

DOI: 10.5846/stxb202204231112

王彦峰, 肖波, 汪万福, 余星兴, 张雪. 黄土高原蓝藻和藓类生物结皮对草本植物多样性及生物量的影响. 生态学报, 2023, 43(16): 6570-6580.

Wang Y F, Xiao B, Wang W F, Yu X X, Zhang X. Effects of cyanobacteria and moss-dominated biocrusts on the diversity and biomass of herbaceous plants in the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16): 6570-6580.

黄土高原蓝藻和藓类生物结皮对草本植物多样性及生物量的影响

王彦峰^{1,3}, 肖 波^{2,*}, 汪万福¹, 余星兴^{2,3}, 张 雪^{2,3}

1 中国科学院西北生态环境资源研究院, 沙漠与沙漠化重点实验室, 兰州 730000

2 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

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:生物结皮在干旱和半干旱气候区占据了广阔的生态位, 深刻影响草本植物的空间格局, 但其影响程度和作用途径目前仍存在争议。分别以黄土高原风沙土和黄绵土上的蓝藻结皮和藓结皮为对象, 以无结皮为对照, 通过样方法调查并测定了生物结皮与无结皮样地中草本植物的多样性和生物量, 继而结合灰色关联分析和结构方程模型, 对比分析了两类生物结皮对草本植物多样性和生物量的影响程度及作用途径。结果表明: (1) 风沙土上, 无结皮样地的优势科为禾本科和菊科, 蓝藻结皮样地的优势科为藜科, 藓结皮样地的优势科为禾本科, 而黄绵土上无结皮样地的优势科为菊科、禾本科和豆科, 蓝藻结皮样地的优势科与无结皮相似, 藓结皮样地的优势科为禾本科和菊科; (2) 与无结皮相比, 风沙土上蓝藻结皮和藓结皮样地中多年生草本的株数分别增加了 30% 和 16%, 而黄绵土上两类生物结皮样地中多年生草本株数则分别增加了 44% 和减少了 46%; (3) 与无结皮相比, 风沙土上蓝藻结皮和藓结皮样地中草本植物的 Patrick 和 Shannon 指数分别降低了 1.0、0.2 和 3.4、0.5; 而黄绵土上蓝藻结皮和藓结皮样地中两种多样性指数分别降低了 4.8、0.2 和 4.2、0.4; (4) 风沙土上蓝藻结皮和藓结皮样地的草本植物生物量比无结皮减少了 111.5 g/m² 和 145.0 g/m², 而在黄绵土上则分别减少了 127.8 g/m² 和 172.2 g/m²; (5) 灰色关联分析显示, 土壤穿透阻力对草本植物的多样性影响最大(关联系数分别为 0.960 和 0.996), 而 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 含量对草本植物的生物量影响最大(两种土壤上关联系数分别为 0.727 和 0.752)。综上, 黄土高原生物结皮显著降低了草本植物的多样性和生物量, 其途径为通过增加土壤穿透阻力以降低草本植物的种子萌发几率并限制幼苗根系伸展, 同时通过土壤氮竞争限制了草本植物生长。

关键词:黄土高原; 生物结皮; 草本植物多样性; 植物群落结构; 生物量

Effects of cyanobacteria and moss-dominated biocrusts on the diversity and biomass of herbaceous plants in the Loess Plateau

WANG Yanfeng^{1,3}, XIAO Bo^{2,*}, WANG Wanfu¹, YU Xingxing^{2,3}, ZHANG Xue^{2,3}

1 Key Laboratory of Desert and Desertification, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 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

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

Abstract: Biocrusts occupy wide and diverse ecological niches in arid and semi-arid climate regions, and thus they would dramatically affect the distribution pattern of herbaceous plants. However, the extent and pathways of their influences on the diversity and biomass of herbaceous plants are still in controversial. In a semiarid climate area on the Chinese Loess Plateau, we selected representative plots of uncrusted soil and cyanobacteria- and moss-dominated biocrusts, both on

基金项目:国家自然科学基金面上项目(42077010); 中国科学院“西部之光”人才培养引进计划(2019)

收稿日期:2022-04-23; **网络出版日期:**2023-04-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiaobo@cau.edu.cn

aeolian sand and loess soil, respectively. Then, the diversity of herbaceous plant community in each plot was investigated, and the total biomass was harvested and measured in laboratory. Based on the differences between the biocrusts and bare soil plots, the effects of biocrusts on herbaceous plant diversity and biomass were assessed, and the pathways of these influences were also analyzed using the gray relation analysis and structural equation model. Our results showed that (1) on aeolian sand, *Gramineae* and *Compositae* are the dominant herbaceous families in uncrusted plots, *Chenopodiaceae* is the dominant herbaceous family in cyanobacteria-dominated biocrusts plots, and *Gramineae* and *Compositae* are the dominant herbaceous families in moss-dominated biocrusts plots. Correspondingly, on the loess soil, uncrusted plots are dominated by *Compositae*, *Gramineae*, and *Leguminosae*, which is the same as cyanobacteria-dominated biocrusts plots, and moss-dominated biocrusts plots are dominated by *Gramineae* and *Compositae*. (2) As compared with the uncrusted soil, the cyanobacteria and moss-dominated biocrusts on aeolian sand increased the number of annual herbaceous species by 30% and 16%, respectively, and the number of perennial herbaceous species was increased by 44% by the cyanobacteria biocrusts but decreased by 46% by the moss biocrusts on the loess soil. (3) In comparison to the uncrusted soil, the cyanobacteria biocrusts on aeolian sand reduced the Patrick and Shannon diversity indices of herbaceous plants by 1.0 and 0.2, respectively, while the moss biocrusts on aeolian sand reduced these diversity indices by 3.4 and 0.5, respectively. On loess soil, the two diversity indices of herbaceous plants were decreased by 4.8 and 0.2, respectively, by the cyanobacteria biocrusts, while they were decreased by 4.2 and 0.4, respectively, by the moss biocrusts. (4) In comparison to the uncrusted soil, the total biomass of herbaceous plants in the cyanobacteria and moss biocrusts plots was reduced by 111.5 and 145.0 g/m², respectively, on aeolian sand, while that on loess soil was reduced by 127.8 and 172.2 g/m² respectively. (5) Soil penetration resistance had the greatest effect on herbaceous plant diversity with a correlation coefficient of 0.960 and 0.996 for aeolian sand and loess soil, respectively; while the contents of NH₄⁺-N and NO₃⁻-N had the greatest effect on herbaceous plant biomass with a correlation coefficient of 0.727 and 0.752 for aeolian sand and loess soil, respectively. In conclusion, biocrusts significantly reduce herbaceous plants diversity by increasing soil penetration resistance and thus reducing seed germination and limiting root extension, and they also reduce herbaceous plants biomass by hindering nitrogen adsorption from soil and thus limiting plant growth.

