

# 生物土壤结皮对一年生植物影响研究进展

陈孟晨<sup>1,2</sup>, 张景光<sup>1</sup>, 刘立超<sup>1</sup>, 冯丽<sup>1</sup>, 滕嘉玲<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院西北生态环境资源研究院 沙坡头沙漠研究试验站, 甘肃 兰州 730000; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 生物土壤结皮在荒漠地区广泛分布, 它的形成和演替深刻地改变了土壤表层的结构特征和理化性质, 进而影响了荒漠地区一年生植物的种子传播、萌发、幼苗存活及生长过程。本文回顾了国内外有关生物土壤结皮对一年生植物影响的研究, 综述了生物土壤结皮对一年生植物的土壤种子库、种子萌发、幼苗存活及生长过程的影响, 分析了各研究结论中存在争议的原因, 总结了生物土壤结皮对一年生植物种子传播、萌发、幼苗存活及生长影响的内在机理, 指出了生物土壤结皮对荒漠地区植被组成的筛选作用, 并对进一步的研究进行了展望。

**关键词:** 生物土壤结皮; 一年生植物; 土壤种子库; 萌发; 幼苗存活

**文章编号:** 1000-694X(2017)03-0483-08

**DOI:** 10.7522/j.issn.1000-694X.2016.00011

**中图分类号:** Q948.15

**文献标志码:** A

## 0 引言

生物土壤结皮(BSCs)是干旱、半干旱地区特殊环境的产物, 是由隐花植物如蓝藻、荒漠藻、地衣、苔藓和土壤中微生物, 以及相关的其他生物体通过菌丝体、假根和分泌物等与土壤表层颗粒胶结形成的复合体<sup>[1-3]</sup>。BSCs有着独特的生理生态过程和较强的逆境适应能力, 广泛分布在各种荒漠生境, 覆盖度占荒漠地表活体覆盖的40%以上, 是荒漠地区最具特色的微自然景观<sup>[3-5]</sup>。BSCs中的藻类、地衣和藓类等生物组分不仅能够克服荒漠地区的恶劣环境, 还能通过自身的诸如共代谢等方式潜移默化地影响并改变着周围的生境<sup>[6]</sup>。它的形成和发育使土壤表层在物理、化学和生物学特性上明显不同于松散的沙土, 具有较强的抗风蚀、水蚀功能和重要的生态及地学效应, 是荒漠地区植被演替的重要基础<sup>[3,7-8]</sup>。

BSCs对荒漠生态系统的影响主要体现在以下几个方面:(1) BSCs中的细菌、真菌、地衣和苔藓植物的地下菌丝和假根能够黏结沙粒, 增强了土壤抵抗侵蚀的能力, 增加了土壤稳定性, 改变了土壤表层结构特征, 并且从大气中捕获大量降尘, 促进沙区土壤形成过程<sup>[9-11]</sup>。(2) BSCs中的一些藻类具有从大气中固定N素的功能, BSCs中的生物体还可以通过光合、呼吸、分解和矿化作用, 为贫瘠的荒漠系

统输入大量的生命元素, 改善了土壤的理化性质, 增加了土壤有机质的含量<sup>[12-15]</sup>。(3) BSCs通过改变降水入渗、地表径流、蒸发和凝结水捕获等方式重新分配了土壤水分<sup>[16-18]</sup>。来自温带荒漠的研究表明<sup>[19-20]</sup>, BSCs对降水起到了显著的拦截作用, 阻止了水分向土壤深层的入渗, 使土壤水分浅层化。这种改变驱动了固沙植被在组成、结构和功能上的响应, 即深根系的木本植物减少, 浅根系的草本植物增加。

