

DOI: 10.20103/j.stxb.202401080065

张雪,肖波,韩凤朋.黄土高原生物结皮对种子出苗及幼苗存活与生长的影响.生态学报,2024,44(20):9354-9363.

Zhang X, Xiao B, Han F P. Effects of biocrusts on seedling emergence, survival and growth on the Loess Plateau, China. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44 (20): 9354-9363.

黄土高原生物结皮对种子出苗及幼苗存活与生长的影响

张 雪^{1,2,3}, 肖 波^{1,2,4,*}, 韩凤朋^{1,2}

1 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 杨凌 712100

2 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 中国农业大学土地科学与技术学院, 北京 100193

摘要:生物结皮可通过多种直接或间接途径影响种子出苗和幼苗生长,但相关研究多集中在极干旱沙漠及荒漠区,且多为盆栽实验。以无结皮为对照,通过野外实验分析不同盖度(80%、50%、30%)的藻结皮和藓结皮对柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)种子出苗、幼苗存活和生长的影响,并探究其作用途径。结果表明:高盖度生物结皮更有利于种子出苗。柠条锦鸡儿和黑沙蒿种子在高盖度藓结皮上的出苗率比无结皮分别增加了1.5倍和17.5倍,柠条锦鸡儿、黑沙蒿和鬼针草种子在高盖度藻结皮上的出苗率比无结皮分别增加了1.3、14.0、0.7倍。但黑沙蒿幼苗在生物结皮上的存活率极低,可见生物结皮促进小种子出苗却对其存活不利。藓结皮对幼苗生长有促进作用,且在高盖度结皮上促进效果最好,而藻结皮则表现为高盖度促进,中、低盖度抑制。结构方程模型分析表明,生物结皮主要通过间接效应影响种子出苗和幼苗生长,且总效应均为正效应,其中幼苗存活主要受穿透阻力影响,幼苗生长主要受土壤化学性质影响。综上,生物结皮对植物种子出苗和幼苗生长的影响随物种而异,且作用效果和结皮盖度有关,但总体为促进作用,因而有利于黄土高原植被恢复和更新。

关键词:株高;地径;幼苗建植;植被更新;群落演替

Effects of biocrusts on seedling emergence, survival and growth on the Loess Plateau, China

ZHANG Xue^{1,2,3}, XIAO Bo^{1,2,4,*}, HAN Fengpeng^{1,2}

1 The Research Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling 712100, China

2 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

4 College of Land Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract: Biocrusts may affect seedling emergence and growth through direct or indirect pathways. However, most of the relevant studies have been conducted in extremely arid deserts using flower pots. To clarify whether biocrusts promote or inhibit early vegetation establishment in a relatively natural environment and to identify the pathways, we established field plots on cyanobacteria- and moss-dominated crusts, treated the biocrust cover as high, middle and low (80%, 50% and 30%) and sowed the seeds of *Caragana korshinskii*, *Artemisia ordosica* and *Bidens pilosa* on the surface of plots. Seedling

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

收稿日期:2024-01-08; **网络出版日期:**2024-07-26

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

emergence percentage, survival percentage and growth rate were then calculated. The results showed that the high-cover biocrusts were more favorable for seedling emergence. In comparison with bare soil, the seedling emergence percentage of *Caragana korshinskii* and *Artemisia ordosica* increased by 1.5 and 17.5 times on high-cover moss crusts, respectively, and by 1.3 and 14.0 times on high-cover cyanobacteria crusts. The seedling emergence percentage of *Bidens pilosa* increased by 0.7 times on high-cover cyanobacteria crusts. However, the survival percentage of *Artemisia ordosica* seedlings on biocrusts was extremely low, which means that the biocrusts are beneficial for seedling emergence of small seeds, but detrimental for their survival. Overall, moss crusts increased the growth rate of seedling height and ground diameter, with the greatest enhancement on high-cover moss crusts. While cyanobacteria crusts showed promotion at high cover and inhibition at middle and low cover. Structural equation model analysis showed that the biocrusts affected seedling emergence and growth mainly through indirect effects, and the overall effects were positive. The penetration resistance was the main factor promoting seedling survival, and the soil chemical property was the main factor promoting seedling growth. In summary, the effects of biocrusts on seedling emergence and growth differed between plant species, and the effects were related to biocrust cover. But in general, the effects are favorable, making biocrusts beneficial for vegetation restoration and regeneration on the Loess Plateau.

Key Words: plant height; basal diameter; seedling establishment; vegetation regeneration; community succession

在植物的生活周期中,种子阶段的耐受性最强,幼苗阶段对环境最为敏感,种子萌发和出苗则是植物由耐受性强的种子向脆弱的幼苗过渡的关键环节^[1-2]。种子能否顺利出苗和幼苗的生存动态由种子遗传特性(质量、大小等)和外部环境因子(土壤水分、温度、养分、空气、光照、沙埋深度等)共同决定^[3-5],并直接影响物种分布和共存,对维持物种多样性具有重要意义。

生物结皮是由光合自养生物(蓝藻、藻类、苔藓等)和异养生物(真菌、细菌、古生菌等)及其次生代谢物与土壤颗粒之间按不同比例相互黏结而形成的一种复合层状结构^[6],其覆盖面积约占地球陆地面积的12%^[7],具有提高土壤稳定性和土壤肥力、调节土壤水热特性和土壤pH等作用^[8],深刻影响着维管束植物的生存环境,在旱区植被恢复过程中发挥着重要作用。

