

DOI: 10.5846/stxb201606231227

赵芸, 贾荣亮, 滕嘉玲, 贾文雄, 高艳红. 腾格里沙漠人工固沙植被演替生物土壤结皮盖度对沙埋的响应. 生态学报, 2017, 37(18): 6138-6148.

Zhao Y, Jia R L, Teng J L, Jia W X, GAO Y H. Response of biological soil crust coverage to wind-blown sand burial during the succession of artificial sand-fixing vegetation in the Tengger Desert, Northern China. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(18): 6138-6148.

腾格里沙漠人工固沙植被演替生物土壤结皮盖度对沙埋的响应

赵芸^{1,2}, 贾荣亮^{1,*}, 滕嘉玲^{1,2}, 贾文雄³, 高艳红¹

1 中国科学院西北生态环境资源研究院沙坡头沙漠试验研究站, 兰州 730000

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730000

摘要:生物土壤结皮(简称结皮)的形成与发展是沙区固沙植被建设成功的重要标志之一,其盖度随固沙植被演替的变化趋势是表征该植被系统地表稳定性的一个直观性生态学指标。利用空间代时间的方法,以腾格里沙漠不同始植年代(1956、1973、1981和1987年)固沙植被区发育的4种优势结皮-真藓(*Bryum argenteum* Hedw.)结皮、土生对齿藓(*Didymodon vinealis* (Brid.) Zand.)结皮、齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis* Mitt.)结皮和藻-地衣-藓类混生结皮(Mixed crust)为研究对象,在测定结皮盖度、高度以及粗糙度随沙埋厚度逐渐增加变化的基础上,计算了使结皮盖度(从99.99%)开始降低的初始沙埋厚度(D_1)和盖度降低为0%的临界沙埋厚度(D_2),研究了该区固沙植被演替过程中结皮盖度对沙埋厚度增加的响应特征及其相关机制。结果显示:(1)4种结皮的盖度随沙埋厚度的增加呈logistic曲线逐渐降低。(2)在同一年代固沙区不同种间比较,混生结皮的 D_1 值最小, D_2 值最大;真藓结皮的 D_1 和 D_2 值均小于其他两种藓类结皮;土生对齿藓结皮和齿肋赤藓结皮因固沙年限的不同而不同,在1956年固沙区,土生对齿藓结皮<齿肋赤藓结皮,而在1973年固沙区和1981年固沙区,齿肋赤藓结皮<土生对齿藓结皮。(3)随固沙植被演替,4种结皮盖度随沙埋厚度增加的降低速率逐渐减小, D_1 和 D_2 值逐渐增大。(4)结皮总盖度随沙埋厚度增加的降低速率逐渐减小,表明随固沙植被演替,结皮对沙埋的抵御能力逐渐增强,固沙区植被系统地表稳定性增加。(5)结皮的粗糙度和高度随固沙植被演替逐渐增加,并显著影响了4种结皮盖度随沙埋厚度增加的降低速率、 D_1 及 D_2 值。研究为全面评估沙埋对沙区结皮结构、功能的影响乃至固沙植被稳定性提供了参考。

关键词:植被演替;生物土壤结皮;沙埋;盖度;粗糙度

Response of biological soil crust coverage to wind-blown sand burial during the succession of artificial sand-fixing vegetation in the Tengger Desert, Northern China

ZHAO Yun^{1,2}, JIA Rongliang^{1,*}, TENG Jialing^{1,2}, JIA Wenxiong³, GAO YanHong¹

1 Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730000, China

Abstract: In artificially constructed desert ecosystems, the formation and development of biological soil crust (hereafter crust) is one of the key indicators of successful construction of artificial sand-fixing vegetation. Importantly, with the

基金项目:国家自然科学基金项目(41371099, 41301080, 41530746, 41671210);中国科学院“西部之光”人才培养引进计划

收稿日期:2016-06-23; 网络出版日期:2017-04-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: rongliangjia@163.com

successional progression of sand-fixing vegetation, the crust coverage undergoes substantial changes related to surface stabilities. Furthermore, surface stabilities crucially influence both the succession of sand-fixing vegetation and changes in crust coverage. Therefore, crust coverage is commonly used as a visual indicator to assess surface stability in a desert ecosystem. However, crust coverage is susceptible to sand burial (one of the common natural disturbances in desert areas) due to both its soil surface inhabitation and small stature. In order to study the characteristics and mechanisms of the response of crust coverage to sand burial during the succession of artificial sand-fixing vegetation, we used a space-replacing-time method to measure the roughness, heights, and coverage of four dominant crust types following sand burial. Furthermore, based on this, we computed the $D1$ value [the initial sand burial depth at which crust coverage (from 99.99%) begins to decline] and the $D2$ value (the threshold sand burial depth at which crust coverage declines to 0%). These crusts consist of *Bryum argenteum* crust, *Didymodon vinealis* crust, *Syntrichia caninervis* crust, and cyanobacteria-lichen-moss mixed crust in revegetated areas established in 1956, 1973, 1981, and 1987 at Shapotou, on the southeastern edge of the Tengger Desert. Our results show the following patterns. (1) With increasing sand depth, crust coverage declined along a logistic curve. (2) The mixed crust showed the lowest $D1$ value and the highest $D2$ value. Among the three moss-dominated crusts, the lowest $D1$ and $D2$ values were found in *B. argenteum* crust, whereas the $D1$ and $D2$ values of *D. vinealis* crust and *S. caninervis* crust differed depending on the history of the artificial revegetation: *D. vinealis* crust < *S. caninervis* crust at revegetated area established in 1956, and *S. caninervis* crust < *D. vinealis* crust at revegetated areas established in 1973 and 1981. (3) With successional progression of the artificial sand-fixing vegetation, the lowering rate of crust coverage gradually declined with increasing sand depth, whereas $D1$ and $D2$ values gradually increased. (4) With the development of the artificial sand-fixing vegetation, the lowering rate of crust total coverage gradually declined with increasing sand burial depth, indicating the increasing surface stabilities and ability to resist sand burial. (5) With successional progression of the artificial sand-fixing vegetation, the crust heights and roughness increased, significantly influencing the lowering rates of coverage and $D1$ and $D2$ values. In conclusion, our findings should provide strong support for future evaluation of the influence of sand burial on the structure and functions of crust, as well as the stability of artificial sand-fixing vegetation.

