

DOI: 10.5846/stxb202009232481

王宁, 刘俊娥, 周正朝. 生物土壤结皮对种子萌发和幼苗建植的影响研究进展. 生态学报, 2021, 41(18): 7464-7474.

Wang N, Liu J E, Zhou Z C. Research progress on the effect of biological soil crust on seed germination and seedling establishment. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(18): 7464-7474.

生物土壤结皮对种子萌发和幼苗建植的影响研究进展

王 宁, 刘俊娥, 周正朝*

陕西师范大学地理科学与旅游学院, 西安 710119

摘要:生物土壤结皮(BSC)在陆地生态系统中具有重要的生态地位,尤其是旱地生态系统中,BSC占据了种子植物之间的广阔地面。因此,BSC的发展必然影响种子植物更新过程与植被空间格局;但其作用方式、影响程度等因相关研究涉及多气候要素、土壤类型、BSC组成物种和种子植物物种的差异及其不同组合,导致目前的研究结论存在广泛争议。研究综合论述了BSC改变地表微形态对种子传播过程的影响;BSC改变土壤特性(物理、化学、生物学)对种子萌发和幼苗存活与建植等关键环节的影响;并结合种子形态特征及种子萌发、幼苗建植的性状等,综合分析了BSC对种子传播、种子萌发与幼苗建植等更新过程的潜在影响机理;探讨了目前研究矛盾性结论产生的原因。总体来说,深入研究并全面揭示BSC对种子植物更新过程的影响,应加强学科交叉,将分子生物学、植物生理学、生物化学等微观研究,与遥感、野外生态因子过程监测、控制实验等宏观、中观研究结合,从机理到过程方面动态研究BSC对种子植物更新过程的影响,并引入水文模型、气候模型、种群动态模型等模型预测方法,研究气候变化、各类干扰频发的情景下,BSC对种子传播、萌发及幼苗建植过程的潜在影响,以期促进对BSC与种子植物间相互关系的研究,加深对干旱脆弱生态系统植被发展规律的认识。

关键词:生物土壤结皮;种子传播;种子萌发;出苗;幼苗建植;植物更新

Research progress on the effect of biological soil crust on seed germination and seedling establishment

WANG Ning, LIU Jun'e, ZHOU Zhengchao*

School of Geography and Tourism, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

Abstract: Biological soil crust (BSC) plays a very important role in the terrestrial ecosystems, especially in the dryland ecosystems, where BSC occupies open ground among seed plant patches. Thus, the development of BSC must be an important factor that influences the seed plant recruitment process and vegetation spatial distribution pattern. However, in the present studies, there are lots of debates about the effect of BSC on seed dispersal and germination, seedling emergence and establishment. The reason for these arguments is that the effects of BSC on seed plants depend upon comprehensive impact of multiple factors, such as different climatic conditions, soil types, species compositions of BSC, species compositions of seed plants and the different combinations of these factors. In order to well understand the research progress on the effect of BSC on seed germination and seedling establishment, we searched the literatures about the relationships among BSC and seed dispersal, germination, seedling emergence, establishment. The related literatures published both in English and Chinese were searched. We reviewed the influence of the surface micromorphology caused by BSC on seed dispersal; the effect of soil characteristics (physical, chemical and biological) changed by BSC on seed germination, seedling emergence, survival and establishment; the mechanism of the influence of BSC on seed dispersal, seed germination

基金项目:国家自然科学基金(42077058, 41977061);陕西师范大学中央高校项目(GK202001003, GK202103147)

收稿日期:2020-09-23; **网络出版日期:**2021-06-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zczhou@snnu.edu.cn

and seedling establishment, based on the seed shape characteristics, seed germination and seedling establishment traits. The potential reasons for contradictory experimental results were analyzed. In generally, to conduct in-depth research, multidisciplinary experimental approaches should be used. The microscopic studies such as molecular biology, plant physiology, biochemistry and the macro & medium scale studies such as remote sensing, field ecological factor process monitoring, controlled experiments should be combinatively used to study the mechanism and process about the BSC influence on the seed dispersal, germination and seedling establishment. At the same time, under the background of global climate change and frequent occurrence of disturbance, it is better to introduce simulation and prediction methods in related study fields such as hydrological model, climate model, population dynamic model and others to predict procedural effects of BSC on seed dispersal, seed germination and seedling establishment. And then, this novel study approaches would promote the study on the relationship between BSC and seed plants, and deepen the understanding of the law of vegetation development in arid fragile ecosystems.

Key Words: biological soil crust; seed dispersal; seed germination; seedling emergence; seedling establishment; plant recruitment

生物土壤结皮(Biological soil crust, BSC)是由隐花植物如蓝藻、地衣、藓类和微生物,以及相关的其他生物体通过分泌物、菌丝体和假根等与土壤表层颗粒胶结形成的十分复杂的地表覆盖体^[1]。在全球陆地生态系统中,由于水分、温度和其他非生物因素等限制种子植物生长的区域,BSC 的生态功能十分突出^[2]。占陆地 40%的干旱、半干旱等生态系统中,BSC 与相邻种子植物斑块镶嵌分布,是地表覆被重要组成部分,占到活体盖度的 70%,发挥着极其重要的生态作用^[1]。BSC 通过对土壤物理、化学和生物学性质的改变,增加土壤资源异质性^[3-4];同时,气候、物种组成、演替阶段等决定着 BSC 的外部形态,影响地表物质分布,种子植物个体定居,植被空间分布^[5-6],进而影响地表物质能量的格局和动态,对生态系统功能产生重要影响^[7]。

通过种子繁殖是种子植物种群维持与扩散的先决条件。种子萌发到幼苗建植是植物生活史中最为脆弱的阶段,大量个体在这一阶段死亡,而限制种群更新^[8],尤其是在干旱、半干旱、高寒等脆弱生态系统中,幼苗更新的限制因子增加,幼苗更新困难^[9-10]。植物生活史早期阶段面临的种子限制和微生境限制,影响种群更新和群落构建,进而影响植被格局和生态功能^[11]。

在气候变化与各类干扰活动加剧的背景下,BSC 的发育影响着地表微形态,土壤结构,土壤温度、水分、养分特性,土壤生物、代谢产物、酶活性等,并受到这些因素的反馈,形成复杂的近地表生态过程;而改变的地表微形态与散落地表的种子形态特征共同影响着种子在各种外营力作用下的传播和最终保存微生境;继而生物结皮对地表的物理、化学、生物学性质的改变影响着保存下来种子的萌发、出苗和幼苗建植过程。因而,BSC 的存在会影响种子植物群落物种组成与空间格局^[12-13](图 1)。研究表明,即使地表性质的细微差异也能导致种子萌发与幼苗更新的显著变化^[14],这意味着缺乏这方面的研究将无法全面理解相关生态系统的植被动态^[15]。因此,深入研究 BSC 对种子传播、萌发和幼苗建植的影响是全面认识相关生态系统植被退化、恢复、演替的关键^[16]。本文主要从以下几个方面的研究进行综述:BSC 对种子传播的影响,BSC 对种子萌发与出苗的影响,BSC 对幼苗存活、建植的影响;并对现有研究进展及存在问题进行讨论分析,探讨未来研究的方向,以期促进相关研究发展。