作为影响旱地植被群落组成的关键媒介,生物结皮可通过多种途径直接或间接地影响种子萌发、出苗、幼苗的存活和生长,但其作用效果由于结皮类型、植物种类、植物生长期和研究区域等不同而尚有争议^[9-11]。例如,在科罗拉多高原,*Bromus tectorum*种子在藻结皮上的出苗率显著高于地衣结皮^[12];在准格尔盆地,生物结皮使草本植物生物量增加,而对灌木影响不显著^[10];在古尔班通古特沙漠,在植物生长前期,生物结皮对草本植物生长为促进作用,而在植物生长后期,生物结皮减少了植物生物量累积^[13]。生物结皮影响植物生长的途径十分复杂,一方面,生物结皮提高了表层土壤含水量和土壤养分,有利于种子萌发和幼苗生长^[8, 14];另一方面,生物结皮在地表发育在种子和土壤之间形成物理屏障,阻碍种子出苗和幼苗根系生长^[15]。生物结皮中的藻类和苔藓还能释放胞外多糖等化感物质,并通过浓度效应对植物种子的萌发和幼苗的生长过程产生不同的化感作用^[16-18]。但过去的研究多集中在年降水量为200 mm左右的极干旱沙漠或干旱荒漠区^[10-11, 13],在黄土高原等降水量大于400 mm的地区研究较少,且已有的研究大多采用盆栽实验^[10, 19],往往难以反映自然条件下的真实生长情况。

基于此,本研究在黄土高原开展野外实验,探究在自然条件下生物结皮对种子出苗和幼苗生长的影响,并测定了土壤理化性质,结合结构方程模型分析其主要影响因素及作用途径。对优化人工植被恢复策略,促进退化生态系统的植被恢复、维持物种多样性具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原北部陕西省神木市六道沟小流域(38°46'—38°51'N, 110°21'—110°23'E)。海拔为

1094.0—1273.9 m,流域面积为 6.89 km²,土壤类型主要包括黄绵土和风沙土。研究区属温带半干旱气候,雨热同季,年均气温 8.4℃,近 5 年 6—9 月平均气温为 20.8℃;年均降水量 454 mm,其中 70%—80%的降水集中在 6—9 月;年均蒸发量 1337 mm,约为降水量的 3 倍^[20]。研究区内植被主要有小叶杨(*Populus simonii*)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)、黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)等,藻结皮和藓结皮在研究区内广泛发育,覆盖度可达 70%—80%^[21]。

1.2 实验设计

实验共设置结皮类型、结皮盖度和种子类型 3 个因素。其中生物结皮类型包括藻结皮和藓结皮 2 种,以无结皮为对照;结皮盖度包括高盖度(80%)、中盖度(50%)、低盖度(30%) 3 个水平;种子类型包括柠条锦鸡儿、黑沙蒿和鬼针草(3 种种子室内检测发芽率分别为 98.3%、95.3%和 98.9%)。共有高盖度藻结皮(HC)、中盖度藻结皮(MC)、低盖度藻结皮(LC)、高盖度藓结皮(HM)、中盖度藓结皮(MM)、低盖度藓结皮(LM)、无结皮(CK) 7 种处理,每种处理 3 个重复。选择上述 3 种植物种子用于野外种子出苗和幼苗生长实验,实验结束后采样测定土壤理化性质。

1.2.1 样地处理

于 2022 年 8 月在风沙土区域选择一处同时有藓结皮和藻结皮发育的样地及相邻的无结皮裸地,建立 1 m×1 m 的藓结皮样方 9 个,藻结皮样方 9 个,无结皮样方 3 个,清除样方内的所有植物。将藓结皮和藻结皮样方以 3 个为 1 组,每种类型的结皮分为 3 组,根据所需盖度铲除多余结皮,使每组藓结皮和藻结皮样方剩余结皮覆盖度分别为 80%、50%和 30%,并尽量使剩余的结皮在样方内均匀分布。每天向样方内充分浇水,并盖上遮阳网(保水保墒,隔绝外部种子),去除样方内新产生的幼苗,消耗土壤种子库。2023 年 4—5 月再次进行上述消耗土壤种子库的步骤,至连续 2 周不再有幼苗产生时即开始种子出苗实验。

1.2.2 种子出苗与幼苗生长实验

将 3 种种子各取 50 粒混合后均匀播撒在每个样方内土壤和结皮表面,播种后第 1 月内每周向样方内浇一次水,如遇降雨则视为浇水一次。从第 2 天开始使用便携式土壤三参数测定仪(WET-2 sensor, Delta-T 公司,英国)于每天上午 8 时测定样方内 0—5 cm 深度的土壤含水量和土壤温度,每个样方测定 3 次求平均值。观察各样方内的种子出苗情况,每 2 d 记录一次幼苗数量,至连续 15 d 不再出现新的幼苗为止,结束出苗实验,计算种子出苗率。种子出苗率=累计出苗数/供试种子数×100%。之后连续 1 个月每周记录一次幼苗数量,并测定每株幼苗的株高和地径,计算幼苗存活率、株高和地径生长速率。幼苗存活率=实验结束时幼苗存活数/累计出苗数×100%,株高生长速率=株高生长量/生长天数(mm/d),地径生长速率=地径生长量/生长天数(mm/d)。

1.2.3 土壤理化性质测定

用环刀法测定土壤容重。用环刀采集原状土,用半自动土壤贯入仪(UTM6102,三思纵横,中国)测定土壤穿透阻力,记录其峰值。使用环刀采集 0—5 cm 土样,每个样方沿对角线采集 3 个样品,混合均匀,风干后保存于自封袋内,用于测定土壤理化性质(表 1)。其中土壤颗粒组成使用激光粒度分析仪(APA2000, Malvern 公司,英国)测定;pH 值使用 pH 计(pH-100,力辰科技,中国)测定,测定前使用标准缓冲液标定;土壤有机质采用外加热法测定;土壤全氮使用全自动凯氏定氮仪(2300, FOSS 公司,瑞典)测定;土壤铵态氮和硝态氮使用流动分析仪(AutoAnalyzer3-AA3, SEAL 公司,德国)测定;土壤全磷、速效磷使用钼锑抗比色法测定;土壤速效钾使用原子吸收光谱仪测定(ZL-5100, GBC 公司,澳大利亚)。