Key Words: the Loess Plateau; biocrusts; herbaceous plants diversity; plant community structure; biomass

生物结皮是干旱和半干旱气候区常见的地表覆盖物,其盖度最高可达 60%—70%^[1],是由隐花植物(藻类、地衣、苔藓)、土壤微生物(细菌、真菌和古生菌)以及其他微小生命体通过菌丝体、假根和多聚糖等分泌物与土壤表层颗粒胶结形成的复合体^[2-3]。生物结皮介导了干旱和半干旱气候区土壤边界层物质与能量的输入、转运和输出,被喻为“荒漠生态工程师”^[4-5]。作为先锋物种,生物结皮发育改变了土壤边界层结构、水分循环过程、土壤温度以及土壤养分循环,从而影响草本植物的种子传播、萌发和幼苗的建植与生长,进而影响草本植物的群落结构、物种丰度和生物量^[6]。同时,有研究认为,生物结皮良好的抗逆性可缓冲气候变化的负面效应,为维管束植物提供庇佑,有利于维系区域生态系统的稳定与生态安全^[7]。因此,研究生物结皮对草本植物群落的影响,对于明晰干旱和半干旱气候区草本植物的建群机制及其对生态功能的影响具有重要意义,同时对明晰植物群落结构与系统功能对气候变化的响应机制具有重要意义。

生物结皮与草本植物镶嵌形成斑块式分布格局^[8],通过影响草本植物的土壤种子库、种子萌发、幼苗建植等过程来影响草本植物的多样性^[9-10]。国内外有关生物结皮对草本植物多样性影响的研究已有很多。其中,一些研究认为,生物结皮增加了土壤表面粗糙度,有利于土壤种子着床^[11],同时生物结皮为幼苗的发育提供了稳定的土壤环境和必要的水分和养分支持^[12-13],从而促进了草本植物多样性^[14-15]。例如,陈孟晨等^[16]在沙坡头的研究显示,地衣结皮和藓结皮显著增加了土壤种子库丰度;Muñoz 等^[17]的研究认为,蓝藻结皮发育有利于 *Senna notabilis* 和 *Acacia hilliana* 种子的萌发;张元明等^[18]在准噶尔盆地的研究认为,地衣结皮使角

果藜 (*Ceratocarpus arenarius*) 的生长速率提升了 21%。但也有研究认为,生物结皮在地表形成机械屏障,减少了种子和土壤的接触机率,不利于种子萌发和出苗^[6,19],从而降低了草本植物的多样性。Song 等^[20]在腾格里沙漠、Li 等^[21]在高寒草甸以及 Guan 等^[22]在毛乌素沙地的研究都证实了生物结皮对种子萌发有抑制作用。综上,目前关于生物结皮对草本植物多样性影响的研究仍存在较大争议,且相关研究多局限于风沙土区,而关于黄绵土区的研究还较少。因此,生物结皮对草本植物多样性影响的机理尚不明晰,其影响程度和作用途径仍有待进一步研究。

本研究在黄土高原的风沙土和黄绵土上分别选取蓝藻结皮和藓结皮样地,以无结皮为对照,通过样方法调查了两种土壤上生物结皮和无结皮的群落组成差异,测定并计算了其草本植物的多样性指数和生物量,继而结合灰色关联分析和结构方程模型,剖析了生物结皮对草本植物多样性和生物量的影响程度和作用途径。研究结果旨在明晰黄土高原生物结皮对草本植物多样性和生物量的影响程度和作用途径,为进一步理解干旱和半干旱气候区草本植物的建群机制和生态系统功能提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原北部的陕西省神木市六道沟流域(38°34′—38°51′N, 110°21′—110°23′E),其海拔 1094.0—1273.9 m,面积 6.89 km²。流域属温带半干旱气候,地形为典型的盖沙黄土丘陵地貌,降雨集中在 6—9 月,多年平均降雨量为 408.5 mm。流域分为东西两部分,西部以风沙土为主,东部以黄绵土为主。退耕还林(草)工程实施后,流域内的生态环境得到明显改善,同时蓝藻结皮和藓结皮在流域内广泛发育,成为该区一种常见地表覆盖物。其中,藓结皮中的优势藓种有真藓(*Bryum argenteum*)、双色真藓(*Bryum bicolor*)和尖叶对齿藓(*Didymodon constrictus*)等;而蓝藻结皮中的优势藻属为念珠藻属(*Nostoc*)、色球藻属(*Chroococcus*)和微鞘藻属(*Microcoleus*)等。

1.2 样地选取与草本植物调查方法

在对流域总体进行调查的基础上,于 2021 年 7 月—8 月开展样地选取与草本植物群落调查。针对风沙土和黄绵土两种土壤的无结皮、蓝藻结皮和藓结皮 6 种处理选取样地。所选样地为封禁年限(20 年)一致的撂荒草地,样地大小 10 m×10 m,同时每种土壤上无结皮蓝藻结皮和藓结皮样地间隔大于 20 m。在每种样地随机布设 10 个 1 m×1 m 的样方调查草本植物群落,共调查 60 个样方。

草本植物多样性调查时,先对样方中的草本植物进行照片记录,而后参考《内蒙古植物志》和《中国植物志》进行物种鉴定。草本植物多样性指数的计算方法为:Patrick 指数 $D=S$, S 为物种数;Shannon 指数 $H' = -\sum p_i \ln p_i$, p_i 为种 i 占全部个体的比例^[23]。此外,收集样方中所有草本植物的地上部分,于烘箱内 85℃ 杀青 30 min,后于 65℃ 烘干至恒重并称重,以此计算单位面积草本植物的生物量。

1.3 土壤理化性质测定

草本植物样品收集前,用土壤水分和温度传感器(5TM,美国 METER 公司)搭配手持式读表(ProCheck,美国 METER 公司)测定样方表层 5 cm 的土壤体积含水率和温度。测定期间天气晴好,测定时间为 10:00—11:00。同时,用环刀(100 cm³)取原状土样后,于室内用半自动土壤贯入仪(UTM6102,中国三思纵横科技股份有限公司)测定表层 2 cm 的土壤穿透阻力。

将植物样品用剪刀齐根剪起后,于纸质档案袋中保存。随后,在样方中按五点法采集 0—5 cm 的土壤样品,并将同一样方中的 5 个样品混合后存于自封袋中,于实验室内测定土壤化学性质,共采集 60 个土壤样品。其中,硝态氮用紫外分光光度法,铵态氮用浸提-靛蓝比色法测定,速效磷用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定,有机质用重铬酸钾-硫酸消化法测定。

