

DOI: 10.20103/j.stxb.202403040443

张鑫钰,何萍,徐杰.坡向对道路边坡生物土壤结皮组成和发育特征的影响.生态学报,2024,44(19):8459-8468.

Zhang X Y, He P, Xu J. Influence of slope aspect on the composition and development characteristics of biological soil crusts on roadside slopes. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8459-8468.

坡向对道路边坡生物土壤结皮组成和发育特征的影响

张鑫钰^{1,2,3,4}, 何萍^{1,2,3,4,*}, 徐杰^{1,2,3,4}

1 中国环境科学研究院生态研究所,北京 100012

2 中国环境科学研究院国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室,北京 100012

3 中国环境科学研究院环境基准与风险评估国家重点实验室,北京 100012

4 国家黄河流域生态保护和高质量发展联合研究中心,北京 100012

摘要:坡向是影响温带干旱半干旱区生物土壤结皮生长的关键因素,但是以往研究对坡向的划分比较简单粗略。陕西省榆林市横山区一处具有 360°坡向的道路边坡上自然生长着生物土壤结皮,以 15°坡向为间隔,研究该道路边坡不同坡向生物土壤结皮组成(藓、藻结皮分盖度)、发育特征指标(结皮厚度、苔藓株高、生物土壤结皮叶绿素 a 含量)、结皮层含水率和抗剪强度的差异以及成因。结果表明:(1)在南北向上,315°—30°区间内的混合生物结皮以藓结皮为主、藻结皮次之;75°—225°区间内的混合生物结皮以藻结皮为主、藓结皮次之。(2)在东西向上,生物土壤结皮的组成和发育呈现非对称性。混合生物结皮中藓结皮分盖度、结皮层含水率和生物土壤结皮叶绿素 a 含量在西向(225°—315°)平均分别是东向(45°—135°)的 3.31、2.82 倍和 2.55 倍,发育程度总体表现为西向优于东向。(3)当以藻结皮为主时,结皮层含水率低于 3.8%,以藓结皮为主时,结皮层含水率高于 7%。提出了道路边坡生物土壤结皮在不同方向上组成和发育特征的差异性规律和可能的成因,有助于生物土壤结皮生态修复工程中不同方向上藻、藓的精准配置。

关键词:生物土壤结皮;道路边坡;结皮层含水率;叶绿素 a 含量;坡向;自然实验

Influence of slope aspect on the composition and development characteristics of biological soil crusts on roadside slopes

ZHANG Xinyu^{1,2,3,4}, HE Ping^{1,2,3,4,*}, XU Jie^{1,2,3,4}

1 Institute of Ecology, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

2 State Environment Protection Key Laboratory of Regional Eco-Process and Function Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

3 State Key Laboratory of Environment Criteria and Risk Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

4 National Joint Research Center for Ecological Conservation and High Quality Development of the Yellow River Basin, Beijing 100012, China

Abstract: Slope aspect is a major factor influencing biological soil crusts in arid and semi-arid areas. The majority of previous studies on slope aspect classification were relatively rough. It is still unclear how 360° continuous slope aspects affect biological soil crusts on roadside slopes. To explore the differentiation mechanism of biological soil crusts on different slope aspects and summarize their distribution, a roadside slope with 360° slope aspects in Hengshan District, Yulin City, Shaanxi Province, was taken as the research site. The road construction time, soil matrix, slope gradient and other background conditions were all the same. Biological soil crusts on the roadside slopes developed naturally. Based on this outstanding natural experimental site, the differences and causes of mixed biocrusts composition (moss and cyanobacterial

基金项目:黄河流域生态保护和高质量发展联合研究(第一期)黄河流域生态监测网络构建与生态质量评估项目(2022-YRUC-01-0101-02-01)

收稿日期:2024-03-04; **网络出版日期:**2024-07-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: heping@craes.org.cn

crust coverage), developmental characteristic indicators (biocrust thickness, moss height, and chlorophyll a content of mixed biocrusts), water content of biocrusts and soil surface, and shear strength of biocrusts were studied at 15° slope intervals. The results showed that: (1) In the north-south direction, the mixed biocrusts in the 315°—30° range were dominated by moss crust, followed by cyanobacterial crust, while those in the 75°—225° range were dominated by cyanobacterial crust, followed by moss crust. Moss and cyanobacterial crust coverage along continuous slope aspects demonstrated a trade-off relationship. (2) In the east-west direction, the composition and development of mixed biocrusts exhibited an asymmetrical distribution pattern. Moss coverage of mixed biocrusts, water content of biocrusts and soil surface, and chlorophyll a content of mixed biocrusts were 3.31, 2.82, and 2.55 times higher on the western slope (225°—315°) than on the eastern slope (45°—135°), indicating better development on the western slope. (3) The water content of biocrusts and soil surface was related to the ratio of moss crust coverage and cyanobacterial crust coverage in mixed biocrusts. The water content of biocrusts and soil surface was lower than 3.8% when the cyanobacterial crust was dominant and higher than 7% when the moss crust was dominant. (4) The slope aspect showed a significantly positive correlation with the moss crust coverage, the water content of biocrusts and soil surface, and the chlorophyll a content of mixed biocrusts, while it exhibited a significantly negative correlation with the cyanobacterial crust coverage. The study reveals the differences and potential causes of composition and developmental characteristics of biological soil crusts on different slope aspects, which is helpful for accurately allocating cyanobacteria and moss on different slope aspects in ecological restoration project of biological soil crusts.

