

荒漠地表生物土壤结皮形成与演替特征概述

张元明*, 王雪芹

(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)

摘要: 土壤表面结皮是世界范围内干旱沙漠地区土壤表面广泛存在的自然现象, 包括物理结皮和生物土壤结皮两大类型。其中, 生物土壤结皮作为干旱沙漠地区特殊环境的产物, 是由细菌、真菌、蓝绿藻、地衣和苔藓植物与土壤形成的有机复合体。它的形成使土壤表面在物理、化学和生物学特性上均明显不同于松散沙土, 具有较强的抗风蚀功能和重要的生态效应, 成为干旱沙漠地区植被演替的重要基础。随着形成生物土壤结皮的物种更替, 维持结皮结构的主要胶结方式亦随之发生变化, 即由胞外多糖的粘结作用逐渐转变为蓝藻和荒漠藻的藻丝体、地衣菌丝体以及苔藓植物假根的缠绕和捆绑作用, 物种更替是结皮微结构和胶结方式转化的生物基础。生物土壤结皮的形成通常可以分为以下几个阶段: 生物土壤结皮的早期阶段(土壤酶和土壤微生物), 藻结皮阶段、地衣结皮阶段和苔藓结皮阶段。即随着土壤微生物在沙土表面的生长, 随后出现丝状蓝藻和荒漠藻类植物, 形成以藻类植物为主体的荒漠藻结皮; 当土壤表面得到一定固定后, 便开始出现地衣和苔藓植物, 形成以地衣和苔藓植物为优势的生物结皮类型。其中, 前一阶段的完成又为后一阶段的开始提供良好的环境条件。当环境条件适宜时, 生物土壤结皮也可以不经历其中某个阶段而直接发育到更高级的阶段。

关键词: 生物土壤结皮; 形成过程; 演替特征; 微结构; 荒漠地区

Summary on formation and developmental characteristics of biological soil crusts in desert areas

ZHANG Yuanming*, WANG Xueqin

Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

Abstract: In arid and semi-arid lands, the vegetation cover is usually sparse or absent. Nevertheless, in open spaces among higher plants, the soil surface is generally covered by a community of highly specialized organisms, such as mosses, lichens, liverworts, algae, fungi, cyanobacteria, and bacteria. These communities are usually referred to biological soil crusts, or cryptogamic, cryptobiotic, microbiotic, microphytic soil crusts. Biological soil crusts, given their extraordinary abilities to survive desiccation and extreme high temperatures, high pH and high salinity, have been found in desert areas all over the world and may constitute as high as 70% of the living cover in some plant communities. They play a significant role in ensuring the proper functioning of desert ecosystem, such as involvement in the process of formation, stability and fertility of soil, prevention of soil erosion caused by wind or water, augment of vascular plant colonization, and stabilization of sand dunes. The biological soil crust resulting from the colonization of soil surface by communities of filamentous cyanobacteria were mainly dominated by *Microcoleus*, which occurs as a cluster of filaments surrounded by a gelatinous sheath. Other important taxa are *Lyngbya*, *Anabaena* and *Xenococcus lyngbye*. At this developmental stage, the main contributors for sand fixation were changed from bacteria to filamentous cyanobacteria. Microscopic examination of this kind of crust revealed an intricate network of filamentous cyanobacteria and extracellular polymer secretions, which binds and entraps mineral particles and finer particles stick on the filament surface. These effects enhance soil cohesion and resistance to erosion. Two major mechanisms are suggested for maintaining sand surface stabilities: (1) the ability of

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-336); 国家自然科学基金资助项目(No. 40771114)

收稿日期: 2009-11-16; **修订日期:** 2010-05-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangym@ms.xjb.ac.cn

exopolysaccharides from some microorganisms (mainly bacteria) to cohere sand particles, and (2) formation of network by the filamentous microbes and cryptogam (cyanobacteria, algae, lichen and moss). With the alternation of crust-related species from cyanobacteria, algae and lichen to moss, the main agents maintaining microstructure of biological soil crust changed accordingly from glutinous exopolysaccharides to filamentous algae and hyphae of lichen and moss. Generally, the development of biological soil crust can be divided into three phases: original succession phase (including soil microorganisms and soil enzymes), algae crust phase and lichen-bryophyte crust phase. The establishment of former phase crust serves as a basis for the next phase of crust succession. Under drought conditions, soil crust is brittle, and can be crushed easily when subjected to compressional or shear forces. When the surface crust is broken, the unconsolidated loose sand grains below the crust are exposed to wind, resulting in severe soil erosion. Under favorable environmental conditions, such as sufficient water supply and moderate temperature, the less developed biological soil crust may surpass the intermediate phase and develop into higher level biological soil crust.

Key Words: biological soil crust; formation process; successional characteristics; microstructure; desert area

世界干旱半干旱区,往往与气候恶劣、土壤贫瘠和植被稀疏等相联系。生活在其中的植物类群种类组成相对匮乏,但在抵御风沙和径流的侵蚀、稳定脆弱的生态环境中起着积极的作用。一些微生物、蓝细菌、荒漠藻类、地衣和苔藓植物,往往成为这类地区的拓殖生物^[1-2]。它们与土壤相互作用,形成各种兼具生物和土壤特性、与下层土壤性质迥异的生物土壤结皮。生物土壤结皮经常出现在恶劣的环境条件下,如周期性缺水、具有极端温度和光照、缺少维管植物竞争的沙漠、热带稀疏草原、温带干草原、冻原和岩面等,其分布面积几乎占到这类地区生物覆盖率的 70%^[3]。