1.4 数据处理

使用 R 语言中 vegan 包计算草本植物的多样性指数,使用 IBM SPSS 22.0 软件的 ANOVA 和 LSD 多重比

较分析不同样地间草本植物多样性指数、生物量和土壤属性的差异,用 OriginPro 2021b 中 PCA 应用程序分析不同样地间草本植物群落结构的差异;同时,用灰色关联分析筛选对草本植物多样性和生物量影响的主要土壤因子,并构建结构方程模型检验生物结皮类型、土壤类型和主要土壤影响因子对草本植物多样性和生物量的影响途径和方式;此外,使用 OriginPro 2021b 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 生物结皮的结构和组成

表 1 可见,风沙土和黄绵土上,蓝藻结皮和藓结皮的盖度、厚度、叶绿素含量均存在明显差异 ($P<0.05$)。风沙土上,藓结皮的盖度、厚度、叶绿素含量分别是蓝藻结皮的 1.3、1.4 倍和 7.1 倍;而黄绵土上,藓结皮的三种基本特性分别是蓝藻结皮的 1.1、1.3 倍和 2.9 倍。此外,两种壤质上蓝藻结皮的优势属均为念珠藻属 (*Nostoc*)、色球藻属 (*Chroococcus*) 和微鞘藻属 (*Microcolus*);而藓结皮的优势种则分别为尖叶对齿藓 (*Didymodon constrictus*) 和真藓 (*Bryum argenteum*)。

表 1 样地中生物结皮的基本特征

Table 1 Basic characteristics of biological soil crusts in sample plots

指标 Indicator	风沙土 Aeolian sand		黄绵土 Loess soil	
	藻结皮 Cyano	藓结皮 Moss	藻结皮 Cyano	藓结皮 Moss
生物结皮盖度/% Coverage of biocrusts	66.54±18.19a	86.73±22.33b	79.46±5.62a	84.35±13.18a
生物结皮厚度/mm Thickness of biocrusts	8.08±0.76a	11.07±0.44b	7.81±1.11a	9.97±0.31b
生物结皮叶绿素含量/(mg/g) Chlorophyll content of biocrusts	0.37±0.01a	2.64±0.53b	0.57±0.32a	1.65±0.49b
生物结皮物种组成 Species components in biocrusts	念珠藻属 (<i>Nostoc</i>)、 色球藻属 (<i>Chroococcus</i>) 和微鞘藻属 (<i>Microcolus</i>) 等	尖叶对齿藓 (<i>Didymodon constrictus</i>)、 真藓 (<i>Bryum argenteum</i>)、 北地纽扣藓 (<i>Barbula fallax</i>)	念珠藻属 (<i>Nostoc</i>)、 色球藻属 (<i>Chroococcus</i>) 和微鞘藻属 (<i>Microcolus</i>) 等	真藓 (<i>Bryum argenteum</i>)、 双色真藓 (<i>Bryum bicolor</i>)

同行不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)

2.2 生物结皮对草本植物物种组成的影响

风沙土上,无结皮样地中有草本植物 7 科 15 属 15 种,优势种为狗尾草 (*Setaria viridis*)、猪毛菜 (*Salsola collina*) 和角蒿 (*Incarvillea sinensis*),蓝藻结皮中有 6 科 10 属 10 种,优势种为茵陈蒿 (*Artemisia capillaris*)、狗尾草和猪毛菜,而藓结皮有 8 科 14 属 14 种,优势种为狗尾草和茵陈蒿 (表 2);黄绵土上,无结皮样地中有草本植物 12 科 25 属 27 种,优势种为虎尾草 (*Chloris virgata*)、铁杆蒿 (*Artemisia gmelinii*)、芨芨草 (*Achnatherum splendens*) 和狗尾草,蓝藻结皮中有 7 科 14 属 15 种,优势种为兴安胡枝子 (*Lespedeza daurica*)、远志 (*Polygala tenuifolia*) 和铁杆蒿,而藓结皮有 7 科 14 属 15 种,优势种为三芒草 (*Aristida adscensionis*) 和狗尾草。

风沙土上,无结皮样地的优势科为禾本科 (*Gramineae*, 5 种) 和菊科 (*Compositae*, 3 种),而蓝藻结皮样地的优势科为藜科 (*Chenopodiaceae*, 4 种),藓结皮样地的优势科为禾本科 (5 种);与无结皮相比,风沙土的蓝藻结皮和藓结皮样地中多年生草本植物株数占比分别增加了 30% 和 16%,而多年生草本植物株数则分别减少了 30% 和 16%。黄绵土上,无结皮样地的优势科为菊科 (8 种)、禾本科 (5 种) 和豆科 (*Leguminosae*, 4 种),蓝藻结皮样地的优势科同为菊科 (4 种)、禾本科 (4 种) 和豆科 (3 种),而藓结皮样地的优势科为禾本科 (7 种) 和菊科 (3 种);此外,与无结皮相比,黄绵土蓝藻结皮样地中的多年生草本植物株数增加了 45%,而藓结皮样地中则减少了 46% (图 1),这些结果表明,生物结皮改变了草本植物群落的优势科和生活型株数占比。

主成分分析结果显示 (图 2),在风沙土上,PC1 和 PC2 解释了无结皮、蓝藻结皮和藓结皮样地中草本植物群落结构 42.2% 的总方差,且生物结皮和无结皮样地分聚两类。而黄绵土上,PC1 和 PC2 解释了三种样地中

草本植物群落结构 47.5%的总方差,且三种样地分聚为三类。可见,生物结皮可能会改变草本植物的群落结构。

表 2 生物结皮与无结皮样地中草本植物的主要物种与数量/株
Table 2 The main herbaceous species from the plots of biocrusts and uncrusted soil