Key Words: biological soil crusts; roadside slopes; water content of biocrusts and soil surface; chlorophyll a content; slope aspect; natural experiment

生物土壤结皮是由藻类、地衣、苔藓等光能自养生物和细菌、真菌、古菌等异养生物与土壤颗粒通过紧密的胶结作用在土壤表层形成的复合体,是荒漠生态系统中重要的活地被物^[1]。由于水分条件的限制,干旱、半干旱区的地表很难形成大面积连续分布的维管植物^[2],而生物土壤结皮能够较好地适应这种缺水环境,在部分地区其覆盖度可达 70%^[3]。作为干旱半干旱区植被演替的先锋物种,生物土壤结皮具有防风固沙、增加土壤养分、调节土壤水文过程等生态功能,在陡立边坡上还起到固坡抗蚀、维持坡面稳定性的重要作用^[4-5]。

坡向是微生境尺度上影响生物土壤结皮生长发育最为重要的生态因子^[6]。在相同的坡度条件下,不同坡向接受到的太阳辐射量不同,南坡接受的太阳辐射可能是北坡的 6 倍^[7]。北坡温度更低,水分蒸发量更少,含水量更高,生物土壤结皮的发育状况和多样性都好于南坡^[8-9]。进一步研究发现,北坡以苔藓结皮和地衣结皮为主,而南坡则以藻结皮为主,在部分南坡藻结皮的覆盖度高达 90%以上^[10-11]。然而,以往有关坡向对生物土壤结皮组成和发育影响的研究,对坡向的划分通常较为简单,或划分为阴坡、阳坡^[12],或加上坡向边界不明确的半阴坡、半阳坡^[13-14],或划分为东、西、南、北坡^[15],或加上东北、西北、东南、西南等方位^[16],尚未见针对 360°连续坡向的系统控制实验和完整结论。基于少量坡向梯度进行统计分析获得的结论,虽然具有一定的合理性,但是难以排除其他潜在环境因素的干扰影响^[17]。因此,对于坡向影响的研究需要精准和细化。

陕西省榆林市榆靖公路横山段与支路组成了具有 360°坡向的道路边坡,道路施工时间、土壤基质、边坡坡度等背景条件一致,坡面上生物土壤结皮经自然发育形成,是专门针对坡向开展生物土壤结皮研究的绝佳自然实验场地。本文在 360 度坡向等间隔采样调查,研究坡向对道路边坡生物土壤结皮组成和发育特征的影响,探究生物土壤结皮的坡向分化机理并归纳分布规律,为生物土壤结皮修复工程的适应性物种选择及其空间配置提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省榆林市横山区的西南部山区,榆靖公路横山段及其支路(37°47′21″N, 109°11′27″E)(图 1)。公路建设期为 2015—2017 年。横山区位于黄土高原向毛乌素沙地的过渡地带,属温带大陆性季风气候,年均温 8.9 ℃,无霜期年均 175 d,多年平均降水量为 352 mm,降雨集中于 7—9 月;年平均日照时数 2815 h,年总辐射量为 139.23 kcal/cm²,是多日照强辐射区;土壤类型为黄绵土。本研究路段的特点是干、支路共同组成了具有 360°坡向的弯路坡面(图 2);边坡坡度为 75°—80°,边坡高度为 10 m;坡面没有高等植物遮荫;坡面上施工机械挠挖形成规律性的宽约 15 cm 的竖向沟纹;坡面 90%以上均被生物土壤结皮覆盖。该样地坡面混合生物结皮的组成随坡向呈现出明显的规律性变化,是极具价值的自然实验场地。

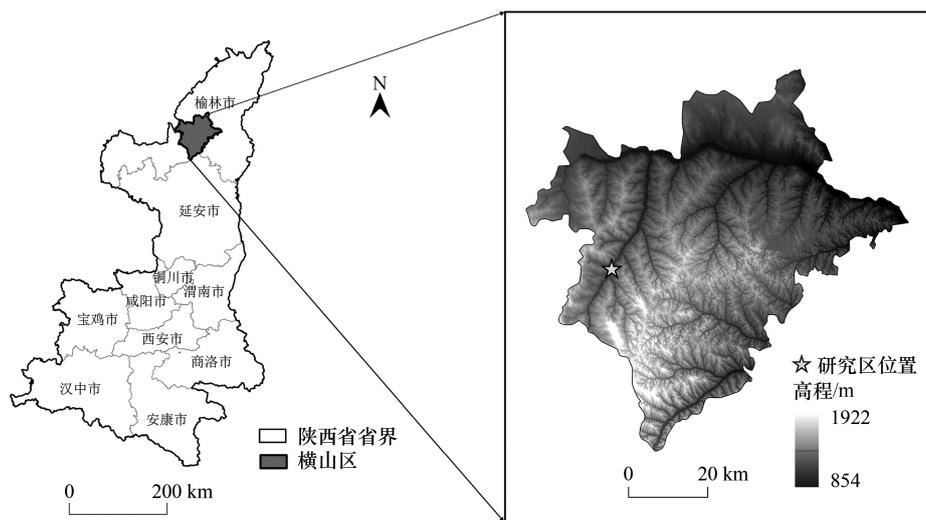


图 1 研究区位置

Fig.1 Location of the study area

1.2 样品采集

于 2023 年 10 月 16 日—17 日进行野外样品采集,在调查之前确认多日内均无降雨事件发生。参照朱云云等^[14]研究方法,正南坡以 180°计,正北坡以 360°计,正东坡和正西坡分别计为 90°和 270°,以度为单位按顺时针方向每隔 15°进行坡向定值,确定 24 个采样位点(图 3)。采样位置限定在坡面正面平整处,保证采样数据严格反映整体坡向特征并避免边坡微尺度上的细沟形成的坡向影响。采样高度基于采样条件的一致性以及避免受斜阳下其他坡面的阴影遮挡等原则设置为 2—4 m,采样调查时间为 10:00—14:00。在保证混合生物结皮发育正常且具有代表性的前提下,每个坡向样点各选取 3 个面积为 20 cm×20 cm 的小样方,每个小样方各采集 2 份样品。样品采集时,将直径为 5 cm 的环刀轻压入土壤后,用平铲沿环刀底部插入土壤,托底取下完整的结皮样品,轻轻抖掉底部未与生物土壤结皮胶结在一起的土壤(图 2)。每个小样方内其中 1 份样品用于现场测定平均结皮厚度和苔藓株高,随后将这 3 个小样方的样品充分混合,装入自封袋并置于 4 ℃恒温车载冰箱保存,用于测定生物土壤结皮叶绿素 a 含量。在 3 个小样方内用环刀分别取另外 1 份结皮及其下层 2 cm 土壤样品,带回实验室用于测定结皮层含水率。

