

DOI: 10.5846/stxb202204140992

关红杰.毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿水分吸收的影响模拟.生态学报,2023,43(14):5875-5889.

Guan H J. Biocrust effects on root water uptake of shrubs in the Mu Us Desert. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(14): 5875-5889.

# 毛乌素沙地生物土壤结皮对油蒿水分吸收的影响模拟

关红杰<sup>1,2,3,\*</sup>

1 北京林业大学水土保持学院,北京 100083

2 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站,盐池 751500

3 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,杨凌 712100

**摘要:**植物可利用水分是决定沙生灌木生长的主要因子,生物土壤结皮(简称生物结皮)在降雨期影响降水入渗,而在干旱期改变土壤蒸发,从而影响土壤水分分布,最终可能影响灌木水分吸收。然而,关于不同降水条件下生物结皮对灌木水分吸收和水分胁迫的影响机制认识不清。以油蒿为研究对象,基于试验数据和 1990—2019 年气象数据,采用数学模拟,定量研究了毛乌素沙地不同降水条件下生物结皮对土壤水分分布和油蒿水分吸收的影响,评价干旱期生物结皮对油蒿水分胁迫的影响。结果表明:与无结皮处理相比,生物结皮处理的土壤蒸发降低了 5.1%;生物结皮改善了干旱期的土壤水分条件;生物结皮降低了植物水分胁迫的比例,平均降低比例为 8.1%;生物结皮提高了植物水分吸收,平均增加比例为 12.8%;生物结皮和对照植物水分吸收的比值随季节降水量的增加而降低,均值为 1.13。综上,生物结皮的出现并未消极地影响沙生灌木的水分吸收。研究结果有助于理解生物结皮与灌木的共生或竞争关系。

**关键词:**藻结皮;地衣结皮;藓结皮;土壤水分分布;植物水分吸收;植物水分胁迫

## Biocrust effects on root water uptake of shrubs in the Mu Us Desert

GUAN Hongjie<sup>1, 2, 3, \*</sup>

1 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Yanchi Ecology Research Station of the Mu Us Desert, Yanchi 751500, China

3 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

**Abstract:** The available water of plants is the main factor determining the growth of desert shrubs. The presence of biocrusts alters infiltration during rainfall event and changes soil evaporation during the drying period, and thus they could affect soil water distribution and local plant water uptake (PWU). However, the roles of biocrusts in PWU and plant water stress have not yet been quantified. The effects of biocrusts on soil water distribution and root water stress and uptake by plants (*Artemisia ordosica*) were determined based on experimental data, the simulated data derived from a physically based two-dimensional model, and recorded meteorological data during 1990 - 2019 from Yanchi site in the Mu Us Desert, China. Our results showed that (1) in comparison to the uncrusted soil, biocrusts decreased soil evaporation by 5.1%. (2) Biocrusts improved soil moisture during the drying period. (3) Biocrusts reduced the water stress fraction of the season, and the reduction percentage was 8.1%. (4) Biocrusts increased PWU by 12.8% when compared to the uncrusted soil. (5) The PWU ratio decreased with the increasing seasonal rainfall amount, with the mean value of 1.13. According to these results, we concluded that biocrusts did not negatively affect root water uptake of shrubs in drylands. Our findings about the influence of biocrusts on PWU have important implications for understanding of the symbiotic or competitive relationship

基金项目:黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室开放基金项目(A314021402-202222)

收稿日期:2022-04-14; 网络出版日期:2023-01-05

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guanhong311@bjfu.edu.cn

between biocrusts and shrubs in dryland ecosystems.

**Key Words:** cyanobacterial crust; lichen crust; moss crust; soil water distribution; plant water uptake; plant water stress

生物土壤结皮(简称生物结皮)是广泛分布在寒区和旱区严酷环境下的重要地表覆盖景观特征之一,其覆盖度占荒漠地表活体覆盖的40%以上<sup>[1-2]</sup>,是荒漠生态系统的重要构建者和组成部分。作为荒漠生态系统的“生态系统工程师”<sup>[3-4]</sup>,生物结皮在联系干旱、半干旱景观地表生物与非生物成分中起着无法替代的作用<sup>[5-6]</sup>。生物结皮作为沙区生态恢复的一个主要标志,对其生态与水文功能开展深入研究十分必要。

生物结皮的形成改变土壤理化性质<sup>[7-10]</sup>,调节土壤水文过程(例如,降水入渗、土壤蒸发等)<sup>[11-15]</sup>,从而影响土壤水分分布<sup>[16-19]</sup>,最终可能影响灌木生长<sup>[20-22]</sup>。然而,关于生物结皮与灌木的关系的研究主要集中在生物结皮对植物种子萌发、幼苗建植和植物生长的影响<sup>[23-25]</sup>。近年来,一些学者开展了生物结皮对植物生长影响的相关研究,研究发现,生物结皮通过减少降水入渗或增加土壤蒸发,降低土壤水分条件,最终导致灌木退化<sup>[26-28]</sup>。然而,另外一些学者提出了相反的观点,他们认为,生物结皮通过减少土壤蒸发改善了土壤水分条件,最终促进了植物生长<sup>[16, 29-31]</sup>。气候条件(例如,降雨特性、温度等)、生物结皮特征(例如,盖度、厚度、类型和发育阶段等)、研究方法和土壤水分状况的差异均可能对研究结果造成影响。此外,大部分已有研究仅比较不同类型生物结皮以及与对照之间的植物生长指标差异,关于生物结皮对植物生长的影响机制不明晰。因此,为了弄清生物结皮对灌木生长的影响机制,有必要进一步开展相关研究。

毛乌素沙地位于生态环境脆弱且敏感的农牧交错区,是我国四大沙地之一。近百年来,随着人口加剧、过度放牧以及不合理的土地利用,该地区面临着严重的沙漠化威胁。为了有效遏制风沙危害,防止沙化土地进一步扩张,目前主要以人工植被建设为主防治沙漠化。沙生灌木是毛乌素沙地最主要的固沙植被之一。研究认为,毛乌素沙地沙生灌木群落存在一个循环演替的过程<sup>[32-33]</sup>。其中,随着生物结皮发育(通常包括3个阶段:藻类、地衣和苔藓结皮),沙生灌木种群呈退化趋势。一些学者认为土壤水分可能是驱动沙生灌木群落演替的重要因素<sup>[34-36]</sup>。具体地,生物结皮改变了土壤水力特性和水文过程<sup>[20, 37]</sup>,从而影响了土壤水分分布(尤其是植物可利用水分),最终影响灌木水分吸收。为了验证这一假设,有必要在毛乌素沙地开展生物结皮对沙生灌木水分吸收的影响研究。另外,虽然目前已有较多关于生物结皮对土壤水分过程方面的研究,但鲜有针对其覆盖下土壤水分特征的模拟,尤其是针对其覆盖下土壤水分过程对沙生灌木水分吸收的影响模拟鲜少报道。另外,大气降水是沙区土壤水分的主要来源,稀少的、不连续的和不可预测的脉动事件是降水的基本特征。根据联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)发布的第五次评估报告显示,未来更多陆地区域出现强降水事件的数量可能会增加,在受干旱影响的地区可能出现干旱强度和/或持续时间的增加<sup>[38]</sup>。干旱持续时间的增加可能会导致灌木水分胁迫,而生物结皮可能会改变灌木对干旱胁迫的适应能力。然而,不同降水条件下生物结皮对植物水分吸收的影响机制不清。因此,本研究拟采用数值模拟开展相关研究,预期研究结果将对理解沙生灌木群落演替过程具有重要意义,可为毛乌素沙地植被恢复和生态系统管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本研究区位于宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站(简称盐池研究站)(37°04'—38°10'N、106°30'—107°47'E,海拔1550 m)。研究区位于毛乌素沙地南缘,是黄土高原向鄂尔多斯台地、半干旱地区向干旱地区、农区向牧区、干草原区向荒漠草原区过渡的重要生态交错带,属于中温带大陆性季风半干旱气候。年均气温8.1℃,全年无霜期163 d。年降水量292 mm,其中大部分降雨集中在6—9月,年均潜在蒸散发2897 mm。该研究区主要由流动沙丘、半固定沙丘及固定沙丘组成。土壤类型主要为灰钙土,土壤pH值在7.5—8.5之间,土壤有机质含量在0.5%—0.8%之间。表层土壤(0—10 cm土层)平均沙粒、粉粒和黏粒含量

分别为 79.1%、18.5%、2.4%，下层土壤(10—60 cm 土层)平均沙粒、粉粒和黏粒含量分别为 93.0%、4.3%、2.7%<sup>[39]</sup>。典型自然植被包括灌木林、针茅草地、荒漠草地等。研究区以沙生灌木生态系统为主，主要优势种包括油蒿(*Artemisia ordosica*)、柠条(*Caragana korshinskii*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)、杨柴(*Hedysarum mongolicum*)、沙柳(*Salix psammophila*)等。生物结皮是本研究区常见的地被物，总体盖度达到 30%以上，主要类型包括：藻结皮、地衣结皮和藓结皮，其对应的优势种分别为蓝藻(*Microcoleus vaginatus*)、坚韧胶衣(*Collema tenax*)和银叶真藓(*Bryum argenteum*)。