1.3 数据处理

使用 Microsoft Excel 2021 整理实验数据,用 IBM SPSS Statistics 25.0 软件进行统计分析,用单因素方差分析法和 LSD 检验分析不同处理下种子出苗率、幼苗存活率和生长速率的差异,用因子分析法将黏粒、粉粒、砂粒含量、土壤含水量、温度降维至土壤物理性质,将土壤 pH 值、有机质、全氮、铵态氮、硝态氮、全磷、速效磷、速效钾含量降维至土壤化学性质,将株高生长速率和地径生长速率降维至生长速率,将所有数据进行标准化

处理后用 IBM Amos 21 软件构建结构方程模型,用 OriginPro 2021 作图。文中图表所有数据均为平均值±标准差。

表 1 不同盖度下生物结皮和无结皮土壤属性

Table 1 Soil properties of bare soil and biocrusts soil with different cover

土壤属性 Soil property	藓结皮 Moss crusts			藻结皮 Cyano crusts			无结皮 Bare soil
	高盖度 High cover	中盖度 Middle cover	低盖度 Low cover	高盖度 High cover	中盖度 Middle cover	低盖度 Low cover	—
容重 Bulk density/(g/cm ³)	1.47±0.05 d	1.54±0.01 c	1.52±0.03 cd	1.56±0.04 bc	1.61±0.02 b	1.59±0.02 b	1.68±0.02 a
土壤含水量 Soil water content/%	4.70±0.01 b	4.40±0.23 bc	4.35±0.53 bc	5.79±0.30 a	4.11±0.43 bc	4.21±1.03 bc	3.44±0.25 c
土壤温度 Soil temperature/°C	21.27±0.05 b	21.60±0.03 b	21.24±0.11 b	21.57±0.65 b	22.58±0.18 a	22.50±0.11 a	22.28±0.20 a
穿透阻力 Penetration resistance/MPa	3.76±0.62 a	3.33±0.08 ab	2.70±0.15 cd	3.32±0.40 abc	3.10±0.19 bcd	2.55±0.32 d	2.62±0.39 d
黏粒(< 2 μm)含量 Clay (< 2 μm) content/%	3.60±0.62 b	1.39±0.51 c	1.96±0.58 c	4.78±0.80 a	2.19±0.29 c	1.62±0.51 c	1.48±0.16 c
粉粒(2—50 μm)含量 Silt (2—50 μm) content/%	3.84±0.65 b	2.05±0.44 cde	2.62±0.50 cd	5.95±0.80 a	2.82±0.46 c	1.87±0.54 de	1.74±0.19 e
砂粒(50—2000 μm)含量 Sand (50—2000 μm) content/%	92.64±1.27 c	96.56±0.94 ab	95.42±1.07 ab	89.27±1.60 d	95.00±0.72 b	96.51±1.05 ab	96.79±0.35 a
pH	7.86±0.04 d	7.99±0.09 c	8.15±0.03 b	8.15±0.06 b	8.20±0.01 a	8.22±0.01 a	8.00±0.02 c
有机质含量 Organic matter content/(g/kg)	7.15±0.09 a	5.99±0.36 b	5.40±0.02 c	5.94±0.25 b	2.96±0.25 f	4.62±0.23 d	3.37±0.06 e
全氮含量 Total nitrogen content/(g/kg)	0.25 a	0.22±0.04 a	0.26±0.01 a	0.25±0.02 a	0.12 b	0.14 b	0.12±0.01 b
铵态氮含量 NH ₄ ⁺ -N content/(mg/kg)	2.67±0.13 ab	3.20±0.73 a	2.31±0.18 bc	1.72±0.19 cd	2.16±0.13 bcd	2.18±0.24 bcd	1.62±0.09 d
硝态氮含量 NO ₃ ⁻ -N content/(mg/kg)	6.37±0.06 c	8.02±0.03 b	5.75±0.18 d	10.77±0.14 a	2.95±0.03 e	2.70±0.11 f	2.29±0.18 g
全磷含量 Total phosphorus content/(g/kg)	0.27±0.01 b	0.25±0.01 bc	0.23±0.01 bc	0.33 a	0.23±0.02 bc	0.21±0.01 cd	0.16±0.06 d
速效磷含量 Available phosphorus content/(mg/kg)	2.09±1.14 a	1.41±0.38 a	1.37±0.40 a	1.49±0.39 a	1.39±0.26 a	1.43±0.14 a	1.52±0.02 a
速效钾含量 Available potassium content/(mg/kg)	82.85±7.03 a	74.78±0.43 b	70.33±3.93 b	75.23±2.40 b	46.51±1.57 d	43.38±2.17 d	53.36±3.45 c

同行不同小写字母表示各处理间差异显著($P<0.05$)

2 结果与分析

2.1 生物结皮对种子出苗率的影响

在 3 种盖度下,藓结皮和藻结皮均促进了柠条锦鸡儿和黑沙蒿种子出苗,而对鬼针草种子出苗率的影响则与结皮类型有关(图 1)。柠条锦鸡儿和黑沙蒿种子在 HM 和 HC 处理下的出苗率均显著高于 CK,而鬼针草种子出苗率在 HC 处理下显著高于 HM 和 CK。柠条锦鸡儿种子在 HM 和 HC 处理下的出苗率分别比 CK 提高了 1.5 和 1.3 倍;黑沙蒿种子的出苗率分别增加了 17.5 倍和 14.0 倍;鬼针草种子在 HC 处理下的出苗率与 HM 和 CK 相比分别增加了 71.4%和 67.4%。但 3 种种子在中、低盖度结皮上的出苗率与 CK 相比差异不显著。可知,生物结皮促进了灌木(柠条和黑沙蒿)种子出苗,其中在藓结皮上促进作用更强,且对小种子植物(黑沙蒿)出苗的促进效果更好,而生物结皮对鬼针草种子的影响与结皮盖度有关。此外,黑沙蒿种子在 HM 处理下的出苗率比 LM 提高了 1.6 倍,在 HC 上的出苗率分别比 MC、LC 提高了 4.0 倍和 2.5 倍;鬼针草种子在 HC 上的出苗率比 LC 提高了 1.1 倍。可见,当生物结皮对种子出苗表现为促进作用时,高盖度生物结皮对种子出苗的促进效果好于中、低盖度结皮。