1.3 测定项目及方法

本研究样品的指标测定基于以下方法进行:

(1) 结皮盖度(%): 3 名工作人员同步目测小样方内混合生物结皮的总盖度以及其中藓、藻结皮的盖度,取平均值。

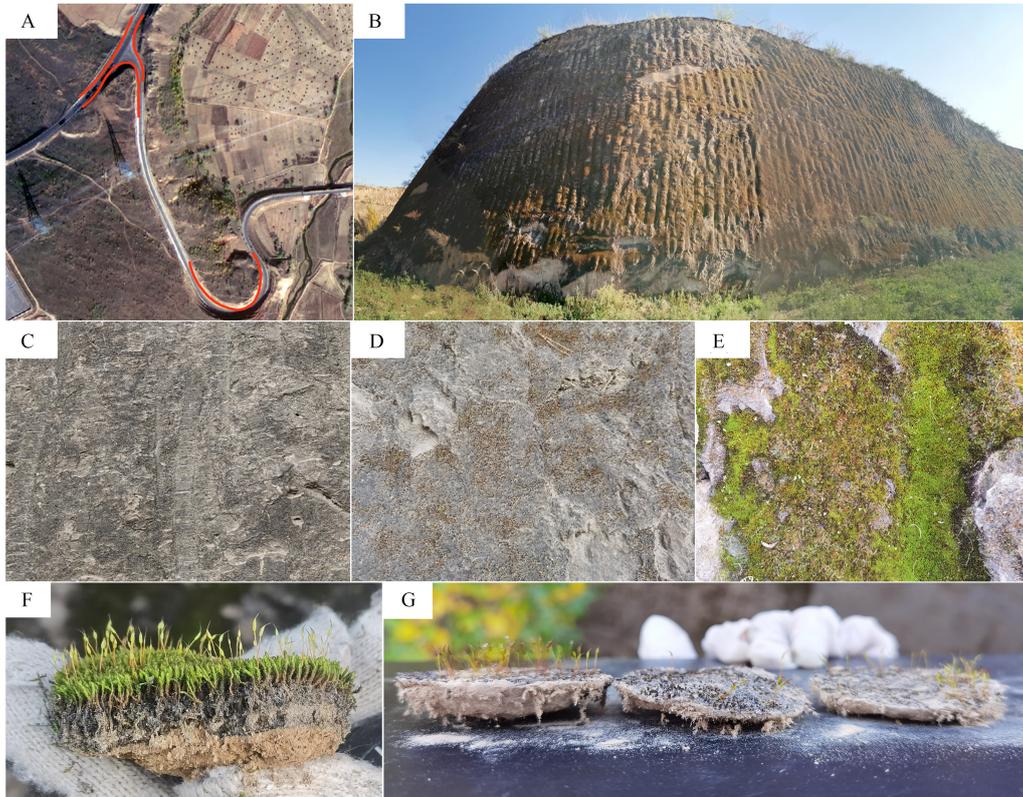


图 2 研究区照片及不同组成的生物土壤结皮

Fig.2 Study area photographs and different composition of biological soil crusts

A.研究区遥感影像;B.研究区景观照片;C.藻结皮>90% (180°);D.60%藻结皮+30%藓结皮 (270°);E.藓结皮>90% (360°);F.环刀切取的藓结皮样品;G.环刀切取的混合生物结皮样品

(2) 结皮厚度(mm)和苔藓株高(mm):用毫米级直尺分别从4个方向测定各个样品结皮层及其胶结土壤的总厚度和苔藓株高(不含孢子体部分),计算平均值。

(3) 抗剪强度(kPa):抗剪强度是指结皮层在受到外力作用时,抵抗外力破坏的极限强度,也是评价结皮抗蚀性能和稳定性的指标之一^[18]。在每个小样方内选择生物土壤结皮的生长类似点(不铲除结皮),使用袖珍剪力仪(H-4212MH)测定并计算平均值。

(4) 生物土壤结皮叶绿素 a 含量($\mu\text{g}/\text{cm}^2$):叶绿素 a 可以体现生物土壤结皮光合作用能力和生物量水平^[19]。将直径 5 cm 环刀取样的生物土壤结皮充分研磨,称取适量混合样品于离心管中,加入 5 mL 提取液(95%乙醇:95%丙酮=1:2)置于暗室过夜并充分震荡,离心 10 min 后取上清液,分别在 645 nm 和 663 nm 下测定吸光度。生物土壤结皮叶绿素 a 含量的公式如下:

$$\text{叶绿素 a 含量} (\mu\text{g}/\text{cm}^2) = (12.72 \times OD_{663} - 2.69 \times OD_{645}) V / 1000 \times S$$