## 1.2 试验方法

本研究利用 Hydrus-2D 软件模拟研究不同发育阶段生物结皮对灌木水分吸收(PWU)的影响<sup>[40]</sup>。试验设置裸沙(对照)、藻结皮、地衣结皮和藓结皮 4 个处理。其中，裸沙处理指的是没有土壤发育的流沙。每个处理均包括油蒿，在模型里主要通过设置相对根长密度来体现油蒿分布。通过分别计算生物结皮处理和对照的土壤含水率、PWU、土壤蒸发的比值来定量评价生物结皮对土壤水文过程和 PWU 的影响。考虑到降雨特性可能会改变生物结皮对油蒿水分吸收的影响，因此选择多年实测降雨数据进行相关模拟。

其中，参考 Sela 等<sup>[41]</sup>的研究，把植物根区平均压力水头低于 Feddes 模型<sup>[42]</sup>参数  $P_3$  的时期定义为水分胁迫期。通过植物水分胁迫期时长与模拟时期长的比值来计算各处理的水分胁迫所占比例(SFS)，通过比较生物结皮处理和对照的水分胁迫所占比例的相对大小来定量评价生物结皮对植物水分胁迫程度的影响(水分胁迫降低比例=(水分胁迫所占比例<sub>对照</sub>-水分胁迫所占比例<sub>生物结皮</sub>)/水分胁迫所占比例<sub>对照</sub>)。考虑到研究区降雨和植物水分吸收主要集中在 6—9 月，因此本研究模拟时期选择在每年的 6—9 月，每年的模拟时长为 2928 h。另外，开展模拟研究之前需要确定合适的土壤水力参数和根系吸水参数。首先，基于圆盘式入渗实验数据，利用耦合 Wooding 反演法估算各处理的土壤水力参数。具体来说，Wooding 反演法是基于 Wooding 方程解析解和 Richards 方程数值解<sup>[43—45]</sup>。土壤水力参数的反演过程和结果详见 Guan 和 Cao 的研究<sup>[46]</sup>。其次，基于微型蒸渗仪的蒸散发数据，利用 Hydrus-1D 软件反演法率定油蒿根系吸水参数<sup>[47]</sup>(详见 1.5 部分)。

## 1.3 气象数据

采用盐池气象站 1990—2019 年(30 年)的气象数据用于模拟研究，气象数据来源于国家气象科学数据中心(<https://data.cma.cn>)。用于模拟的气象数据包括：日降雨量、日平均空气温度、日最小空气温度和日最大空气温度，然后利用简化的 Penman-Monteith 方法估算日潜在蒸散发( $ET_p$ )<sup>[48]</sup>。利用 R 语言的 MeTo 软件包通过尺度下推的方法将日尺度的  $ET_p$  数据转化为小时尺度的  $ET_p$  数据。

## 1.4 数学模型

本研究基于 Richards 方程，利用 Hydrus-2D 软件模拟研究土壤水分入渗及再分布的过程<sup>[40]</sup>：

$$\frac{\partial \theta(x, z, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[ K(h) \left( \frac{\partial h}{\partial x} \right) \right] + \frac{\partial}{\partial z} \left[ K(h) \left( \frac{\partial h}{\partial z} - 1 \right) \right] - S(x, z, h) \quad (1)$$

式中， $K(h)$  为非饱和导水率(cm/h)； $h$  为土壤负压水头(cm)； $x$  和  $z$  分别代表横向和垂向坐标(cm)； $t$  为时间(h)； $\theta$  为土壤体积含水率( $\text{cm}^3/\text{cm}^3$ )； $S(x, z, h)$  为根系吸水源汇项(1/h)。

根系吸水源汇项  $S(x, z, h)$  利用 Feddes 模型计算<sup>[42]</sup>：

$$S(x, z, h) = \alpha(h) b(x, z) L_i T_p \quad (2)$$

式中， $\alpha(h)$  为土壤水分胁迫函数； $b(x, z)$  为相对根系密度分布函数； $L_i$  为根区宽度； $T_p$  为植物潜在蒸腾速率(cm/h)。

土壤水分特征曲线参数和非饱和导水率采用 van Genuchten 模型<sup>[49]</sup>表示，

$$S_e = \frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r} = [1 + |\alpha_{VG} h|^n]^{-m} \quad (3)$$

$$m = \frac{n - 1}{n} \quad (4)$$

$$K(S_e) = K_s S_e^l [1 - (1 - S_e^{1/m})^m]^2 \quad (5)$$

式中,  $\theta_r$ 、 $\theta_s$  分别为凋萎和饱和含水率 ( $\text{cm}^3/\text{cm}^3$ );  $m$ 、 $n$ 、 $\alpha_{\text{VG}}$  ( $1/\text{cm}$ ) 均为形状参数;  $S_e$  为饱和度;  $l$  为弯曲系数, 通常取值为 0.5<sup>[50]</sup>。

模拟计算区域设置为矩形, 其宽度和深度分别为 200 和 100 cm (图 1)。矩形模拟区域网格化为 5483 个三角网格和 2832 个节点。假设模型横断面为零坡度。通常情况下, 生物结皮层的厚度随着生物结皮发育呈增长趋势, 本研究假设藻结皮、地衣结皮和藓结皮的厚度分别为 0.3、0.6、1.2 cm。基于本研究区大量的油蒿根区观测数据, 假设根区宽度为 60 cm。此外, 假设油蒿的根系主要分布在 10—80 cm, 随土壤深度呈线性分布。基于 Lai 等在野外观测的油蒿各土层的细根生物量, 计算各土壤深度油蒿相对根系分布<sup>[51]</sup>。另外, 把整个模拟区域分成两类: 植被覆盖区域和非植被覆盖区域 (图 1)。其中, 把有根系部分的区域定义为植被覆盖区域 (图 1 绿色部分), 其他区域定义为非植被覆盖区域。本模拟研究不考虑地表径流的影响。假设模拟区域的上边界为大气边界, 左、右边界均为零通量边界, 下边界为自由排水边界。假设模拟初期含水量横向和垂向均匀分布, 初始体积含水率设置为  $0.1 \text{ cm}^3/\text{cm}^3$ 。

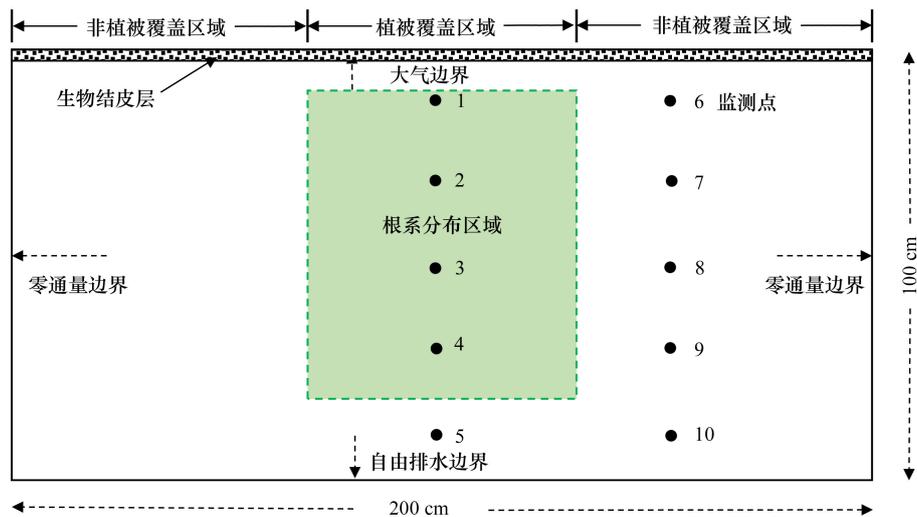


图 1 Hydrus-2D 模拟计算区域、根系分布区域以及模拟监测点的位置示意图

Fig.1 Schematic representation of the boundary conditions used in the Hydrus-2D transect and distribution of the root zone and observation nodes

模拟区域上边界主要通量为降雨和蒸散发 ( $ET_p$ ), 因此 Hydrus-2D 模型需要输入降雨和潜在蒸散发。其中,  $ET_p$  需要按潜在土壤蒸发 ( $E_p$ ) 和潜在植物蒸腾 ( $T_p$ ) 分别输入。本研究中  $E_p$  与  $ET_p$  的比例参考 Ritchie 的方程<sup>[52]</sup> 计算:

$$E_p(t) = ET_p(t) e^{-\eta \text{LAI}} \quad (6)$$

$$T_p(t) = ET_p(t) (1 - e^{-\eta \text{LAI}}) \quad (7)$$

式中, LAI 为叶面积指数;  $\eta$  为辐射消光系数。

### 1.5 根系吸水参数率定

本研究主要利用盆栽试验的油蒿蒸腾数据来率定油蒿的根系吸水参数。具体地, 选取高度和直径均为 30 cm 的聚氯乙烯 (PVC) 管用于盆栽试验, 共 6 盆。试验设置藻结皮、地衣结皮、藓结皮、藻结皮+油蒿、地衣结皮+油蒿、藓结皮+油蒿 6 个处理。将研究区的原土分层装入 PVC 管 (土壤容重为  $1.52 \text{ g}/\text{cm}^3$ )。然后, 选取长势均一、生长良好的两年生油蒿植株作为试验材料。把油蒿植株移植到藻结皮+油蒿、地衣结皮+油蒿、藓结皮+油蒿 3 个处理的花盆中, 每盆一株, 共 3 株。在野外分别选取藻结皮、地衣结皮和藓结皮样地, 用洒水壶给生物结皮表面喷洒少量水分, 湿润深度大约 2 cm, 目的是为了防止取样时生物结皮破碎。然后, 把直径