2.2 生物结皮对幼苗存活率的影响

生物结皮对幼苗存活率的影响因物种和结皮盖度而异(表 2)。柠条锦鸡儿幼苗在 HM 处理下的存活率显著高于 CK,其幼苗存活率与 CK 相比提升了 4.1 倍。其余处理下幼苗存活率与 CK 相比差异不显著,但在中、低盖度处理下总体表现为藓结皮增加,藻结皮降低。鬼针草幼苗在 3 种盖度的藓结皮和藻结皮上存活率均高于 CK,说明生物结皮有利于鬼针草幼苗存活。而黑沙蒿种子在生物结皮上的存活率均为 0,即生物结皮

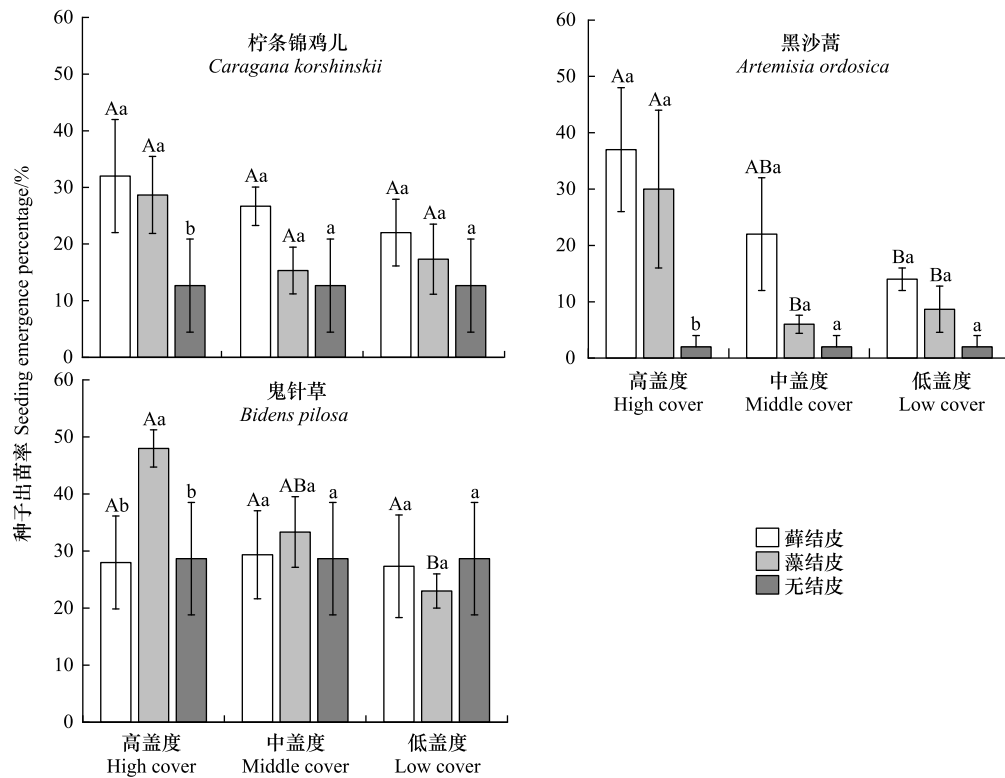


图 1 不同结皮类型和盖度处理下 3 种种子的出苗率

Fig.1 Seedling emergence percentage of 3 species under different biocrust types and cover treatments

不同小写字母表示结皮盖度相同时,结皮类型间差异显著 ($P < 0.05$);不同大写字母表示结皮类型相同时,不同盖度间差异显著 ($P < 0.05$)

不利于黑沙蒿幼苗存活。此外,柠条锦鸡儿幼苗在 HM 处理下的存活率分别比 MM、LM 提高了 1.3 倍和 2.0 倍,在 HC 和 MC 处理下比 LC 处理下提高了 100%,而鬼针草幼苗存活率在不同结皮盖度间差异不显著。可知,生物结皮对柠条锦鸡儿幼苗存活的促进作用随结皮盖度增加而增强,而对鬼针草幼苗存活影响不显著。

表 2 不同结皮类型和盖度处理下 3 种幼苗的存活率/%

Table 2 Seedling survival percentage of 3 species under different biocrusts types and cover treatments

结皮盖度 Cover of biocrusts	结皮类型 Biocrust types	柠条锦鸡儿 <i>Caragana korshinskii</i>	黑沙蒿 <i>Artemisia ordosica</i>	鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>
高盖度 High cover	藓结皮	46.4±5.1 Aa	0 Aa	16.4±8.3 Aa
	藻结皮	16.9±9.8 Ab	0 Aa	1.3±2.2 Aa
	无结皮	9.1±15.8 b	16.7±28.9 a	0 a
中盖度 Middle cover	藓结皮	20.5±8.8 Ba	0 Aa	23.8±20.8 Aa
	藻结皮	3.3±5.8 ABa	0 Aa	0 Ab
	无结皮	9.1±15.8 a	16.7±28.9 a	0 b
低盖度 Low cover	藓结皮	15.5±1.7 Ba	0 Aa	10.0 Aa
	藻结皮	0 Ba	0 Aa	1.2±2.0 Aa
	无结皮	9.1±15.8 a	16.7±28.9 a	0 a

同列不同小写字母表示结皮盖度相同时,不同类型间差异显著 ($P < 0.05$);同列不同大写字母表示结皮类型相同时,不同盖度间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 生物结皮对幼苗生长速率的影响

除鬼针草幼苗在 LM 上的株高生长速率略低于 CK 外,柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗在藓结皮上的株高生长速率均高于 CK,而藻结皮对 2 种幼苗株高生长速率的影响均表现为高盖度促进,中、低盖度抑制(图 2)。其