科 Family	种 Species	风沙土 Aeolian sand			黄绵土 Loess soil		
		无结皮	藻结皮	藓结皮	无结皮	藻结皮	藓结皮
		CK	Cyano	Moss	CK	Cyano	Moss
禾本科 Gramineae	^P 硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	0.7	—	0.1	4.7	—	—
	^P 芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	—	—	—	35.8	1.2	2.7
	^P 中华草沙蚕 <i>Tripogon chinensis</i>	0.1	—	0.1	0.5	—	2.4
	^A 虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	—	—	—	72.3	—	0.4
	^A 狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	46.7	24.5	57.5	34.4	6.3	20.8
	^A 三芒草 <i>Aristida adscensionis</i>	1.2	—	7.1	—	1.3	103.9
	^A 马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	0.2	—	0.2	—	—	0.4
菊科 Compositae	^P 铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	—	—	—	41.7	36.3	5.4
	^P 茵陈蒿 <i>Artemisia capillaris</i>	7.3	93.1	31.2	9.2	1.6	2.4
	^P 阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	1.8	—	—	0.6	2.3	—
	^A 蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.2	3.0	0.2	1.9	1.1	0.9
豆科 Leguminosae	^P 草木犀状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	0.5	—	0.1	3.9	1.4	—
	^P 兴安胡枝子 <i>Lespedeza daurica</i>	1.3	—	1.2	0.3	28.7	5.3
藜科 Chenopodiaceae	^A 猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	15.6	80.8	—	4.4	—	—
	^A 雾冰藜 <i>Bassia dasyphylla</i>	1.5	9.9	—	0.1	—	—
	^A 刺藜 <i>Chenopodium aristatum</i>	—	0.8	2.2	—	—	—
百合科 Liliaceae	^P 知母 <i>Anemarrhena asphodeloides</i>	3.3	4.4	1.3	—	0.1	—
远志科 Polygalaceae	^P 远志 <i>Polygala tenuifolia</i>	—	—	—	2.2	48.9	8.5
木贼科 Equisetaceae	^P 木贼 <i>Equisetum hyemale</i>	—	—	—	1.1	—	0.1
紫葳科 Bignoniaceae	^A 角蒿 <i>Incarvillea sinensis</i>	13.8	1.1	6.3	0.2	—	0.1
大戟科 Euphorbiaceae	^A 地锦草 <i>Euphorbia humifusa</i>	8.4	—	1.5	0.8	—	1.0
牻牛儿苗科 Geraniaceae	^A 尖喙牻牛儿苗 <i>Erodium oxycorythum</i>	—	—	—	0.5	0.1	—

P: 多年生草本 Perennial herb; A: 一年生草本 Annual herb

2.3 生物结皮对草本植物多样性的影响

风沙土上(图 3),蓝藻结皮样地中草本植物的 Patrick 和 Shannon 指数分别为 7.8 和 1.3,分别比无结皮降低了 11%和 16% ($P<0.05$);而藓结皮样地中草本植物的两种多样性指数分别为 5.4 和 1.1,依次比无结皮降低了 39%和 30% ($P<0.05$),表明生物结皮显著降低了草本植物的多样性。同时,藓结皮样地的 Patrick 和 Shannon 指数与蓝藻结皮差异显著 ($P<0.05$),显示藓结皮对草本植物多样性的影响大于蓝藻结皮。黄绵土上(图 3),无结皮样地中草本植物的两种多样性指数分别为 12.1 和 1.5,分别是蓝藻结皮样地的 1.7 倍和 1.1 倍,是藓结皮样地的 1.5 倍和 1.4 倍。可见黄绵土上生物结皮覆盖显著降低了草本植物的多样性 ($P<0.05$)。

2.4 生物结皮对草本植物生物量的影响

两种土壤上的生物结皮均显著降低了草本植物的生物量,其中藓结皮对草本植物生物量的降幅大于蓝藻结皮(图 4)。风沙土上,蓝藻结皮和藓结皮样地中的生物量分别为 123.2 g/m²和 89.7 g/m²,分别比无结皮减少了 111.5 g/m²和 145.0 g/m²;而黄绵土上,两种生物结皮样地的生物量分别为 117.7 g/m²和 73.2 g/m²,分别比无结皮减少了 127.8 g/m²和 172.2 g/m²。方差分析可知,两种土壤上生物结皮样地中草本植物的生物量与无结皮差异显著,即生物结皮显著降低了草本植物的生物量。由图 4 可知,风沙土上蓝藻结皮和藓结皮样地中草本植物的生物量降幅分别为 47.5%和 61.8%,而黄绵土上分别为 52.1%和 70.2%,即黄绵土上生物结皮对草本生物量的降幅更大。

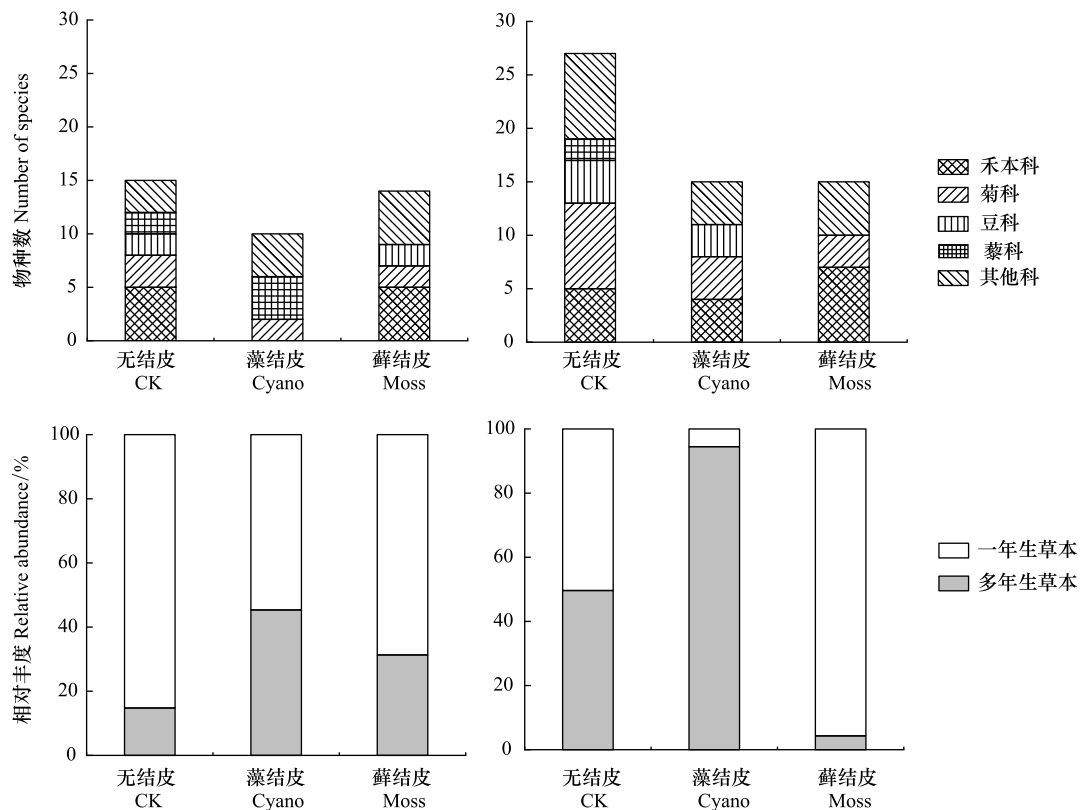


图1 生物结皮与无结皮样地中草本植物群落的优势科和生活型

Fig.1 The dominant families and life forms of herbaceous plants from the plots of biocrusts and uncrusted soil