Key Words: vegetation succession; biological soil crust; sand burial; coverage; roughness

建立人工植被是沙区生态重建和沙害防治最为有效的方法和途径之一^[1-2],其建设成功的一个重要标志是生物土壤结皮(以下简称结皮)的形成与发展^[2-6]。结皮是固定和半固定沙区地表重要的生物覆盖物,是由藻类、地衣和苔藓等隐花植物与土壤微生物以及相关的其他生物体通过菌丝体、假根和分泌物等与土壤颗粒胶结而形成的十分复杂的复合体^[6]。结皮在发育与繁衍过程中通过改变土壤表面粗糙度、土壤质地、温度、水分和养分的有效性等土壤性状,促进固沙区土壤生境的恢复,增强土壤抵抗侵蚀的能力^[3-5],并通过影响土壤诸多生态-水文过程^[7],很大程度上决定着固沙植被的结构和功能稳定性^[8-9]。

同时,伴随固沙植被演替,结皮自身也在发生演变,在表观上主要体现在隐花植物种(结皮类型)的替代和盖度变化,而这两方面又反作用于固沙植被演变^[8-9]。根据结皮发育过程中主要优势隐花植物替代的特点,通常将其演替过程分为3个阶段:以蓝藻为优势种的演替初级阶段、以绿藻和蓝藻为优势种的中间阶段和以地衣和苔藓为优势种的高级阶段^[3]。处于演替初级藻结皮阶段的温性沙区生态系统土壤表层抗干扰能力较差,而处于演替后期的苔藓和地衣结皮时其抗干扰能力较强,结构和功能较为稳定^[6]。但即使处于同一演替阶段,这种抗干扰能力和稳定性随着隐花植物优势种的不同也存在相当大的差异^[10-11]。而由于盖度便于观测,且可较为直观地反映结皮生理、结构和生态功能^[10,12-15]及其在生态系统中的生态-水文功能的地位和影响力^[16-18],日益成为生态学和土壤学上评估结皮结构、功能及反映生态系统稳定性的一个重要生态学指标^[19]。

沙埋是风沙活动频繁的沙区生态系统最常见的干扰因素之一^[20],由于结皮所处地表生境和低矮结构特点,其盖度变化较维管束植物更具敏感性^[10]。沙埋通过改变结皮生境的温度^[10-11,21]、湿度^[11,21]、通风^[21]和光密度^[10]等微环境条件,影响其光系统 PSII 光化学效率^[22-24]、胞外多糖含量^[23]、芽的伸长^[10,25-26]等生理生长,凝结水捕获^[11]、蒸发蒸腾^[27]等水文特性和固碳^[10,21]、固氮^[21]等生态功能等方面,进而引发整个生态系统很多不确定性。那么,伴随固沙植被演变,结皮盖度对沙埋响应的敏感性是增加的还是降低的?这对评估固沙植被演替过程中的稳定性具有重要的指示作用,特别是考虑到植被演替过程中结皮种类、分盖度的变化及不同种类组成的结皮粗糙度、密度和高度等形态特征差异^[6,10,28],这是否会影响到总盖度对沙埋厚度增加响应的敏感性?目前,有关沙埋干扰对结皮影响的研究较少,且多侧重于结皮生物生长、内在生理机制及其抵御沙埋的能力^[10-11,21-27],而作为生物与土壤的联合体,物理属性变化往往是结皮对沙埋干扰的早期响应,并对其生理代谢、生长和繁衍等后续生物属性变化具有重要影响,但相关研究更少。本文通过空间代时间的方法,对处于不同演替阶段的腾格里沙漠人工固沙植被区发育的典型结皮的盖度、高度以及粗糙度对沙埋厚度增加响应的测定,揭示固沙植被演变过程中结皮总盖度和分盖度对沙埋的响应敏感性变化特征和相应的形态响应机制,为全面评估沙埋对沙区结皮结构、功能的影响乃至固沙植被稳定性提供科学参考。

1 实验材料与方法

1.1 研究区概况

试验在中国科学院沙坡头沙漠试验研究站(37°32'N, 105°02'E, 海拔 1250 m)包兰铁路北侧的人工固沙植被区内(海拔 1330 m)进行。该区属于典型的温带荒漠化草原向草原化荒漠的过渡区,年均气温 10.0℃,低温极值-25.1℃,高温极值 38.1℃,年均降水量 186.2 mm (1956—2012 年),年潜在蒸发量 3000 mm,主风向为西北风,年均风速 2.9 m/s,年均沙暴天数为 59d。该区主要的景观类型是高大密集的格状沙丘,沙丘由西北向东南倾斜,呈阶梯状分布。土壤基质为疏松、贫瘠的流沙。天然植被以花棒(*Hedysarum scoparium* Fisch. Et Mey.)、沙米(*Agriophyllum squarrosum* Moq.)和百花蒿(*Stipnolepis centiflora* Krasch.)为主,盖度 1%左右^[9]。

为确保包-兰铁路沙坡头段的安全运行,自 1956 年起在铁路南北两侧建立了人工植被生态防护体系,后在不同年代(1964、1973、1981 年等)又逐步扩建。经过半个多世纪的演替,植被、土壤发生深刻演变,结皮也逐渐形成并发育,从而形成一个天然的研究植被、土壤和结皮演替的理想实验场。

目前,结皮已成为地表的主要覆盖物,最高盖度达到 90% 以上^[28]。定居其间的结皮生物种类很丰富,主要有具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus* Gom.)、双尖菱板藻(*Hantzschia amphioxys* Grun.)、隐头舟形藻(*Navicula cryptocephala* Kütz.)等藻类,真藓(*Bryum argenteum* Hedw.)、土生对齿藓(*Didymodon vinealis* (Brid.) Zand.)、齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis* Mitt.)等藓类,球胶衣(*Collema cocophorum* Tuck.)、坚韧胶衣(*Collema tenax* (Sw.) Ach.)、石果衣(*Endocarpon pusillum* Hedw.)等地衣^[28]。结皮遭受沙埋干扰的影响主要来自两方面:一是自然风吹造成的沙埋^[10-11],主要发生在冬春季节;二是沙区动物掘穴活动导致的沙埋^[29],主要发生在夏秋季节。

1.2 样地设置

实验于 2015 年 4 月初进行。利用空间取样代替时间的方法,以 1956、1973、1981 和 1987 年始植的固沙植被,分别代表该区固沙植被的 4 个演替阶段(59、42、34、28a)。沿 4 个演替阶段植被区,设置 3 条样带。在每条样带,每一演替阶段的植被区选择坡度和高度相近的迎风坡(结皮发育好,种类多,具有较好的代表性)并设置样方,样方大小设为 10 m×10 m。

1.3 沙埋处理与测定方法

在每个样方内用内径 4.5 cm 的 PVC 环随机插入真藓结皮、土生对齿藓结皮、齿肋赤藓结皮以及混生结皮中。本研究采用体积/表面积法测量掩埋所需的沙层体积,以 0.25 mm 为梯度逐渐增加沙埋厚度,为增加实验精度,结皮盖度降低至 10% 左右时,将沙埋梯度改为 0.125 mm。一定体积的干沙通过筛网轻轻均匀散在结皮表面。每种结皮处理设 3 个重复。实验总历时约 1 个月,选择在风速较小的天气,每次实验均在短时间