中,柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗在 HM 处理下的株高生长速率显著高于 CK,2 种幼苗在 HM 上的株高生长速率分别比 CK 提高了 1.4 和 0.8 倍。其余处理下,2 种幼苗的株高生长速率与 CK 差异不显著。此外,柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗在高盖度生物结皮上的株高生长速率显著高于中、低盖度。HM 处理下柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗的株高生长速率分别比 MM、LM 提高了 78.8%、66.8%和 17.2%、117.1%;HC 处理下 2 种幼苗的株高生长速率分别比 MC、LC 提高了 2.3、1.8 和 1.5、1.2 倍。

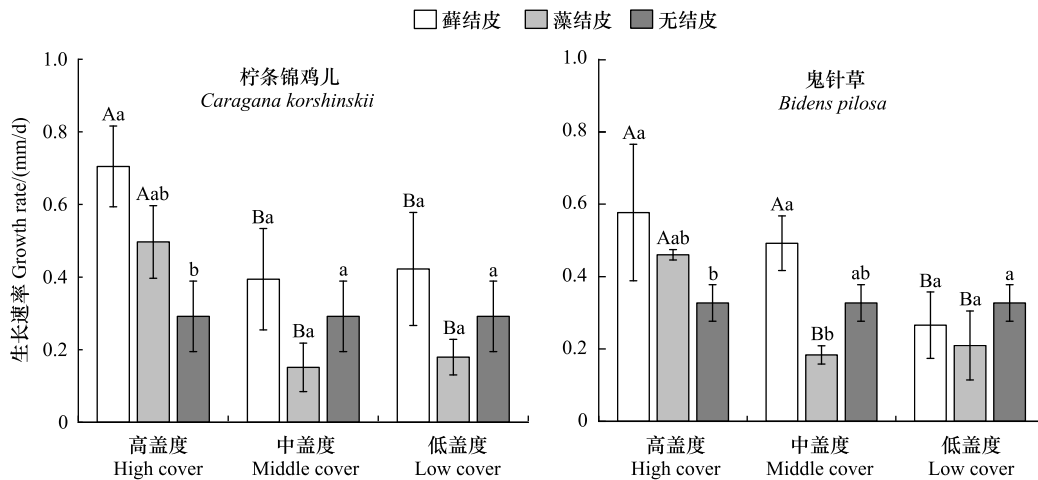


图 2 不同结皮类型和盖度条件下柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗的株高生长速率

Fig.2 Height growth rate of *Caragana korshinskii* and *Bidens pilosa* seedlings under different biocrust types and cover treatments

3 种盖度下柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗在藓结皮上的地径生长速率均高于 CK,而藻结皮上则表现为高盖度增加,中、低盖度降低(图 3)。其中,鬼针草幼苗在 HM 处理下的地径生长速率比 CK 提高了 71.1%;柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗在 HC 上的地径生长速率分别比 CK 提高了 19.2%和 62.8%;柠条锦鸡儿幼苗在 MC 和 LC 上的地径生长速率显著低于 CK,分别降低了 22.3%和 26.4%。此外,2 种幼苗在高盖度条件下的地径生长速率均高于中、低盖度。其中,柠条锦鸡儿幼苗在 HC 下的地径生长速率与 MC、LC 相比分别提高了 53.4%和 61.9%;鬼针草幼苗在 HM 下的地径生长速率与 MM、LM 相比均提高了 0.3 倍,在 HC 下的地径生长速率与 MC、LC 相比分别提高了 1.0 和 0.8 倍。

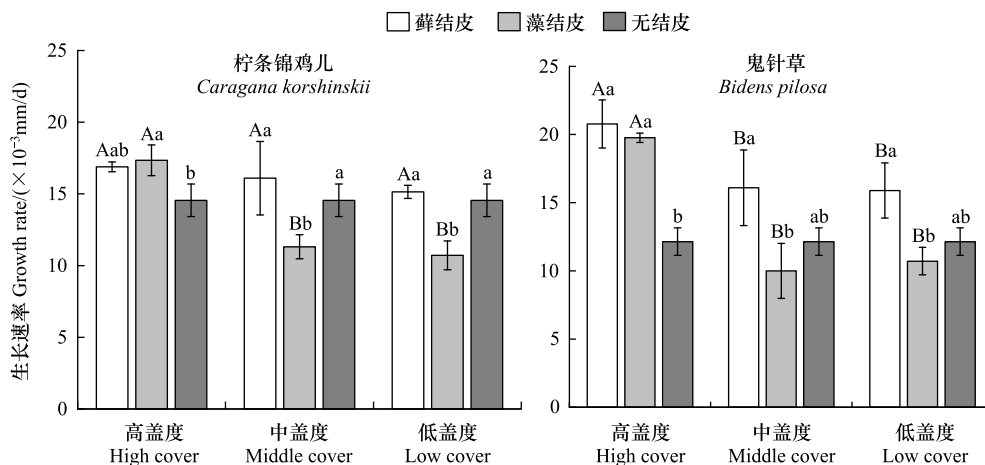


图 3 不同结皮类型和盖度条件下柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗的地径生长速率

Fig.3 Basal diameter growth rate of *Caragana korshinskii* and *Bidens pilosa* seedlings under different biocrust types and cover treatments

2.4 影响途径分析

结构方程模型(图4)分析结果显示,生物结皮类型和盖度对种子出苗和幼苗存活与生长的直接效应为负效应时,其间接效应均为正效应,且间接效应影响系数的绝对值均大于直接效应影响系数的绝对值,从而使其总效应均为正效应(表3)。说明生物结皮自身的生长可能会抑制植物早期出苗和生长,但生物结皮可以通过改善土壤理化性质而对种子萌发和出苗产生促进作用,且这种间接促进作用可能更强,足以抵消其直接负效应。土壤穿透阻力对种子出苗产生负效应,而对幼苗存活和生长的作用均为正效应,且对幼苗存活率的影响达到极显著水平。可见,土壤穿透阻力可能仅在种子出苗阶段表现为抑制作用,种子顺利出苗之后,穿透阻力