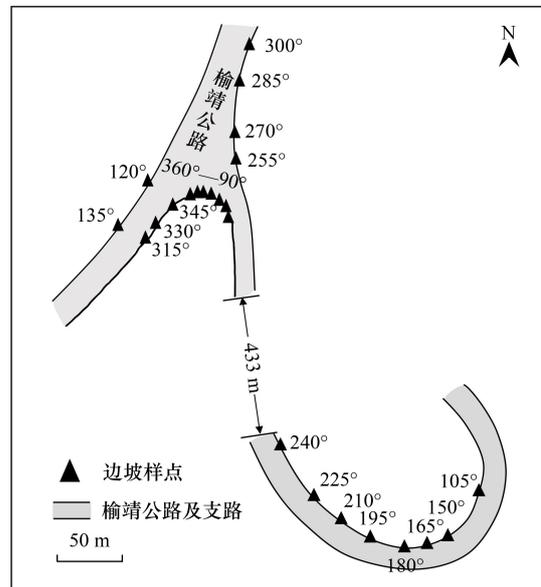


图 3 采样点位置图

Fig.3 Location diagram of sampling points

式中, OD_{663} 和 OD_{645} 分别为在 663 nm 和 645 nm 下的吸光度; V 为试液体积; S 为结皮面积。

(5) 结皮层含水率(%): 烘干法。取样前称取空环刀重并做好标记, 采样后现场称取环刀和湿土总重, 带回实验室后置于烘箱中 110 °C 烘干至恒重后测定环刀和干土总重。结皮层含水率的公式如下:

$$\text{结皮层含水率}(\%) = (W_1 - W_2) / (W_2 - W_3) \times 100$$

式中, W_1 为环刀+湿土总重; W_2 为环刀+干土总重; W_3 为空环刀重。

1.4 数据分析

采用 SPSS 26、R 和 Origin 2022 软件用于数据处理以及绘图。基于雷达图反映生物土壤结皮在 360° 坡向上的组成和发育状况; 采用局部加权回归散点平滑法 (LOWESS) 对结皮层含水率与混合生物结皮中藓、藻结皮分盖度之间的关系进行拟合; 建立回归方程, 利用曲线拟合研究坡向与生物土壤结皮组成和发育特征指标之间的相关关系。

2 结果与分析

2.1 不同坡向上生物土壤结皮的组成

在南北向上, 混合生物结皮的组成呈现出显著差异 (图 4)。在 315°—30° 区间内, 混合生物结皮中藓结皮占优势 (藓结皮分盖度 > 80%); 在 75°—225° 区间内, 藻结皮占优势 (藻结皮分盖度 > 80%); 藓、藻结皮分盖度优势转换的剧变区间是 300°—315° 和 30°—60°。

在东西向上, 混合生物结皮中藓、藻结皮的分盖度均呈非对称分布 (表 1)。藓结皮分盖度总体在西向高于东向, 藻结皮分盖度则相反。藓、藻结皮分盖度在西向 (225°—315°) 平均分别是东向 (45°—135°) 的 3.31、0.69 倍。其中, 藓结皮分盖度在西南 (225°—255°)、正西 (270°)、西北 (285°—315°) 平均分别是东南 (105°—135°)、正东 (90°)、东北 (45°—75°) 的 4.5、2.95、2.23 倍; 藻结皮分盖度在西南、正西、西北平均分别是东南、正东、东北的 0.82、0.71、0.56 倍。

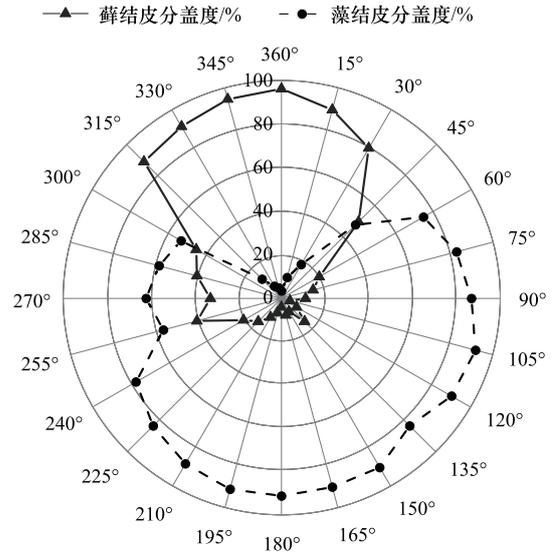


图 4 混合生物结皮在不同坡向上的组成
Fig. 4 Different composition of mixed biocrusts on different slope aspects

表 1 生物土壤结皮组成和发育指标在西向与东向对称角度的比值

Table 1 The ratio of the composition and developmental indicators of biological soil crusts on the west-east symmetrical angle

坡向 Slope aspect	比值 Ratio			
	藓结皮分盖度 Moss coverage	藻结皮分盖度 Cyanobacterial coverage	结皮层含水率 Water content of biocrusts and soil surface	生物土壤结皮叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content of biocrusts
225°/135°	1.00	1.00	4.50	3.63
240°/120°	2.50	0.86	5.68	2.80
255°/105°	10.00	0.61	3.14	3.48
SW/SE (平均 Average)	4.50	0.82	4.44	3.30
270°/90°	2.95	0.71	1.06	1.22
285°/75°	2.67	0.70	1.89	2.60
300°/60°	2.25	0.71	1.16	1.79
315°/45°	1.78	0.26	2.30	2.30
NW/NE (平均 Average)	2.23	0.56	1.78	2.23
W/E (平均 Average)	3.31	0.69	2.82	2.55

SW/SE: 西南 (225°—255°)/东南 (105°—135°) West by south (225°—255°)/East by south (105°—135°); NW/NE: 西北 (285°—315°)/东北 (45°—75°) West by north (285°—315°)/East by north (45°—75°); W/E: 西向 (225°—315°)/东向 (45°—135°) West (225°—315°)/East (45°—135°)

2.2 不同坡向上生物土壤结皮的发育特征

在南北向上,正北坡(360°)是藓结皮发育的峰值区(图5)。生物土壤结皮厚度、苔藓株高、抗剪强度、生物土壤结皮叶绿素a含量均在360°最高。结皮层含水率的剧变区间是300°—315°和15°—45°(图5),与混合生物结皮中藓、藻结皮分盖度优势转换的剧变区间基本一致(图4)。

