和沉积),是“资源岛”形成最为主要的影响因素。生物结皮与景观内的微地形变化相结合,显著地改变了小尺度范围内水文循环和土壤侵蚀过程,加速了景观中资源岛的形成,促进了景观异质性的发展。反过来,资源岛的出现又会使景观中结皮覆盖处于不同演替阶段,从而表现出明显的空间异质性,两者的这种反馈关系使干旱区不同尺度上的异质性表现得越发突出。同样与结皮相关的另一重要养分因子——氮在自然营力(主要指风力和水力)和人为干扰(放牧、人类和交通工具的破坏)的共同作用下,对资源岛的形成和发展也起了十分重要的作用。

2.6 生物结皮对生态系统和景观变化评价和监测的影响

在干旱半干旱地区生态系统评价的过程中,结皮被作为一个十分重要的指标,FAO/UNEP 在其制定的《荒漠化制图和评价的暂行方法》中将荒漠化类型分为 7 类,其中土壤紧实和物理结皮是主要类型之一^[37]。与物理结皮相反,由于生物结皮改善了土壤结构,增加了土壤肥力,减少了土壤侵蚀,因此常被作为生态系统稳定和退化生态系统恢复评价的重要指标之一,考虑到结皮对生态系统的各方面影响,在评价过程中通常采用的量化指标是结皮的盖度和结皮的组成^[38]。

早在 20 世纪 70 年代,Otterman 等就从卫片上注意到埃及西奈沙漠部分的反射率明显高于以色列内盖夫沙漠部分的反射率,这一现象被解释为西奈沙漠中的生态系统在人为干扰特别是过度放牧和过度樵采作用下植被退化的结果^[39]。近来一些学者指出,上述现象的出现并非由于高等植物被破坏引起的,而是在以色列内盖夫沙漠由于人为干扰较小而发育了大量的生物结皮,而埃及部分则由于大量的人类和牲畜的活动破坏了已有的生物结皮并阻止了新的生物结皮形成^[40]。由于结皮中的一些地衣和藻类具有光合作用的特性,在遇水恢复活性并进行新陈代谢活动时,其反射特性与高等植物的反射特性相似,因此它们的存在常常会造成植被动态的错误解读和生态系统生产力的过高估计^[41],从而影响对旱地生态系统状况的正判数据尺度的监测结果产生极大的偏差。因此如何从反射光谱的角度来区分生物结皮和高等植物也就成为今后一段时期内生态、地理和环境学家研究的重点问题之一。

3 生物结皮对干扰的反应及其恢复机理

生态系统或景观变化是气候、资源、物种组成和干扰间相互作用的结果,在干旱半干旱区干扰是影响生物结皮形成和发育的最主要的因子之一,其中放牧干扰是最主要的人为干扰。通常认为在牧场饮水点附近“光裸圈(Piosphere)”的形成是荒漠化发生的主要标志,并被作为评价牧场荒漠化的重要指标之一,研究表明在半干旱的藜科灌木林光裸圈发展的过程中,距离饮水点越近,壳状地衣出现的频率越低^[42]。在美国科罗拉多高原对干旱生态系统中氮动态的研究结果表明,放牧干扰导致生物结皮中蓝藻丰度的提高和地衣比例的降低,从而使结皮的固氮率显著降低,加上干扰引起的气态氮的连续损失,使得土壤中氮的含量下降 25%~75%^[43]。放牧破坏后结皮的恢复速率是十分慢的,大约需要至少 15a 的时间,最长需要 40a^[44]。究其原因,除了放牧干扰使生物结皮受到严重破坏外,结皮破坏后表土中细小颗粒的侵蚀也可能是影响结皮在退化土壤上重新定居的主要原因之一。

火烧通常被看作是许多干旱半干旱景观中的一个常见的干扰形式,也是许多干旱半干旱木本群落区有效降低灌木生物量,促进草本植物生长的最经济有效的方法之一。许多科学家采用模拟火烧来研究火干扰对生物结皮的影响,在澳大利亚半干旱块状红壤区的木本群落内,连续 7a 火烧不仅使生物结皮中的微生物完全消失,而且破坏了结皮中的菌丝体、凝胶体和粘液质鞘,但仅过了 4a 结皮就基本上得以恢复^[45]。在澳大利亚风沙土区的桉树灌丛内,火烧后结皮需要 13a 才能完全恢复(结皮盖度为 43%),随着火烧后时间的延长,结皮中壳状地衣增加而菌类相对减少^[42]。