内(1—3h)完成,以避免外来沙子进入 PVC 环内以及尽量消除环内微气流变化造成的沙埋厚度的不等量分布对实验结果的影响。每次实验结束后,用洗耳球轻轻吹去样品表层覆盖沙粒。

在上述每次沙埋处理前后,采用针点样方框法调查结皮盖度。参考的方法^[10],样框设为 3.3 cm×3.3 cm,并等分为 22×22 格,每格 0.15 cm×0.15 cm。测量时,将样框垂直放置在待测样品上,观察每一方格是否出现隐花植物,根据隐花植物在样框中出现的次数确定该种结皮盖度,即某种结皮盖度 = 隐花植物出现个数/484×100%。

采用 A. Saleh 提出的链条法^[34]进行结皮粗糙度的测量。测量原理为:两点间线段最短,当两点间的地物表面粗糙度增加时,其距离也随之增加。于是将一定长度(C_1)的链条置于结皮表面时,其水平长度(C_2)会随着结皮表面粗糙度的增加而减小。据此可以通过下式计算出结皮粗糙度指数: $Cr = (1 - C_2/C_1) \times 100$ (其中 Cr 为任意方向的粗糙度, C_1 为给定链条的长度, C_2 为链条放置地表后的水平长度)。为了满足实验的需要,此实验中采取固定水平长度,测量链条长度的方式。并将计算方程改为: $Cr = (L_2/L_1 - 1) \times 100$,其中 L_1 指给定的水平长度, L_2 指链条的长度。

1.4 数据分析与处理

在 Origin 8.5(Origin Lab, USA)下,采用 logistic 方程型函数回归结皮盖度与沙埋厚度的关系,并借助 MATLAB 进行拟合方程运算得到平均变化速率、使结皮盖度(从 99.99%)开始降低的初始沙埋厚度($D1$)及盖度降低为 0%的临界沙埋厚度($D2$)。并采用线性 and 指数回归分析模型分别建立不同类型结皮的 $D1$ 、 $D2$ 值与其粗糙度、高度的回归关系。在 SPSS 23(SPSS, Chicago, IL, USA)下采用单因素方差(one-way ANOVA)中的最小显著性差异法(LSD)分析不同年代固沙区、不同种类结皮高度及粗糙度的差异显著性。利用 Origin 8.5 进行绘图。

2 实验结果

2.1 人工固沙植被演替过程中结皮盖度随沙埋厚度增加的变化特征

4 种结皮的盖度随沙埋厚度的增加呈 logistic 曲线降低(图 1A)。随固沙植被演替,4 种结皮表现出相似的规律,其盖度随沙埋厚度增加的降低速率逐渐减小(图 1B)。

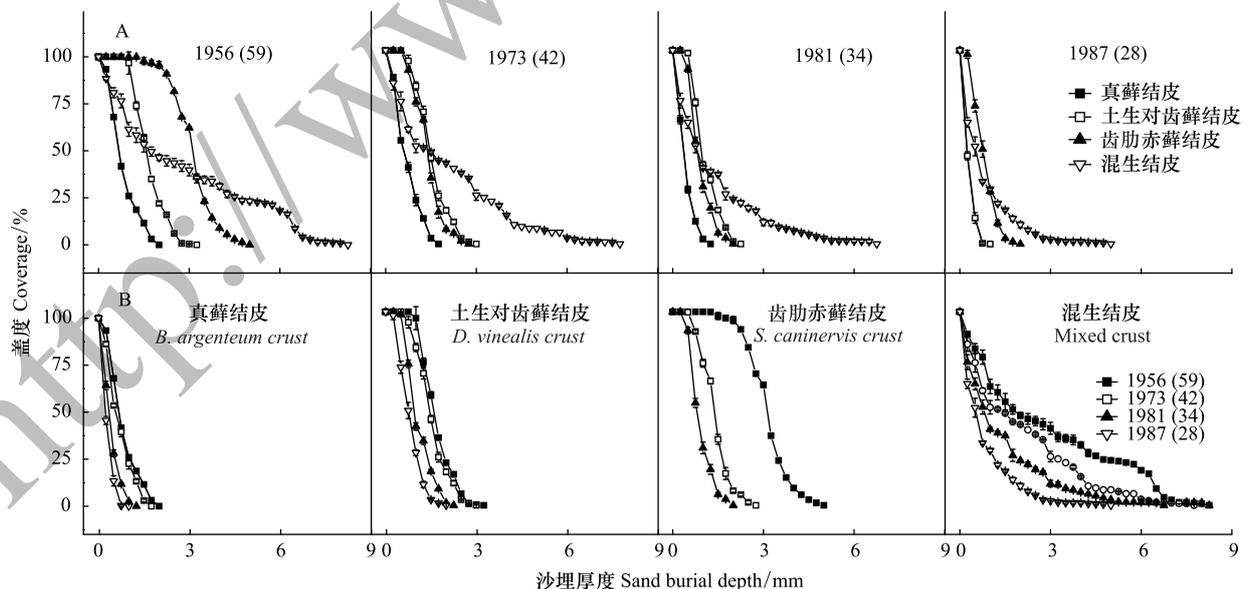


图 1 人工固沙植被演替过程中 4 种结皮盖度及 4 种结皮随人工固沙植被演替进行盖度随沙埋厚度增加的变化特征

Fig.1 Characteristics of crust coverage following sand burial at different revegetated areas and Characteristics of crust coverage following sand burial along with the succession of the artificial sand-fixing vegetation