为 30 cm 的 PVC 管垂直轻轻插入生物结皮层,插入深度为 2 cm,目的是为了划定所取生物结皮的范围。紧接着,利用平底小铲子挖取 2 cm 的生物结皮层(包含部分土壤层)。最后,把从野外挖取的生物结皮层覆盖在各个处理的土壤表面。考虑到油蒿植株移植后根系还未恢复,生物结皮仍然存在一定程度破碎,生物结皮与下层土壤未完全融合,在试验前需要对盆栽进行 3 个月左右的静置。在静置期间,每隔 7 d 给盆栽进行灌水,使油蒿和生物结皮生长得到恢复。静置完成后,把所有盆栽放入盛水的容器中(水深 5 cm),通过毛细管作用使盆栽土壤水分达到饱和。每天称重,持续 7 天(近似该地区平均干旱时期)。每个盆栽蒸散发试验均循环 3 次,总计 18 次。盆栽的重量变化反映了实际蒸散量( $ET_a$ )。利用生物结皮+油蒿处理的  $ET_a$  减去生物结皮处理的蒸发量( $E_a$ ),可以近似求得各个处理的油蒿蒸腾量( $T_a$ )。最后,利用计算得到的油蒿实际蒸腾量率定根系吸水参数。

本研究基于盆栽试验测定的  $T_a$ ,利用 Hydrus-1D 软件率定 Feddes 根系吸水参数( $P_0$ 、 $P_{opt}$ 、 $P_{2H}$ 、 $P_{2L}$ 、 $P_3$ ),具体参数的说明可以参考文献<sup>[42]</sup>。首先,通过查阅文献和参考 Hydrus-1D 软件参数值,初步拟定各参数合理的取值范围。其次,为了提高参数的优选,把各根系吸水参数细化成 10000 个,利用拉丁超立方抽样获得 10000 组根系吸水参数。最后,将这 10000 组根系吸水参数分别输入 Hydrus-1D 软件进行蒸腾模拟,通过对比累积  $T_a$  模拟值与实测值,选择最优根系吸水参数组。

## 1.6 模型验证

本研究主要利用盐池研究站的 4 个大型称重式蒸渗仪的蒸散发数据验证模型的模拟精度。4 个称重式蒸渗仪建于 2009 年,尺寸(长×宽×深)均为 2.0 m×2.0 m×2.3 m,表面均覆盖地衣结皮。其中,3 个称重式蒸渗仪于 2009 年分别移植了 1 株长势均一、生长良好的两年生油蒿植株,另外 1 个称重式蒸渗仪只有生物结皮覆盖,用来作为对照。对于每个称重式蒸渗仪,每隔半小时自动测量一次  $ET_a$  或  $E_a$ 。同样地,利用生物结皮+油蒿处理的  $ET_a$  减去生物结皮处理的  $E_a$ ,可以近似求得油蒿的  $T_a$ 。

本研究主要是利用 2013 年 6—9 月测定的油蒿  $T_a$  验证模型的模拟精度。具体地,首先分别选择 2013 年 6 月的 1 周(6 月 22 日 1:00—6 月 29 日 0:00,代表干旱期)和 7 月的 1 周(7 月 20 日 1:00—7 月 27 日 0:00,代表湿润期)小时尺度蒸腾速率验证模型的模拟精度。其次,选择 2013 年 6—9 月天尺度油蒿蒸腾速率对模型的模拟精度进行验证。

## 1.7 数据处理与分析

采用 Excel 2019 对模拟数据进行处理、分析和绘图。根系吸水参数的率定和验证精度采用均方根误差(RMSE)和纳什效率系数(NSE)<sup>[53]</sup>评价。

## 2 结果与分析

### 2.1 根系吸水参数的率定和验证

从表 1 可以看出, Feddes 根系吸水参数  $P_0$ 、 $P_{opt}$ 、 $P_{2H}$ 、 $P_{2L}$  和  $P_3$  的最优值分别为 -1.9、-17.2、-169.2、-1355.0、-6423.3 cm。另外,利用称重式蒸渗仪测定的油蒿蒸腾数据对率定后的根系吸水参数进行了验证。从图 2 可以看出,模型能较好地模拟油蒿蒸腾速率的小时变化。小时尺度的蒸腾速率模拟值和实测值达到了较好的吻合程度(湿润期 NSE=0.91,干旱期 NSE=0.91,图 2)。其次,由图 3 可以看出,模型也能较好地模拟油蒿蒸腾速率的日变化(RMSE=0.34 mm/d,  $R^2=0.71$ , NSE=0.66)。以上结果表明,率定后的根系吸水参数达到了较好的模型精度。

表 1 Feddes 根系吸水参数的率定范围和最优值

Table 1 Calibration range and the optimal values of the Feddes root water uptake parameters

参数 Parameters	$P_0$ /cm	$P_{opt}$ /cm	$P_{2H}$ /cm	$P_{2L}$ /cm	$P_3$ /cm
率定范围 Calibration range	0—15	15—30	30—500	500—1500	1500—24000
最优值 Optimal parameter	1.9	17.2	169.2	1355.0	6423.3

表中各负压水头的绝对值,  $P_0$ 、 $P_{opt}$ 、 $P_{2H}$ 、 $P_{2L}$ 、 $P_3$  分别代表不同的负压水头

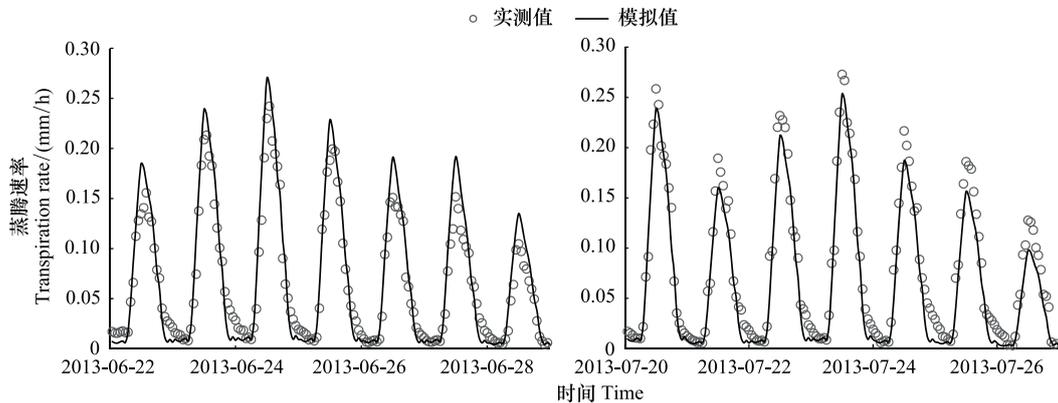


图2 6月22日1:00—6月29日0:00和7月20日1:00—7月27日0:00小时尺度蒸腾速率实测值和模拟值的对比

Fig.2 Comparison between observed (circles) and modelled (line) hourly transpiration rates during 1: 00 on June 22—0: 00 on June 29 and 1: 00 on July 20—0: 00 on July 27

## 2.2 生物结皮对土壤水分分布的影响

由图4可以看出,各处理的土壤含水率随降雨的进行呈增加趋势,然后随土壤蒸发或植物蒸腾呈下降趋势。由图4可以看出,地衣结皮处理的土壤含水率略高于对照,且处理之间的差异随土壤深度呈下降趋势。例如,在非植被覆盖区域(图1),地衣结皮处理与对照土壤含水率比值的模拟期均值在10、30、50、70、90 cm深度分别为1.124、1.072、1.055、1.052、1.046(图5)。非植被覆盖区域的土壤水分条件受生物结皮的影响(图4)高于植被覆盖区域(图1,图4)。例如,在非植被覆盖区域和植被覆盖区域,地衣结皮处理与对照土壤含水率比值的模拟期均值在10 cm土壤深度分别为1.124、1.055(图5)。另外两种生物结皮得到了类似的结果。

由图5可以看出,地衣结皮处理和对照土壤含水率的比值在模拟期呈现较大波动,尤其是上层土壤(例如,植被覆盖区域10、30 cm深度模拟点,图5)。土壤含水率比值随着降雨的进行呈急剧下降趋势。在干早期,随着植物蒸腾和土壤蒸发的进行,土壤含水率比值呈增加趋势。一般情况下,地衣结皮处理和对照的土壤含水率比值均高于1.0(植被覆盖区域10 cm深度除外,图5),尤其在干早期,地衣结皮处理和对照的土壤含水率比值均高于1.0。由图5还可以看出,在降雨条件下,油蒿根区10 cm深度土壤含水率比值低于1.0(即图1中的监测点1),这一结果说明生物结皮抑制了降水入渗。另外,还可以看出,地衣结皮对土壤含水率的影响还取决于降雨特性(降雨量、降雨强度等)。低降雨量条件下,生物结皮对土壤含水率的抑制作用强于高降雨量。例如,在植被覆盖区域10 cm深度,第1977 h(降雨量=4.7 mm)和2815 h(降雨量=26.6 mm)地衣结皮处理和对照的土壤含水率比值最低值分别为0.82、0.87(图5)。另外两种生物结皮得到了类似的结果。