在300°—315°和30°—60°的剧变区间内,结皮层含水率分别出现了2.4%—7.9%和2.1%—7.8%的跃升。

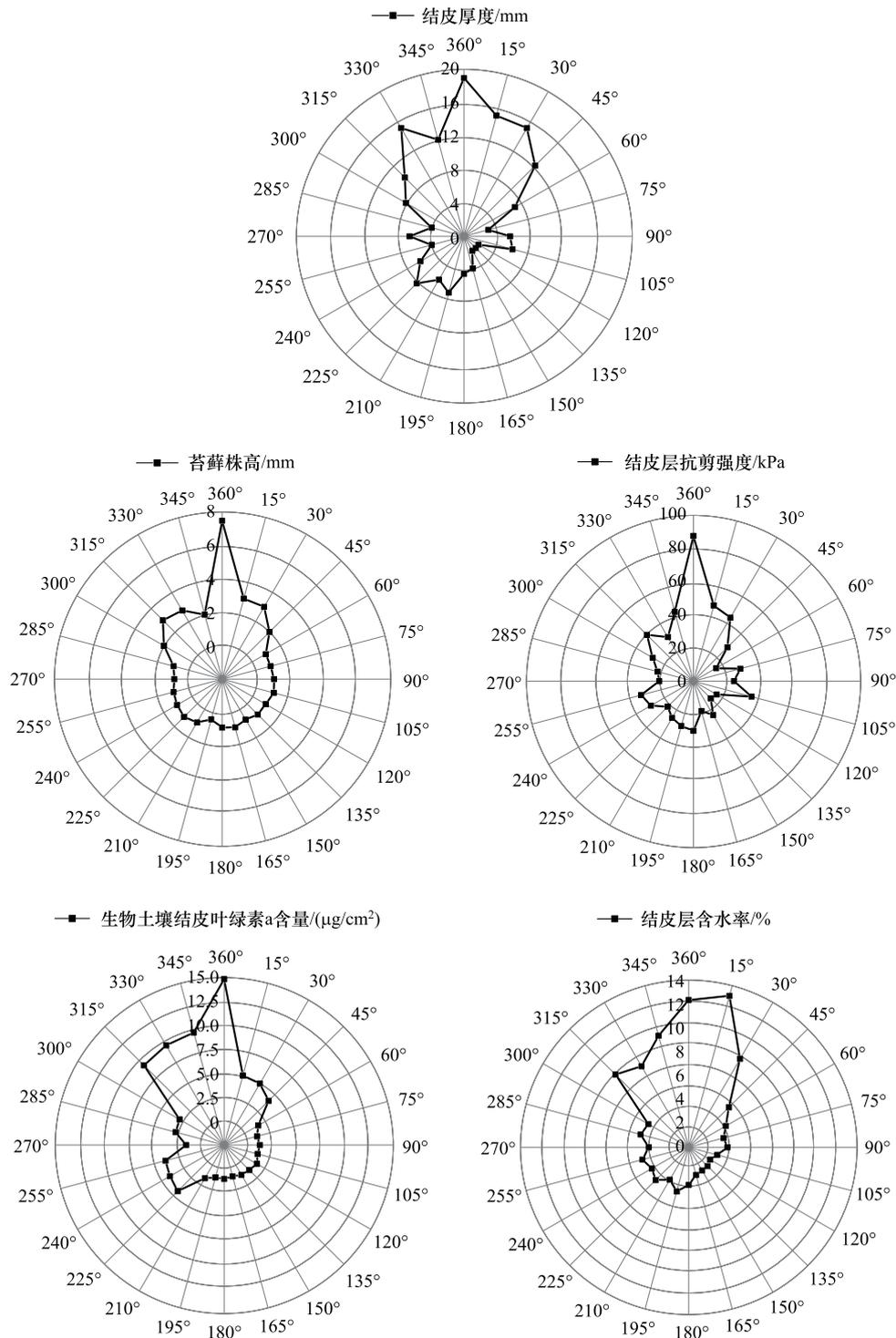


图5 生物土壤结皮在不同坡向上的发育特征

Fig.5 Developmental characteristics of biological soil crusts on different slope aspects

进一步分析发现,当以藻结皮为主时,结皮层含水率低于 3.8%,以藓结皮为主时,结皮层含水率高于 7% (图 6)。

在东西向上,结皮层含水率和生物土壤结皮叶绿素 a 含量均呈非对称性分布(表 1)。结皮层含水率、生物土壤结皮叶绿素 a 含量总体在西向高于东向,二者在西向(225°—315°)平均分别是东向(45°—135°)的 2.82、2.55 倍。其中,结皮层含水率在西南(225°—255°)、正西(270°)、西北(285°—315°)平均分别是东南(105°—135°)、正东(90°)、东北(45°—75°)的 4.44、1.06、1.78 倍;生物土壤结皮叶绿素 a 含量在西南、正西、西北平均分别是东南、正东、东北的 3.3、1.22、2.23 倍。

2.3 坡向与生物土壤结皮组成和发育特征指标的关系

坡向与混合生物结皮中藓结皮分盖度($R^2 = 0.8986$)、藻结皮分盖度($R^2 = 0.8999$)之间均为二次函数关系(图 7)。坡向与藓、藻结皮分盖度均呈极显著相关($P < 0.001$),混合生物结皮中藓、藻结皮分盖度沿连续坡向呈“此消彼长”的关系。坡向与结皮厚度、苔藓株高和抗剪强度之间呈显著相关关系($P < 0.05$),与生物土壤结皮叶绿素 a 含量和结皮层含水率之间呈极显著相关关系($P < 0.001$)。坡向与上述指标之间均为二次函数关系($y = ax^2 + bx + c, a \neq 0$),其中, b 值均为负数,体现出西高东低的规律性偏移。