表 1 结皮盖度-沙埋厚度关系曲线拟合方程

Table 1 Nonlinear curve fit of crust coverage and sand burial depth

结皮类型 Crust type	固沙植被建立 年份(建植年限/a) Revegetated years (History of revegetation)	拟合方程 Fitted curves equation	R^2	P
真藓结皮 <i>B. argenteum</i> crust	1956 (59)	$(-8.29581)+109.31961/(1+(x/0.71912)^{2.26318})$	0.996	<0.01
	1973 (42)	$(-22.215)+123.99069/(1+(x/0.719)^{1.71846})$	0.993	<0.01
	1981 (34)	$(-8.91831)+110.90483/(1+(x/0.35835)^{1.9964})$	0.999	<0.01
	1987 (28)	$(-6.07308)+108.05587/(1+(x/0.24463)^{2.17113})$	0.995	<0.05
土生对齿藓结皮 <i>D. vinealis</i> crust	1956 (59)	$(-6.92536)+107.33468/(1+(x/1.60094)^{4.22617})$	0.995	<0.01
	1973 (42)	$(-4.2884)+104.50147/(1+(x/1.46012)^{4.46367})$	0.997	<0.01
	1981 (34)	$(-4.76392)+106.92176/(1+(x/0.99056)^{3.51897})$	0.988	<0.01
	1987 (28)	$(-9.02844)+109.83264/(1+(x/0.75695)^{2.76978})$	0.995	<0.01
齿肋赤藓结皮 <i>S. caninervis</i> crust	1956 (59)	$(-3.08973)+104.24378/(1+(x/1.58764)^{5.05862})$	0.996	<0.01
	1973 (42)	$(-5.13066)+104.28907/(1+(x/1.35547)^{4.57764})$	0.991	<0.01
	1981 (34)	$(-1.85428)+103.07397/(1+(x/0.801315)^{3.78763})$	0.994	<0.01
混生结皮 Mixed crust	1956 (59)	$(-611.61354)+712.40/(1+(x/221.56848)^{0.54346})$	0.984	<0.01
	1973 (42)	$(-61.58847)+162.48026/(1+(x/3.73152)^{0.76982})$	0.987	<0.01
	1981 (34)	$(-18.17625)+118.52487/(1+(x/1.06605)^{0.95967})$	0.995	<0.01
	1987 (28)	$(-11.14186)+111.43782/(1+(x/0.55585)^{1.03551})$	0.994	<0.01

2.2 使不同类型结皮盖度开始降低的 $D1$ 及 $D2$ 值

在同一年代固沙区不同种类间比较,混生结皮的 $D1$ 值最小, $D2$ 值最大;真藓结皮的 $D1$ 和 $D2$ 值均小于其他两种藓类结皮;土生对齿藓结皮和齿肋赤藓结皮因固沙年限的不同而不同,在 1956 年固沙区,土生对齿藓结皮 < 齿肋赤藓结皮,而在 1973 年固沙区和 1981 年固沙区,齿肋赤藓结皮 < 土生对齿藓结皮(表 2)。

比较不同年代固沙区,4 种结皮的 $D1$ 和 $D2$ 值均随固沙植被演替逐渐增大(表 2)。

表 2 使结皮盖度(从 99.99%)开始降低的初始沙埋厚度($D1$)及盖度降为 0%的临界沙埋厚度($D2$)Table 2 The initial sand burial depth ($D1$) at which crust coverage (from 99.99%) begins to decline and the threshold sand burial depth ($D2$) at which crust coverage declines to 0%

结皮类型 Crust type		沙埋厚度 Sand burial depth/mm			
		固沙植被建立年份(建植年限/a) Revegetated years (History of revegetation)			
		1956 (59)	1973 (42)	1981 (34)	1987 (28)
真藓结皮	$D1$	0.092	0.062	0.048	0.039
<i>B. argenteum</i> crust	$D2$	2.170	1.745	1.214	0.896
土生对齿藓结皮	$D1$	0.431	0.368	0.329	0.129
<i>D. vinealis</i> crust	$D2$	3.164	2.958	2.367	1.809
齿肋赤藓结皮	$D1$	0.654	0.328	0.249	
<i>S. caninervis</i> crust	$D2$	4.926	2.589	2.303	
混生结皮	$D1$	0.0082	0.0044	0.0025	0.0024
Mixed crust	$D2$	8.028	6.993	6.323	4.208

2.3 人工固沙植被演替过程中结皮总盖度随沙埋厚度增加的变化

结皮总盖度随沙埋厚度的增加呈 logistic 曲线降低。随固沙植被演替,结皮总盖度不断增大,但不同优势种结皮的盖度变化不一致,有的增加,有的降低。结皮总盖度随沙埋厚度增加的降低速率逐渐减小(图 2)。

2.4 不同演替阶段固沙植被区结皮的 $D1$ 、 $D2$ 值与其粗糙度、高度的关系

4 种结皮的高度和粗糙度随固沙植被演替逐渐增加(图 3),其 $D1$ 和 $D2$ 值也随之增加(表 2)。回归分析表明,这 4 种结皮的 $D1$ 值随其粗糙度、高度的增加均呈显著的指数增长, $D2$ 值随其粗糙度、高度的增加均呈

显著的线性增长(图 4, $P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中结皮盖度对沙埋的响应特征及其生态学意义

我国近 60 年来的防沙治沙实践逐渐表明,土壤生境恢复是沙区生态系统全面恢复的根本^[2,30-32]。腾格里沙漠人工植被的建立与演替显著改善了沙丘地表环境,为微生物和隐花植物定居和繁衍提供了条件,促进了结皮在地表的形成和发育。结皮的形成和发育又进一步改善了地表物理和化学属性,巩固和强化了土壤的稳定性,成为地表固定的主要贡献者^[3-4,28]。在干旱沙区,由于降水的脉冲波动显著影响植被盖度的时空动态,因而不能简单依据植被盖度的时空动态判断沙区土壤生境恢复程度及生态系统的可持续性^[2]。但许多研究证实结皮的盖度变化能反映土壤表面的稳定性状况^[2,15-17,28]。

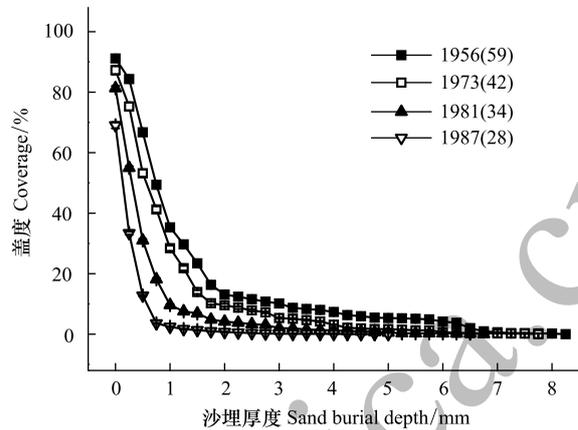


图 2 人工固沙植被演替过程中结皮总盖度随沙埋厚度增加的变化

Fig.2 The changes of crust total coverage following sand burial during the succession of the artificial sand-fixing vegetation 以不同种类结皮盖度为权重