1 BSC 对种子传播的影响

由于大多数(陆生)种子植物只能通过种子形式移动,植物的空间动态在很大程度上由种子传播驱动^[17]。种子散落地表后,受到风、水等自然外力或动物外力作用发生二次传播^[18]。BSC 一般生长于较为开阔的生境,并改变地表微形态,阻碍其表面种子埋入土壤,继而影响种子二次传播及最终保存位置,改变影响种子萌发或休眠的外部条件。

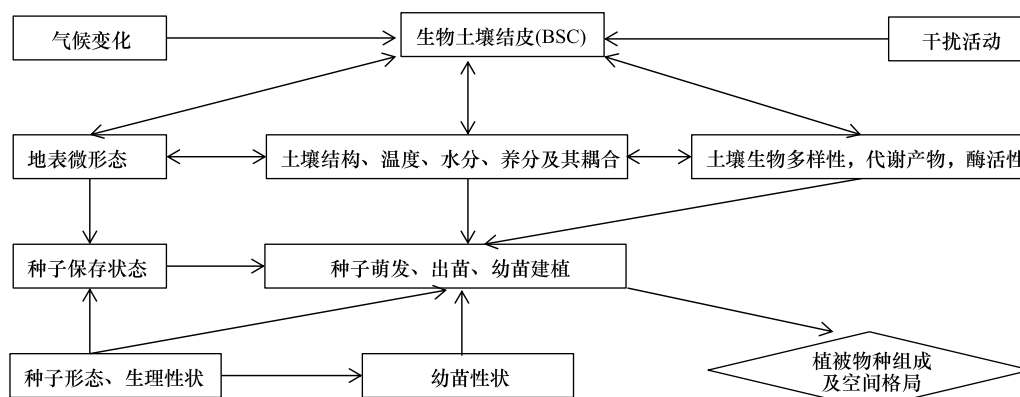


图1 生物土壤结皮对种子萌发与幼苗建植影响模式图

Fig.1 Model diagram of the effect of biological soil crust on seed germination and seedling establishment

BSC 的外部形态影响其表面物质的迁移和沉积^[3]。受气候条件和物种组成的影响, BSC 可分为光滑的结皮, 主要组成物种为蓝藻, 发生在没有冻胀的干旱地区; 具皱纹的结皮, 微地形高达 3 cm, 发生在炎热的沙漠; 小尖塔状结皮, 微地形高达 15 cm, 出现在凉爽的沙漠; 波状结皮在寒冷的沙漠, 土壤会结冰, 但高地衣-苔藓覆盖层的内聚力使土壤结块的高度限制在 5 cm 左右^[3]。光滑和具皱纹的结皮增加了种子从表面流失的风险, 种子倾向于迁移到具有拦截障碍物的微生境, 如岩石或植物斑块; 而小尖塔状结皮和波状结皮则增加了种子的保留几率, 降低结皮上的种子流失^[19]。

BSC 类型及演替阶段, 影响地表微形态, 进而影响种子传播^[20-21]。在腾格里沙漠东南缘人工固沙植被区, 沙丘表面形成以藻类为优势种的 BSC, 在沙土表面形成了一层致密的“保护层”, 由于风的作用, 种子很难保留在结皮表面^[22], 而主要集中在粗糙的沙土表面、枯死的植物和半灌木 (如黑沙蒿 *Artemisia ordosica*) 下^[23]。因此, 在植物斑块与开阔 BSC 斑块镶嵌分布的生境中, 植物斑块往往成为种子汇集区域^[24]。在地表径流作用下, 致密结皮层上的种子会随径流作用发生传播。在温暖和干热的沙土基质上, BSC 形成光滑致密的表层, 减少了种子埋入土壤的机会; 同时, 在雨季减少降雨入渗, 增加地表径流^[25]和结皮表面种子流失的风险。苔藓结皮表面粗糙, 具有较高的种子捕获能力。腾格里沙漠东南缘、科尔沁沙地土壤种子库在苔藓结皮上的储量显著高于藻类结皮^[26-27]。野外调查发现, 地表裂缝或适度干扰破坏结皮层, 能够增加种子的保存, 而在未受扰动的结皮上几乎没有种子^[16, 28]。另外, BSC 产生的胞外聚合物基质会改变土壤黏聚力, 促进微生物诱发的沉积结构的形成 (例如, 卷起、褶皱、干燥多边形), 从而间接影响种子的保存和萌发^[29]。总之, BSC 改变地表微形态, 影响种子保存微生境与保存数量。

另一方面, 种子自身特征, 如形状、附属物 (芒、刺、冠毛、绢毛等)、湿润时分泌粘液的能力等与 BSC 共同作用而影响种子空间分布^[30]。例如一些针茅属植物的繁殖体具有吸湿芒和锐利尖端, 易穿透结皮层而使种子保存下来; 一些具有粘液分泌能力的种子, 能更好的与地表结合, 增加保存的机会。再有, 繁殖体大小、附属物和地表类型共同作用决定种子沉积模式^[31], 大种子, 特别是那些有附属物 (如冠毛、翅) 的种子, 埋藏过程往往受到 BSC 的抑制^[32]; 裸露土壤斑块比完整 BSC 斑块保存更多的大种子^[31]。所以, 种子对 BSC 的响应通过其大小和形状等特征来调节。对于面临外来物种入侵的生态系统, 完整 BSC 能够阻止外来物种的种子进入土壤, 而增加这些种子的流失或被捕食几率, 进而减少外来物种定居^[33]。

BSC 对种子传播、保存的研究主要通过不同微生境的土壤种子库调查得到, 如设置不同的干扰方式, 观测土壤种子库保存情况, 或者通过模拟径流冲刷, 研究不同地表类型与径流组合对种子迁移的影响等^[30]。但是, 目前模拟降雨、径流冲刷、风力侵蚀的实验多在裸土上进行, 考虑到 BSC 的研究较少, 同时对发育有 BSC 的地表径流力学特性、气流特性, 及其对种子迁移影响的力学机制还缺乏深入研究。今后研究中, 应更多地借