BSCs的形成和演替深刻地改变了土壤表层的形态特征和理化性质, 进而影响荒漠地区一年生植物的种子传播、萌发、幼苗存活及生长过程<sup>[3,8,21]</sup>。BSCs作为生态系统初级演替的拓殖者, 研究其对一年生植物的影响作用能够加深我们对荒漠地区的生态恢复过程与植被演替规律的认识, 对荒漠生态系统管理与资源可持续利用也有着重要意义。目前, BSCs对一年生植物的影响已引起了众多学者的关注, 成为荒漠生态系统十分有趣且重要的科学问题, 国内外的许多学者就这一问题开展了大量研究, 然而两者之间的关系是复杂的, 影响和作用是多方面的, 许多研究结论相互矛盾, 存在着广泛的争议<sup>[7]</sup>。尽管目前关于BSCs对一年生植物影响的研究在各方面均有涉及, 但许多研究不够深入, BSCs对一年生植物影响的机理性研究较少, 许多研究仅仅探究了BSCs对几种植物生活周期的一些特定阶段的影响, 严重缺乏连续性和系统性, 且缺乏横向的对比和

收稿日期: 2015-12-04; 改回日期: 2016-01-28

资助项目: 国家自然科学基金项目(31500370, 41171042)

作者简介: 陈孟晨(1991—), 男, 安徽宿州人, 硕士研究生, 主要从事恢复生态学研究。E-mail: chenmc10@126.com

通信作者: 张景光(E-mail: zhangjg@lzb.ac.cn)

系统的总结。

一年生植物在生活周期的不同阶段对一些生态因子的耐性不同<sup>[21]</sup>,因此,在分析 BSCs 对一年生植物的影响时,有必要就 BSCs 对一年生植物生活周期各阶段的影响分别论述,然后进行系统地归纳总结。本文回顾了国内外有关 BSCs 对一年生植物影响的研究,分别综述了 BSCs 对一年生植物土壤种子库、种子萌发、幼苗存活及生长的影响,并分析了各研究结论中存在争议的原因,探讨了 BSCs 对一年生植物种子传播、萌发、幼苗存活及生长影响的内在机理,以期能够加深我们对 BSCs 与一年生植物关系及荒漠地区植被恢复演替趋向等生态学问题的认识,为荒漠区生态系统保护管理和政策制定等提供科学依据。

## 1 BSCs 对一年生植物土壤种子库的影响

土壤种子库是指存在于土壤上层凋落物和土壤中全部有活力种子的总和<sup>[22]</sup>。在荒漠地区,土壤种子库中的优势种一般为一年生植物<sup>[23]</sup>。研究 BSCs 对一年生植物土壤种子库的组成、数量及分布的影响,可以揭示荒漠地区植物种群和群落动态,有助于加深对荒漠地区植被更新的了解,对退化生态系统的恢复和未来植被的构建也有着重要意义<sup>[24-25]</sup>。一年生植物的种子在传播过程中,不管其大小形状如何,大多数可以轻易地被风和水搬运,最终停留在相对粗糙的区域<sup>[26-27]</sup>。BSCs 改变了土壤表层的微地形,进而影响了一年生植物种子的传播与再分配过程,BSCs 表层结构特征直接影响着种子被捕获的几率<sup>[3,28]</sup>。

从已有的研究来看,BSCs 对一年生植物土壤种子库的影响存在增加或减少 2 种观点。苏延桂等<sup>[28-29]</sup>在研究苔藓结皮和藻类结皮的土壤种子库时发现,随着 BSCs 的发育,苔藓结皮的土壤种子库密度呈增加趋势,而藻类结皮的土壤种子库密度不断减少。这可能是由于随着 BSCs 的发育,苔藓结皮的厚度和粗糙度逐渐增大,种子捕获能力也随之增强,而藻类结皮则使得结皮表层趋于光滑,减少了对植物种子的捕获。在以色列 Nizzana 沙地,Prasse 等<sup>[30]</sup>通过野外和室内试验发现,蓝藻结皮会分泌一些物质使土壤表层光滑化,种子在光滑的 BSCs 表面停留能力很低。进行干扰试验使这些 BSCs 表层粗糙化后,种子在土壤表层的捕获与停留显著增加。Li 等<sup>[31]</sup>对广布在沙坡头的小画眉草(*Eragrostis*