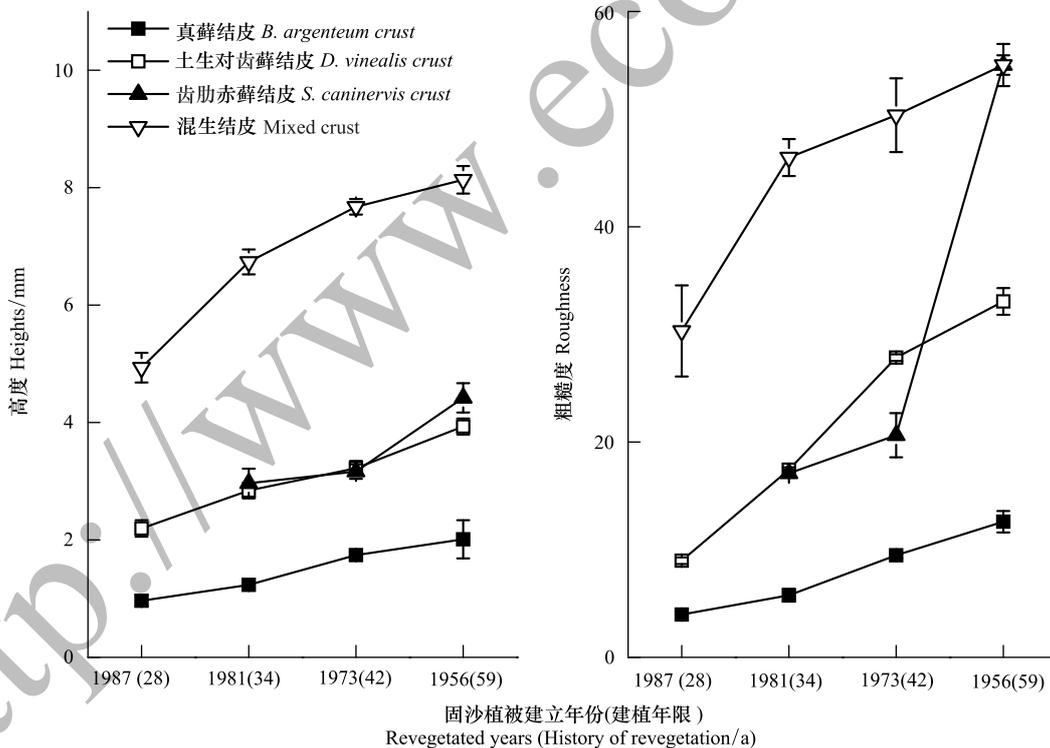


图 3 人工固沙植被演替过程中不同类型结皮的高度与粗糙度的变化

Fig.3 Changes in heights and roughness of different crust types during the succession of the artificial sand-fixing vegetation

本文研究发现,腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中结皮总盖度逐渐增加(图 2),说明结皮在植被演替过程中逐渐成为该固沙植被系统地表的主要覆盖物,对土壤生态-水文过程乃至整个系统的结构、功能起到的作用和影响力也逐渐增加^[3]。此外,不同类型结皮的盖度变化不一致(图2)。随着固沙植被演替,藻类结皮

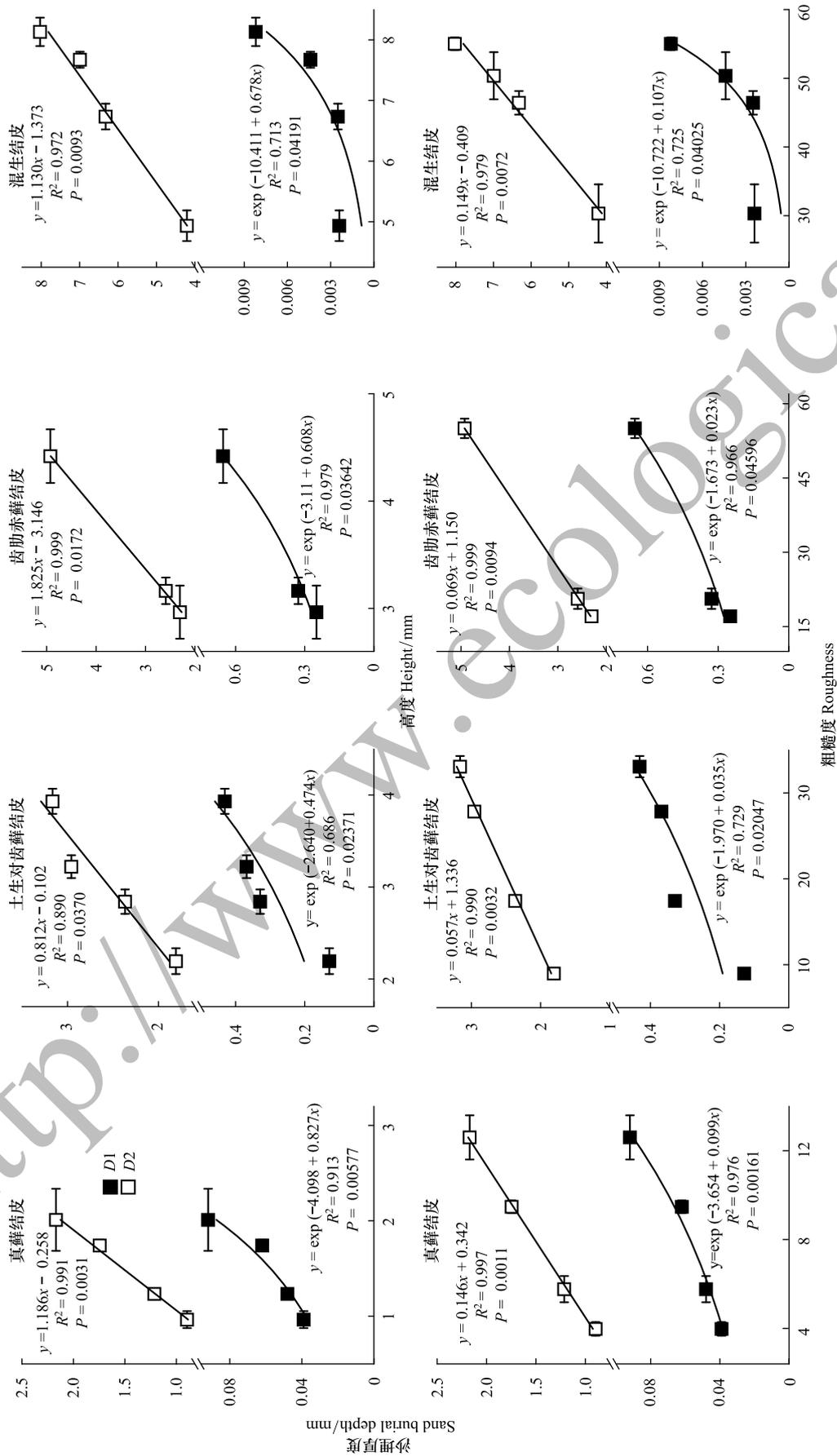


图4 人工固沙植被演替过程中不同类型结皮的D1、D2值与其高度和粗糙度的关系

盖度在结皮总盖度中所占的比例逐渐减小,藓类结皮和混生结皮则逐渐增加。不同优势种藓类结皮盖度的变化也存在差异,真藓结皮盖度在藓类结皮总盖度中所占的比例逐渐减小,土生对齿藓结皮和齿肋赤藓结皮则逐渐增加。来自干旱沙区的大量研究表明,尽管结皮提供了重要的生态功能,但不同类型及不同发育水平的结皮在生态系统中所起的作用存在差异,也影响其对整个生态系统的调节功能^[33-45]。这表明,腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中,尽管结皮总盖度逐渐增加,但结皮分盖度的变化也会影响固沙区地表稳定性状况。