研究表明,由于生物土壤结皮具有独特的生理生态过程,使其可广泛存在于各种荒漠生境条件下^[3],包括极端干旱、高温(最高温度可达 70℃)和高 pH 值的环境^[4-5]。生物土壤结皮在荒漠生态系统中的重要性主要表现为以下方面:(1) 生物土壤结皮中细菌、真菌、地衣和苔藓植物的地下菌丝和假根能够黏结沙粒^[6],它们的存在能够有效地减小风和水对荒漠地表的侵蚀,对降低防沙固沙的投入成本和改善生态环境起着积极的作用^[4-7]。(2) 生物土壤结皮中的某些种类能够固定大气中的氮素,对土壤理化性质的改变和增加土壤有机质含量起着重要作用,从而为维管植物的定居创造有利条件,最终起到固定沙丘的作用^[8]。(3) 生物土壤结皮的出现和发展指示了流动沙漠向固定和半固定沙漠转化的重要阶段,可被用作生态环境健康评价的指标,其时空变化可揭示干旱沙漠地区生态环境的演变趋势和对全球变化的响应规律^[9]。尽管生物土壤结皮在荒漠生态系统中起着重要作用,但长期以来却很少被作为主要生物因素来加以关注^[10-11],直到 20 世纪 80 年代以后,伴随着沙漠化威胁的日益加重,生物土壤结皮在荒漠生态系统中的重要作用愈发突出,才逐渐引起人们的重视^[12-27],生物土壤结皮资源的保护被列为荒漠生态系统管理的最优先等级^[9,12,28]。尤其在生态环境日益恶化的我国西部干旱地区,探讨荒漠地表生物土壤结皮的形成机制便具有更重要的理论和实践意义。

已有学者较早地对生物土壤结皮的生态功能及其生态学意义进行了评述,提出生物土壤结皮是荒漠生态系统组成和地表景观的重要特征,在不同生物气候区的荒漠景观过程、土壤生态过程、土壤水文过程、土壤生物过程和地球化学循环过程,以及干旱半干旱地区生态修复过程中发挥着重要作用^[14-15,19],并就生物土壤结皮研究的前沿科学问题和今后研究重点进行了阐述,对于加深干旱半干旱地区地表过程的认识起到了积极作用^[29]。然而,在充分认识生物土壤结皮生态功能与生态效应的同时,重点针对生物土壤结皮维持微结构的机理以及形成演替特征的评述较少,缺乏不同研究区以及不同类型结皮形成演替机制的对比分析。本文总结了国内外相关研究成果,综合评述了生物土壤结皮形成演替的基本特征,旨在为深入理解生物土壤结皮的生态功能提供参考。

一般情况下,生物土壤结皮的发生和演替基本遵循从简单到复杂、从低等到高等的自然规律,无论是在维持结皮结构的胶结方式方面,还是在组成不同类型结皮的优势种变化方面,都有一个循序渐进的演化过程。

当然,在某些特定条件下,如水分条件良好、基质稳定等,这种阶段性变化也会出现超越某个中间阶段而发展到更高级阶段的现象。组成结皮的生物成分中,主要包括土壤微生物、蓝细菌、荒漠藻、地衣和苔藓植物。

1 生物土壤结皮的早期阶段——土壤酶和土壤微生物

1.1 土壤酶活性的变化及其分布特征

土壤中有机质是土壤酶的有机载体,其中各组分又能激活相应的土壤酶系的酶活性。土壤酶活性能够表征土壤中有机的生物化学转化过程^[30]。土壤酶活性强,能够加快土壤中有机质催化反应,改变沙土性质,从而使沙丘表面逐渐形成结皮层。土壤活性具有相对的稳定性,土壤酶活性经常作为土壤微生物生长和活性的指标^[31]。固定沙丘结皮层土壤酶活性强,其次为结皮层下层^[32],而流动沙丘则恰好相反,其表层土壤酶活性要高于沙丘下层^[33]。周礼凯将分别测得的各种土壤酶活性值与土壤理化特性参数进行聚类分析,结果表明,用土壤中分布最广的酶活性来表征土壤总体肥力水平是可行的^[34]。

土壤酶来源于土壤微生物、植物根系和土壤动物。在干旱的半荒漠地区,植物生长受降水限制,沙丘中蚯蚓之类的土壤动物也很少,而土壤微生物存活要求的条件较低,贫瘠流动沙丘中仍有一定数量各类微生物生存,可见在干旱荒漠地区土壤微生物对土壤酶累计贡献较大^[35]。尤其当土壤微生物受水分和温度影响不利于繁殖和活动时,土壤酶的稳定性使其仍能保持活性^[34]。赵吉等对黄河南岸库布齐沙地结皮层的酶活性研究表明结皮层中在氮素转化中有重要作用的脲酶和蛋白酶均高于其下层土壤,并提醒注意由于脲酶活性偏高引起的氮素挥发^[36]。

究竟有哪些因素引起土壤酶分布及活性在结皮层中与结皮下层土壤中的差异尚不明确,可能与养分含量及微生物分布等相关^[37-38]。一方面,土壤酶的分布及活性会受生物土壤结皮的影响;另一方面,各类型的土壤酶会在结皮层中的养分循环发挥不可或缺的作用:蛋白酶促进蛋白质水解成氨基酸;脲酶能促进尿素水解成氨,供给植物和土壤微生物氮素营养;磷酸酶促进有机磷化合物的水解,释放出供植物及微生物利用的无机磷^[39]。关于土壤酶垂直分布的研究结果土壤酶在沙垄各个地貌部位均呈现土层分异特征,各种土壤酶主要存在于0—2cm 土层,其活性均随土层加深逐渐降低^[37]。一方面因为该研究区土壤有机质随土层增加显著减少^[40],而土壤酶主要以物理或化学结合的形式吸附在土壤有机或无机颗粒上或与腐殖质络合,因此随之减少;另一方面因为土壤空气直接影响土壤酶活性,多种土壤酶与土壤氧的摄取量呈正相关,随土层深度增加,土壤通气状况变差,导致土壤酶活性减弱^[39,41]。