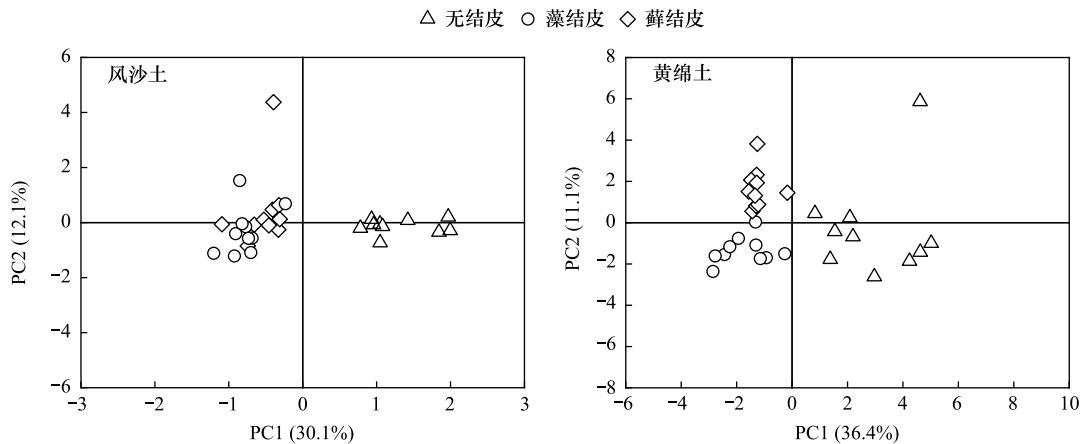


图2 生物结皮与无结皮样地中草本植物群落结构的PCA分析

Fig.2 The PCA analysis results of herbaceous plant community from the plots of biocrusts and uncrusted soil

PCA 表示主成分分析 Principal components analysis

2.5 生物结皮对表层土壤属性的影响

土壤物理性质:两种土壤上藓结皮的土壤穿透阻力和土壤含水量均显著高于无结皮($P<0.05$,表3),但其土壤温度无明显差异;而蓝藻结皮只显著提升了土壤穿透阻力($P<0.05$)。土壤化学性质:风沙土上,两类结皮均显著提高了土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量、降低了有机质含量($P<0.05$),而对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和速效磷含量无明显影响。而黄绵土上,两类生物结皮均显著提高了 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和速效磷含量($P<0.05$),显著降低了有机质含量($P<0.05$),但

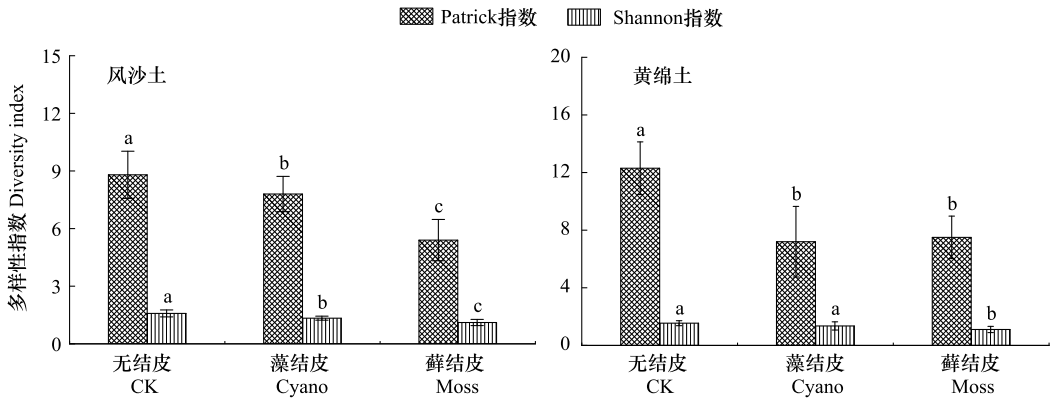


图3 生物结皮与无结皮样地中草本植物的多样性指数

Fig.3 The diversity indices of herbaceous plants from biocrusts and uncrusted soil plots

图中 a,b,c 表示不同处理之间草本植物的多样性指数差异显著 ($P<0.05$)

对土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量无明显影响。

2.6 生物结皮对草本植物多样性和生物量的影响机制分析

对草本植物多样性和土壤属性进行灰色关联分析(表4),结果显示,两种土壤上土壤穿透阻力、土壤水分含量以及速效磷含量为主要影响因子,其中,土壤穿透阻力在风沙土和黄绵土上的关联系数分别为 0.960 和 0.996,位列第一。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量以及土壤温度是影响草本植物生物量的主要因子。其在风沙土上的关联系数相当,分别为 0.727、0.702 和 0.713,而在黄绵土上土壤温度的关联系数为 0.678,小于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量(表4)。

利用结构方程模型进一步研究生物结皮类型、土壤类型和主要土壤影响因子对草本植物多样性和生物量的

的作用途径和方式。生物结皮类型和土壤类型通过直接和间接途径影响草本植物多样性,其中,生物结皮类型有显著的负效应(-0.71);主要土壤影响因子中,土壤水分含量对草本植物多样性有显著的正效应,而土壤穿透阻力和速效磷含量对其有显著的负效应(-0.64 和 -0.30 ;图5)。与草本植物多样性相似,生物结皮类型和土壤类型通过两种途径影响草本生物量,且生物结皮类型的负效应同样达到显著水平(-0.85 ;图5);此外,主要土壤影响因子中, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量具显著正效应(0.64),而 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量则具显著负效应(-0.60)。

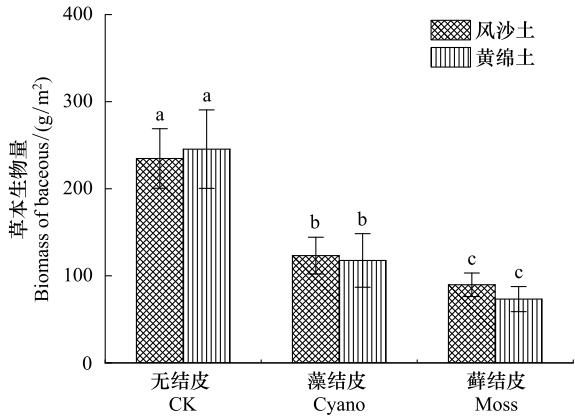


图4 生物结皮与无结皮样地中草本植物的生物量

Fig.4 Biomass of herbaceous plants from biocrusts and uncrusted soil plots

表3 生物结皮与无结皮样地的土壤属性

Table 3 Soil properties of biocrusts and uncrusted soil

土壤属性 Soil properties	风沙土 Aeolian sand			黄绵土 Loess soil		
	无结皮 CK	藻结皮 Cyano	藓结皮 Moss	无结皮 CK	藻结皮 Cyano	藓结皮 Moss
土壤水分含量 / (cm^3/cm^3) Soil water content	0.08±0.01b	0.08±0.07b	0.09±0.01a	0.08±0.01b	0.08±0.01b	0.10±0.01a
土壤温度 / $^{\circ}\text{C}$ Soil temperature	23.5±3.3a	23.5±3.4a	23.4±2.6a	23.4±3.4a	23.6±3.5a	23.5±2.5a
土壤穿透阻力 /MPa Soil penetration resistance	0.1±0.1c	0.3±0.1b	0.8±0.1a	1.1±0.1c	1.5±0.1b	2.1±0.1a