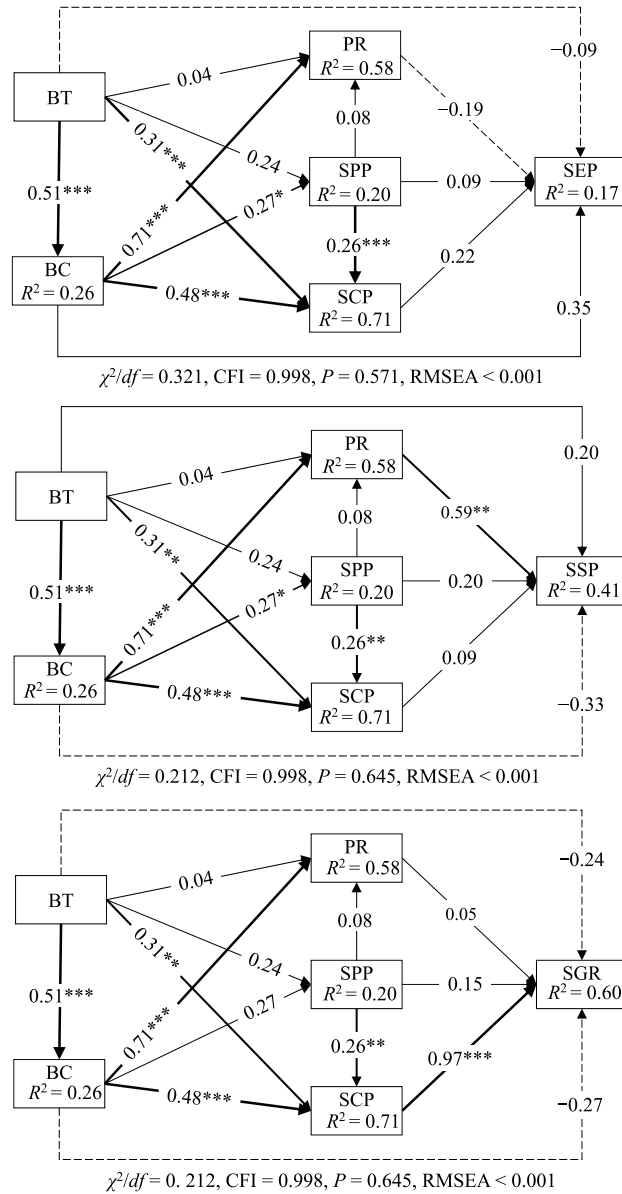


图4 结皮类型和盖度影响种子出苗率、幼苗存活率和幼苗生长速率的结构方程模型

Fig.4 Structural equation models of effects of biocrust types and cover on seedling emergence percentage, survival percentage and growth rate

BT: 结皮类型 Biocrust types; BC: 结皮盖度 Biocrust cover; PR: 穿透阻力 Penetration resistance; SPP: 土壤物理性质 Soil physical property; SCP: 土壤化学性质 Soil chemical property; SEP: 种子出苗率 Seedling emergence percentage; SSP: 幼苗存活率 Seedling survival percentage; SGR: 幼苗生长速率 Seedling growth rate; CFI: 比较拟合指数 Comparative fit index; RMSEA: 近似误差均方根 Root mean square error of approximation; * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$; 粗线条表示路径系数显著, 实线表示正效应, 虚线表示负效应

将有利于幼苗存活和生长。此外,土壤化学性质对幼苗生长速率的正效应达到了极显著水平(0.97),表明生物结皮可能主要通过提高土壤养分含量提高幼苗生长速率。

表 3 结构方程模型影响系数

Table 3 Influencing coefficients of structural equation models

指标 Indicators	影响系数 Influencing coefficient	结皮类型 Biocrust types	结皮盖度 Biocrust cover	土壤物理性质 Soil physical property	土壤化学性质 Soil chemical property	穿透阻力 Penetration resistance
种子出苗率 Seedling emergence percentage	直接效应	-0.090	0.347	0.087	0.221	-0.191
	间接效应	0.272	0.005	0.042	—	—
	总效应	0.182	0.352	0.129	0.221	-0.191
幼苗存活率 Seedling survival percentage	直接效应	0.198	-0.324	0.198	0.089	0.589
	间接效应	0.222	0.532	0.071	—	—
	总效应	0.419	0.208	0.269	0.089	0.589
幼苗生长速率 Seedling growth rate	直接效应	-0.238	-0.266	0.144	0.969	0.048
	间接效应	0.575	0.607	0.255	—	—
	总效应	0.337	0.341	0.400	0.969	0.048

3 讨论

3.1 生物结皮对种子出苗的影响及其途径

在干旱和半干旱地区,水分是限制种子萌发和出苗的主要因素^[3],当土壤含水量在一定范围内时,种子出苗率随含水量增加而提高,不同物种的响应程度不同^[22-23]。同时,生物结皮在发育过程中通过改变土壤微地形为降水提供滞留位置 and 降低入渗速率,增加了降水滞留时间^[24-25],延长了种子吸水时间,有利于种子萌发。3种盖度的生物结皮均提高了浅层土壤含水量(表1),为种子提供了湿润的微环境,促进柠条锦鸡儿和黑沙蒿种子出苗。同理,HM和HC处理下的土壤含水量显著高于CK,而中、低盖度条件下,生物结皮与CK土壤含水量差异不显著。因此,在高盖度条件下,2种种子出苗率显著提高,中、低盖度条件下,生物结皮上种子出苗率与CK差异不显著。