1.2 土壤微生物在结皮中的作用

在土壤的形成、植物营养的转化过程中,土壤微生物起着十分重要的作用。由于土壤微生物能生活在各种极端环境下,因此具有广泛的生态适应性。在荒漠地区,许多耐旱、耐高温的种类能够生活在沙土的表面^[42],通过它们的生理代谢改变着沙土表面的物理和化学性质。

大气降尘和粉粒在沙表层堆积、下沉,由于降雨,沙土表层形成风积物结皮,随着大气降尘的积累,沙面日趋稳定。这种结皮灰白色、薄层、很脆、易破碎、抗蚀性差,与流沙相比主要是无机成分改变,成为无机结皮^[43-44]。随时间推移,在无机结皮基础上,继续沉积降尘,结皮厚度增大,可能是地衣真菌纤维素分解菌依次迁入沙面层,因再经雨滴的冲击等物理作用和土壤微生物的活动共同作用,地表呈现褶皱不平的微形态,演变成以藻类为优势种的生物土壤结皮^[44-49]。Greene 等提供的微形态学证据表明土壤微生物把非结晶粘胶状的有机物密切地粘结在一起,而有机物又将矿物细粒进一步粘结,形成球状表面团聚^[48]。由于地表干旱贫瘠,芽孢杆菌接近 50%,其具有粘性荚膜,胶质鞘或厚的果胶质外壁,有的分泌大量粘液,这些具有粘性附属物的菌体和粘性质液,是构成结皮的基础,加之放线菌和霉菌的菌丝使得细小沙粒和微生物及其分泌物紧密的结合在一起,构成复杂有韧性的结合体,使沙土表层形成皮壳状结皮。这样既借助菌丝体将土壤细粒紧实粘结又通过微生物分泌物地粘结,促使土表稳定性的增强而避免了风蚀和水蚀^[19]。同时,土壤微生物中的许多自身固氮菌还能够改善土壤的营养状况^[50],它们在生长过程中向体外分泌代谢产物,这些物质可促进其它生物体的生长,这便为下一步的地表生物土壤结皮奠定了良好的生物学基础。研究表明,一定土壤区系中生长的

微生物在一定程度上对藻类生物量有促进效应^[51]。

在科尔沁固定和半固定沙丘上,土壤微生物主要分布在上层土壤中,其中结皮层最多,第二层居中,第三层最少。而流动沙丘各层土壤中微生物分布恰好相反,主要集中于下层沙土中,表层最少^[43-44]。除此以外,土壤细菌、防线菌、真菌在固定和半固定沙丘上一般比流沙地上繁殖旺盛,而且微生物数量上的变化与土壤理化性质的变化有较大的相关性^[14]。不同学者在腾格里沙漠、印度荒漠、肯尼亚荒漠以及美国亚利桑那等地区的研究结果表明:固定和半固定沙丘微生物数量远远超过流动沙丘^[45-48]。塔克拉玛干沙漠腹地人工绿地的土壤酶活性,在不同季节均显示流沙上建立人工绿地后,土壤有机质、氮、磷的含量、微生物总数及土壤酶活性均有所增加,造林时间越长土壤酶活性越大^[42]。因此在沙地开展土壤酶活性及土壤微生物研究很有必要。土壤酶活性增强后,加速了沙土中各种有机物质的酶促反应,促进了 C、N、P 等的有机化合物循环,改良了沙土性质,使其利于植物和土壤微生物生长繁殖,促进了坚韧抗风蚀的结皮层的形成,加快了成土过程。

土壤微生物因其极强的适应性和生存能力,在生物土壤结皮形成各阶段都起着促进作用。土壤微生物生长和活性与土壤酶活性的变化具有良好的相关性。它的组成分布和数量因沙丘类型和沙土层深度的不同而有所变化,还受到季节和人工植被的影响。土壤微生物的生理代谢活动及数量可以改变沙土表面理化性质,在土壤的形成、植物营养的转化过程中发挥积极作用,为植物生长创造了良好的基本条件,使得下一步的演替进程得以顺利进行。

2 生物土壤结皮的藻结皮阶段

2.1 藻结皮的物质基础及其意义

蓝藻(cyanobacteria)和荒漠藻是荒漠、半荒漠地区土壤拓殖演替中的重要结构,由它们参与形成的藻结皮也是固沙的首要标志,对土壤抗侵蚀性能的提高有着显著功效^[51-52]。蓝藻和荒漠藻类植物营自养型生活,与细菌明显不同,它们通过光能将 CO₂ 合成为自身需要的有机物,蓝藻还具有固氮功能,对于改善土壤理化特性具有积极作用^[17],所形成的藻结皮为其它植物的定居奠定良好的生物基础。