在许多干旱半干旱的天然或半天然植被类型区,过度放牧使 1 年生的优良草本植物大多为多年生的木本灌木和半灌木所取代,荒漠化过程加剧,这已成为许多学者的共识。在这种退化的生态系统中,微生物扮演了双重角色,它既是退化的干旱半干旱生态系统趋于稳定的指示者和重要的组成部分,同时也是退化生态系统中植物初级和次生演替的先鋒^[46]。Eldridge 等人最近提出了一个干旱区退化生态系统恢复的概化演替模型,即藻类最早出现在物理结皮上,其提供的水分和养分环境使生长周期较短的维管植物开始生长,当藻类覆盖达到极值后将随着维管植物的增加而下降,此时生长周期较短的维管植物也逐渐被两年生和多年生的维管植物所代替,当地表被草类和其它多年生植物所固定后,结皮中地衣的比例开始增加,生物结皮的固氮能力也相应提高,最后苔藓和地钱的出现标志着生物结皮达到一个相对稳定的阶段^[42]。

对生物结皮在干扰后恢复能力的评价通常采用可视性指标,即地表盖度或生物量,有时也采用结皮中各组分所占的比例^[44]。然而仅从生态学的角度评价其恢复能力是远远不够的。对结皮中的微生物个体而言,干扰影响了其生理指标进而影响到结皮在系统中的功能。对干扰 9 个月样地内生物结皮生理指标的分析表明,叶绿素含量没有显著差别,而固氮酶的活性则下降 77%~97%^[41],因此在评价结皮恢复的过程中不仅要考虑其可视性指标,更应考虑其生理指标。

4 生物结皮的研究前景展望

纵观国内外近几十年的对生物结皮研究成果,目前亟待解决的问题主要有以下 3 个方面:

(1) 人工促进生物结皮恢复技术的研究 既然生物结皮在旱地生态系统中起着至关重要的作用,那么对其生长速率及干扰后的恢复速率的研究就显得极为重要。迄今为止人们除了知道微生物结皮在干扰后自然恢复速率较慢外,对其各组分在恢复过程中的生长规律还缺乏最基本的了解,对其进行更加深入细致的研究将有助于开发出适宜的人工促进结皮恢复技术(例如人工接种技术),这对加快退化生态系统的恢复具有十分重要的实践意义。

(2) 干扰强度适度性研究 在脆弱的旱地生态系统或景观上,对待自然资源的方针是保护和适度利用,其中保护是基础和前提,适度利用是手段和必然结果,因此目前亟待解决的问题是如何把握适度利用过程中的“度”,例如干旱半干旱区飞播地封育后的适度利用问题。对生物结皮存在的生态系统而言,随着结皮覆盖及其各组分的变化,整个系统正从“非稳态”向“稳态”方向演替,适宜的干扰强度,将保证系统在弹性限度内维持其原有的演替方向,使保护和利用达到协调统一。

(3) 结皮与养分数据或景观动态间关系的研究 生物结皮的存在,打破了旱地生态系统原有的水分和养分平衡,促进了“资源岛”形成,以往的研究大多局限在对某一方面变化上(如水的再分配或氮的时空变

化),而没有将气候、生物结皮、土壤和高等植物作为一个整体加以考虑。研究结皮存在的条件下生态系统或景观内部的能流和物流的转换规律,将有助于系统全面地揭示结皮在生态系统或景观中所扮演的角色,这将成为今后一段时期内生态学家研究和关注的热点之一。

国内近几十年荒漠化方面的研究主要侧重于通过生物和工程措施防止侵蚀的技术方面,由于生物结皮不易引起研究者的注意,因此其在荒漠化防治中所起的作用常常为国内研究者所忽视。迄今为止国内有关生物结皮研究方面的文献尚不多见^[47,48],研究的内容和角度均有待于进一步深入和拓展,但有理由相信,这一领域将很快成为国内荒漠化方面研究的热点问题之一。