3 讨论

3.1 南北向生物土壤结皮组成和发育差异的主导因素

生物土壤结皮组成和发育南北向的差异(图 4 和图 5)主要与所接受的太阳辐射量大小有关^[20—21]。南坡是朝阳坡,太阳辐射强度相对较高,土壤水分蒸发更强烈,地表更干燥,相对来说适宜藻结皮生长;北坡是朝阴坡,接受到的太阳辐射量相对较少,土壤水分蒸发量更小,地表更湿润,有利于藓结皮生长。吴易雯等^[22]研究也表明,受太阳辐射的影响,北坡上的水分条件优于南坡,因此北坡的藓结皮盖度、厚度和生物量均高于南坡。刘哲等^[23]对生物土壤结皮胞外多糖理化特性进一步研究发现,藻结皮对高强度的太阳辐射有自身的适应机制,其分泌的胞外多糖中大量色素类物质能够对强烈的太阳辐射产生抵抗作用,从而减少紫外辐射对自身造成的伤害,而过高的太阳辐射量会损伤藓类细胞导致其死亡^[24],因此藻结皮多分布在太阳辐射相对较高的南坡。

3.2 东西向生物土壤结皮组成和发育非对称的影响因素

在水分条件受限制的干旱半干旱区,吸湿凝结水是除降雨外重要的水分来源^[25—26]。印度塔尔沙漠的研究表明凝结水总量占降雨总量的 37%。以色列内盖夫沙漠长达 17 年的研究发现,一年中有 195d 存在吸湿凝结水现象,总量达到 33 mm。吸湿凝结水作为干旱荒漠地区持续稳定的水资源之一,为生物土壤结皮的生存提供了必要的水分条件,有助于弥补其表层蒸发散失的水分,延长代谢时间^[27]。混合生物结皮中藓结皮分盖度、结皮层含水率和生物土壤结皮叶绿素 a 含量东西向非对称分布(表 1)可能与吸湿凝结水的持续时间和蒸散过程有关。Kidron^[28]在以色列内盖夫沙漠的研究表明,日出后东向吸湿凝结水持续时间极短,西向的吸湿凝结水持水时间比东向长 72%。潘颜霞等^[29]在沙坡头地区的研究也表明,西坡凝结水的生成量显著高于东坡,这可能是清晨时东向接受太阳辐射的时间较早,日出后便开始进行吸湿凝结水的蒸发耗散过程,吸湿凝结水形成量较少,而西向接受太阳辐射的时间较晚,吸湿凝结水开始进行蒸发耗散过程较晚,吸湿凝结水形成量较多。

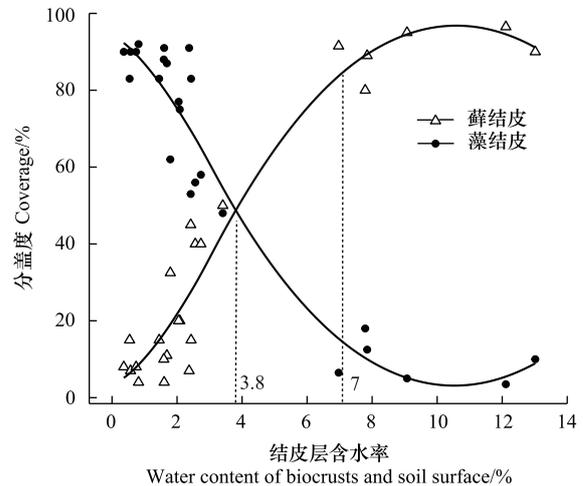


图 6 结皮层含水率与混合生物结皮中藓、藻结皮分盖度的 LOWESS 曲线

Fig. 6 LOWESS curves of water content of biocrusts and soil surface and moss coverage and cyanobacterial coverage