在干旱沙区很多因素造成结皮盖度的改变,如气候^[47]、践踏^[13,48]、火烧^[49]等。沙埋是沙区最常见的干扰之一^[20]。Jia 等^[10]在腾格里沙漠南缘的研究认为,由于结皮所处生境和低矮结构特点,其盖度较维管束植物更易于受到沙埋干扰的影响。我们的研究发现沙埋显著降低了不同演替阶段固沙植被区的结皮的盖度(图 1)。随着沙埋厚度的增加,结皮盖度呈 logistic 曲线降低,当沙埋厚度为 2 mm 时,导致某些类型的结皮的盖度不足 50%,沙埋厚度达到 5 mm 时,甚至导致大多数类型的结皮的盖度降至 0%(图 1)。

本文的研究发现,结皮的类型和发育水平影响其盖度对沙埋干扰响应的敏感性。不同类型及同一类型不同发育水平的结皮的盖度随沙埋厚度增加的变化曲线存在差异(图 1)。随着沙埋厚度的增加,藓类结皮的盖度先缓慢下降,进而盖度显著下降。而混生结皮则表现为浅层沙埋易造成其盖度下降,但随着沙埋厚度的增加,其盖度下降速度减缓,盖度下降为 0%需要更厚的沙埋。不同优势种藓类结皮也存在差异,真藓结皮的变化曲线较其他两种藓类结皮更加陡峻,较低沙埋厚度就能造成其盖度下降至 0%(图 1,表 2)。在固沙植被演替过程中,同一类型结皮的盖度随沙埋厚度增加的降低速率逐渐减小(图 1B)、D1 和 D2 逐渐增大(表 2)。结皮盖度随沙埋厚度增加的降低速率越小,表明在植被恢复过程中结皮盖度对连续沙埋干扰的敏感性下降;D1 值越大则表明浅层沙埋对结皮盖度的影响越小;D2 值越大则表明更厚的沙埋才能导致结皮盖度下降至 0%。我们的研究还发现,固沙植被演替过程中,结皮总盖度随沙埋厚度增加的降低速率减小。这也说明结皮发育水平越高,其盖度对沙埋增加的敏感性下降。来自不同区域的其他研究也表明,结皮的类型和发育水平影响其对环境干扰的响应能力,干扰强度和频率、干扰区域的表面积与体积比等的不同会引起结皮分盖度的变化^[47-51]。

结皮盖度是结皮重要的生态学参数,能够直观地反映地表结皮的丰度,与其他地表稳定性指标(如抗剪力^[52]、紧实度^[53])比较,还可对地表形态塑造^[34,39]、地表辐射变化^[54]及土壤种子捕获^[14]、养分循环^[21,42-43]、土壤动物^[20]和微生物群落演变^[45]等生态过程起着重要的调控作用,进而影响整个生态系统的稳定性。腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中结皮盖度对沙埋厚度增加的敏感性降低,说明结皮盖度对沙埋的抵御能力逐渐增强。虽然不同类型及同一类型不同发育水平的结皮的盖度对沙埋厚度增加的敏感性存在差异并影响它们对地表稳定性的贡献水平,但在固沙植被演替过程中,不论是结皮总盖度变化还是分盖度变化,盖度对沙埋厚度的响应特征是指结皮覆盖土壤抵御沙埋能力的可靠指标。这既表明了土壤表面稳定性的增加,同时揭示了植被系统的其他功能对沙埋的抵御能力也在增强。因此,结皮盖度对沙埋干扰响应的敏感程度可在一定程度上指示人工固沙植被系统地表稳定性。本研究为评估沙埋对沙区结皮结构、功能的影响提供了参考。结皮盖度与沙埋厚度间的变化关系也为今后在较大空间尺度上研究风沙活动对结皮生态功能的影响提供了重要的参数。特别是近年来,基于遥感平台的生态系统监测管理手段的兴起,利用遥感手段评估区域尺度结皮的分布面积、空间格局及其对气候变化、人为干扰的响应,对于沙区生态重建和生态管理具有重要意义^[54]。

3.2 腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中结皮盖度对沙埋的响应机制

作为沙区生态系统的工程师,结皮的形成和发育改变了土壤表层的覆盖情况,引起地表微形态的变化。粗糙度可以反应地表微形态。Belnap^[56]在 2006 年基于土壤表面粗糙度将干旱半干旱地区的生物土壤结皮分为:光滑型、多皱型、尖塔型、波动型 4 种类型,并揭示了结皮发育环境对其表面粗糙度的影响。有关结皮微结构及发育、演替特征的研究也表明,不同种类组成、不同演替阶段的结皮粗糙度存在差异^[33-35]。在热带荒漠,蓝藻结皮能使土壤表面光滑化,而地衣和藓类结皮在土表的生长增加了土表的粗糙度,而发育在温带荒漠固定沙丘丘间低地的真藓结皮使土表光滑化。在寒冷荒漠地区,由于地表土壤受到各种侵蚀,土表的粗糙度明

显增加,以致地表高度能隆升 15 cm^[56]。当不同形态差异的结皮以不同比例覆盖地表时,造成地表糙度的差异,引起结皮覆盖区域地表反射率^[54]、土壤水文环境^[38-39]、种子捕获^[14]以及养分积累^[6]等变化。

腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中结皮对地表微形态的塑造改变了原来沙表面对沙埋干扰的响应。结皮的形态特征决定了其盖度对沙埋的响应特征。藓类结皮以藓类植物体密集丛生为显著特点,地上部分出现了茎叶分化^[35],混生结皮的表面形态与地衣结皮更为接近,具有匍匐于地表的叶状体壳状覆被,凹凸交错^[35]。本文研究发现,形态特征较为相似的三种藓类结皮,其盖度随沙埋厚度增加的变化趋势相似,而与藓类结皮形态差异较大的混生结皮则表现出与之差异显著的变化特征(图 1A)。结皮形态差异主要受到其粗糙度和高度的影响^[11]。藓类结皮具有相对均匀的株间距和株高,高度多不超过 5 mm^[35],其粗糙度受到株高和植株密度的共同影响,而混生结皮的粗糙度和高度与藓类结皮差异显著(图 3, $P < 0.01$),粗糙度各向不均匀。不同优势种藓类结皮形态虽为相似,但其植株高度和密度存在差异,这导致其粗糙度的差异。结皮的 $D1$ 和 $D2$ 值随着其粗糙度和高度的增加而显著增大(图 4)。真藓结皮的高度和粗糙度与其他两类藓类结皮差异显著(图 3, $P < 0.01$),极易被沙掩埋,随着沙埋厚度增加,其盖度迅速降低(图 1)。土生对齿藓结皮和齿肋赤藓结皮高度差异不显著(图 3),但两者粗糙度在 1956 年固沙区差异显著(图 3, $P < 0.01$),这是因为相比土生对齿藓结皮,齿肋赤藓结皮具有较低的植株密度,这也导致两者的 $D1$ 和 $D2$ 值及盖度随沙埋厚度降低的速率差异显著(图 1B)。