鉴土壤侵蚀学研究方法,把 BSC 作为地表属性,把种子作为被迁移物质,建立预测模型,更好的评估气候变化、干扰活动条件下 BSC 对种子传播的影响。

2 BSC 对种子萌发与出苗的影响

BSC 对种子萌发过程的影响一直存在的争论,受到结皮物种组成、结皮演替阶段、气候、土壤、植物物种、种子形态以及试验条件等多种因素交叉影响,促进作用、抑制作用或不影响出现在不同研究中。

2.1 BSC 直接作用对种子萌发与出苗的影响

2.1.1 物理阻碍

BSC 具有疏水性和一定的表面粗糙度,当完整的结皮表面没有合适的微形态结构来提供机械稳定性和足够的水分时,种子发芽就会受到负面影响^[16,34]。BSC 微冠植物(地衣、苔藓配子体和孢子体)可以阻碍种子埋藏,增加种子暴露于干燥环境的风险^[33-35],如蓝藻和地衣结皮在土壤表面形成机械屏障,减少种子与土壤的接触,降低水分有效性而显著抑制其表面种子的萌发^[16,36]。苔藓结皮通过改变种子保存及其与土壤的接触而构成环境筛效应^[37]。但是,也有一些多物种混合生长形成的 BSC 具有许多微凹地形,可作为水和种子的汇集区,增加了种子和苗床的接触以及水分有效性,从而利于种子萌发^[38-40]。

BSC 受到干扰后,田间出苗率和幼苗多样性均增加,说明完整的 BSC 对种子萌发、出苗有明显的抑制作用^[21,33]。同时,野外监测也发现,蓝藻和地衣等结皮裂缝的形成会提高种子的发芽率^[16]。这些研究表明,物理阻碍是种子萌发、出苗的主要限制因素之一,因为机械干扰 BSC 并不能消除其生物学效应^[31]。其次,种子位置对其萌发和出苗很重要。研究发现,种子如果处于结皮层下,则出苗率显著降低;而且通过结皮层裂缝出苗的几率要远高于直接穿透结皮层的出苗几率^[16,41]。

此外,不同种子萌发条件不同,一些物种在光照条件下比在黑暗条件下发芽更好,因此 BSC 层对光照的阻挡限制了处于结皮层下的种子萌发^[41]。种子受到 BSC 物理障碍影响,推迟萌发的时间,BSC 对发芽时间的影响可能大于对最终发芽率的影响^[32],使得种子萌发时滞延长,增加吸胀、萌动种子暴露于干燥条件的风险,造成种子死亡。

2.1.2 化感作用

构成 BSC 的隐花植物分泌物和次生代谢物质复杂多样,对种子萌发产生不同影响。研究发现 BSC 对种子萌发的影响具有种特异性^[31]。化学沥滤液和胞外多糖(Exopolysaccharide EPS)可抑制某些植物的种子萌发^[42]。物种 *Enneapogon cylindricus* 对地衣、蓝藻释放的化学物质和 EPS 具有一定的敏感性。在灭活后,滤出液处理种子萌发率显著增加。念珠藻属蓝藻对草本物种 *Hordeum jubatum* 萌发和生长的抑制作用最强,是由于蓝藻毒素能够减少植物根的生长^[5]。滤出液浓度的变化会对种子萌发产生不同效应,具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)、眼点伪枝藻(*Scytonema ocellatum*)的胞外多糖对粗枝猪毛菜(*Salsola subcrassa*)的种子萌发表现为低浓度抑制、高浓度促进作用,地木耳(*Nostoc commune*)的胞外多糖仅在高浓度时对粗枝猪毛菜的种子萌发具有促进作用,眼点伪枝藻和地木耳对小花荆芥(*Nepeta micrantha*)、琉苞菊(*Hyalea pulchella*)种子萌发具有抑制作用^[43]。但是,也要一些试验研究发现 EPS 对植物的种子萌发和幼苗生长有益,用提纯的鞘藻属和念珠藻属蓝藻培养基处理,对实验物种种子萌发均无抑制作用,且对两个物种 *Senna notabilis*, *Acacia hilliana* 的种子萌发、幼苗存活具有积极的影响^[44]。

地衣对种子萌发和幼苗生长的作用因地衣物种和植物物种组合而异^[14,34,45]。地衣通过化感作用,能够抑制黑云杉种子萌发和幼苗生长^[46]。地衣组织中的渗滤液会抑制种子发芽,任何新长出的幼苗的菌根发育也会受到抑制^[47]。地衣的直接化感作用可能抑制萌发、胚根和胚轴的生长。苔藓植物的化感作用通过影响种子植物和其他苔藓植物的物种组成来塑造生态系统。20 世纪下半叶以来,人们在苔藓植物中发现了多种具有化感活性的化学物质,实验室研究表明,这些化学物质对周围植物的萌发、生长具有抑制作用^[48]。在标准的实验室试验中,从苔类植物中分离出的几种物质均显示出植物毒性,抑制种子萌发和幼苗生长^[49-50]。

但是,大多数关于化感作用的研究都是实验室内完成的,通常使用高浓度的提纯化合物进行试验,而在田间条件下化感作用的明确证据很少^[51]。在田间条件下,化感作用被认为通过抑制土壤微生物和菌根真菌间接影响幼苗生长^[47]。此外,化感作用取决于特定的次生化合物和植物种类。所以,组成 BSC 的隐花植物的次生代谢产物对种子萌发、幼苗生长影响机制还缺乏明确的认识,次生代谢产物物质复杂,对植物活性影响机制不同,同时受到浓度、试验条件和自然条件中气候、土壤、微生物等因素在内的诸多条件综合影响,实验室结果可能并不能真正反映野外自然状态。所以,还需要更多揭示植物生理生化机制的室内控制试验与野外监测协同研究,才能全面揭示 BSC 化感作用对种子萌发与幼苗出苗的影响。

2.2 BSC 间接作用对种子萌发与出苗的影响

2.2.1 改变水分有效性

水分有效性对种子萌发期间的吸胀、代谢活动、胚根生长至关重要。而不同类型 BSC 因其生理结构不同,对有效水分的保持能力不同,从而对种子萌发产生差异性影响。以地衣为主的生物结皮,特别是壳状、叶状或鳞状地衣的表面,通常是硬化和疏水的,会影响种子与土壤接触,使种子暴露于结皮表面的干燥环境,从而导致萌发率和出苗率下降^[40,52]。相比之下,苔藓生长形成的软垫较为松散,并能捕获包括露水和雾等多形式的水,从而增加水分有效性^[53],促进种子萌发、出苗。Serpe 等^[54]研究发现高藓和短苔结皮通过影响水分状况来影响种子发芽过程,短苔类为主的结皮对种子水分状况有负向影响,可显著降低种子萌发。与短藓结皮相比,高藓结皮可增加了种子平均发芽率。但是,如果苔藓高度超过一定值,限制其表面种子与土壤接触,反而会抑制种子萌发^[22]。