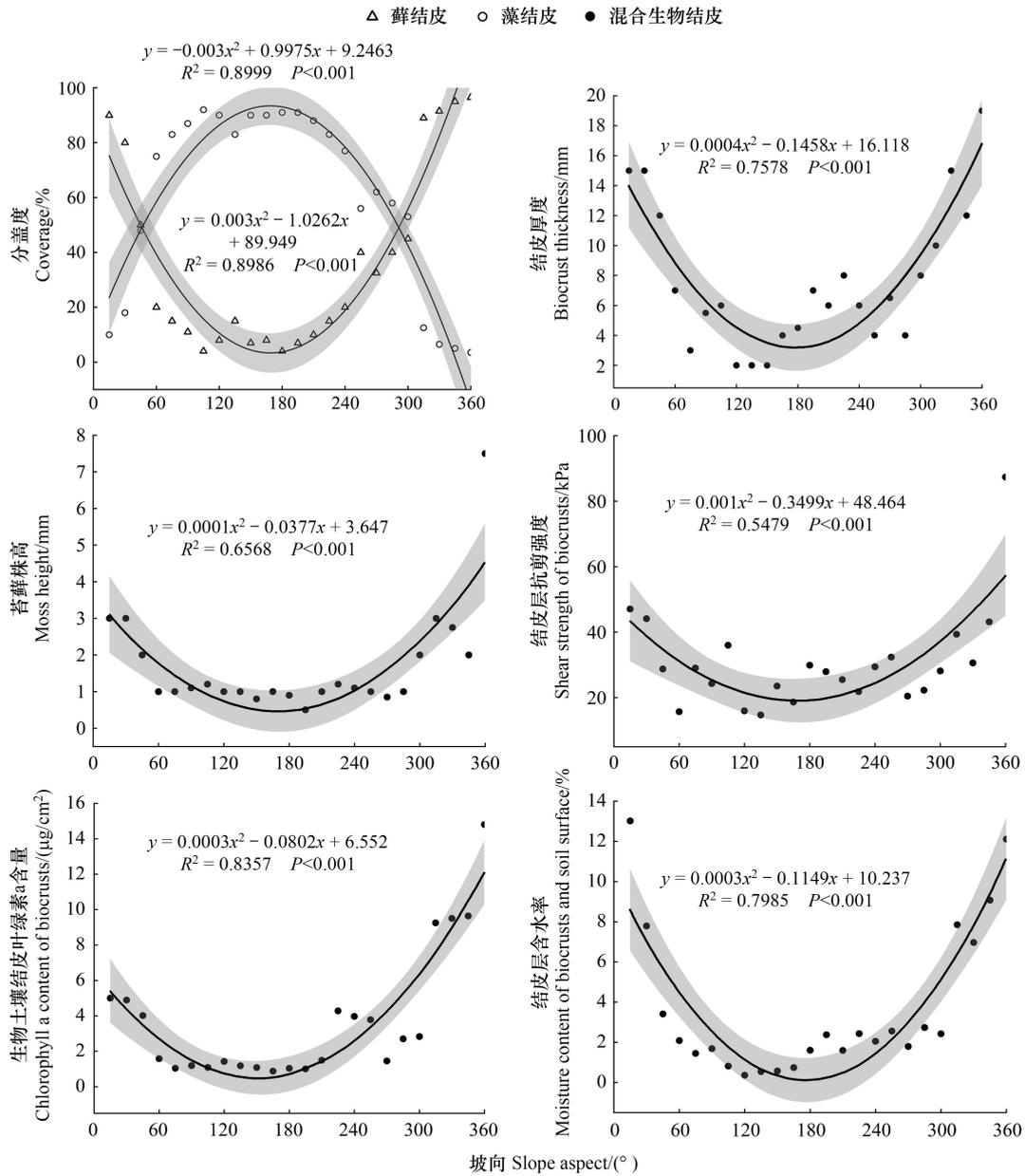


图 7 坡向与生物土壤结皮组成和发育指标的拟合曲线

Fig.7 Fitting curves of slope aspect and coverage and developmental indicators of biological soil crusts

图中灰色阴影代表 95% 的置信区间

3.3 藻-藓优势转换中结皮层含水率跃迁的成因

混合生物结皮中藓、藻结皮分盖度在 300°—315° 和 30°—60° 区间骤然转换(图 4),相应区间的结皮层含水率分别出现了 2.4%—7.9% 和 2.1%—7.8% 的跃升(图 5)。进一步分析发现,以藻结皮为主时,结皮层含水率低于 3.8%,以藓结皮为主时,结皮层含水率高于 7%(图 6)。这与 Zheng 等^[30]在库布其沙漠的研究数据高度相似,我们通过 GetData Graph Digitizer 软件提取其文图片数据得出,苔藓结皮、藓藻混生结皮、藻结皮和裸土的含水率约为 8%—12%、1.5%—4.5%、2%—3.5%、1%—3%,同样存在 3.5%—8% 的含水率跃升。315°—30° 坡向区间的低太阳辐射和高空气凝结水持续时长,满足了藓定殖的基本环境水分条件,而藓结皮特有的持水结构进一步促进了结皮层水分的蓄积。研究发现藓结皮持水能力和水汽吸附能力都远超藻结皮^[31]。首先,藓结皮浓密的假根和分枝与土壤颗粒之间具有胶结作用,显著增加了其厚度,提高了持水能力^[32]。其次,

苔藓植物具有茎叶分化,呈垫状丛生,表面粗糙度高,具有较强的水汽吸附能力^[33]。苔藓结皮的日凝结量是其他结皮类型的 1.3—1.5 倍,平均是裸沙的 1.2—1.4 倍^[31]。此外,苔藓植物的叶片具有毛状尖的特征,干燥时叶片卷曲,减少了暴露于空气的表面积,能够削弱光照,降低水分的蒸发速率并减少水分散失^[34]。因此,藓结皮自身的结构特征也是其成为混合生物结皮的优势组分时结皮层含水率跃升的关键成因之一。

4 结论

本文基于道路边坡上的自然实验场地,研究了坡向对生物土壤结皮组成和发育特征的影响,揭示了各个指标随坡向变化的规律。在南北向上,315°—30°区间内藓结皮占优势,跨度为 65°;75°—225°区间内藻结皮占优势,跨度为 150°;北坡是生物土壤结皮发育的峰值区。在东西向上,藓结皮分盖度、结皮层含水率和叶绿素 a 含量总体表现为西向(225°—315°)优于东向(45°—135°)。混合生物结皮中藓、藻结皮分盖度的占比与结皮层含水率的大小相耦合,以藻结皮为主时,结皮层含水率低于 3.8%,以藓结皮为主时,结皮层含水率高于 7%。因此,不同坡向上的水分条件可能是导致生物土壤结皮组成和发育特征差异的重要原因。未来应加强对不同坡向上太阳辐射量和吸湿凝结水量等环境因子的长期观测,以深入揭示水分条件与生物土壤结皮组成和发育之间的机理关系。此外,在宏观尺度上降水量不同的地区,混合生物结皮中藓结皮和藻结皮的优势占比在坡向上的对应区间是否会有所差异,有待深入研究。

参考文献(References):