本文研究发现,随着固沙植被演替,粗糙度较低的藻类结皮在结皮总盖度中所占的比例逐渐减小,粗糙度较高的藓类结皮和混生结皮则逐渐增加。粗糙度较低的真藓结皮在藓类结皮总盖度中所占的比例逐渐减小,粗糙度较大的土生对齿藓结皮和齿肋赤藓结皮则逐渐增加。4 种结皮的粗糙度和高度随固沙植被演替逐渐增大(图 3),同时结皮分盖度的变化引起固沙区地表粗糙度的变化,这影响了结皮总盖度对沙埋厚度增加的影响(图 2)。

本研究仅针对沙埋后结皮盖度的初始变化状态,未涉及后期结皮凭借自身适应机制缓解或摆脱沙埋干扰的过程。如一些藻类可以向上移动^[22-23]到覆沙表面,而苔藓也可凭借茎伸长方式逐渐露出覆沙表面^[10,26]。本研究结果显示,真藓结皮盖度较其他三种结皮对沙埋干扰更具敏感性(图 1A),但在野外实际真藓结皮的盖度在 4 种结皮中最高。Jia^[10]等研究揭示了结皮抵御沙埋干扰的生理机制,解释了这一问题,指出结皮抵御沙埋干扰的能力与其生理特性有关,沙埋刺激结皮向上生长以抵御沙埋,真藓结皮受到沙埋刺激时,其芽生长的速度在三种藓类结皮中最大,同时,沙埋有保水作用,而结皮具有变水植物的特性,遇水恢复新陈代谢活动同时形态结构也发生改变,这表明,结皮盖度对沙埋响应受到其形态和生理特征的共同影响。粗糙度和高度在一定程度上反映了结皮对覆沙的容纳量,而腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中结皮粗糙度和高度的增加,表明了结皮对覆沙的容纳量的增加,这是腾格里沙漠人工固沙植被演替过程中结皮盖度对沙埋响应的重要内在机制。

参考文献 (References):

- [1] Le Houerou H N. Restoration and rehabilitation of arid and semiarid mediterranean ecosystems in north africa and west asia; a review. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 2000, 14(1): 3-14.
- [2] 李新荣, 赵洋, 回嵘, 苏洁琼, 高艳红. 中国干旱区恢复生态学研究进展及趋势评述. *地理科学进展*, 2014, 33(11): 1435-1443.
- [3] 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.
- [4] Li X R, Kong D S, Tan H J, Wang X P. Changes in soil and vegetation following stabilisation of dunes in the southeastern fringe of the Tengger Desert, China. *Plant and Soil*, 2007, 300(1): 221-231.
- [5] 杨丽雯, 周海燕, 樊恒文, 贾晓红, 刘立超, 李爱霞. 沙坡头人工固沙植被生态系统土壤恢复研究进展. *中国沙漠*, 2009, 29(6): 1116-1123.
- [6] 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): 11-24.
- [7] 李守中, 肖洪浪, 罗芳, 宋耀选, 刘立超, 李守丽. 沙坡头植被固沙区生物结皮对土壤水文过程的调控作用. *中国沙漠*, 2005, 25(2):