结皮对种子萌发的抑制作用会随水分状况改变。Langhans 等^[41]研究发现持续浇水处理与间断浇水处理相比能使出苗率增加,自然浇灌的样品在处理(裸沙、BSC)之间往往没有显著差异,即结皮的抑制作用取决于水的有效性。当相对湿度为 100%时,地衣结皮对种子萌发限制消失^[40]。Funk 等^[55]对比分析裸地和 BSC 生境不同水分处理下种子萌发速度,发现干旱条件下,BSC 显著降低了种子萌发率和萌发速度。此外,当降水增加时,土壤含水量增加,BSC 对田间种子萌发和存活的抑制变得不明显^[42,52]。因此,今后的研究要注意 BSC 与水分有效性耦合作用对种子萌发、出苗影响,才能更加准确预测气候背景下,降雨模式变化与 BSC 协同如何驱动种子植物更新与植被动态。

2.2.2 改变养分有效性

BSC 能够通过固氮菌固氮,增加表层氮素;通过拦截尘粒,增加黏粒和相应的养分元素(如 N、P、K、Mg、Cu、Fe、Mn)。随着 BSC 发展,土壤团聚体稳定性、土壤持水性、土壤有机碳、土壤 N 都有增加^[56-57]。BSC 还可以通过矿物、菌丝和有机聚合物的相互作用将营养矿物稳定于地表^[58],提高表层土壤养分固持能力,减少土壤表聚养分的深层渗漏和随径流流失^[59]。在干旱贫瘠生态系统,这些营养元素富集对于种子萌发,尤其是幼苗生长及其重要。

此外,发育良好的 BSC 层的叶绿素 a 和有机质含量明显增加,呈现出较高的微生物群落活性和生物量^[60]。如苔藓结皮形成后,土壤中细菌和真菌数量多、多样性高,这些细菌和真菌活动能提高土壤养分有效性^[61]。所以,BSC 增加表层土壤养分和微生物活性、富集养分元素、分泌生长激素,对打破种子休眠、种子萌发和幼苗早期生长产生重要的影响。目前,越来越多的研究发现土壤微生物群落对植物群落发展具有重要影响,因而应将 BSC 对表层土壤养分、生物学性质的影响与种子萌发生理学结合,从 BSC 对养分元素、生长激素改善的角度揭示其对种子萌发和幼苗生长的影响。

2.2.3 改变温度

BSC 的生长改变地表的颜色和粗糙度,改变土壤湿度,综合影响表层土壤的温度。BSC 对土壤热特性的影响不仅取决于反照率,还取决于 BSC 对土壤热特性的影响^[62]。所以,在一些高温限制情况下,BSC 降温能够改善种子萌发和幼苗生长微生境。在火烧后的杉林恢复过程中,苔藓结皮的发育,与地衣结皮相比,降低了表层土壤温度,降低了蒸腾,增加了土壤水分,使黑云杉种子在苔藓结皮上发芽率和出苗率高于地衣结皮^[46]。

同时,在一些高海拔、高纬度地区,BSC 能提高土壤温度^[3],结皮层中某些有机物质可以提升辐射吸收,在一定程度上提高土壤的温度,从而促进种子萌发和定居^[63]。*Stipa capensis* 种子初夏散布,能够进入 BSC 脱水产生的小裂缝,BSC 处于空旷斑块,光照充足,温度较高,提高了结皮表面和结皮中存储的 *S. capensis* 种子的萌发率^[64]。在高山矮灌木植被中,地衣层缓冲了极端的土壤温度和干旱天气下的土壤干燥,地衣层幼苗更新率总体高于裸地。地衣通过保持土壤水分和防止由于高反射率和低导热系数而导致的极端温度,从而促进幼苗的生存^[51]。Hawkes 等^[38]发现,在较严重的环境压力下,地衣结皮对种子植物负面影响变弱。所以,BSC 对植物更新的影响存在环境梯度效应,在研究 BSC 对种子萌发出苗影响时,应将其放在大的生态背景中,设置一定的环境梯度,以科学认知 BSC 的生态作用,尤其是反映气候变化后可能产生的生态效应。

2.3 种子本身特性与 BSC 作用对其萌发与出苗的影响

不同类型种子萌发和出苗对 BSC 响应的差异部分是由于种子外部形态的差异造成的。种子一些形态特征可增加其在 BSC 上萌发与出苗的机会:如埋藏机制、粘液分泌能力、动物体内传播、非生物传播(风力、水力)等^[22,65,66]。研究表明,大种子的出苗,特别是那些有附属物(如翅、冠毛)的种子,往往受到 BSC 的抑制^[20,32,36,67]。而小而光滑的种子、长型种子、具有吸湿芒的种子等受到的抑制较小或不受抑制^[68]。附属物也可降低种子与土壤表面的接触或阻碍种子进入土壤裂隙^[67],这一机制多被用来解释 BSC 抑制大种子、具附属物种子、外来物种种子与土壤接触,进而限制萌发的驱动因素^[6,69]。BSC 被扰动后,组成群落的物种种子大小更加多样化,而在保存良好的 BSC 中,组成群落的物种种子大小更加集中,这表明 BSC 在种子萌发和幼苗建立过程中起到了过滤的作用^[14,70],影响群落物种组成。

大量研究发现,与乡土物种相比,BSC 对外来物种种子萌发的抑制作用更强^[6,33,39,71],或者 BSC 对乡土物种更新没有影响,甚至具有促进作用,但是对外来物种多表现出抑制作用^[12,72]。有时,外来物种种子因具有大的附属物而减少了与土壤表面的接触,并难以进入 BSC 的小裂缝,使种子暴露于被捕食和干旱风险中^[73]。种子生理特性也可能促进乡土种子的萌发,因为 BSC 以多种方式改变微环境,能够满足这些植物种子萌发的生理需求,如 BSC 改变地表温度、光照、水分、养分及代谢产物等。但是,存在单独因素或多因素共同影响,使得外来物种不适应这种独特苗床特征,从而限制了外来物种的种子萌发和出苗。

自然生境中,种子植物与 BSC 共生是长期相互作用形成的,BSC 在不同形态种子保存、影响种子萌发与幼苗建植等方面形成环境筛效应,影响种子植物更新过程、群落演替与发展。所以,当气候变化或外部干扰发生时,会影响 BSC 的类型及完整性,继而影响种子的保存、萌发、出苗等过程,影响地上植被的发展。因此,应加大研究,明确温度和水分组合情况变化、各类活动干扰、外来物种迁入、人工植被建设等情况下 BSC 对种子保存、萌发、幼苗建植的潜在影响,为科学预测未来植被发展奠定基础。