## 2.3 生物结皮对植物水分吸收(PWU)和土壤蒸发量的影响

由图6可以看出,累积根系吸水量随降雨量的增加而增大,当降雨量增加到291 mm时,累积根系吸水量

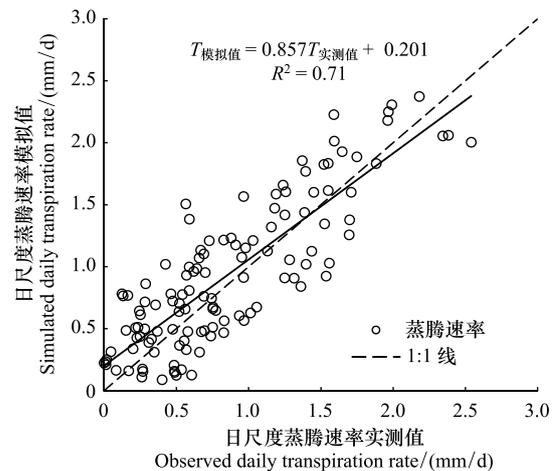


图3 2013年6—9月日尺度蒸腾速率实测值( $T_{\text{实测值}}$ )和模拟值( $T_{\text{模拟值}}$ )的对比

Fig.3 Comparison between observed ( $T_{\text{obs}}$ ) and modelled ( $T_{\text{mod}}$ ) daily transpiration rates from June 1 to September 30 in 2013

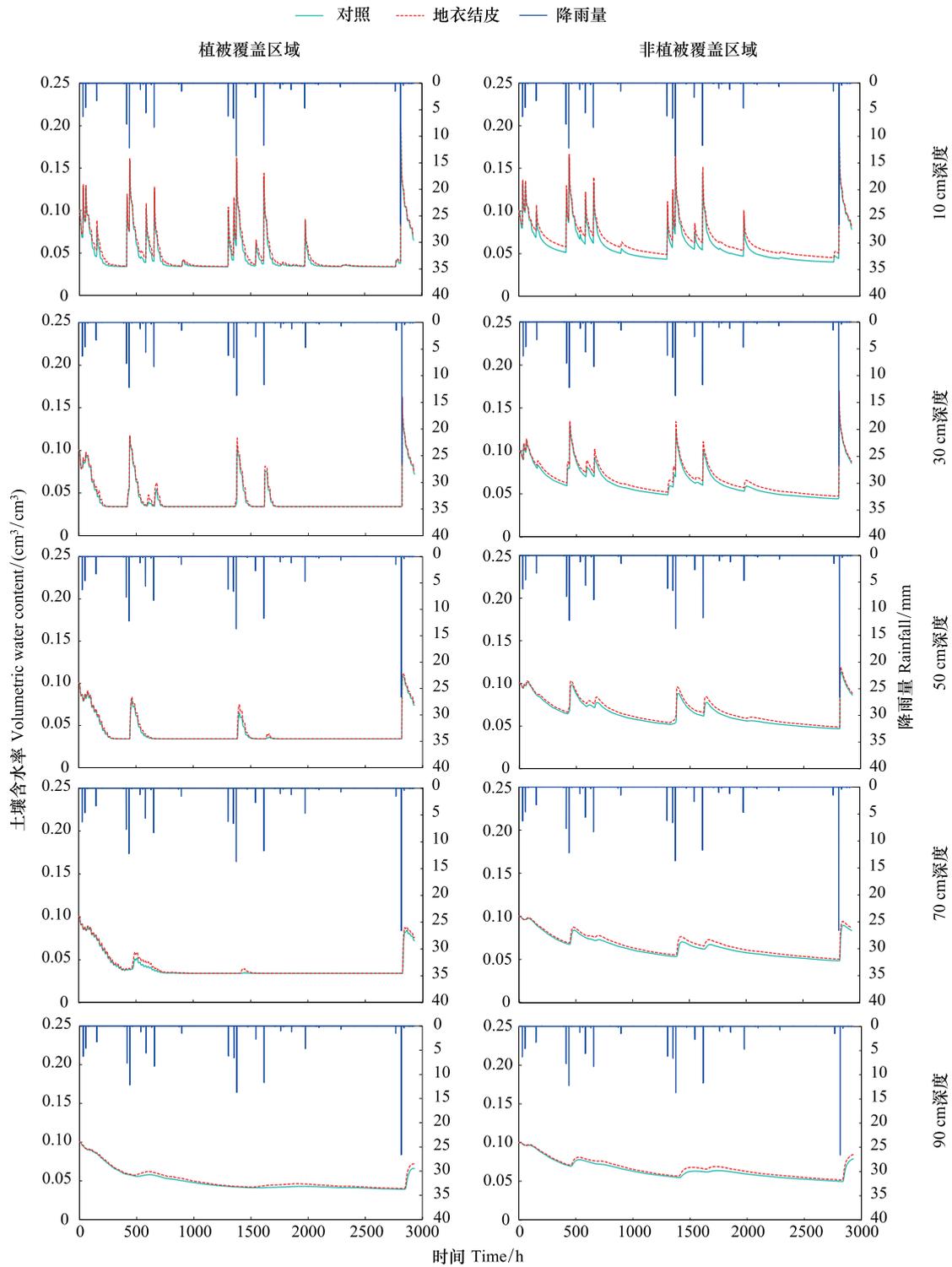


图 4 2000 年 6—9 月各处理植被覆盖区域和非植被覆盖区域不同深度土壤水分变化

Fig.4 The soil moisture variation for uncrusted and biocrusted soils in the plant-covered and interspace area during the 2000 rainfall season

趋于稳定。尽管根系吸水量随降雨量总体上呈增加趋势,但也存在异常情况。相似降雨量条件下,根系吸水量也存在较大差异,甚至出现较低降雨量条件下更高根系吸水量的情况(图 6)。例如,地衣结皮处理 2004 年和 2011 年模拟期降雨量分别为 218.9、257.0 mm,而累积根系吸水量分别为 200.2、178.1 mm(表 2)。由表 2

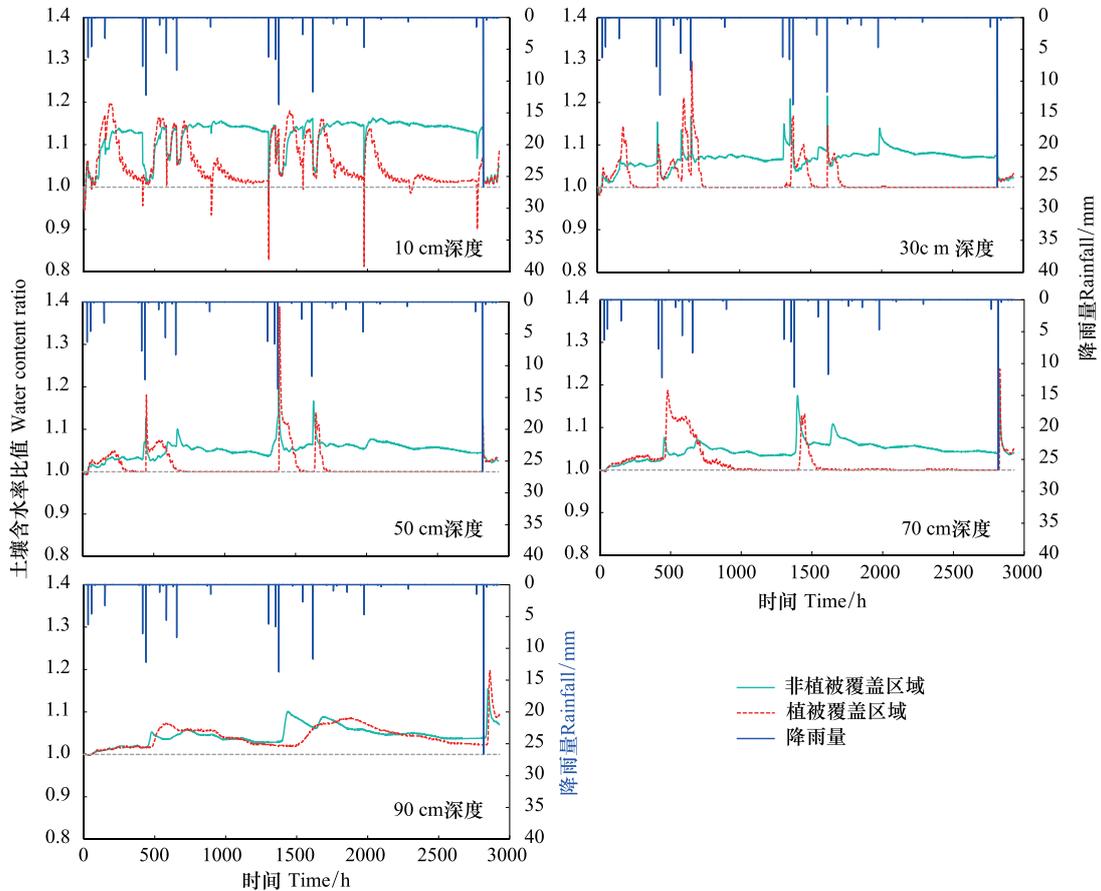


图 5 2000 年 6—9 月植被覆盖区域和非植被覆盖区域地衣结皮处理和对照土壤含水率的比值

Fig.5 The variation of the ratio between the respective water content for the lichen crusts and uncrusted soils in the plant-covered and interspace area during the 2000 rainfall season