- 228-233.
- [8] 李新荣, 张志山, 黄磊, 王新平. 我国沙区人工植被系统生态-水文过程和互馈机理研究评述. 科学通报, 2013, 58(5/6): 397-410.
- [9] 李新荣, 张志山, 谭会娟, 高艳红, 刘立超, 王新平. 我国北方风沙危害区生态重建与恢复: 腾格里沙漠土壤水分与植被承载力的探讨. 中国科学: 生命科学, 2014, 44(3): 257-266.
- [10] Jia R L, Li X R, Liu L C, Gao Y H, Li X J. Responses of biological soil crusts to sand burial in a revegetated area of the Tengger Desert, Northern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(11): 2827-2834.
- [11] Jia R L, Li X R, Liu L C, Pan Y X, Gao Y H, Wei Y P. Effects of sand burial on dew deposition on moss soil crust in a revegetated area of the Tengger Desert, Northern China. *Journal of Hydrology*, 2014, 519: 2341-2349.
- [12] Thomas A D, Dougill A J. Distribution and characteristics of cyanobacterial soil crusts in the Molopo Basin, South Africa. *Journal of Arid Environments*, 2006, 64(2): 270-283.
- [13] 苏延桂, 李新荣, 张景光, 杨丽雯. 生物土壤结皮对土壤种子库的影响. 中国沙漠, 2006, 26(6): 997-1001.
- [14] Aguilera A J, Huber-Sannwald E, Belnap J, Smart D R, Moreno J T A. Biological soil crusts exhibit a dynamic response to seasonal rain and release from grazing with implications for soil stability. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(12): 1158-1169.
- [15] 王蕊, 朱清科, 卜楠, 秦伟, 安彦川. 黄土丘陵沟壑区生物土壤结皮理化性质. 干旱区研究, 2010, 27(3): 401-408.
- [16] 卜楠, 朱清科, 王蕊, 郑慧, 安彦川. 陕北黄土区生物土壤结皮抗冲性研究. 北京林业大学学报, 2009, 31(5): 96-101.
- [17] 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. 中国水土保持, 2011, (12): 43-45.
- [18] Yang Y S, Bu C F, Mu X M, Zhang K K. Effects of differing coverage of moss-dominated soil crusts on hydrological processes and implications for disturbance in the Mu Us Sandland, China. *Hydrological Processes*, 2015, 29(14): 3112-3123.
- [19] Eldridge D J, Koen T B. Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. *Plant Ecology*, 1998, 137(1): 101-114.
- [20] 于云江, 史培军, 贺丽萍, 刘家琼. 风沙流对植物生长影响的研究. 地球科学进展, 2002, 17(2): 262-267.
- [21] 滕嘉玲, 贾荣亮, 胡宜刚, 陈孟晨, 赵芸. 沙埋对干旱沙区生物结皮覆盖土壤温室气体通量的影响. 应用生态学报, 2016, 27(3): 723-734.
- [22] Rao B Q, Liu Y D, Lan S B, Wu P P, Wang W B, Li D H. Effects of sand burial stress on the early developments of cyanobacterial crusts in the field. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 48: 48-55.
- [23] Wang W B, Yang C Y, Tang D S, Li D H, Liu Y D, Hu C X. Effects of sand burial on biomass, chlorophyll fluorescence and extracellular polysaccharides of man-made cyanobacterial crusts under experimental conditions. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2007, 50(4): 530-534.
- [24] 贾荣亮, 李新荣, 谭会娟, 贺郝钰, 苏洁琼, 刘扬. 沙埋干扰去除后生物土壤结皮光合生理恢复机制. 中国沙漠, 2010, 30(6): 1299-1304.
- [25] 聂华丽, 吴楠, 梁少民, 王红玲, 张元明. 不同沙埋深度对刺叶墙藓植株碎片生长的影响. 干旱区研究, 2006, 23(1): 66-70.
- [26] Martínez M L, Manu M A. Responses of dune mosses to experimental burial by sand under natural and greenhouse conditions. *Plant Ecology*, 1999, 145(2): 209-219.
- [27] 孟杰, 卜崇峰, 张兴昌, 孙占锋. 移除和沙埋对沙土生物结皮土壤蒸发的影响. 水土保持通报, 2011, 31(1): 58-62, 159-159.
- [28] 李新荣. 荒漠生物土壤结皮生态与水文学研究. 北京: 高等教育出版社, 2012: 72-92.
- [29] 陈应武, 李新荣, 苏延桂, 窦彩虹, 贾晓红, 张志山. 腾格里沙漠人工植被区掘穴蚁 (*Formica cunicularia*) 的生态功能. 生态学报, 2007, 27(4): 1508-1514.
- [30] 周志宇, 朱宗元, 刘钟龄. 干旱荒漠区受损生态系统的恢复重建与可持续发展. 北京: 科学出版社, 2010: 91-146.
- [31] 赵哈林, 苏永中, 周瑞莲. 我国北方沙区退化植被的恢复机理. 中国沙漠, 2006, 26(3): 323-328.
- [32] 齐雁冰, 常庆瑞, 刘梦云, 刘京, 陈涛. 荒漠化土壤对人工植被恢复工程的响应. 干旱地区农业研究, 2011, 29(3): 180-185, 198-198.
- [33] 张元明. 荒漠地表生物土壤结皮的微结构及其早期发育特征. 科学通报, 2005, 50(1): 42-47.
- [34] 王媛, 赵允格, 姚春竹, 张培培. 黄土丘陵区生物土壤结皮表面糙度特征及影响因素. 应用生态学报, 2014, 25(3): 647-656.
- [35] 王雪芹, 张元明, 张伟民, 杨东亮. 生物结皮粗糙特征——以古尔班通古特沙漠为例. 生态学报, 2011, 31(14): 4153-4160.
- [36] Eldridge D J, 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(3): 389-415.
- [37] 王新平, 肖洪浪, 张景光, 李新荣, 康尔泗. 荒漠地区生物土壤结皮的水文物理特征分析. 水科学进展, 2006, 17(5): 592-598.
- [38] 张静, 张元明, 周晓兵, 张丙昌, 魏美丽. 生物结皮影响下沙漠土壤表面凝结水的形成与变化特征. 生态学报, 2009, 29(12): 6600-6608.
- [39] Rodríguez-Caballero E, Cantón Y, Chamizo S, Afana A, Solé-Benet A. Effects of biological soil crusts on surface roughness and implications for

- runoff and erosion. *Geomorphology*, 2012, 145-146: 81-89.
- [40] Chamizo S, Cantón Y, Lázaro R, Solé-Benet A, Domingo F. Crust composition and disturbance drive infiltration through biological soil crusts in semiarid ecosystems. *Ecosystems*, 2012, 15(1): 148-161.
- [41] 赵洋, 齐欣林, 陈永乐, 张志山, 贾荣亮, 胡宜刚, 张鹏. 极端降雨事件对不同类型生物土壤结皮覆盖土壤碳释放的影响. *中国沙漠*, 2013, 33(2): 543-548.
- [42] 苏延桂, 李新荣, 张志山, 陈应武, 鲁艳. 干旱人工植被区藻结皮光合固碳的时间效应研究. *土壤学报*, 2011, 48(3): 570-577.
- [43] 苏延桂, 李新荣, 贾小红, 李爱霞, 陈应武. 温带荒漠区藻结皮固氮活性沿时间序列的变化. *中国沙漠*, 2012, 32(2): 421-427.
- [44] 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.
- [45] 邵玉琴, 赵吉. 不同固沙区结皮中微生物生物量和数量的比较研究. *中国沙漠*, 2004, 24(1): 68-71.
- [46] Darby B J, Neher D A, Belnap J. Soil nematode communities are ecologically more mature beneath late- than early-successional stage biological soil crusts. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(1): 203-212.
- [47] Belnap J, Phillips S L, Miller M E. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency. *Oecologia*, 2004, 141(2): 306-316.
- [48] 吴楠, 张元明, 潘惠霞. 古尔班通古特沙漠地衣结皮对放牧踩踏干扰的小尺度响应. *干旱区研究*, 2012, 29(6): 1032-1038.
- [49] Johansen J R, Clair L L S, Webb B L, Nebeker G T. Recovery patterns of cryptogamic soil crusts in desert rangelands following fire disturbance. *The Bryologist*, 1984, 87(3): 238-243.
- [50] Belnap J, Lange O L. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin Heidelberg: Springer, 2003: 471-479.
- [51] 梁少民, 吴楠, 王红玲, 聂华丽, 张元明. 干扰对生物土壤结皮及其理化性质的影响. *干旱区地理*, 2005, 28(6): 818-823.
- [52] 李聪会, 朱首军, 陈云明, 于萌, 马笑. 黄土丘陵区生物结皮对土壤抗蚀性的影响. *水土保持研究*, 2013, 20(3): 6-10.
- [53] 李银科, 袁宏波, 刘虎俊, 刘淑娟, 张进虎. 内陆沙区丘间地土壤紧实度特征及其与植被的关系. *中国水土保持*, 2015, (2): 52-55.
- [54] Weber B, Büdel B, Belnap J. *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. Berlin: Springer-Verlag, 2016: 215-232.
- [55] Alonso M, Rodríguez-Caballero E, Chamizo S, Escribano P, Cantón Y. Evaluación de los diferentes índices para cartografiar biocostras a partir de información espectral. *Revista De Teledetección*, 2014, 42(42): 79-98.
- [56] Belnap J. The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(4): 181-189.