3 BSC 对幼苗建植的影响

BSC 对其表面萌发种子的扎根和其下层种子出苗以及幼苗早期根系生长有影响,进而作用于幼苗建植过程。

3.1 BSC 物理障碍对幼苗建植的影响

BSC 的表面物理特征影响幼苗扎根而阻碍其建植,土壤结皮厚度增加,种子胚根下扎所需要克服的机械障碍随之增大,当土壤穿透阻力大于 2.0 MPa 时,即便土壤湿润,根系伸长都会受到显著限制^[74]。而风沙土和黄绵土藓结皮层最大穿透阻力最高达 3.74 MPa 和 8.01 MPa^[75]。所以,幼苗根系很难穿透结皮层,导致幼苗建植成功率显著下降^[76-77]。首先,散落于 BSC 上的种子发芽后根尖无法扎入结皮,造成大约 60% 的根尖坏死^[40]。其次,根尖不能穿透结皮层,胚根的生长将种子从苗床上推开 1-3 天,使幼苗暴露于干燥风险之中,增加了幼苗建植失败率^[33],因此,厚而连续的菌体被认为对扎根有很强的阻碍^[14]。反之,对结皮层的扰动可促进幼苗扎根和建植^[52]。此外,地衣菌体因水分波动而膨胀和收缩,幼苗由于反复的地衣活动而被拉出土体造成根系伤害^[51]。第三,BSC 限制幼苗扎根,从而限制幼苗获取水分和养分^[39-40],也是结皮表面幼苗死亡的主

要原因之一。因此,即使有活力的种子最终在结皮上萌发,其成功建植和存活的前景将在很大程度上受到胚根无法穿透结皮层的限制^[39]。BSC 的存在,与水分胁迫等因素共同限制了幼苗扎根和根系的伸长、生长。此外,BSC 形成物理障碍限制结皮下幼苗钻出,使一些萌发的幼苗建植失败^[41]。

但是,一些情况下,BSC 的存在增加了表层土壤的含水量,苔藓结皮土壤含水量显著高于地衣结皮土壤含水量,地衣结皮土壤含水量显著高于蓝藻结皮土壤含水量。发育有完整的苔藓和地衣结皮的土壤水分显著高于受干扰的土壤。BSC 的发育能够提高水分有效性而促进幼苗的存活与生长,一定程度上提高建植成功率^[39,54]。所以,当幼苗能够扎根进入土壤或能够从结皮层下出苗时,BSC 对土壤水分、养分的改善会增加幼苗存活和建植成功率。

3.2 BSC 化学作用对根系生长的影响

组成 BSC 的隐花植物分泌次生代谢产物,对种子植物根系生长产生不同的效应。蓝藻能够分泌促生长物质,如生长素、细胞分裂素和赤霉素^[78],在植物生长、代谢和发育调节中具有重要的功能,可促进多物种生长。藻(*Phormidium tenue*)的胞外多糖能够促进沙生豆科灌木植物(*Caragana koshinskii*)的萌发(萌发率,发芽势)和幼苗根系生长,促进幼苗生理活性与养分吸收;其原因是,胞外多糖的存在通过影响电子传递链而提高种子的发芽率、离子吸收和光合活性,通过消除活性氧而降低氧化损伤等方面促进沙漠灌木物种生长^[79]。利用蓝藻菌提取物处理种子,对本地植物种子萌发和幼苗生长有积极的影响^[44];蓝藻接种液预处理种子,能促进非固氮物种的幼苗根系生长^[80]。但是,一些蓝藻毒素抑制特定物种根系生长,并引起根形态改变,严重影响水分的吸收,而限制其幼苗建植,进而对种子植物进行筛选,影响群落物种组成^[5]。苔藓植物配子体水提液对林木种子萌发和幼苗生长均表现出强的化感作用,尤其表现在对树木幼苗生长的抑制方面^[81]。组成 BSC 的隐花植物具有丰富的代谢产物,而且随着生存条件的变化而变化,这些特性对特定物种的萌发和幼苗生长会产生影响,但其具体代谢产物的作用途径、发生作用的浓度、作用机理及对植物群落影响的综合效应还有待于深入研究。

3.3 BSC 间接作用对幼苗建植的影响

BSC 通过调节土壤水分、养分、土壤物理性质等,间接地影响幼苗建植和生长。与沙土相比,BSC 的发育增加了表层土壤含水量,和有机碳、速效磷、速效氮等土壤养分。一旦植物克服萌发、出苗限制,具有 BSC 的斑块相对裸沙对幼苗生长有不同程度的促进作用^[36,71]。在水分匮乏时,BSC 能够减少蒸腾,保持土壤水分。3 cm 深度的土壤水分监测显示,与裸地相比,蓝藻结皮覆盖的土壤含水量更高,土壤水分流失更慢。较发达的蓝藻结皮条件下的非降雨水输入量也高于裸地,对幼苗生长有促进作用^[82-83]。而且,BSC 使土壤水分持续有效,从而促进幼苗存活和生长^[84]。因此,BSC 可以缓解干旱的影响,这在未来全球变暖的情况下可能是至关重要的。

BSC 通过改善土壤化学性质和养分条件,提高植物的资源可用性^[12,68]。BSC 增加了所有试验物种组织中氮元素含量,整体上促进了幼苗生长,尤其是草本植物^[67]。地衣和苔藓结皮能改善土壤的水分、养分、温度条件,促进物种 *Stipa barbata* 和 *S. capensis* 的建植、存活^[85]。BSC 组成物种变化,与环境相作用,对幼苗存活率、高度、生物量、根系生长、组织水分和微量营养物质有显著影响。Thiet 等^[86]在沙丘生态系统研究中发现,藻类结皮和苔藓结皮使幼苗存活率和活力增加,而地衣-苔藓结皮降低了这些植物的反应。特定的气候条件,BSC 物种构成、演替阶段等,对入渗的促进亦或阻碍,增加径流等作用会出现差异^[87],对幼苗建植也会出现不同的效应。因此,开展更多的野外跟踪调查,才能更好的了解 BSC 对幼苗建植和生长的影响,尤其是在气候变化背景下,为预测未来植被发展趋势提供依据。

4 结论与展望

BSC 作为陆地生态系统地表重要组成部分,对生态过程产生一系列影响,其中对种子传播、萌发、出苗与幼苗建植、生长等过程产生重要影响。全球而言,相关研究主要涉及的生境类型包括荒漠(热带、温带)、草