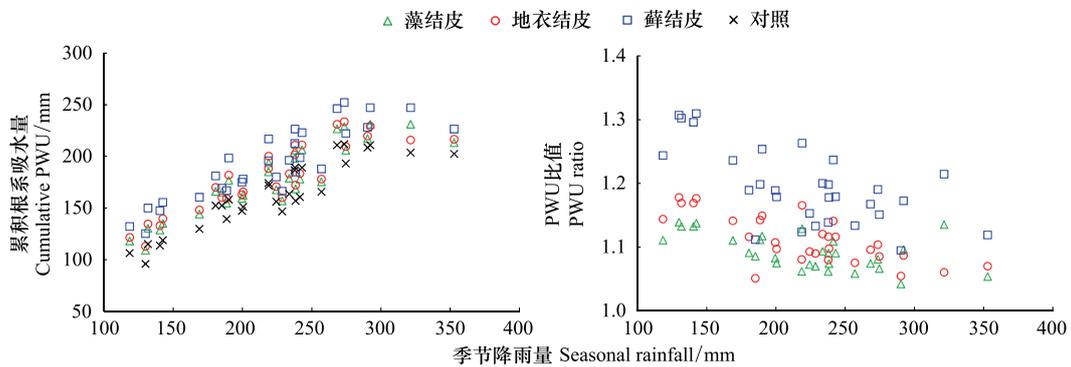


图 6 生物结皮处理和对照的累积油蒿根系吸水量及其比值

Fig.6 PWU and PWU ratio ( $PWU_{biocrusts}/PWU_{uncrusts}$ ) of the simulated yearly rainfall seasons on uncrusted and biocrusted soils

PWU: 植物水分吸收 Plant water uptake

还可以看出,对照、藻结皮、地衣结皮和藓结皮 30 年模拟期累积根系吸水量均值分别为 162.7、177.3、180.2、193.2 mm。与对照相比,藻结皮、地衣结皮和藓结皮的 PWU 分别增加了 9.0%、10.8%、18.7%(表 2)。由图 6 可以看出,生物结皮处理和对照的 PWU 比值总体上随着降雨量的增加呈降低趋势,说明降雨量的增加,在一定程度上减缓了生物结皮对根系吸水量的促进影响。然而,降雨量的这种影响也存在一定的波动(PWU 比值的变

差系数  $C_v = 0.04$ , 属于弱变异水平), 这可能与其它降雨特性(例如降雨强度)等有关。藻结皮、地衣结皮和藓结皮的 PWU 比值变化范围分别为 1.04—1.14、1.05—1.18、1.09—1.31, 其平均值分别为 1.09、1.11、1.20(图 6)。

表 2 生物结皮处理和对照不同模拟雨季油蒿的累积根系吸水量和累积土壤蒸发量

Table 2 PWU and E of the simulated yearly rainfall seasons on uncrusted and biocrusted soils

年份 Year	季节降雨量 Seasonal rainfall/mm	累积根系吸水量 Cumulative PWU/mm				累积土壤蒸发量 Cumulative E/mm			
		对照 Control	藻结皮 Cyanobacterial crusts	地衣结皮 Lichen crusts	苔藓结皮 Moss crusts	对照 Control	藻结皮 Cyanobacterial crusts	地衣结皮 Lichen crusts	苔藓结皮 Moss crusts
1990	190.1	158.2	176.8	181.8	198.4	152.9	145.9	144.1	139.1
1991	118.5	106.3	118.0	121.6	132.1	99.4	94.7	93.5	89.8
1992	200.5	151.1	162.4	165.7	178.1	156.4	151.5	150.2	146.8
1993	180.6	152.3	166.1	170.0	181.1	145.2	139.5	138.0	134.0
1994	352.9	202.4	213.2	216.5	226.4	254.3	248.1	246.6	241.4
1995	290.3	208.4	217.1	219.8	228.2	223.6	217.9	216.3	212.5
1996	273.6	211.8	228.8	233.7	252.1	216.9	209.6	207.7	203.5
1997	199.6	147.3	159.4	163.1	175.0	151.8	145.8	144.3	140.2
1998	185.1	152.3	165.4	160.1	169.3	145.7	140.3	135.5	130.6
1999	238.3	156.9	168.5	172.2	184.8	170.8	165.1	163.5	162.0
2000	129.9	95.8	109.1	112.9	125.3	105.9	100.8	99.3	95.6
2001	321.5	203.6	231.1	215.9	247.3	236.6	237.0	228.3	230.0
2002	292.2	210.9	231.1	229.2	247.3	222.2	207.7	213.6	200.7
2003	188.6	139.3	154.7	159.1	166.9	149.9	143.8	142.1	136.5
2004	218.9	171.8	193.8	200.2	216.9	176.8	168.5	166.6	160.6
2005	140.4	113.7	128.8	132.9	147.3	114.7	108.6	107.0	103.1
2006	142.5	118.8	135.1	139.7	155.5	118.3	112.1	110.4	106.2
2007	168.9	129.8	144.1	148.1	160.4	133.5	127.6	126.1	121.7
2008	228.6	146.7	157.0	159.9	166.2	167.4	162.4	161.1	156.7
2009	218.7	174.2	184.9	188.2	195.7	168.4	163.2	161.8	157.3
2010	131.7	115.1	130.4	134.6	149.9	109.3	103.5	102.0	98.2
2011	257.0	165.7	175.3	178.1	187.8	188.2	183.6	182.3	178.6
2012	237.8	186.7	198.1	201.5	212.5	181.3	175.7	174.2	169.7
2013	243.0	189.1	206.2	211.1	223.0	192.8	185.5	183.7	177.7
2014	241.5	160.7	178.1	183.3	198.7	187.4	180.4	178.7	173.6
2015	224.4	156.3	167.6	170.8	180.1	174.1	168.4	166.9	162.5
2016	233.7	163.5	178.8	183.2	196.3	181.2	174.0	172.2	166.7
2017	274.7	193.1	205.9	209.6	222.2	208.9	202.6	200.9	196.6
2018	268.3	211.0	226.6	231.1	246.2	208.4	201.3	199.4	194.8
2019	237.9	189.0	206.1	211.0	226.4	184.9	177.5	175.7	170.2
平均 Average	221.0	162.7	177.3	180.2	193.2	170.9	164.7	163.1	158.6

PWU: 植物水分吸收 Plant water uptake; E: 土壤蒸发量 Evaporation

由图 7 可以看出, 累积土壤蒸发量随降雨量的增加而增大。尽管土壤蒸发量随降雨量总体上呈增加趋势, 但也存在异常情况。相似降雨量条件下, 土壤蒸发量也存在较大差异, 甚至也出现较低降雨量条件下更高土壤蒸发量的情况(图 7)。例如, 地衣结皮处理 2011 年和 2013 年模拟期降雨量分别为 257.0、243.0 mm, 而累积土壤蒸发量分别为 182.3、183.7 mm(表 2)。由表 2 还可以看出, 对照、藻结皮、地衣结皮和藓结皮 30 年模拟期累积土壤蒸发量均值分别为 170.9、164.7、163.1、158.6 mm。与对照相比, 藻结皮、地衣结皮和藓结皮的土壤蒸发量(E)分别降低了 3.6%、4.6%、7.2%(表 2)。由图 7 可以看出, 生物结皮处理和对照的 E 比值总体上随着降雨量的增加呈缓慢增长趋势, 说明随降雨量的增加, 在一定程度上减缓了生物结皮对土壤蒸发量的

抑制影响。然而,降雨量的这种影响也存在一定的波动( $E$  比值的  $C_p=0.01$ ,属于弱变异水平),这可能也与降雨特性(例如降雨强度)等有关。藻结皮、地衣结皮和藓结皮的  $E$  比值变化范围分别为 0.93—1.00、0.93—0.97和 0.90—0.97,其平均值分别为 0.96、0.95、0.92(图 7)。

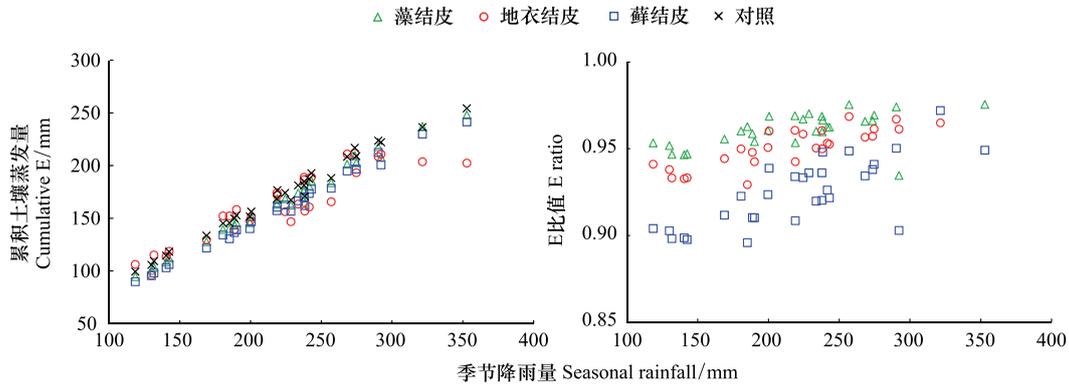


图 7 生物结皮处理和对照的累积土壤蒸发量及其比值

Fig.7 Evaporation and  $E$  ratio ( $E_{biocrusts} / E_{uncrusts}$ ) of the simulated yearly rainfall seasons on uncrusted and biocrusted soils