研究发现鬼针草种子在HM上的出苗率显著低于HC,这可能是由于生物结皮对种子出苗的影响与结皮和种子的形态有关^[26]。鬼针草种子呈细长针状,在藓结皮上时,苔藓植株呈垫状丛生,虽然藓株具有一定的柔韧性^[27],但鬼针草种子由于质量较轻而“浮”于苔藓植株顶部,与藓株和土壤的接触面积较小,与藻结皮和无结皮相比,更不易接触土壤和发生埋藏,土壤水分有效性降低^[15]。即使发生吸胀,当苔藓失水时,鬼针草种子也会更易暴露于极端干燥环境中,由于无法连续吸收足够的水分而死亡,使其出苗率降低^[11,28]。此外,生物结皮对黑沙蒿种子出苗的促进效果更强。这是因为与另外2种种子相比,黑沙蒿种子体积更小,更容易进入苔藓植株或土壤缝隙中^[15],与苔藓、藻类或土壤的接触面积更大,土壤水分有效性更高,更易萌发出苗。

3.2 生物结皮对幼苗存活和生长的影响及其途径

在藻结皮和藓结皮表面,柠条锦鸡儿幼苗存活率总体高于鬼针草,而沙蒿幼苗存活率为0。可能是由于幼苗的存活率与种子质量和大小有关,大粒种子比小粒种子储存的能源物质更多,能持续为幼苗生长过程提供营养,使幼苗具有更强的抗逆性^[5]。且生物结皮与植物之间不仅存在生存空间的竞争,还存在水肥资源的竞争^[19]。初始大小较大的幼苗更易穿过枯枝落叶层和结皮层,获取更多的生存资源,有更高的存活率,而幼苗的初始大小与种子质量正相关^[29],与柠条锦鸡儿和鬼针草相比,沙蒿种子质量小,幼苗也很小,因而更不易存活。

生物结皮能增加土壤表层持水能力和肥力,提高幼苗存活率,促进幼苗生长^[10]。藓结皮提高了土壤有机质、全氮、铵态氮、硝态氮、全磷和速效钾含量(表1),且结构方程模型显示生物结皮主要通过改善土壤化学性

质,促进幼苗生长(图4),同时,藓结皮土壤含水量高于无结皮,有利于幼苗根系吸收土壤养分,提高幼苗生长速率^[13]。因此,藓结皮上柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗的存活率和生长速率大于无结皮。而藻结皮仅在高盖度下促进幼苗存活和生长,在中、低盖度条件下降低了柠条锦鸡儿幼苗存活率以及柠条锦鸡儿与鬼针草幼苗的生长速率。可能有以下三方面原因:(1)中、低盖度藻结皮上土壤水分和温度均高于无结皮,但由于幼苗对环境很敏感,且植物对水分变化的响应与温度有关^[30],土壤温度升高,可能使植物光合速率以及对水分和养分的利用率下降^[31],导致存活率和生长速率降低。(2)中、低盖度藻结皮下土壤速效钾含量显著低于无结皮(表1),可能导致幼苗存活率和生长速率低于无结皮。(3)有研究发现生物结皮中多种藻类能释放化感物质对植物种子的萌发和幼苗的生长过程产生化感作用,并且这种作用具有浓度效应^[16]。如龚健等^[17]研究发现具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)分泌的胞外多糖在浓度较低时抑制伪枝猪毛菜(*Salsola subcrassa*)种子萌发,在高浓度时则有积极作用。通过化感作用的浓度效应,藻结皮可能在高盖度条件下促进幼苗存活和生长,在中、低盖度条件下抑制幼苗存活和生长。

3.3 生物结皮对植被恢复的重要性

种子萌发、出苗和幼苗生长阶段是植被恢复的早期阶段,而这一过程中影响因素很多,各种因素的单独作用和不同因素间的交互作用十分复杂。且不同植物间存在物种特异性,即使是同一因子,对不同植物或同一植物的不同生育期的影响也不同,如本研究中土壤穿透阻力对种子出苗为负效应,对幼苗存活和生长为正效应(图4)。而生物结皮作为半干旱地区生态系统的重要组成部分,不仅在植物生活史的各阶段产生直接影响,还通过调节其他因素间接影响植物生长。然而有研究发现,气温和降水格局变化(如暖季小降水事件的增加)提高了结皮中生物组分(如苔藓、地衣和微生物等)的死亡率^[32-33],可能导致生物结皮的生存受到威胁,覆盖度降低。如Rodríguez-Caballero等^[7]估计,从2005—2070年,全球生物结皮覆盖度可能,全球生物结皮覆盖度可能比现在降低25%—40%。而本研究发现,生物结皮的发育和结皮盖度的增加总体促进种子出苗和幼苗存活与生长,生物结皮覆盖度的降低或许会威胁部分旱区植被的生存,不利于部分植被的恢复与繁殖。同时,气温、降水、太阳辐射等因子共同驱动生物结皮的分布及物种组成^[7, 34],可能引导部分植物发生迁移,改变植被分布特征,影响植被群落组成。

4 结论

本研究通过分析生物结皮类型和结皮盖度对柠条锦鸡儿、黑沙蒿和鬼针草种子出苗和幼苗生长的影响,并通过结构方程模型分析其影响途径,得出以下结论:(1)藻结皮和藓结皮在3种盖度时均有利于柠条和黑沙蒿种子出苗,而鬼针草种子萌发率仅在藻结皮高盖度条件下显著高于无结皮。(2)藓结皮促进柠条锦鸡儿和鬼针草幼苗存活和生长,藻结皮仅高盖度条件下有利于幼苗存活和生长,中、低盖度藻结皮不利于幼苗存活和生长,藻结皮和藓结皮均不利于黑沙蒿幼苗存活。(3)结皮类型和结皮盖度对种子萌发率、幼苗存活率和幼苗生长速率的总效应均为正效应,其中土壤穿透阻力对幼苗存活率影响效果显著,土壤化学性质对幼苗生长速率影响效果显著。

参考文献(References):

- [1] Gao R R, Hou J, Zhao R H, Yang X J, Hou X Y, Huo L P, Hidayati S N, Walck J L. Seed dormancy and germination of a critically endangered plant, *Elaeagnus mollis*, on the Loess Plateau of China. *European Journal of Forest Research*, 2021, 140(2): 451-461.
- [2] Rivera-Aguilar V, Godínez-Alvarez H, Manuell-Cacheux I, Rodríguez-Zaragoza S. Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(1): 344-352.
- [3] 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.
- [4] Mascot-Gómez E, Flores J, López-Lozano N E, Yáñez-Espinosa L. Seed germination of Southern Chihuahuan desert cacti: Effect of mucilage, light and phytohormones. *Flora*, 2020, 263: 151528.
- [5] Wang T T, Chu G, Jiang P, Niu P X, Wang M. Effects of sand burial and seed size on seed germination, seedling emergence and seedling biomass of *Anabasis aphylla*. *Pakistan Journal of Botany*, 2017, 49(2): 391-396.