- [1] 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 of the Cambridge Philosophical Society*, 2022, 97(5): 1768-1785.
- [2] 刘朝红, 周晓兵, 陆永兴, 张世航, 刘学军, 张元明, 张玲卫. 古尔班通古特沙漠生物土壤结皮对土壤氮库垂直分布特征的影响. *生态学报*, 2023, 43(12): 5005-5016.
- [3] 乔羽, 赵允格, 高丽倩, 井海梦, 张珺雨. 斑块面积对干燥-复水条件下藓类植物生理活性的影响. *生态学报*, 2024, 44(5): 2081-2088.
- [4] Cao Y S, Bowker M A, Delgado-Baquerizo M, Xiao B. Biocrusts protect the Great Wall of China from erosion. *Science Advances*, 2023, 9(49): eadk5892.
- [5] 左元彬, 艾应伟, 辜彬, 于燕华. 道路边坡与自然边坡对苔藓植物空间变异性的影响. *水土保持通报*, 2007, 27(6): 126-129, 141.
- [6] Zhou H, Gao Y, Jia X H, Wang M M, Ding J J, Cheng L, Bao F, Wu B. Network analysis reveals the strengthening of microbial interaction in biological soil crust development in the Mu Us Sandy Land, northwestern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144: 107782.
- [7] Garcia V, Aranibar J, Pietrasiak N. Multiscale effects on biological soil crusts cover and spatial distribution in the Monte Desert. *Acta Oecologica*, 2015, 69: 35-45.
- [8] Bowker M A, Belnap J, Büdel B, Sannier C, Pietrasiak N, Eldridge D J, Rivera-Aguilar V. Controls on distribution patterns of biological soil crusts at micro- to global scales. Weber B, Büdel B, Belnap J. *Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands*. Cham: Springer, 2016: 173-197.
- [9] 张朋, 卜崇峰, 杨永胜, 叶菁, 张晓萍, 石志华. 基于 CCA 的坡面尺度生物结皮空间分布. *生态学报*, 2015, 35(16): 5412-5420.
- [10] Zhou X J, Ke T, Li S X, Deng S Q, An X L, Ma X, De Philippis R, Chen L Z. Induced biological soil crusts and soil properties varied between slope aspect, slope gradient and plant canopy in the Hobq Desert of China. *Catena*, 2020, 190: 104559.
- [11] 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.
- [12] 卜崇峰, 张朋, 叶菁, 孟杰. 陕北水蚀风蚀交错区小流域苔藓结皮的空间特征及其影响因素. *自然资源学报*, 2014, 29(3): 490-499.
- [13] 张倩, 孙小妹, 杨晶, 康宇坤, 姚宝辉, 苏军虎. 坡向对东祁连山高寒草甸群落物种功能群及其多样性的影响. *西北植物学报*, 2019, 39(8): 1480-1490.
- [14] 朱云云, 王孝安, 王贤, 邓美皎. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响. *生态学报*, 2016, 36(21): 6823-6833.
- [15] 李勉, 李占斌, 刘普灵, 崔灵周, 李雅琦. 黄土高原水蚀风蚀交错带土壤侵蚀坡向分异特征. *水土保持学报*, 2004, 18(1): 63-65, 99.
- [16] 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境特征. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1729-1737.

- [17] 林祥磊. 生态学自然实验、传统实验以及观察的比较. 科技导报, 2018, 36(18): 89-95.
- [18] 王轩, 李珍玉, 肖宏彬, 刘思思, 刘俊. 基于土-水特征曲线的植物边坡抗剪强度研究. 水土保持学报, 2021, 35(5): 57-62, 71.
- [19] 王凯, 厉萌萌, 刘德权, 张凌基, 刘可欣, 许华, 唐亮, 何明珠, 张珂. 腾格里沙漠不同组成生物结皮特征及其对土壤酶活性的影响. 生态学报, 2022, 42(14): 5859-5868.
- [20] Rodríguez-Caballero E, Román J R, Chamizo S, Roncero Ramos B, Cantón Y. Biocrust landscape-scale spatial distribution is strongly controlled by terrain attributes: Topographic thresholds for colonization in a semiarid badland system. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2019, 44(14): 2771-2779.
- [21] Wang Y F, Xiao B, Wang W F, Revillini D, Delgado-Baquerizo M. Biocrust adaptations to microhabitat alter bacterial communities in a semiarid ecosystem. *Plant and Soil*, 2023, 492(1/2): 413-427.
- [22] 吴易雯, 饶本强, 刘永定, 李根保, 李敦海. 不同生境对人工结皮发育及表土氮、磷含量及其代谢酶活性的影响. 土壤, 2013, 45(1): 52-59.
- [23] 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.
- [24] Moon Y J, Kim S, Chung Y H. Sensing and responding to UV-a in cyanobacteria. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, 13(12): 16303-16332.
- [25] Subramaniam A R, Kesava Rao A V R. Dew fall in sand dune areas of India. *International Journal of Biometeorology*, 1983, 27(3): 271-280.
- [26] 成龙, 贾晓红, 吴波, 李元寿, 赵雪彬, 周虹. 高寒沙区生物土壤结皮对吸湿凝结水的影响. 生态学报, 2018, 38(14): 5037-5046.
- [27] Kidron G J, Temina M. The effect of dew and fog on lithic lichens along an altitudinal gradient in the Negev Desert. *Geomicrobiology Journal*, 2013, 30(4): 281-290.
- [28] Kidron G J. Angle and aspect dependent dew and fog precipitation in the Negev Desert. *Journal of Hydrology*, 2005, 301(1-4): 66-74.
- [29] 潘颜霞, 王新平, 张亚峰, 虎瑞. 沙坡头地区地形对凝结水形成特征的影响. 中国沙漠, 2014, 34(1): 118-124.
- [30] Zheng J L, Peng C R, Li H, Li S S, Huang S, Hu Y, Zhang J L, Li D H. The role of non-rainfall water on physiological activation in desert biological soil crusts. *Journal of Hydrology*, 2018, 556: 790-799.
- [31] 李胜龙, 肖波, 孙福海. 黄土高原干旱半干旱区生物结皮覆盖土壤水汽吸附与凝结特征. 农业工程学报, 2020, 36(15): 111-119.
- [32] 李亚红, 卜崇峰, 郭琦, 韦应欣. 毛乌素沙地藓、藻结皮生态功能对比. 中国沙漠, 2021, 41(2): 138-144.
- [33] Pan Y X, Wang X P, Zhang Y F. Dew formation characteristics in a revegetation-stabilized desert ecosystem in Shapotou area, Northern China. *Journal of Hydrology*, 2010, 387(3/4): 265-272.
- [34] 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.