2.4 生物结皮对植物水分胁迫的影响

无论是对照,还是生物结皮处理,SFS 随降雨量的增加而降低。例如,当季节降雨量(6—9 月)从 1991 年的 118.5 mm 增加到 2001 年的 321.5 mm,对照植被覆盖区域 10 cm 深度(监测点 1,详见图 1)的 SFS 从 1991 年的 0.77 降低到 2001 年的 0.42(表 3)。尽管 SFS 总体上随降雨量增加而降低,但也存在异常情况。例如,当季节降雨量从 1995 年的 290.3 mm 增加到 1994 年的 352.9 mm,对照植被覆盖区域 30 cm 深度(监测点 2,详见图 1)的 SFS 从 1995 年的 0.41 增加到 1994 年的 0.52(图 8)。另外两种生物结皮得到了类似的结果。

表 3 典型模拟雨季生物结皮处理和对照的植物水分胁迫所占比例

Table 3 The fraction of the season during which the root zone was under water stress of the simulated yearly rainfall seasons on uncrusted and biocrusted soils

年份 Year	季节降雨量 Seasonal rainfall/ mm	水分胁迫所占比例 Stress fraction of the rainfall season									
		对照 Control					地衣结皮 Lichen crusts				
		10 cm	30 cm	50 cm	70 cm	90 cm	10 cm	30 cm	50 cm	70 cm	90 cm
1991	118.5	0.77	0.85	0.81	0.77	0.6	0.71	0.82	0.8	0.75	0.48
1994	352.9	0.46	0.52	0.53	0.48	0.00	0.38	0.48	0.5	0.45	0.00
1995	290.3	0.44	0.41	0.36	0.28	0.08	0.36	0.39	0.35	0.27	0.06
2001	321.5	0.42	0.43	0.44	0.35	0.11	0.37	0.46	0.42	0.35	0.08

年份 Year	季节降雨量 Seasonal rainfall/ mm	生物结皮引起的水分胁迫降低比例 Reduction of stress time/%				
		地衣结皮 Lichen crusts				
		10 cm	30 cm	50 cm	70 cm	90 cm
1991	118.5	7.8	3.5	1.2	2.6	20.0
1994	352.9	17.4	7.7	5.7	6.2	-
1995	290.3	18.2	4.9	2.8	3.6	25.0
2001	321.5	11.9	-7.0	4.5	0.0	27.3

另外,由图 8 可以看出,植被覆盖区域 SFS 随土壤深度的增加呈降低趋势(除了表层监测点之外)。例如,在 10、30、50、70、90 cm 土壤深度,对照植被覆盖区域的 SFS 均值分别为 0.58、0.64、0.63、0.55、0.15(图 8)。由图 8 还可以看出,在植被覆盖区域,地衣结皮处理 SFS 略低于对照。例如,在植被覆盖区域 10 cm 深度(监测点 1,详见图 1),对照和地衣结皮处理的 SFS 分别为 0.58、0.50(图 8)。与对照相比,地衣结皮处理的 SFS

降低了 13.99% (图 8)。由图 8 可以看出,地衣结皮引起的 SFS 的降低比例随季节降雨量的增加呈线性增长趋势。另外,上层土壤(10 cm 深度)地衣结皮引起的 SFS 降低比例(降低比例均值为 13.99%)高于中层土壤(30、50 cm 深度)(降低比例均值分别为 4.47%、5.56%)(图 8)。相对上层和中层土壤,下层土壤(70、90 cm 深度)地衣结皮引起的 SFS 降低比例变化范围比较大。另外两种生物结皮得到了类似的结果。

### 3 讨论

#### 3.1 生物结皮对土壤水分分布的影响

土壤水分是旱地生态系统的主要限制因子之一。生物结皮的出现可能会改变表层土壤特性(土壤质地、表面粗糙度、土壤有机质、土壤团聚体及其稳定性等),影响土壤水文过程(降水入渗、土壤蒸发等),从而影响土壤水分分布。本研究中,在降水条件下,油蒿根区 10 cm 深度土壤含水率比值低于 1.0(即图 1 中的监测点 1),这一结果说明生物结皮抑制了降水入渗(图 5),这主要是因为该研究区生物结皮具有较高的持水性能<sup>[39]</sup>和较高的吸水能力<sup>[54]</sup>。同一降水条件下,较高持水能力的生物结皮延长了降水在土壤表层停留的时间,从而增加了表层土壤水分,降低了下层土壤水分条件。其他研究者也报道了类似的结果<sup>[19, 55]</sup>。例如, Kidron 和 Büdel 在内盖夫沙漠的研究发现,当 3.5 mm 降雨后,裸沙处理的降水入渗深度达到 3.5 cm,而藓结皮处理的湿润锋仅到达 2.5 cm<sup>[55]</sup>。

总的来说,在本研究中,生物结皮处理的土壤含水率高于对照(图 5)。这一结果表明,干早期生物结皮的覆盖改善了土壤水分状况。其他研究者也报道了类似的结果<sup>[16, 30-31]</sup>。但也有一些学者得出了相反的结论<sup>[22, 56]</sup>。最近, Kidron 等评述了前人研究成果,认为研究者关注的土壤蒸发阶段的不同导致了结论的不一致<sup>[28]</sup>。另外,在本研究中,生物结皮降低了水分入渗,而改善了土壤水分条件,这似乎是一个错误的二分法<sup>[16]</sup>。本研究发现生物结皮通过堵塞表层孔隙减少了土壤蒸发(图 7)<sup>[57-58]</sup>。尽管在降雨期生物结皮抑制了水分入渗(恶化土壤水分条件),但在干早期降低了土壤蒸发(改善土壤水分条件),这在一定程度上可以解释降低的水分入渗与土壤水分条件改善的不一致。这一结果表明,干早期生物结皮对土壤水分条件的积极影响(通过降低土壤蒸发)强于生物结皮对土壤水分条件的消极影响(通过抑制水分入渗),从而导致生物结皮处理的土壤水分条件更好。

#### 3.2 生物结皮对植物水分吸收和水分胁迫的影响

在本研究中,生物结皮的出现提高了植物水分吸收(PWU)(图 6)。与对照相比,生物结皮处理的 PWU 增加了 12.8%。与本研究结果类似, Sela 等的研究表明,物理结皮的出现抑制了干早期的土壤蒸发,从而促进了植物水分吸收<sup>[41]</sup>。另外,张建国等在干早期也得出了类似的结果<sup>[59]</sup>。研究表明,盐结皮有利于维持较高的土壤水分,从而促进植物生长。相反, Xiao 和 Hu<sup>[22]</sup> 和 Guan 和 Liu<sup>[39]</sup> 的野外试验结果表明,生物结皮的出现降低了土壤水分,从而导致了人工植被的退化。首先,气候条件、结皮特性等的差异在一定程度上可能引起研究结论的不一致。其次,不同试验方法也可能导致研究结论存在差异。具体地, Xiao 和 Hu<sup>[22]</sup> 和 Guan 和 Liu<sup>[39]</sup> 的研究主要是利用空间代替时间的方法研究生物结皮对植物生长的影响。以上研究结果对指导旱地生态系统管理具有重要指导意义,但该方法并不能很准确地揭示生物结皮对植物生长的影响。因为人工植被的退化,除了受土壤水分亏缺的影响,可能还受植物年龄的影响。为了更准确深入探明生物结皮对植物生长的影响,需要在研究区布置长期定位观测试验,这也是下一步的研究工作。

本研究中,在降雨期,生物结皮覆盖降低了降水入渗(图 5),从而抑制植物水分吸收。然而,在干早期,生物结皮覆盖减少了土壤蒸发(图 7),从而促进了植物水分吸收。另外,本研究表明,生物结皮的出现改善了植物水分吸收(图 6)。以上结果表明,生物结皮通过减少土壤蒸发产生的对植物水分吸收的正效应强于其通过抑制降水入渗引起的对植物水分吸收的负效应。本研究中,生物结皮覆盖对植物水分吸收的促进作用主要取决于其对土壤蒸发的抑制作用。