- [6] Weber B, Belnap J, Büdel B, Antoninka A J, Barger N N, Chaudhary V B, Darrouzet-Nardi A, Eldridge D J, Faist A M, Ferrenberg S, Havrilla C A, Huber-Sannwald E, Issa O M, Maestre F T, Reed S C, Rodriguez-Caballero E, Tucker C, Young K E, Zhang Y M, Zhao Y G, Zhou X B, Bowker M A. What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological Reviews*, 2022, 97(5): 1768-1785.
- [7] Rodriguez-Caballero E, Belnap J, Büdel B, Crutzen P J, Andreae M O, Pöschl U, Weber B. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, 2018, 11: 185-189.
- [8] 张丙昌, 武志芳, 李彬. 黄土高原生物土壤结皮研究进展与展望. *土壤学报*, 2021, 58(5): 1123-1131.
- [9] Steggle 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.
- [10] 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.
- [11] Song G, Hui R, Yang H T, Wang B Y, Li X R. Biocrusts mediate the plant community composition of dryland restoration ecosystems. *Science of the Total Environment*, 2022, 844: 157135.
- [12] McIntyre C, Archer S R, Predick K I, Belnap J. Biocrusts do not differentially influence emergence and early establishment of native and non-native grasses. *Ecosphere*, 2021, 12(12): e03841.
- [13] 庄伟伟, 周晓兵, 张元明. 生物结皮对古尔班通古特沙漠 3 种荒漠草本植物生长特性与元素吸收的影响. *植物研究*, 2017, 37(1): 37-44.
- [14] Sun F H, Xiao B, Li S L, Kidron G J. Towards moss biocrust effects on surface soil water holding capacity: Soil water retention curve analysis and modeling. *Geoderma*, 2021, 399: 115120.
- [15] Huber J K, Kollmann J. Recruitment filtering by a moss layer disadvantages large-seeded grassland species. *Basic and Applied Ecology*, 2020, 42: 27-34.
- [16] Inderjit, Duke S O. Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*, 2003, 217(4): 529-539.
- [17] 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.
- [18] 刘哲, 叶兴旺, 王吉平, 程永韬, 钱隆, 肖敬尚, 吴丽. 生物结皮胞外多糖理化特性及菌群结构的季节动态. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1801-1809.
- [19] 王蕊, 朱清科, 赵磊磊, 常存, 马浩. 黄土高原土壤生物结皮对植物种子出苗和生长的影响. *干旱区研究*, 2011, 28(5): 800-807.
- [20] Dou W Q, Xiao B, Yao X M, Kidron G J. Asymmetric responses of biocrust respiration to precipitation manipulation under a changing semiarid climate. *Geoderma*, 2023, 430: 116318.
- [21] Xiao B, Ma S, Hu K L. Moss biocrusts regulate surface soil thermal properties and generate buffering effects on soil temperature dynamics in dryland ecosystem. *Geoderma*, 2019, 351: 9-24.
- [22] Lai L M, Chen L J, Zheng M Q, Jiang L H, Zhou J H, Zheng Y R, Shimizu H. Seed germination and seedling growth of five desert plants and their relevance to vegetation restoration. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(4): 2160-2170.
- [23] 杨焜, 马红媛, 魏继平, 杨帆, 赵丹丹, 董李勤, 李景玉. 紫花苜蓿和羊草种子出苗和幼苗生长对土壤含水量的响应. *生态学杂志*, 2018, 37(4): 1089-1094.
- [24] Kidron G J, Wang Y, Herzberg M. Exopolysaccharides may increase biocrust rigidity and induce runoff generation. *Journal of Hydrology*, 2020, 588: 125081.
- [25] 张雪, 韩凤朋, 肖波, 沈思铭. 黄土高原生物结皮对地表粗糙度和灌草植物种子二次扩散的影响. *植物生态学报*, 2023, 47(12): 1668-1683.
- [26] 聂华丽, 张元明, 吴楠, 张静, 张丙昌. 生物结皮对 5 种不同形态的荒漠植物种子萌发的影响. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 161-170.
- [27] 王雪芹, 张元明, 张伟民, 杨东亮. 生物结皮粗糙特征——以古尔班通古特沙漠为例. *生态学报*, 2011, 31(14): 4153-4160.
- [28] Donath T W, Eckstein R L. Effects of bryophytes and grass litter on seedling emergence vary by vertical seed position and seed size. *Plant Ecology*, 2010, 207(2): 257-268.
- [29] Li Q Y, Zhao W Z, Fang H Y. Effects of sand burial depth and seed mass on seedling emergence and growth of *Nitraria sphaerocarpa*. *Plant Ecology*, 2006, 185(2): 191-198.
- [30] 许振柱, 周广胜. 不同温度条件下土壤水分对羊草幼苗生长特性的影响. *生态学杂志*, 2005, 24(3): 256-260.
- [31] Hasanuzzaman M, Nahar K, Alam M M, Roychowdhury R, Fujita M. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(5): 9643-9684.
- [32] Reed S C, Coe K K, Sparks J P, Housman D C, Zelikova T J, Belnap J. Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nature Climate Change*, 2012, 2: 752-755.
- [33] Jansson J K, Hofmockel K S. Soil microbiomes and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18: 35-46.
- [34] 王彦峰, 肖波, 汪万福, 余星兴, 张雪. 黄土高原北部水蚀风蚀交错区苔藓多样性及苔藓结皮发育的微生物特征. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1729-1737.