藻类植物一旦在土壤和沙漠中大量生长,它们就能向体外分泌以多糖为主的物质,从而黏结土壤颗粒和沙粒,形成早期的生物土壤结皮。同时,死亡的藻体又成为土壤有机物,为固氮微生物和其它异养微生物的生长提供碳源。在提供有机质和增加含氮量(主要由固氮蓝藻完成),防止土壤侵蚀、沙漠化以及沙丘固定等方面起着重要作用^[50-51]。在土壤表面结皮中,大量丝状的席藻、微鞘藻和单歧藻形成密集的网状,从而固定沙粒。在有雨水和适宜的温度下,这些藻类就迅速生长^[49]。其中的微鞘藻,胶鞘很厚,一旦降雨就迅速吸水,以致吸水后的体积可以达到原来体积的 4—5 倍^[51]。

2.2 藻结皮形成的一般过程及方式

藻结皮内藻种依抗性的不同地区藻类结皮的方式不同。澳大利亚荒漠地区,在土壤结皮形成的最早阶段,首先由藻类在沙漠中树木、灌丛和草本植物的根际以及根毛区开始生长,形成早期的藻类——根系结皮,但这种结皮十分脆弱。该地区旱生树种的根系十分发达,有的甚至长达 50m。尽管有的地区树木或灌木极端稀疏且彼此间的距离很远,但却是土壤结皮形成的重要的条件保障^[52]。因此,该地区藻类结皮的一个很重要的条件是具有旱生树种或灌木,所形成的这种特殊的藻类——根系结皮是下一生物土壤结皮形成的重要生物学基础。而在位于我国西北腾格里沙漠东南缘的宁夏沙坡头,藻结皮的形成并不依赖于维管植物根系的存在与否。该地区藻结皮呈明显的成层分布,最外有一层无机保护层,主要是被蓝藻分泌物有机胶结的无机沙粒和土粒。同时,该地区藻结皮没有纯藻层,藻与沙总是交织在一起^[53]。目前,有关藻结皮的研究很多,主要集中于藻结皮的形成特征及其藻类分类学、生态学、生理学、代谢产物以及藻类植物对全球变化的反应等反面的研究^[54-58],力求揭示藻结皮的形成机理。

2.3 藻结皮中的藻类生态分析

荒漠地区土壤表面结皮的含水量极小,主要原因是年降水量小,空气湿度小而蒸发量大^[49]。由于降雨量对藻类生物量的影响比较显著,因此,藻类需要的水分一方面来自降水,另一方面可能要用空气中的水汽和露

珠来维持生命^[58]。

研究表明,pH 与藻类生物量无相关性,但对藻类的分布却有影响,如中性和硷性有助于蓝藻的发育和生长,在酸性环境中,绿藻则占优势^[51,58]。另外,在荒漠地表藻结皮中, Ca^{2+} 的含量明显的高于其它离子, Mg^{2+} 的含量最小,由于土壤胶体溶液中供交换性的阳离子不同,导致对藻类生长的影响不一样,实验结果表明在一定范围内呈正相关^[49]。但是 Hunt 等认为,水溶性 K^+ 量的增加会导致 Mg^{2+} 的降低^[58]。还有研究表明,由于藻类的耐高温和忍受低温的能力比较强,导致温度对藻类生物量的影响较小。其中可能的原因是藻类细胞的酶对温度的敏感性差,再加上胶鞘的保护,使得藻体在较高或较低的温度下仍然具有活性^[50]。

3 生物土壤结皮的地衣结皮与苔藓结皮阶段

3.1 地衣植物参与土壤结皮的机理

地衣植物为自养型的蓝、绿藻与异养型的真菌共生体,每一形式的联合都形成一种特殊的地衣。地衣生存的要求条件极低,适应能力很强,分布于各种生境中。地衣结皮中有相当的种类具有固氮功能,成为改善沙漠地表土壤环境的重要贡献者。相对于苔藓植物来说,地衣植物的发育更为缓慢,且喜欢干扰少,相对稳定的土壤。在荒漠地区,地衣植物能够参与土壤结皮的形成,其形成的过程与机理与土壤微生物和藻类密切相关且基本一致。地衣植物往往由真菌在植物体外围包裹,内部为藻类植物。

当菌体不断相互连接,地衣植物的叶状体表面便形成许多细小的裂隙,每一裂片的边缘在基质表面抬升,并在沙土表面形成壳状的覆被。同时,地衣植物具有黏结土壤的构造,如菌丝、根菌束和假根等,它们能穿透沙土表层,进入土壤下层 4—5mm 的位置,有些种类的假根可深达 14mm^[59-60]。这些深入土壤下层的菌丝或假根又可以将片段的叶状体紧密地连接起来,形成较稳定的沙面地衣结皮,同时还能通过它们的连接把土壤颗粒和土壤微生物联系在一起,从而形成土壤、生物的有机复合体。尽管这些结构是否具有水分和养分的运输功能尚不十分清楚,但它们能将地衣植物体牢牢的与土壤相连,对土壤的固定和抵御水蚀、风蚀等具有重要的意义^[61-62]。

3.2 苔藓植物参与土壤结皮的机理

苔藓植物在高等植物中是较特殊的一个类群,它没有完善的维管束,没有根的分化(只有简单的假根),吸收功能全部由营养体表面执行。苔藓植物具有浓密的假根,有助于将其植物体与土壤颗粒紧密连接。除此以外,埋入沙土中的植物体能够进行分枝,从而起到固定沙面的作用^[63]。藻类植物在沙面定居后,随着微环境的改善,地衣植物开始生长,有许多地衣种类能够固氮,为下一阶段苔藓植物的定居奠定良好的基础;或者不经过地衣阶段,苔藓植物也可以直接在藻类结皮的基础上进行生长^[64-66]。当藻类和地衣植物改善沙土结构从而提高其蓄水能力后,苔藓植物便在其上进行生长^[67],苔藓植物的出现往往是伴随着较为湿润的环境条件。