与对照相比,生物结皮处理的植物水分胁迫所占模拟期的比例(SFS)降低了 8.1%(图 8)。前人研究得出

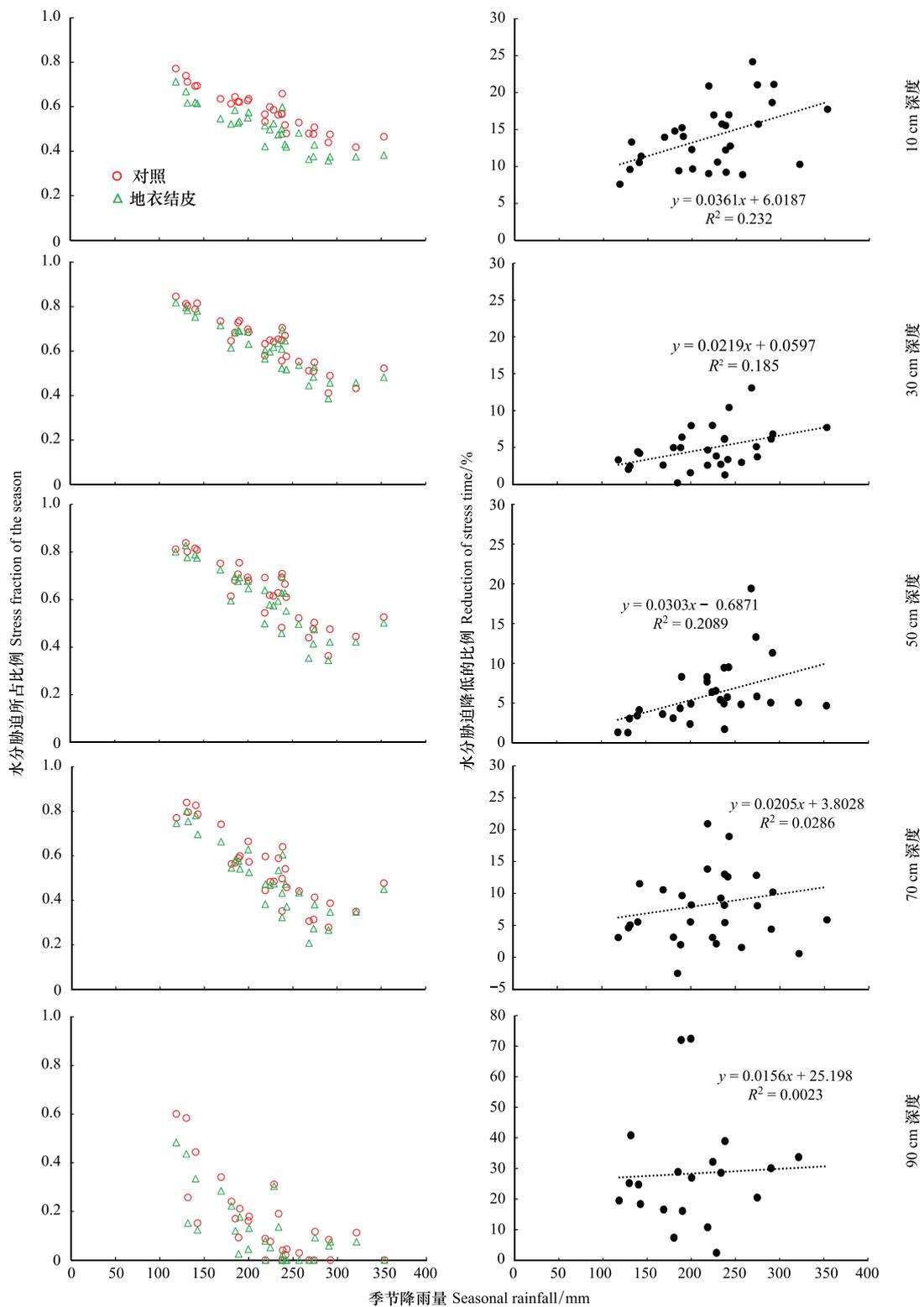


图8 植被覆盖区域地衣结皮和对照的植物水分胁迫所占比例以及地衣结皮引起的植物水分胁迫降低比例

Fig.8 The fraction of the season during which the root zone was under water stress and the reduction of stress time during which the root zone was under water stress caused by lichen crusts in the plant-covered area

了类似的结果,然而生物结皮对 SFS 的影响程度随生物结皮类型存在较大差异。例如,Sela 等的研究表明,与土壤表层无密封处理相比,土壤表面密封处理(即土壤表层因降雨形成的物理结皮)的 SFS 降低了 31.0%<sup>[41]</sup>。

本研究的生物结皮对 SFS 的降低程度低于上述研究中物理结皮。与生物结皮相比,物理结皮具有更低的孔隙度,这在一定程度上可以解释以上研究存在的差异<sup>[60]</sup>。另外,本研究结果发现,总体上 SFS 与季节降雨量呈负相关关系。然而,也存在一些特例。也就是 SFS 随降雨量的增加而增大(图 8)。这一结果表明,生物结皮对 SFS 的影响可能还取决于其它降雨特性(例如降雨强度)。此外,根据 IPCC 报告显示,旱地的干旱持续时间呈增长趋势<sup>[38]</sup>。因此,在未来气候变化背景下,生物结皮的出现可能会减轻干旱持续时间增加对植物造成的不利影响。具体影响程度是下一步需要重点关注的问题。

### 3.3 模型和模拟的局限性

首先,本研究所选取模型的根系分布模块采用一个简单根系分布函数,并不能很好地反映油蒿的实际根系分布,在一定程度上降低了模型的精度。其次,所选取模型只能利用固定根系分布进行模拟工作,未能很好地反映实际油蒿根系动态变化的影响<sup>[61]</sup>。正是考虑到这一问题,本研究每个季度的模拟时间均较短(即每年的 6—9 月),这在一定程度上减轻了未考虑根系动态变化对模拟结果精度的影响。如果模型的根系分布模块考虑根系动态变化,将会有效提高模型精度,这也是下一步需要开展的研究工作。

本模拟研究未考虑坡面流及其对坡面下方植物水分吸收的影响。在本研究区,分布着具有“肥岛效应”的沙丘,表层覆盖着生物结皮。小的降水一般直接入渗进入土壤,但大的降水可能导致这些沙丘出现产流,产流可能会补给丘间低地,促进丘间低地的植物水分吸收。因此,考虑以上情况,进一步的研究应考虑坡位(丘顶/丘间低地)对生物结皮覆盖下植物水分吸收的影响具有重要意义。另外,生物结皮对植物水分吸收的影响可能还取决于降雨特性(例如,降水量和降雨强度等)、初始土壤水分条件以及干旱持续时间等,这也是下一步需要重点关注的问题。

## 4 结论

本文以油蒿为研究对象,采用数学模拟,定量研究了长时间序列条件下生物结皮对土壤水分分布和油蒿水分吸收的影响,评价干旱期生物结皮对油蒿水分胁迫的影响。结果表明,生物结皮在降雨期降低了土壤水分入渗,而在干旱期抑制了土壤蒸发。生物结皮在干旱期改善了土壤水分条件,缓解了油蒿的水分胁迫。生物结皮提高了油蒿水分吸收,影响程度取决于生物结皮发育阶段和降雨特性。生物结皮通过抑制土壤蒸发产生的对油蒿水分吸收的正效应强于其通过减少降水入渗引起的对油蒿水分吸收的负效应。以上研究结果说明生物结皮的出现并未消极地影响油蒿的水分吸收。研究结果有助于理解生物结皮与油蒿的共生或竞争关系。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] Belnap J, Lange O L. Biological soil crusts: structure, function, and management. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 2003.
- [ 2 ] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. 地球科学进展, 2009, 24(1): 11-24.
- [ 3 ] 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.
- [ 4 ] Bowker M A, Belnap J, Bala Chaudhary V, Johnson N C. Revisiting classic water erosion models in drylands: the strong impact of biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(9): 2309-2316.
- [ 5 ] Gilad E, von Hardenberg J, Provenzale A, Shachak M, Meron E. Ecosystem engineers: from pattern formation to habitat creation. *Physical Review Letters*, 2004, 93(9): 098105.
- [ 6 ] Byers J E, Cuddington K, Jones C G, Talley T S, Hastings A, Lambrinos J G, Crooks J A, Wilson W G. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(9): 493-500.
- [ 7 ] 张雨虹, 张韶阳, 张树辉, 柳宇鑫, 赵吉, 李静泉. 毛乌素沙地苔藓结皮对沙化土壤性质和细菌群落的影响. *土壤学报*, 2021, 58(6): 1585-1597.
- [ 8 ] 明皎, 盛煜, 金会军, 张泽, 杜玉霞. 高寒冻土区生物结皮对土壤理化属性的影响. *冰川冻土*, 2021, 43(2): 601-609.
- [ 9 ] Zhang Z S, Chen Y L, Xu B X, Huang L, Tan H J, Dong X J. Topographic differentiations of biological soil crusts and hydraulic properties in fixed sand dunes, Tengger Desert. *Journal of Arid Land*, 2015, 7(2): 205-215.
- [ 10 ] Kakeh J, Gorji M, Sohrabi M, Tavili A, Pourbabaee A A. Effects of biological soil crusts on some physicochemical characteristics of rangeland soils