续表

土壤属性 Soil properties	风沙土 Aeolian sand			黄绵土 Loess soil		
	无结皮 CK	藻结皮 Cyano	藓结皮 Moss	无结皮 CK	藻结皮 Cyano	藓结皮 Moss
有机质含量 / (g/kg) Organic matter content	8.0±1.8a	6.5±1.4b	4.7±0.5c	21.2±5.3a	10.1±2.0b	6.7±1.3c
NH ₄ ⁺ -N 含量 / (mg/kg) NH ₄ ⁺ -N content	22.5±1.3b	25.7±2.5a	27.5±3.0a	34.1±7.8a	34.4±4.6a	34.4±4.8a
NO ₃ ⁻ -N 含量 / (mg/kg) NO ₃ ⁻ -N content	19.1±4.4a	19.5±4.0a	21.4±3.1a	60.4±16.2c	95.4±16.9b	125.9±10.3a
速效磷含量 / (mg/kg) Available phosphorus content	4.3±1.2a	5.3±1.1a	5.4±0.4a	1.7±0.8b	2.9±1.1a	3.1±1.8a

表 4 草本植物的多样性和生物量与土壤属性的关联度

Table 4 Correlation coefficients between the diversity or biomass of herbaceous plants and related soil properties

土壤属性 Soil properties	风沙土 Aeolian sand		黄绵土 Loess soil	
	多样性 Diversity	生物量 Biomass	多样性 Diversity	生物量 Biomass
土壤水分含量 Soil water content	0.934	0.627	0.992	0.604
土壤温度 Soil temperature	0.421	0.713	0.869	0.678
土壤穿透阻力 Soil penetration resistance	0.960	0.629	0.996	0.609
有机质含量 Organic matter content	0.783	0.645	0.930	0.642
NH ₄ ⁺ -N 含量 NH ₄ ⁺ -N content	0.397	0.727	0.818	0.703
NO ₃ ⁻ -N 含量 NO ₃ ⁻ -N content	0.460	0.702	0.665	0.752
速效磷含量 Available phosphorus content	0.814	0.644	0.991	0.611

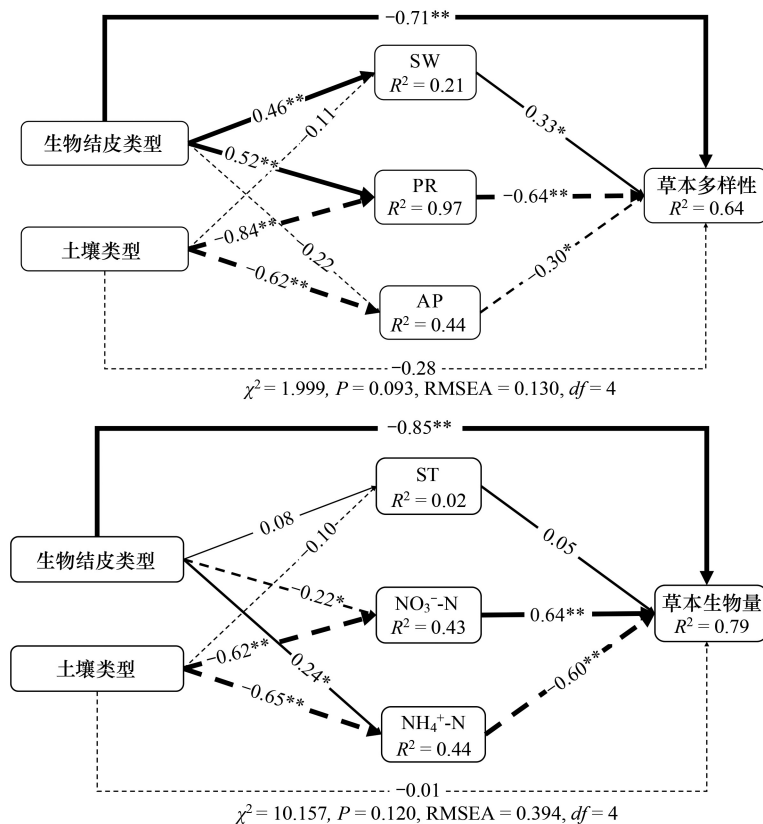


图 5 生物结皮影响草本植物多样性和生物量的结构方程模型

Fig.5 SEM showing the effects of biocrusts on herbaceous plant diversity and biomass

SW: 土壤含水量; PR: 土壤穿透阻力; AP: 速效磷含量; ST: 土壤温度; 线条粗细程度与路径系数成正比; 实线代表正效应; 虚线代表负效应

3 讨论

3.1 生物结皮对草本植物多样性的作用机制

本研究表明,与无结皮相比,风沙土上蓝藻结皮和藓结皮样地中草本植物的 Patrick 和 Shannon 指数分别降低了 1.0、0.2 和 3.4、0.5;而黄绵土上则分别降低了 4.8、0.2 和 4.2、0.4,即蓝藻结皮和藓结皮明显降低了草本植物的多样性指数,这与庄伟伟等^[24]和 Corvalán 等^[12]的研究结果相似。灰色关联度分析表明,土壤穿透阻力、土壤含水量和速效磷含量是影响草本植物多样性的主要因素。这是因为:(1)生物结皮增加了表层土壤的穿透阻力,而土壤穿透阻力的增加限制了植物种子的萌发和幼苗根系的伸展,从而影响了草本植物多样性^[6,25];(2)生物结皮增加了土壤水分和养分的表聚现象,减少了深根系草本植物的水分和养分获取,从而影响草本植物多样性^[26–27]。庄伟伟等^[24]的结果显示,地衣结皮使草本植物的 Shannon 指数下降了 51%,而本研究中,风沙土上蓝藻结皮和藓结皮样地中的 Shannon 指数分别下降了 15%和 30%,黄绵土上则分别下降了 11%和 25%,降幅远小于庄伟伟等的研究。一方面,受气候条件和土壤环境影响,古尔班通古特沙漠草本植物的群落结构可能更不稳定,更容易受生物结皮的影响;另一方面,可能与生物结皮类型和样地选取有关,庄伟伟等的研究主要针对丘间低地的地衣结皮,而本研究主要针对地面上的蓝藻结皮和藓结皮。同时,本研究中,黄绵土上草本植物丰度的降低幅度明显高于风沙土,这是因为,受土壤质地影响,黄绵土的土壤穿透阻力本身就大于风沙土,而生物结皮进一步增加了黄绵土的穿透阻力,使其明显大于风沙土,从而使黄绵土上植物种子的萌发和幼苗根系的伸展更为困难,进而导致草本植物丰度下降^[28–29]。需要指出的是,由于生物结皮的复杂性、草本植物类型差异、研究方法差异以及环境条件的不可比性,目前相关研究存在较大争议(表 5)。例如,在古尔班通古特沙漠^[15]、腾格里沙漠^[30]和青藏高原^[31]的研究表明,生物结皮有利于提升草本植物的多样性;而在古尔班通古特沙漠南缘^[24]和毛乌素沙地^[22]的研究结果则显示,生物结皮导致草本植物的多样性降低。因此,仅基于单一区域的研究可能很难全面了解生物结皮对草本植物多样性的影响机制,今后应通过多区域研究来进一步全面揭示生物结皮对草本植物多样性的影响机制。