苔藓植物作为整体在群落演替的过程中起着十分重要的作用。这些小型植物是许多初生演替阶段的先锋种,它们通常群集在开阔、多贫瘠、且多是维管植物无法生存的地方。苔藓植物和地衣一旦定居以后,由于加速了物质风化速度、累积风尘物质包括植物的一些必要元素(如 K、P 和 S)而提高了土壤的形成速度。同时由于有机质的积累、微生物的侵入,使基质中养分的可利用性提高^[68-69]。当有机层达到足够厚度时,草本和木本植物便可侵入。

3.3 苔藓植物在参与土壤结皮过程中的生活方式

在荒漠沙地最炎热、干旱的季节(同时也是沙丘流动性最强的时候),苔藓植物便匍匐于沙面生长,由于这时有花植物均已凋谢或死亡,苔藓植物便成为固定沙丘的主要贡献者。它们连续不断地在沙丘表面形成腐殖土,或多或少地形成了永久性固定沙丘,同时也为永久性维管植被的形成创造了条件^[66]。其中最难解决的是沙丘的流动问题,因为苔藓植物会被流动的沙丘所掩埋。Moore 研究表明,生长于澳大利亚海岸沙丘上的苔藓植物,如 *Barbula torquata* 和 *Tortula princeps* 能够在被沙丘掩埋达 4cm 的情况下穿透沙层继续生长,同时这些种类也是内陆干旱和半干旱荒漠地区的主要苔藓植物^[69]。有些苔藓植物如 *Barbula crinita* 能够在风蚀

很严重的沙土上生长,在只有几毫米的降雨之后,它能够迅速地伸展叶片吸收水分进行生长^[64,67]。在土壤结皮过程中,苔藓植物发挥的主要作用是产生大量的假根,并将其附着于沙丘上,从而达到固定沙丘的目的^[60]。但是由于藻类、地衣和苔藓植物形体微小且生长速率慢,因此只起到改善沙地小环境和固定流动沙丘的作用,真正能够在流动沙地上进行正常生长的只有维管植物。

在苔藓结皮形成过程中,水分条件无疑是影响苔藓植物生长的最主要的因素。但其它环境因子如光照、微地形等也有着十分主要的作用。往往在沙丘形成的背阴处,苔藓植物生长地十分繁茂。地表的裂缝和降水过后的小冲沟能够聚集和保持多余的养分和水分,在这些地方往往聚集着生长良好的苔藓植物^[64]。苔藓结皮是干旱和半干旱地区(尤其在沙漠地区)土壤表面由于苔藓植物的生长而形成的土壤层块,它对土壤理化性质的改变和维持土壤肥力起着重要作用。在这个过程中,苔藓植物不是最初的沙丘定居者,但却是固沙的主要贡献者。

4 小结

从广义上来说,生物土壤结皮的产生与发展过程也是最原始的植被初生演替的过程。在经历了一系列物理、化学和生物学特性的变化之后,荒漠土壤便具备了植物生长的基本要素和条件,为下一步的演替进程奠定了坚实的基础。而生物土壤结皮中物种更替是维持结皮结构和促进演替进程的重要生物基础^[70-71]。

(1) 早期阶段——土壤酶和土壤微生物阶段(图1) 该阶段主要是在土壤酶和土壤微生物的共同作用下,土壤理化性质的改善、有机质的积累过程。在生物土壤结皮受损恢复以及自然发育过程中,其早期需经历“前”藻结皮阶段,即在丝状藻类大量出现以前,土壤微生物(主要包括细菌,放线菌和真菌)便开始发挥作用,形成具有一定强度的结皮,沙粒通过粘性菌体及其分泌物(胞外多糖)的粘结作用而相互连接,从而形成具有一定的抗外力干扰能力的结皮;

(2) 初级阶段——藻结皮阶段(图1) 随着土壤微生物在沙土表面的生长,随后出现丝状蓝藻和荒漠藻类,形成以藻类植物为主体的藻结皮阶段。此时,沙粒间依靠细菌分泌物所产生的粘结作用开始逐步减弱,取而代之的是丝状藻体更紧密和高强度的机械束缚作用以及藻体胞外分泌物对沙粒的粘结作用,对维持藻结皮的结构起着至关重要的作用,是藻结皮强度提高的主要贡献者。其中的蓝藻和荒漠藻类具有较强的抗性、固氮和聚集能力,能够在沙土表面生长,进一步改善土壤的物理和化学性质,对土壤抗侵蚀性能的提高有着显著功效。所形成的藻结皮为其它植物的定居奠定良好的生物基础。藻结皮是荒漠、半荒漠地区土壤拓殖演替中的重要结构,同时也是固沙的首要标志;

(3) 高级阶段——地衣结皮与苔藓结皮阶段(图1) 作为许多植被初生演替的先锋种,地衣、苔藓植物一旦定居以后,由于加速了物质风化速度、累积风尘物质包括植物的一些必要元素(如 K、P 和 S)而提高了土壤的形成速度。同时由于有机质的积累、微生物的侵入,使基质中养分的可利用性提高。当有机层达到足够厚度时,草本和木本植物便可侵入。该阶段的结皮发育最为完善,其蓄水能力、抗机械干扰和固沙的能力最强。



图1 处于不同演替阶段的生物土壤结皮一般形态

Fig. 1 The general structure of biological soil crust in different developmental stages