原、疏林、高山、极地等。研究表明,BSC 对种子植物的影响机制在于其通过改变土壤性状(地表粗糙度、土壤温度、湿度、养分含量、酸碱度、土壤稳定性、土壤生物特性等)以及自身分泌次生代谢产物来影响种子植物更新的关键环节,对植物种群更新和群落物种组成与空间格局产生重要影响,对植物多样性的维持与生态系统功能实现具有重要作用。

目前,BSC 对种子萌发与幼苗建植的影响还存在争议。这些研究结果受到多种因素的影响,如组成生物结皮的隐花植物差异(物种、发育阶段、组合状况等),试验种子植物物种差异(种子形态特征、萌发性状、幼苗根系生长性状、物种起源、生长习性),气候条件(干旱/高温为主要胁迫因素、低温为主要胁迫因素),试验控制条件(室内试验、野外观测、结皮扰动、结皮层生物灭活、水分控制、混合结皮或单一结皮、结皮生物次生代谢产物溶液提取方式及浓度等)诸多因素。同时,BSC 的物理障碍、化学作用以及间接地对水分、养分有效性等条件的综合作用影响种子萌发与幼苗存活及建植。

然而,利用传统的萌发试验、简单的对比试验研究 BSC 对种子萌发、幼苗建植影响不能够揭示其内在影响机制,使相关研究难以深入。因此,应加大学科交叉,引入分子生物学、植物生理学、生物化学等微观机理研究,对地遥感、野外生态因子过程监测、控制实验等宏观、中观研究,再结合模型模拟、数据挖掘等多种手段研究揭示 BSC 对种子传播、萌发和幼苗建植的影响机制。例如,通过对组成 BSC 的物种与相应地区的种子植物谱系分析,按演化关系对隐花植物和种子植物进行分类,探讨类群层面的相互作用关系,弥补原来单个物种研究的不足;加大生理学研究,更加具体的研究 BSC 对微环境改变是如何在生理层面影响种子萌发和幼苗生长的,为科学建立模型奠定数据基础;通过对地遥感,实时快速的监测 BSC 对地表温度、水分的影响,结合气候变化、生境干扰等,研究 BSC 演化发展对近地表微环境的改变对区域植物更新过程的影响;通过野外生态因子过程观测与幼苗动态监测,产生过程数据,揭示自然状态下 BSC 对幼苗更新的影响;与水文过程模型、土壤侵蚀模型结合,揭示 BSC 对地表微形态改变等对径流、风速影响而对种子传播的影响,揭示自然状态种子分布与微生境结合状况,再与幼苗更新监测数据结合,预测植物群落发展规律。在当前全球变化背景下,生物多样性丧失和土地荒漠化对地球生态系统可持续发展带来的挑战。干旱、半干旱、高山、高纬度等生态脆弱区易受到影响,温度、降水等基本气象要素的变化,势必引起 BSC 物种组成结构变化,掌握种子植物和 BSC 中隐花植物的物种间特异性相互作用机制,并将这些因素引入相关预测发模型,为科学评估气候变化背景下 BSC 与种子植物协同变化的植被发展提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] 李新荣,谭会娟,回嵘,赵洋,黄磊,贾荣亮,宋光. 中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究. 科学通报, 2018, 63(23):2320-2334.
- [2] Antoninka A, Faist A, Rodriguez-Caballero E, Young K E, Chaudhary V B, Condon L A, Pyke D A. Biological soil crusts in ecological restoration: emerging research and perspectives. *Restoration Ecology*, 2020, 28(S2):S3-S8.
- [3] Belnap J. The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(4):181-189.
- [4] Concostrina-Zubiri L, Huber-Sannwald E, Martínez I, Flores J L F, Escudero A. Biological soil crusts greatly contribute to small-scale soil heterogeneity along a grazing gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 64:28-36.
- [5] Sonkoly J, Valkó O, Deák B, Migléc T, Tóth K, Radócz S, Kelemen A, Riba M, Vasas G, Tóthmérész B, Török P. A new aspect of grassland vegetation dynamics: cyanobacterium colonies affect establishment success of plants. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28(3):475-483.
- [6] Song G, Li X R, Hui R. Effect of biological soil crusts on seed germination and growth of an exotic and two native plant species in an arid ecosystem. *PLoS One*, 2017, 12(10):e0185839.
- [7] 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.
- [8] James J J, Svejcar T J, Rinella M J. Demographic processes limiting seedling recruitment in arid grassland restoration. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(4):961-969.
- [9] Commander L E, Merino-Martín L, Elliott C P, Miller B P, Dixon K, Stevens J. Demographic, seed and microsite limitations to seedling recruitment in semi-arid mine site restoration. *Plant and Soil*, 2020, 457(1/2):113-129.
- [10] Duncan C, Schultz N L, Good M K, Lewandowski W, Cook S. The risk-takers and -avoiders: germination sensitivity to water stress in an arid zone with unpredictable rainfall. *AoB PLANTS*, 2019, 11(6):1-12.