表 5 我国不同区域中生物结皮对草本植物多样性影响的差异

Table 5 Effects of biocrusts on herbaceous plants diversity in different regions of China

区域 Region	降雨量 Rainfall /mm	结皮类型 Biocrust types	土壤类型 Soil types	影响 Effects	参考文献 Reference
古尔班通古特沙漠 Gurbantunggut Desert	76—139	藻结皮、地衣结皮、藓结皮	灰钙土	+	[15]
古尔班通古特沙漠南缘 South of Gurbantunggut Desert	70—150	地衣结皮		—	[24]
腾格里沙漠 Tegger Desert	180	藻结皮	风沙土	+	[30]
		藓结皮、地衣结皮		+	[16]
毛乌素沙地 Mu Us Sandy Land	292	地衣结皮、藓结皮	风沙土	—	[19]
		藻结皮、地衣结皮、藓结皮		—	[22]
青藏高原 Tibetan Plateau	404	藻结皮、地衣结皮、藓结皮	高山草甸土	+	[31]
		藓结皮		+	[32]
黄土高原 Loess Plateau	409	藓结皮	风沙土	—	[33]
鄂尔多斯高原 Ordos Plateau	426	藻结皮、藓结皮	黄绵土	+	[34]
青藏高原 Tibetan Plateau	493	藻结皮、地衣结皮、藓结皮	高山草甸土	+	[35]

+ 表示正效应, — 表示负效应

3.2 草本植物群落结构对生物结皮覆盖的响应

本研究发现,生物结皮导致草本植物群落结构发生了显著变化,其中草本植物群落的优势科明显变化,生活型株数占比明显调整,这与多数研究结果相似。例如:在青藏高原,生物结皮使禾本科植物占比上升、莎草科(*Cyperaceae*)和杂类草占比下降,而豆科占比无显著变化^[31];在腾格里沙漠,蓝藻结皮使十字花科

(*Cruciferae*)的比例上升,而藓结皮和地衣结皮增加了牻牛儿苗科(*Geraniaceae*)的比例^[15]。尽管这些研究中的结皮类型、草本植物类型、土壤基质以及气候条件有所差异,但这些研究都一致表明生物结皮改变了草本植物的群落结构,这可能与生物结皮的“筛选”机制和草本植物本身的生物学特性有关^[24]。首先,生物结皮在土壤表层形成了致密的毛垫状壳层,致使一些大型种子或表面光滑的种子难以附着并进入土壤,而对一些带“针”或“芒”的种子影响很小,由此改变了土壤种子库结构,进而改变草本植物的群落结构^[6,18,22]。其次,生物结皮分泌的多糖物质会附着于种子表面形成包裹层,其对薄皮种子无明显影响,但可能会抑制厚皮种子萌发,从而改变草本植物群落结构^[36]。另外,生物结皮导致土壤水分分层化,不利于深根系草本植物的生长,这可能也是生物结皮影响草本植物群落的重要原因^[22]。但也有研究则认为^[37],生物结皮对多年生草本植物没有明显影响。这可能与生物结皮盖度有关,生物结皮盖度对草本植物群落的影响存在一定阈值,在达到阈值之前,土壤属性没有发生实质变化,生物结皮的“筛选”作用有限,因此生物结皮不会对草本植物的群落结构产生明显影响。这是这些研究与本研究存在差异的主要原因。

3.3 生物结皮对草本植物生物量的调控机制

本研究显示,无论是在风沙土还是黄绵土上,蓝藻和藓类生物结皮均显著降低了草本植物的生物量。在古尔班通古特沙漠,地衣结皮使尖喙牻牛儿苗与硫苞菊(*Hyalea pulchella*)的生物量分别下降了8%和26%^[38];在以色列内盖夫沙漠,生物结皮样地中的草本植物生物量降低了39%^[39];本研究与这些研究结果一致。生境变化时,草本植物会调整生物量的积累和分配策略,以体现其对环境变化的响应与适应^[24]。生物结皮改变了表层土壤的结构、养分水平、温度、以及水分等条件,从而改变了草本植物的生境,这必然引起其生物量的调整^[40]。本研究中, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量与草本植物生物量的关联系数最高,因此阻碍土壤氮获取可能是生物结皮影响草本植物生物量的主要途径。氮素是植物蛋白质的重要组成部分,是植物不可缺少的营养元素,而在干旱和半干旱生态系统中土壤氮相对缺乏,使之成为植物生长的限制性营养元素。生物结皮虽然在一定程度上累积了土壤养分,增加了土壤氮含量,但与此同时,生物结皮和草本植物均需利用有限的土壤氮进行自身发育,因此两者可能形成土壤氮竞争,最终导致草本植物生物量降低^[40]。有关生物结皮对草本植物生物量的影响在古尔班通古特沙漠^[24]、腾格里沙漠沙坡头^[10]、青藏高原^[31]以及墨西哥热带沙漠^[41]等地均有相关方面的报道,但在不同研究区生物结皮对草本生物量的影响有所不同。这可能与不同研究区生物结皮的发育程度、土壤基质以及草本群落差异有关。此外,本研究表明,黄绵土生物结皮对草本植物生物量的降低幅度大于风沙土。这可能是因为黄绵土上生物结皮对生境的影响更大(例如,土壤穿透阻力、有机质、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量以及 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量等),致使草本植物需大幅度调整生物量来适应新的环境。