其中,前一阶段的完成又为后一阶段的开始提供良好的环境条件和生物基础。同时,野外观察与人工接种结皮的实验也表明,当环境条件适宜时,生物土壤结皮也可以不经历其中某个阶段而直接发育到更高级的

阶段,如从藻结皮阶段直接发育成苔藓结皮^[71]。

国外有研究表明,生物土壤结皮十分脆弱,发育十分缓慢,受到破坏后,需要几十年甚至上百年的时间恢复^[21]。然而,在新疆古尔班通古特沙漠南部,观察到样地恢复 4a 后,在局部微地形突出部位,已有极少的地衣植物出现。另外,在 12a 前修建的油田公路西侧的机械推痕中,发育着良好的地衣和苔藓结皮(即结皮恢复 12a),厚度可达 8cm 左右。这说明,生物土壤结皮的恢复也并非是个漫长的过程,如果环境条件适宜,其恢复速度亦是较快的。这为生物土壤结皮在沙面固定的实际生产中的应用提供一定指导。

在荒漠地区的沙地和流动沙地上,微生物、藻类植物以及地衣、苔藓植物能参与土壤结皮的过程,显示出其在干旱和半干旱荒漠地区重要的生态价值,尤其在荒漠化问题日益严峻的今天,这种生态价值便显得更加重要。因此,生物土壤结皮的形成机理及其生态功能的研究已成为荒漠地区植物生态学、恢复生态学研究的重点。

References:

- [1] Nash T H, White S L, Marsh J E. Lichen and moss distribution and biomass in hot desert ecosystems. *The Bryologist*, 1979, 80: 470-479.
- [2] Housman D C, Powers H H, Collins A D, Belnap J. Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 2006, 66(4): 620-634.
- [3] Belnap J, Harper K T, Warren S D. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: nitrogenase activity, chlorophyll content and chlorophyll degradation. *Arid Soil Research Rehabilitation*, 1994, 8: 1-8.
- [4] Friedmann E I, Galun M. Desert algae, Lichens and fungi//Brown G W ed. *Desert Biology*. New York: Academic Press, 1974. 165-212.
- [5] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 179-223.
- [6] Belnap J. Surface disturbances: their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment*, 1995, 37: 39-57.
- [7] Cameron R E. Desert algae: soil crusts and diaphanous substrata as algae habitats. *Jet Propulsion Lab Technical Report*, 1966, 32: 1-41.
- [8] Belnap J, Gardner J S. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalist*, 1993, 53: 40-47.
- [9] Stoddart L A, Smith A D and Box T W. *Range Management*. New York: McGraw-Hill, 1943: 532.
- [10] Daubenmire R. *Steppe vegetation of Washington*. Agricultural Experiment Station Technical Bulletin No. 62. Washington State University, Pullman, 1970: 131.
- [11] Hironaka M, Fosberg M A, Winward A H. Sagebrush-grass habitat types of southern Idaho. *University of Idaho Forest, Wildlife and Range Experiment Station Bulletin No. 35*. University of Idaho, Moscow, 1983: 44.
- [12] Eldridge D J, Greene R S B. Microbiotic soil crusts: A view of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Research*, 1994, 32: 389-415.
- [13] Housman D C, Yeager C M, Darb B J, Sanford R L, Kuske C R, Neher D A, Belnap J. Heterogeneity of soil nutrients and subsurface biota in a dryland ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(8): 2138-2149.
- [14] Li X R, Jia Y K, Long L Q, Wang X P, Zhang J G. Advances in microbiotic soil crust research and its ecological significance in arid and semiarid regions. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(1): 4-11.
- [15] Yang X H, Zhang K B, Zhao Y J. Microbiotic soil crusts research forefront in desertification-prone areas. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(3): 474-480.
- [16] Harper K T, Marble J R. A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangeland//Tueller P T, ed. *Vegetation Science Applications for Rangeland Analysis and Management*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988: 135-169.
- [17] Friedmann E I, Ocampo-Paus R. Endolithic blue-green algae in the dry valley: primary producers in the Antarctic Desert ecosystem. *Science*, 1976, 193: 1247-1249.
- [18] Wang W B, Liu Y D, Li D H, Hu C X, and Rao B Q. Feasibility of cyanobacterial inoculation for biological soil crusts formation in desert area. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 926-929.
- [19] Belnap J, Lange O L. *Biological Soil Crust: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer-Verlag, 2001.
- [20] Eldridge D J, Bradstock R A. The effect of time since fire on the cover and composition of cryptogamic soil crust on a eucalypt shrubland soil. *Cunninghamia*, 1994, 3: 521-527.
- [21] Eldridge D J, Ferris J. Recovery of populations of the soil lichen *Psora crenata* after disturbance in arid South Australia. *The Rangeland Journal*, 1999, 21: 194-206.
- [22] Eldridge D J. Trampling of microphytic crusts on calcareous soils and its impact on erosion under rain-impacted flow. *Catena*, 1998, 33: 221-239.
- [23] Anderson D C, Harper K T, Rushforth, S R. Recovery of cryptogamic soil crust from grazing in Utah deserts. *Journal of Range Management*,