- [11] Scott A J, Morgan J W. Early life-history stages drive community reassembly in Australian old-fields. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(4): 721-731.
- [12] Havrilla C, Leslie A D, Di Biase J L, Barger N. Biocrusts are associated with increased plant biomass and nutrition at seedling stage independently of root-associated fungal colonization. *Plant and Soil*, 2020, 446(1): 331-342.
- [13] 秦福雯, 康瀚月, 姜凤岩, 刘晓丽, 徐恒康, 位晓婷, 邵新庆. 生物土壤结皮演替对高寒草原植被结构和土壤养分的影响. *生态环境学报*, 2019, 28(6): 1100-1107.
- [14] Escudero A, Martínez I, de la Cruz A, Oñolara M A G, Maestre F T. Soil lichens have species-specific effects on the seedling emergence of three gypsophile plant species. *Journal of Arid Environments*, 2007, 70(1): 18-28.
- [15] Wood J L, Franks A E, Egidi E. Linking microscopic interactions with macroscopic effects. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28(3): 462-463.
- [16] Li Y K, Ouyang J Z, Lin L, Xu X L, Zhang F W, Du Y G, Liu S L, Cao G M, Han F. Alterations to biological soil crusts with alpine meadow retrogressive succession affect seeds germination of three plant species. *Journal of Mountain Science*, 2016, 13(11): 1995-2005.
- [17] Nathan R, Muller-Landau H C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(7): 278-285.
- [18] Chambers J C, MacMahon J A. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, 25: 263-292.
- [19] Belnap J, Prasse R, Harper K T. Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants//Belnap J, Lange O L, eds. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer, 2001: 281-300.
- [20] Belnap J. The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes*, 2006, 20(15): 3159-3178.
- [21] Su Y G, Li X R, Cheng Y W, Tan H J, Jia R L. Effects of biological soil crusts on emergence of desert vascular plants in North China. *Plant Ecology*, 2007, 191(1): 11-19.
- [22] Li X R, Jia X H, Long L Q, Zerbe S. Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger Desert (N China). *Plant and Soil*, 2005, 277(1/2): 375-385.
- [23] 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结皮及其对固沙植被影响的研究. *植物学报*, 2000, 42(9): 965-970.
- [24] Val J, Travers S K, Oliver I, Eldridge D J. Perennial plant patches are sinks for seeds in semi-arid woodlands in varying condition. *Applied Vegetation Science*, 2020, 23(3): 377-385.
- [25] Issa O M, Valentin C, Rajot J L, Cerdan O, Desprats J F, Bouchet T. Runoff generation fostered by physical and biological crusts in semi-arid sandy soils. *Geoderma*, 2011, 167-168: 22-29.
- [26] 苏延桂, 李新荣, 贾荣亮, 潘颜霞. 腾格里沙漠东南缘苔藓结皮对荒漠土壤种子库的影响. *应用生态学报*, 2007, 18(3): 504-508.
- [27] 郭轶瑞, 赵哈林, 左小安, 王少昆, 张佳文. 科尔沁沙地生物结皮的土壤种子库特征. *水土保持学报*, 2007, 21(6): 187-191.
- [28] Prasse R, Bornkamm R. Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants. *Plant Ecology*, 2000, 150(1/2): 65-75.
- [29] Rossi F, Mugnai G, De Philippis R. Complex role of the polymeric matrix in biological soil crusts. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 19-34.
- [30] Thompson S E, Assouline S, Chen L, Trahtenbrot A, Svoray T, Katul G G. Secondary dispersal driven by overland flow in drylands: review and mechanistic model development. *Movement Ecology*, 2014, 2(1): 7.
- [31] Steggles E K, Facelli J M, Ainsley P J, Pound L M. Biological soil crust and vascular plant interactions in Western Myall (*Acacia papyrocarpa*) open woodland in South Australia. *Journal of Vegetation Science*, 2019, 30(4): 756-764.
- [32] Briggs A L, Morgan J W. Seed characteristics and soil surface patch type interact to affect germination of semi-arid woodland species. *Plant Ecology*, 2011, 212(1): 91-103.
- [33] Hernandez R R, Sandquist D R. Disturbance of biological soil crust increases emergence of exotic vascular plants in California sage scrub. *Plant Ecology*, 2011, 212(10): 1709-1721.
- [34] 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.
- [35] Morgan J W. Bryophyte mats inhibit germination of non-native species in burnt temperate native grassland remnants. *Biological Invasions*, 2006, 8(2): 159-168.
- [36] Song G, Li X R, Hui R. Biological soil crusts determine the germination and growth of two exotic plants. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(22): 9441-9450.
- [37] Huber J K, Kollmann J. Recruitment filtering by a moss layer disadvantages large-seeded grassland species. *Basic and Applied Ecology*, 2020, 42: 27-34.
- [38] Hawkes C V, Menges E S. Effects of lichens on seedling emergence in a xeric florida shrubland. *Southeastern Naturalist*, 2003, 2(2): 223-234.
- [39] Deines L, Rosentreter R, Eldridge D J, Serpe M D. Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological

- soil crusts. *Plant and Soil*, 2007, 295(1/2):23-35.
- [40] Serpe M D, Zimmerman S J, Deines L, Rosentreter R. Seed water status and root tip characteristics of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts. *Plant and Soil*, 2008, 303(1/2):191-205.
- [41] Langhans T M, Storm C, Schwabe A. Biological soil crusts and their microenvironment: impact on emergence, survival and establishment of seedlings. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2009, 204(2):157-168.
- [42] Hawkes C V. Effects of biological soil crusts on seed germination of four endangered herbs in a xeric Florida shrubland during drought. *Plant Ecology*, 2004, 170(1):121-134.
- [43] 龚健, 张丙昌, 索菲娅. 生物结皮中优势蓝藻胞外多糖对几种荒漠草本植物种子萌发的影响. *中国沙漠*, 2015, 35(3):639-644.
- [44] Muñoz-Rojas M, Chilton A, Liyanage G S, Erickson T E, Merritt D J, Neilan B A, Ooi M K J. Effects of indigenous soil cyanobacteria on seed germination and seedling growth of arid species used in restoration. *Plant and Soil*, 2018, 429(1/2):91-100.
- [45] Zhuang W W, Serpe M, Zhang Y M. The effect of lichen-dominated biological soil crusts on growth and physiological characteristics of three plant species in a temperate desert of northwest China. *Plant Biology*, 2015, 17(6):1165-1175.
- [46] Mallik A, Kayes I. Lichen matted seedbeds inhibit while moss dominated seedbeds facilitate black spruce (*Picea mariana*) seedling regeneration in post-fire boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 2018, 427:260-274.
- [47] Sedia E G, Ehrenfeld J G. Lichens and mosses promote alternate stable plant communities in the New Jersey Pinelands. *Oikos*, 2003, 100(3):447-458.
- [48] Zamfir M. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants: evidence from greenhouse experiments. *Oikos*, 2000, 88(3):603-611.
- [49] Ludwiczuk A, Asakawa Y. Bryophytes as a source of bioactive volatile terpenoids-A review. *Food and Chemical Toxicology*, 2019, 132:110649.
- [50] Whitehead J, Wittemann M, Cronberg N. Allelopathy in bryophytes-a review. *Lindbergia*, 2018, 41(1):01097.
- [51] Nystuen K O, Sundsdal K, Opedal Ø H, Holien H, Strimbeck G R, Graae B J. Lichens facilitate seedling recruitment in alpine heath. *Journal of Vegetation Science*, 2019, 30(5):868-880.
- [52] Mendoza-Aguilar D O, Cortina J, Pando-Moreno M. Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe. *Plant and Soil*, 2014, 375(1/2):267-274.
- [53] Concostrina-Zubiri L, Molla I, Velizarova E, Branquinho C. Grazing or not grazing: implications for ecosystem services provided by biocrusts in Mediterranean cork oak woodlands. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(4):1345-1353.
- [54] Serpe M D, Orm J M, Barks T, Rosentreter R. Germination and seed water status of four grasses on moss-dominated biological soil crusts from arid lands. *Plant Ecology*, 2006, 185(1):163-178.
- [55] Funk F A, Loydi A, Peter G. Effects of biological soil crusts and drought on emergence and survival of a Patagonian perennial grass in the Monte of Argentina. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(6):735-741.
- [56] Chamizo S, Cantón Y, Miralles I, Domingo F. Biological soil crust development affects physicochemical characteristics of soil surface in semiarid ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 49:96-105.
- [57] 吉雪花, 张元明, 周小兵, 吴林, 张静. 不同尺度苔藓结皮土壤性状的空间分布特征. *生态学报*, 2014, 34(14):4006-4016.
- [58] Elbert W, Weber B, Burrows S, Steinkamp J, Büdel B, Andreae M O, Pöschl U. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nature Geoscience*, 2012, 5(7):459-462.
- [59] 王芳芳, 肖波, 孙福海, 李胜龙. 黄土高原生物结皮覆盖对风沙土和黄绵土溶质运移的影响. *应用生态学报*, 2020, 31(10):3404-3412.
- [60] Yu J, Kidron G J, Pen-Mouratov S, Wasserstrom H, Barness G, Steinberger Y. Do development stages of biological soil crusts determine activity and functional diversity in a sand-dune ecosystem? *Soil Biology and Biochemistry*, 2012, 51:66-72.
- [61] Xiao B, Veste M. Moss-dominated biocrusts increase soil microbial abundance and community diversity and improve soil fertility in semi-arid climates on the Loess Plateau of China. *Applied Soil Ecology*, 2017, 117-118:165-177.
- [62] Xiao B, Bowker M A. Moss-biocrusts strongly decrease soil surface albedo, altering land-surface energy balance in a dryland ecosystem. *Science of the Total Environment*, 2020, 741:140425.
- [63] 戴黎聪, 柯浔, 曹莹芳, 张法伟, 曹广民, 李以康. 关于生态功能与管理的生物土壤结皮研究. *草地学报*, 2018, 26(1):22-29.
- [64] Boeken B, Ariza C, Gutterman Y, Zaady E. Environmental factors affecting dispersal, germination and distribution of *Stipa capensis* in the Negev Desert, Israel. *Ecological Research*, 2004, 19(5):533-540.
- [65] 陈荣毅, 魏文寿, 张元明, 吴楠, 张静. 干旱区生物土壤结皮对种子植物多样性的影响. *中国沙漠*, 2008, 28(5):868-873.
- [66] Belnap J. Biological soil crusts in deserts: a short review of their role in soil fertility, stabilization, and water relations. *Algological Studies*, 2003, 109:113-126.
- [67] Zhang Y M, Belnap J. Growth responses of five desert plants as influenced by biological soil crusts from a temperate desert, China. *Ecological*