- of Alagol, Turkmen Sahara, NE Iran. *Soil and Tillage Research*, 2018, 181: 152-159.
- [11] Zhang Z S, Liu L C, Li X R, Zhang J G, He M Z, Tan H J. Evaporation properties of a revegetated area of the Tengger Desert, North China. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(6): 964-973.
- [12] 刘翔, 周宏飞, 刘昊, 朱海. 不同类型生物土壤结皮覆盖下风沙土的人渗特征及模拟. *生态学报*, 2016, 36(18): 5820-5826.
- [13] Xiao B, Sun F H, Hu K L, Kidron G J. Biocrusts reduce surface soil infiltrability and impede soil water infiltration under tension and ponding conditions in dryland ecosystem. *Journal of Hydrology*, 2019, 568: 792-802.
- [14] Chamizo S, Cantón Y, Domingo F, Belnap J. Evaporative losses from soils covered by physical and different types of biological soil crusts. *Hydrological Processes*, 2013, 27(3): 324-332.
- [15] Jiang Z Y, Li X Y, Wei J Q, Chen H Y, Li Z C, Liu L, Hu X. Contrasting surface soil hydrology regulated by biological and physical soil crusts for patchy grass in the high-altitude alpine steppe ecosystem. *Geoderma*, 2018, 326: 201-209.
- [16] Eldridge D J, Reed S, Travers S K, Bowker M A, Maestre F T, Ding J Y, Havrilla C, Rodriguez-Caballero E, Barger N, Weber B, Antoninka A, Belnap J, Chaudhary B, Faist A, Ferrenberg S, Huber-Sannwald E, Malam Issa O, Zhao Y G. The pervasive and multifaceted influence of biocrusts on water in the world's drylands. *Global Change Biology*, 2020, 26(10): 6003-6014.
- [17] 岳艳鹏, 成龙, 孙迎涛, 庞营军, 吴波, 石麟, 何金军, 贾晓红. 毛乌素沙地生物结皮覆盖区土壤水分收支变化特征. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1861-1870.
- [18] Chamizo S, Cantón Y, Lázaro R, Domingo F. The role of biological soil crusts in soil moisture dynamics in two semiarid ecosystems with contrasting soil textures. *Journal of Hydrology*, 2013, 489: 74-84.
- [19] Shi W, Wang X P, Zhang Y F, Pan Y X, Hu R, Jin Y X. The effect of biological soil crusts on soil moisture dynamics under different rainfall conditions in the Tengger Desert, China. *Hydrological Processes*, 2018, 32(10): 1363-1374.
- [20] Li X R, Tian F, Jia R L, Zhang Z S, Liu L C. Do biological soil crusts determine vegetation changes in sandy deserts? Implications for managing artificial vegetation. *Hydrological Processes*, 2010, 24(25): 3621-3630.
- [21] Kidron G J. The dual effect of sand-covered biocrusts on annual plants: increasing cover but reducing individual plant biomass and fecundity. *CATENA*, 2019, 182: 104120.
- [22] 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.
- [23] 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): 23-35.
- [24] Ferrenberg S, Faist A M, Howell A, Reed S C. Biocrusts enhance soil fertility and *Bromus tectorum* growth, and interact with warming to influence germination. *Plant and Soil*, 2018, 429(1): 77-90.
- [25] Slate M L, Callaway R M, Pearson D E. Life in interstitial space: Biocrusts inhibit exotic but not native plant establishment in semi-arid grasslands. *Journal of Ecology*, 2019, 107(3): 1317-1327.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] Kidron G J, Fischer T, Xiao B. The ambivalent effect of biocrusts on evaporation: can the contradictory conclusions be explained? A review. *Geoderma*, 2022, 416: 115805.
- [29] Havrilla C, Chaudhary V, Ferrenberg S, Antoninka A J, Belnap J, Bowker M, Eldridge D, Faist A, Huber-Sannwald E, Leslie A D, Rodríguez-Caballero E, Zhang Y M, Barger N. Towards a predictive framework for biocrust mediation of plant performance: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 2019, 107(6): 2789-2807.
- [30] Cantón Y, Chamizo S, Rodríguez-Caballero E, Lázaro R, Roncero-Ramos B, Román J R, Sólé-Benet A. Water regulation in cyanobacterial biocrusts from drylands: negative impacts of anthropogenic disturbance. *Water*, 2020, 12(3): 720.
- [31] Chamizo S, Cantón Y, Rodríguez-Caballero E, Domingo F. Biocrusts positively affect the soil water balance in semiarid ecosystems. *Ecohydrology*, 2016, 9(7): 1208-1221.
- [32] 郭柯. 毛乌素沙地油蒿群落的循环演替. *植物生态学报*, 2000, 24(2): 243-247.
- [33] 张军, 黄永梅, 焦会景, 夏显东. 毛乌素沙地油蒿群落演替的生理生态学机制. *中国沙漠*, 2007, 27(6): 977-983.
- [34] 魏雅芬, 郭柯, 陈吉泉. 降雨格局对库布齐沙漠土壤水分的补充效应. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1346-1355.
- [35] 张定海, 李新荣, 陈永乐. 腾格里沙漠人工植被区固沙灌木影响深层土壤水分的动态模拟研究. *生态学报*, 2016, 36(11): 3273-3279.
- [36] Wang X P, Schaffer B E, Yang Z L, Rodriguez-Iturbe I. Probabilistic model predicts dynamics of vegetation biomass in a desert ecosystem in NW China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(25): E4944-E4950.
- [37] Whitney K M, Vivoni E R, Duniway M C, Bradford J B, Reed S C, Jayne B. Ecohydrological role of biological soil crusts across a gradient in levels of development. *Ecohydrology*, 2017, 10(7): e1875.

- [38] IPCC. Summary for policymakers. In Masson-Delmotte V, Zhai P, Pörtner H-O, Roberts D, Skea J, Shukla P R, Pirani A, Moufouma-Okia W, Péan C, Pidcock R, Connors S, Matthews J B R, Chen Y, Zhou X, Gomis M I, Lonnoy E, Maycock T, Tignor M, Waterfield T (Eds.), Global warming of 1.5°C. An IPCC special report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty (pp. 1—32). Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization, 2018.
- [39] Guan H J, Liu X Y. Does biocrust successional stage determine the degradation of vascular vegetation via alterations in its hydrological roles in semi-arid ecosystem? *Ecohydrology*, 2019, 12(3): e2075.
- [40] Šimůnek J, Genuchten M T, Šejna M. Development and applications of the HYDRUS and STANMOD software packages and related codes. *Vadose Zone Journal*, 2008, 7(2): 587-600.
- [41] Sela S, Svoray T, Assouline S. The effect of soil surface sealing on vegetation water uptake along a dry climatic gradient. *Water Resources Research*, 2015, 51(9): 7452-7466.
- [42] Feddes R, Kowalik P, Zaradny H. Simulation of field water use and crop yield. In: Simulation Monograph. Pudoc, Wageningen, The Netherlands, 1978.
- [43] Coppola A, Basile A, Wang X, Comegna V, Tedeschi A, Mele G, Comegna A. Hydrological behaviour of microbiotic crusts on sand dunes: example from NW China comparing infiltration in crusted and crust-removed soil. *Soil and Tillage Research*, 2011, 117: 34-43.
- [44] Lazarovitch N, Ben-Gal A, Šimůnek J, Shani U. Uniqueness of soil hydraulic parameters determined by a combined wooding inverse approach. *Soil Science Society of America Journal*, 2007, 71(3): 860-865.
- [45] Šimůnek J, van Genuchten M Th. The DISC Computer Software for Analyzing Tension Disc Infiltrometer Data by Parameter Estimation, Version 1.0, Research Report No. 145. U. S. Salinity Laboratory, USDA, ARS, Riverside, California, 2000.
- [46] Guan H J, Cao R J. Biocrusts and its disturbance controls on soil infiltrability in a semi-arid ecosystem. *Ecohydrology*, 2021, 14(7): e2324.
- [47] Šimůnek J, Šejna M, Saito H, Sakai M, van Genuchten M Th. The Hydrus-1D Software Package for Simulating the Movement of Water, Heat, and Multiple Solutes in Variably Saturated Media, Version 4.17, HYDRUS Software Series 3, Department of Environmental Sciences, University of California Riverside, Riverside, California, USA, 2013, 342.
- [48] Hogg E H, Barr A G, Black T A. A simple soil moisture index for representing multi-year drought impacts on aspen productivity in the western Canadian interior. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 178/179: 173-182.
- [49] van Genuchten M T. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1980, 44(5): 892-898.
- [50] Mualem Y. A new model for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated porous media. *Water Resources Research*, 1976, 12(3): 513-522.
- [51] Lai Z R, Zhang Y Q, Liu J B, Wu B, Qin S G, Fa K Y. Fine-root distribution, production, decomposition, and effect on soil organic carbon of three revegetation shrub species in northwest China. *Forest Ecology and Management*, 2016, 359: 381-388.
- [52] Ritchie J T. Model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover. *Water Resources Research*, 1972, 8(5): 1204-1213.
- [53] Ritter A, Munoz-Carpena R. Predictive ability of hydrological models objective assessment of goodness-of-fit assessments. *Journal of Hydrology*, 2013, 480: 33-45.
- [54] Li S L, Xiao B. Cyanobacteria and moss biocrusts increase evaporation by regulating surface soil moisture and temperature on the northern Loess Plateau, China. *CATENA*, 2022, 212: 106068.
- [55] Kidron G J, Büdel B. Contrasting hydrological response of coastal and desert biocrusts. *Hydrological Processes*, 2014, 28(2): 361-371.
- [56] Ram A, Aaron Y. Negative and positive effects of topsoil biological crusts on water availability along a rainfall gradient in a sandy arid area. *CATENA*, 2007, 70(3): 437-442.
- [57] Kakeh J, Gorji M, Mohammadi M H, Asadi H, Khormali F, Sohrabi M. Effect of biocrusts on profile distribution of soil water content and salinity at different stages of evaporation. *Journal of Arid Environments*, 2021, 191: 104514.
- [58] Xiao B, Zhao Y G, Shao M. Characteristics and numeric simulation of soil evaporation in biological soil crusts. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(1): 121-130.
- [59] 张建国, 李红伟, 李雅菲, 李雨诺, 马悦, 田乐乐, 张宇新. 土壤盐结皮人工培育及其破损程度对土壤蒸发的影响. *农业工程学报*, 2019, 35(13): 138-144.
- [60] 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.
- [61] Zhang Z S, Li X R, Wang T, Wang X P, Xue Q W, Liu L C. Distribution and seasonal dynamics of roots in a revegetated stand of *Artemisia ordosica* Krausch. in the Tengger Desert (north China). *Arid Land Research and Management*, 2008, 22(3): 195-211.