- 1982, 35: 180-185.
- [24] Callison J, Brotherson J D, Bowns J E. The effects of fire on the blackbush (*Coleogyne ramosissima*) community of southwest Utah. *Journal of Range Management*, 1985, 38: 535-538.
- [25] Jeffries D L, Klopatek J M. Effects of grazing on the vegetation of the blackbrush association. *Journal of Range Management*, 1987, 40: 390-392.
- [26] Cole D N. Trampling disturbance and recovery of cryptogamic soil crusts in Grand Canyon National Park. *Great Basin Naturalist*, 1990, 50: 321-325.
- [27] Belnap J, Warren S. Measuring restoration success: a lesson from Patton's tank tracks. *Ecological Bulletin*, 1998, 79: 33.
- [28] Belnap J. The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(5): 181-189.
- [29] Li X R, Zhang Y M, Zhao Y G. A Study of biological soil crusts: recent development, trend and prospect. *Advances in Earth Science*, 2009, 24(1): 12-24.
- [30] Guan S Y. Soil enzyme and its study methods. Beijing: Agriculture Press, 1986: 88-133.
- [31] Zak Donald R, Darrid T, Lorry D. Urease Activity and Ureolytic Microorganisms in Egyptain Soils. *Egyptain Journal of Microbiology*, 1996, 21(1): 43-51.
- [32] Chen Z C. Soil enzyme activity in microbiotic crust layer of different zones. *Journal of Desert Research*, 1989, 9(1): 85-92.
- [33] Chen Z C, Zhang J X, Li D S. Microbiological characteristics of different sand dunes in southeastern Tengger Desert. *Journal of Desert Research*, 1983, 3(1): 20-26.
- [34] Zhou L K. Soil enzyme. Beijing: Science Press, 1987: 167-208.
- [35] Chen Z C. Microorganism and soil enzyme activity. *Environmental Science*, 1991, 12(1): 19-23.
- [36] Zhao J, Shao Y Q. Study on soil biological activities in Hobq sand dune. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol*, 1997, 28(5): 664-666.
- [37] Shao Y Q, Zhao J, Bao Q H. Vertical distribution of soil microbial biomass in the stabilized sand dune of the Hobq desert. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(1): 88-92.
- [38] Chen Z C. The biological characteristic of afforested sand in southwestern Horqin sandy land of semiarid zone. *Journal of Desert Research*, 1995, 15(3): 283-287.
- [39] Zhou Z B, Xu X W. Distribution characteristics of soil enzymes of Talimu desert highway shelter-forest and their relations with soil organic matter. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2004, 18(5): 10-14.
- [40] Zhang Y M, Yang W K, Wang X Q, Zhang D Y. Influence of cryptogamic soil crusts on accumulation of soil organic matter in Gurbantunggut desert, northern Xinjiang, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3420-3425.
- [41] Zhao Z Z. The relationships between soil enzyme and soil fertility. *Journal of Qinghai University(Natural Science)*, 1998, 16(3): 24-29.
- [42] Gu F X, Wen Q K, Pan B R, Hu Y K, Xu H L. Research on soil enzyme activities of eolian soil under artificial plantation in Taklimakan desert heartland. *Journal of Desert Research*, 2000, 20(3): 293-297.
- [43] Chen Z C. The influence of rhizosphere microbe of sand-fixation plants on development and fixation of sandy soil. *Chinese Journal of Ecology*, 1987, 6(2): 6-12.
- [44] Chen Z C. Microflora variations of afforested sand dune soil in Naiman Banner, Horciin sandy land. *Journal of Desert Research*, 1992, 12(3): 16-21.
- [45] Li X R, Zhang J G, Wang X P, Liu L C, Xiao H L. Study on soil microbiotic crust and its influences on sand-fixing vegetation in arid desert region. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(9): 965-970.
- [46] Zhang J X, Di X M, Wang X S. Eco-environmental changes in the processes of Shapotou protective system establishment. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 1994, 8(3): 68-79.
- [47] Ling Y Q, Qu J J, Hu M. Crust formation on sand surface and microenvironment change. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1993, 4(4): 393-398.
- [48] Greene R S B, Charires C J. The effect of fire on the soil of the degraded semiarid wood land. I. Cryptogam cover and physical microphological properties. *Australian Journal of Soil Research*, 1990: 755-777.
- [49] Booth W E. Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. *Ecology*, 1941, 22(1): 38-46.
- [50] Durrell L W, Shields L W. Characteristics of soil algae relation to crust formation. *Transactions of the American Microbiology Society*, 1961, 80(1): 73-79.
- [51] Zhou Z G, Cheng Z J, Liu Z L. Study on the ecology of algae in surface crust of desert. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(4): 385-391.
- [52] Scott G A M. Desert bryophytes//Smith, A J E ed. *Bryophyte Ecology*. London: Chapman and Hall, 1982: 105-122.
- [53] Hu C X, Liu Y D, Song L R, Huang Z B. Species composition and distribution of algae in semi-desert algal crusts. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(1): 61-85.
- [54] Liu Y D, Li S H. On soil algae and their physiological ecology. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1993, 17(3): 272-277.
- [55] Gray D W, Lewis L A, Cardon Z G. Photosynthetic recovery following desiccation of desert green algae (Chlorophyta) and their aquatic relatives. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 1240-1255.
- [56] Marzor G, Kidron G J, Vonshak A. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structure desert microbial crusts. *FEMS-Microbiology-Ecology*,

1996, 21(2): 121-130.