4 结论

研究表明,生物结皮覆盖明显改变了黄土高原半干旱气候区的草本植物群落结构,同时显著降低了草本植物的多样性和生物量。研究结果显示,草本植物的多样性和生物量受土壤物理和化学属性两方面的影响。生物结皮对土壤穿透阻力的增加,可能降低了草本植物的种子萌发几率,并限制了幼苗的根系伸展,从而降低了草本植物的多样性;此外,生物结皮通过与草本植物的土壤氮竞争降低了草本植物的生物量。本研究揭示了黄土高原生物结皮对草本植物多样性和生物量的影响程度和作用途径,对于深入了解干旱和半干旱气候区植物的建群机制具有重要意义。

参考文献(References):

- [1] 李继文,尹本丰,索菲娅,周晓兵,陶冶,张静,李永刚,张元明. 荒漠结皮层藓类植物死亡对表层土壤水分蒸发和入渗的影响. 生态学报, 2021, 41(16): 6533-6541.
- [2] 刘鑫,荣晓莹,张元明. 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对氨氧化微生物生态位的影响. 生物多样性, 2021, 29(1): 43-52.
- [3] 孙福海,肖波,李胜龙,王芳芳. 黄土高原不同发育阶段生物结皮的导水和持水特征. 草业学报, 2021, 30(6): 54-63.
- [4] Sun J Y, Li X R. Role of shrubs in the community assembly of biocrusts: the biotic and abiotic influences along a biocrust succession gradient. Plant and Soil, 2021, 460(1): 163-176.
- [5] 刘玉冰,王增如,高天鹏. 温带荒漠生物土壤结皮微生物群落结构与功能演替研究综述. 微生物学通报, 2020, 47(9): 2974-2983.

- [6] 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.
- [7] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Eldridge D J, Bowker M A, Ochoa V, Gozalo B, Berdugo M, Val J, Singh B K. Biocrust-forming mosses mitigate the negative impacts of increasing aridity on ecosystem multifunctionality in drylands. *The New Phytologist*, 2016, 209(4): 1540-1552.
- [8] 王一贺, 赵允格, 李林, 高丽倩, 胡忠旭. 黄土高原不同降雨量带退耕地植被-生物结皮的分布格局. 生态学报, 2016, 36(2): 377-386.
- [9] 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): 168-176.
- [10] 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.
- [11] Kröpl A I, Distel R A, Cecchi G A, Villaluso N M. Functional role of moss biocrust in disturbed semiarid shrublands of north-eastern Patagonia, Argentina. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2022, 20(1): 905-917.
- [12] Corvalán Videla M E, Aranibar J N, Greco S. Biological soil crusts from the Monte Desert affect soil moisture and nutrients, and improve *Leptochloa crinita* grass development. *Acta Oecologica*, 2021, 110: 103712.
- [13] 庄伟伟, 张元明. 生物结皮对3种荒漠草本植物光合生理特性的影响. 植物科学学报, 2017, 35(3): 387-397.
- [14] 姜生秀, 李昌龙, 李得禄. 衰败梭梭林下土壤结皮发育过程中水分补给对黄花补血草种子萌发的影响. 西北林学院学报, 2021, 36(3): 115-120.
- [15] 李彬, 武志芳, 陶冶, 周晓兵, 张丙昌. 古尔班通古特沙漠不同类型生物结皮对草本植物多样性影响. 干旱区研究, 2021, 38(2): 438-449.
- [16] 陈孟晨, 张景光, 冯丽, 滕嘉玲. 沙坡头地区生物结皮覆盖区土壤种子库组成及垂直分布特征. 生态学报, 2017, 37(22): 7614-7623.
- [17] 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): 91-100.
- [18] 张元明, 聂华丽. 生物土壤结皮对准噶尔盆地5种荒漠植物幼苗生长与元素吸收的影响. 植物生态学报, 2011, 35(4): 380-388.
- [19] Li X, Yu M H, Ding G D, He Y Y, Liu W, Wang C Y. Soil biocrusts reduce seed germination and contribute to the decline in *Artemisia ordosica* Krasch. shrub populations in the Mu Us Sandy Land of North China. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 26: e01467.
- [20] 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.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] 张涵丹, 康希睿, 邵文豪, 杨旭, 张建锋, 刘学全, 陈光才. 不同类型杉木人工林林下草本植物多样性特征. 生态学报, 2021, 41(6): 2118-2128.
- [24] 庄伟伟, 张元明. 生物结皮对荒漠草本植物群落结构的影响. 干旱区研究, 2017, 34(6): 1338-1344.
- [25] Ghiloufi W, Budel B, Chaieb M. Effects of biological soil crusts on a Mediterranean perennial grass (*Stipa tenacissima* L.). *Plant Biosystems*, 2017, 151(1): 158-167.
- [26] 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.
- [27] Havrilla C A, Barger N N. Biocrusts and their disturbance mediate the recruitment of native and exotic grasses from a hot desert ecosystem. *Ecosphere*, 2018, 9(7): e02361.
- [28] 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, 2021, 53(1): 173-182.
- [29] 王国鹏, 肖波, 李胜龙, 姚小萌, 孙福海. 生物土壤结皮对风沙土和黄绵土膨胀特性的影响. 中国沙漠, 2020, 40(1): 97-104.
- [30] 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.
- [31] 秦福雯, 徐恒康, 刘晓丽, 康瀚月, 李晓婷, 邵新庆. 生物结皮对高寒草地植物群落和土壤化学性质的影响. 草地学报, 2019, 27(2): 285-290.
- [32] 徐恒康, 刘晓丽, 史雅楠, 李晶晶, 尕藏太, 索南加, 邵新庆. 生物结皮对高寒退化草地植物群落的影响. 草地学报, 2018, 26(3): 539-544.
- [33] 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.
- [34] Zhao Y, Zhang P, Hu Y G, Huang L. Effects of re-vegetation on herbaceous species composition and biological soil crusts development in a coal mine dumping site. *Environmental Management*, 2016, 57(2): 298-307.
- [35] 孙华方, 李希来, 金立群, 李成一, 张静. 生物土壤结皮对黄河源区人工草地植被与土壤理化性质的影响. 草地学报, 2020, 28(2): 509-520.
- [36] 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.
- [37] 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.
- [38] 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: Stuttgart, Germany*, 2015, 17(6): 1165-1175.
- [39] Kidron G J. The negative effect of biocrusts upon annual-plant growth on sand dunes during extreme droughts. *Journal of Hydrology*, 2014, 508: 128-136.
- [40] 张媛媛, 孟欢欢, 周晓兵, 尹本丰, 周多奇, 陶冶. 不同生境/萌发类型尖喙牻牛儿苗生物量分配特征. 干旱区研究, 2022, 39(2): 541-550.
- [41] Godínez-Alvarez H, Morín C, Rivera-Aguilar V. Germination, survival and growth of three vascular plants on biological soil crusts from a Mexican tropical desert. *Plant Biology: Stuttgart, Germany*, 2012, 14(1): 157-162.