参考文献

- [1] Schlesinger W H, Reynolds J F, Cunningham G L, *et al.* Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 1990, **247**:1043~1048.
- [2] El-Tayeb O M and Skujins J. Introduction: Potential of biological processes in desertification control. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1989, **3**:91~98.
- [3] Townshend J R G and Justice C O. Analysis of dynamics of African vegetation using the normalized difference vegetation index. *Int. J. of Remote Sensing*, 1986, **12**:1224~1242.
- [4] Belnap J, Harper K T and Warren S D. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1994, **8**:1~8.
- [5] Singer M J. Physical properties of arid region soils. In: Skujins J. ed. *Semiarid lands and deserts: soils resource and reclamation*, New York: Marcel Dekker, 1991. 81~109.
- [6] Fletcher J E and Martin, W P. Some effects of algae and moulds in the rain crust of desert soils. *Ecology*, 1948, **29**:95~100.
- [7] St Clair L L and Johansen J R. Introduction to the symposium on soil crust communities. *Great Basin Naturalist*, 1993, **53**(1):1~4.
- [8] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semiarid regions. *Advances in Ecological Research*, 1990, **20**: 179~223.
- [9] Gifford G F. Infiltration rate and sediment production on a ploughed big sagebrush site. *Journal of Range Management*, 1972, **25**:53~55.
- [10] Loope W L and Gifford G F. Influence of a soil microfloral crust on select properties of soils under pinyon-juniper in southern Utah. *J Soil and Water Conservation*, 1972, **27**:164~167.
- [11] Brotherson J D and Rushforth S R. Influence of cryptogamic crusts on moisture relationships of soil in Navajo National Monument Arizona. *Great Basin Naturalist*, 1983, **43**:73~78.
- [12] Eldridge D J and Greene R S B. Microbiotic soil crusts: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research*, 1994, **32**: 389~415.
- [13] Verrecchia E, Yair A, Kidron G J, *et al*, physical properties of the psammophile cryptogamic crust and their consequences to the water regime of sandy soils, north-western Negev Desert, Israel, *J. Arid Environ.*, 1995, **29**: 427~437.
- [14] Kidron G J and Yair A. Rainfall-runoff relationship over encrusted dune surfaces, Nizzana, Western Negev, Israel. *Earth Surface Processes and Landforms*, 1997, **22**(12):1169~1184.
- [15] Belnap J. Surface disturbances: their role in accelerating desertification. *Environmental monitoring and assessment*, 1995, **37**:39~57.
- [16] Kinnel P I A, Chartres C J and Watson C L. The effect of fire on the soil in a degraded semi-arid woodland. II. Susceptibility of the soil to erosion by shallow rain-impacted flow. *Aust. J. Soil Res.*, 1990, **28**:779~794.
- [17] Williams J D, Dobrowski J P, West N E and Gillette D A. Microphytic crust influences on wind erosion. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, 1995, **38**(1):131~137.
- [18] West N E. **万方数据** cycling in desert ecosystem. In: Goodall D W, Perry R A, and Howes K M W, eds. *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management*. Cambridge University Press. Cambridge, UK, 1980.