- [57] Belnap J, Phillips S L, Witwickia D L and Miller M E. Visually assessing the level of development and soil surface stability of cyanobacterially dominated biological soil crusts. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72: 1257-1264.
- [58] Hunt M E, Floyd G L and Stout B B. Soil algae in field and forest environments. *Ecology*, 1979, 60(2): 362-375.
- [59] Poelt J. ber Rhizinenstr nge bei placodialen Flechten. *sterr Bot Z*, 1964, 111: 1-18.
- [60] Sanders W B. Role of Lichen rhizomorphs in thallus propagation and substrate colonization. *Cryptogam Botany*, 1994, 4: 283-289.
- [61] Belnap J, Lange O L. *Biological Soil Crust: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer-Verlag, 2001.
- [62] Frey W. Das Fossombronio-Gigaspermetum mouretii in der Jud ischen W ste. *Cryptogam Botany*, 1991, 2/3: 73-84.
- [63] Eldridge D J, Tozer M E. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens semi-arid eastern Australia. *The Bryologist*, 1997, 100(1): 28-39.
- [64] Eldridge D J, Tozer M E. Distribution and floristics of bryophytes associated with soil crust in arid and semi-arid New South Wales. *Australian Journal of Botany*, 1996, 44: 223-247.
- [65] Scott G A M. Desert bryophytes//Smith, A J E ed. *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall. London, 1982, 105-122.
- [66] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid and semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 179-223.
- [67] Smith E P. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 1982, 63: 1675-1681.
- [68] Syers J K, Iskandar I K. Pedogenetic significance of lichens//Ahmadjian V and Hale M E eds. *The Lichens*. New York: Academic Press, 1973: 225-248.
- [69] Moore C J. Factors determining the spatial distribution of some coastal sand dune mosses. Ph. D. dissertation, Monash University. Melbourne, 1980.
- [70] Zhang Y M. The microstructure and formation of biological soil crusts in their early developmental stage. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(2): 117-121.
- [71] Zhang Y M, Wang X Q. Study on biological soil crusts in Junggar Basin. Beijing: Science Press, 2008.

参考文献:

- [14] 李新荣, 贾玉奎, 龙利群, 王新平, 张景光. 干旱半干旱地区土壤微生物土壤结皮的生态学意义及若干研究进展. *中国沙漠*, 2001, 21(1): 4-11.
- [15] 杨晓晖, 张克斌, 赵云杰. 生物土壤结皮——荒漠化地区研究的热点问题. *生态学报*, 2001, 21(3): 474-480.
- [29] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. *地球科学进展*, 2009, 24(1): 12-24.
- [30] 关松荫编著. *土壤酶及其研究方法*. 北京: 中国农业出版社, 1986, 88-133.
- [32] 陈祝春. 不同地带沙丘结皮层的土壤酶活性. *中国沙漠*, 1989, 9(1): 85-92.
- [33] 陈祝春, 张继贤等. 腾格里沙漠东南缘不同类型沙丘的微生物学特性. *中国沙漠*, 1983, 3(1): 20-26.
- [34] 周礼恺. *土壤酶学*. 北京: 科学出版社, 1987: 167-208.
- [35] 陈祝春. 微生物和土壤酶活性. *环境科学*, 1991, 12(1): 19-23.
- [36] 赵吉, 邵玉琴. 库布齐沙地土壤的生物学活性研究. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 1997, 28(5): 664-666.
- [37] 邵玉琴, 赵吉, 包青海. 库布齐固定沙丘土壤微生物生物量的垂直分布研究. *中国沙漠*, 2001, 21(1): 88-92.
- [38] 陈祝春. 科尔沁沙地沙丘土壤生物学活性. *中国沙漠*, 1995, 15(3): 283-287.
- [39] 周智彬, 徐新文. 塔里木沙漠公路防护林土壤酶分布特征及其与有机质的关系. *水土保持学报*, 2004, 18(5): 10-14.
- [40] 张元明, 杨维康, 王雪芹, 张道远. 生物结皮影响下的土壤有机质分异特征. *生态学报*, 2005, 25(12): 3420-3425.
- [41] 赵之重. 土壤酶与土壤肥力关系的研究. *青海大学学报(自然科学版)*, 1998, 16(3): 24-29.
- [42] 顾峰雪, 潘伯荣, 文启凯, 潘伯荣, 胡玉昆, 徐海量. 塔克拉玛干沙漠腹地人工绿地风沙土的土壤酶活性研究. *中国沙漠*, 2000, 20(3): 293-297.
- [43] 陈祝春. 固沙植物根际微生物对于沙土发育和流沙固定的影响. *生态学杂志*, 1987, 6(2): 6-12.
- [44] 陈祝春. 科尔沁沙地奈曼旗固沙造林沙丘上土壤微生物区系的变化. *中国沙漠*, 1992, 12(3): 16-21.
- [45] 李新荣, 张景光, 王新平, 刘立超, 肖洪浪. 干旱沙漠区土壤微生物土壤结皮及其对固沙植被影响的研究. *植物学报*, 2000, 42(9): 965-970.
- [46] 张继贤, 邸醒民, 王淑湘. 沙坡头地区防护林体系建立过程中生态环境变化的特点. *干旱区资源与环境*, 1994, 8(3): 68-79.
- [47] 凌裕泉, 屈建军, 胡玫. 沙面结皮形成与微环境变化. *应用生态学报*, 1993, 4(4): 393-398.
- [51] 周志刚, 程子俊, 刘志礼. 沙漠结皮中藻类生态的研究. *生态学报*, 1995, 15(4): 385-391.
- [53] 胡春香, 刘永定, 宋立荣, 黄泽波. 半荒漠藻结皮中藻类的组成和分布. *应用生态学报*, 2000, 11(1): 61-85.
- [54] 刘永定, 黎尚豪. 土壤藻及其生理生态. *水生生物学报*, 1993, 17(3): 272-277.
- [71] 张元明, 王雪芹. 准噶尔荒漠生物结皮研究. 北京: 科学出版社, 2008.