- Research, 2015, 30(6):1037-1045.
- [68] Ghiloufi W, Chaieb M. Differential effects of the crustose *Diploschistes diacapsis* and the squamulose *Fulgensia bracteata* on the establishment of a Mediterranean grass species. *African Journal of Ecology*, 2018, 56(1):109-115.
- [69] 李国栋, 张元明. 生物土壤结皮与种子附属物对 4 种荒漠植物种子萌发的交互影响. *中国沙漠*, 2014, 34(3):725-731.
- [70] Peralta A M L, Sánchez A M, Luzuriaga A L, de Bello F, Escudero A. Evidence of functional species sorting by rainfall and biotic interactions: a community monolith experimental approach. *Journal of Ecology*, 2019, 107(6):2772-2788.
- [71] Song G, Li X R, Hui R. Biological soil crusts increase stability and invasion resistance of desert revegetation communities in northern China. *Ecosphere*, 2020;11(2):e03043.
- [72] Berdugo M, Soliveres S, Maestre F T. Vascular plants and biocrusts modulate how abiotic factors affect wetting and drying events in drylands. *Ecosystems*, 2014, 17(7):1242-1256.
- [73] 宋光, 李新荣, 回嵘, 赵洋, 周媛媛, 管超. 沙区生物土壤结皮对外来植物种子萌发的影响. *兰州大学学报:自然科学版*, 2017, 53(4):521-525, 533-533.
- [74] Bengough A G, McKenzie B M, Hallett P D, Valentine T A. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(1):59-68.
- [75] 王国鹏, 肖波, 李胜龙, 孙福海, 李渊博. 黄土高原藓结皮覆盖土壤的穿透阻力特征及其影响因素. *土壤*, 2020, 网络首发.
- [76] 陈孟晨, 张景光, 刘立超, 冯丽, 滕嘉玲. 生物土壤结皮对一年生植物影响研究进展. *中国沙漠*, 2017, 37(3):483-490.
- [77] 邵晨曦, 秦树高, 冯薇, 魏宝. 生物土壤结皮物理因子对植物种子萌发的影响. *中国农业大学学报*, 2016, 21(2):20-30.
- [78] Chamizo S, Mugnai G, Rossi F, Certini G, De Philippis R. Cyanobacteria inoculation improves soil stability and fertility on different textured soils: gaining insights for applicability in soil restoration. *Frontiers in Environmental Science*, 2018, 6:49.
- [79] Xu Y H, Rossi F, Colica G, Deng S Q, De Philippis R, Chen L Z. Use of cyanobacterial polysaccharides to promote shrub performances in desert soils: a potential approach for the restoration of desertified areas. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(2):143-152.
- [80] Chua M, Erickson T E, Merritt D J, Chilton A M, Ooi M K J, Muñoz-Rojas M. Bio-priming seeds with cyanobacteria: effects on native plant growth and soil properties. *Restoration Ecology*, 2020, 28(S2):S168-S176.
- [81] 刘俊华, 王书平, 马海玲. 苔藓植物化感作用研究综述. *安徽农学通报*, 2014, 20(7):26-28, 55-55.
- [82] Pissolito C, Garibotti I A, Varela S A, Arana M V, Gonzalez-Polo M, Marchelli P, Bruzzone O. Water-mediated changes in plant-plant and biological soil crust-plant interactions in a temperate forest ecosystem. *Web Ecology*, 2019, 19(1):27-38.
- [83] Cantón Y, Chamizo S, Rodríguez-Caballero E, Lázaro R, Roncero-Ramos B, Román J R, Solé-Benet A. Water regulation in cyanobacterial biocrusts from drylands: negative impacts of anthropogenic disturbance. *Water*, 2020, 12(3):720.
- [84] Peter G, Leder C V, Funk F A. Effects of biological soil crust and water availability on seedlings of three perennial Patagonian species. *Journal of Arid Environments*, 2016, 125:122-126.
- [85] Tavili A, Jafari M, Chahouki M A Z, Sohrabi M. How do cryptogams affect vascular plant establishment? *Cryptogamie, Bryologie*, 2017, 38(3):313-323.
- [86] Thiet R K, Doshas A, Smith S M. Effects of biocrusts and lichen-moss mats on plant productivity in a US sand dune ecosystem. *Plant and Soil*, 2014, 377(1/2):235-244.
- [87] Xiao B, Hu K L. Moss-dominated biocrusts decrease soil moisture and result in the degradation of artificially planted shrubs under semiarid climate. *Geoderma*, 2017, 291:47-54.