- 301~324.
- [19] Rychert R, Skujins J, Sorensen D, *et al.* Nitrogen fixation by lichens and free-living microorganisms in deserts. In: West N E and Skujins J. eds. *Nitrogen in desert ecosystems*. 1978; 20~30, Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania. 1978. 20~30.
- [20] Steyn P L and Delwiche C C. Nitrogen fixation by nonsymbiotic microorganisms in some California soils. *Environmental Science and Technology*, 1970, **4**:1122~1128.
- [21] Schlesinger W H. Biogeochemistry: an analysis of global change. Academic Press, New York, 1991, 443
- [22] West N E. Physical inputs of nitrogen to desert ecosystems. In: West N E and Skujins J. eds. *Nitrogen in desert ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, 1978. 165~170.
- [23] West N E and Skujins J. Summary, conclusions, and suggestions for further research. In: West N E and Skujins J. eds. *Nitrogen in desert ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg, Pennsylvania, 1978. 244~253.
- [24] Skujins J and Klubek B. Nitrogen fixation and denitrification in arid soil cryptogamic crust microenvironments. In: Krumbein W ed. *Environmental biogeochemistry and geomicrobiology*. Vol. 2 Ann Arbor Science. Ann Arbor, Michigan, 1978, 543~552.
- [25] Harper K T and Pendleton R L. Cyanobacteria and cyanolichens: can they enhance availability of essential minerals for higher plants? *Great Basin Naturalist*, 1993, **53**:59~72.
- [26] Kleiner E F and Harper K T. Soil properties in relation to cryptogamic ground cover in Canyonlands National Park. *Journal of Range Management*, 1977, **30**:202~205.
- [27] Beymer R J and Klopatek J M. Potential contribution of carbon by microphytic crusts in Pinyon-Juniper woodlands. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1991, **5**:187~198.
- [28] Isichei A O. The role of algae and cyanobacteria in arid lands. *A review*. *Arid Soil Reserch and Rehabilitation*, 1990, **4**:1~17.
- [29] St. Clair L L, Webb B L, Johnsen J R, *et al.* Cryptogamic soil crusts: enhancement of seedling establishment in disturbed and undisturbed areas. *Reclamation and Revegetation Research*, 1984, **3**:129~136.
- [30] McIlvanie S K. Grass seedling establishment and productivity-overgrazed v. Protected range soils. *Ecology*, 1942, **23**:228~231.
- [31] Eldridge D J, Westoby M and Holbrook K M. Soil surface characteristics, microtopography and proximity to mature shrubs: effects on survival of several cohorts of *Atriplex vesicaria* seedlings, *J. Ecol.*, 1992, **78**:357~364.
- [32] Tongway D J and Smith E L. Soil surface features as indicators of rangeland sites productivity. *Aust. Rangel. J.*, 1989, **11**:15~20.
- [33] Eldridge D J. Cryptogams, Vascular plants, and soil hydrological relations: some preliminary results from the semiarid woodlands of eastern Australia. *Great Basin Naturalist*, 1993, **53**(1):48~58.
- [34] Schofield W B. Introduction of Bryology. Macmillan, New York, 1985.
- [35] Steinberger Y. Energy and protein budgets of the desert isopod *Hemilepistrus reaumuri*. *Acta Oecologia*, 1989, **10**:117~134.
- [36] Reynolds J F, Virginia R A, Kemp P R, *et al.* Impact of drought on desert shrubs: effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 1999, **69**(1):69~106.
- [37] FAO and UNEP. Provisional Methodology for Assessment and Mapping of Desertification FAO, Rome, 1984.
- [38] Eldridge D J and Koen T B. Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. *Plant Ecology*, 1998, **137**(1):101~114.
- [39] Otterman J. Baring high-albedo soils by overgrazing: a hypothesized desertification mechanism. *Science*, 1974, **186**:531~533.
- [40] Karnieli A and Tsoar H. Spectral reflectance of biogenic crust developed on desert dune sand along the Israel-Egypt border. *J. Remote Sensing*, 1995, **16**, 369~374.
- [41] Karnieli A, Shachack M, Tsoar H, *et al.* The effect of microphytes on the spectral reflectance of vegetation in se-

mi-arid regions. *Remote Sensing of environment*, 1996, **57**, 88~96.

- [42] Andrew M H and Lange R T. Developments of a new biosphere in arid chenopod shrubland grazed by sheep. I. Changes to soil surface. *Aust. J. Ecol.*, 1986, **11**:395~410.
- [43] Leys J F and Eldridge D J. Influence of cryptogamic crust disturbance to wind erosion on sand and loam rangeland soils. *Earth Surface Processes and Landforms*, 1998, **23**(11):963~974.
- [44] Anderson D C, Harper K T and Rushforth S R. Recovery of cryptogamic soil crusts from grazing on Utah winter ranges. *Journal of Range Management*, 1982, **35**:355~359.
- [45] Greene R S B, Chartres C J and Hodgkinson K C. The effects of fire on the soil in a degraded semi-arid woodland. I. Cryptogam cover and physical and micromorphological properties. *Australian Journal of Soil Research*, 1990, **28**:755~777.
- [46] Booth W E. Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. *Ecology*, 1941, **22**:38~46.
- [47] 陈祝春,李定淑,沙坡头地区土壤微生物研究.见:中国科学院兰州沙漠研究所沙坡头沙漠科学研究所编.腾格里沙漠沙坡头地区流沙治理研究(二),银川:宁夏人民出版社,1991. 86~100.
- [48] 杜晓晖.沙地地表结皮的研究.中国沙漠,1990, **10**(4):31~37.