*minor*)和雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)的土壤种子库研究表明,两种植物种子在 BSCs 上的散布量低,种子雨主要汇集在表层粗糙度较大的灌木下面和动物巢穴周围。

BSCs 主要通过改变土壤表层的粗糙程度来影响一年生植物种子的捕获和停留,进而间接影响参与萌发与定居的植物种子数量<sup>[3]</sup>。一般而言,在冷漠和寒区荒漠,由于冻融作用,BSCs 的存在营造了一个相对粗糙的土壤表层,有利于植物种子的捕获与停留,增加了土壤种子库的密度。在无冻融的荒漠地区,BSCs 对一年生植物土壤种子库的影响则取决于 BSCs 表层的粗糙度。发育较好特别是表层光滑均一的 BSCs 会减少对种子的捕获与停留,而一些 BSCs 由于自身结构特征或受干扰影响会增加土壤表层粗糙度,从而增加了对种子的捕获与停留。也有研究表明,BSCs 在土壤表层形成致密的物理屏障,使得一些植物种子萌发后根系很难穿透结皮层,造成植物幼苗大量死亡,从而消耗了土壤种子库,对一年生植物产生不利影响<sup>[32-33]</sup>。

## 2 BSCs 对一年生植物种子萌发的影响

种子萌发与存活能力影响着一年生植物种群的分布范围,是一年生植物有性繁殖更新过程得以实现的关键环节<sup>[34-35]</sup>。种子萌发是遗传和环境因子相互作用的结果<sup>[36-37]</sup>,BSCs 的存在深刻改变了土壤表层的结构特征、理化性质,进而影响着一年生植物种子的萌发过程。目前,关于 BSCs 对一年生植物种子萌发影响的研究较多,但许多结论相互矛盾。BSCs 对一年生植物种子萌发的影响主要存在促进、抑制和因种而异三种观点。

Langhans 等<sup>[38]</sup>发现 BSCs 的存在对 4 种一年生植物种子的萌发均起到了促进作用,而聂华丽等<sup>[39]</sup>研究发现,在干燥和湿润两种处理下,BSCs 对植物种子萌发都起到抑制或无影响作用。苏延桂等<sup>[40]</sup>发现不同发育年限的 BSCs 对两种一年生植物种子萌发影响并无显著差异,苔藓结皮促进了小画眉草和雾冰藜种子萌发,而藻类结皮促进了雾冰藜种子萌发,但对小画眉草种子萌发无影响。Zaady 等<sup>[41]</sup>在实验室发现,以色列的蓝藻结皮抑制一年生植物 *Plantago coronopus* 和 *Reboudia pinnata* 种子的萌发,而对一年生植物 *Carrichtera annua* 种子的萌发又起促进作用。Hernandez 等<sup>[32]</sup>研究发现完整的 BSCs 促进了当地的 3 种一年生植物种子萌

发,却抑制了外来种 *Avena barbata* 和 *Bromus madritensis* 种子的萌发,但是当 BSCs 受到物理破坏后,外来种种子的萌发量显著升高,而当地的三种一年生植物萌发量则无显著变化,这可能是由于当地的一年生植物在生理和形态特征上适应了 BSCs 的存在,而外来种却缺乏这种适应。

BSCs 影响一年生植物种子萌发的机理较为复杂,可能是 BSCs 表层结构特征、水分、温度、养分、光谱特征等与种子自身的生物学特性共同作用的结果,因此导致了 BSCs 与一年生植物种子萌发关系的不确定性<sup>[38,42-44]</sup>。

在荒漠地区,水分是限制植物种子萌发的主要因素<sup>[20,45]</sup>,BSCs 通过限制或促进种子对水分的吸收利用来影响种子的萌发。来自各个地区的研究都表明,湿润处理的 BSCs 上的种子萌发量显著高于干燥处理<sup>[45-47]</sup>。BSCs 的存在改变了表层土壤的水分含量,增加了系统中土壤水分条件的多样性和异质性<sup>[19,48-49]</sup>。与裸沙相比,BSCs 可以更好地保持水分,但这并不意味着 BSCs 上的种子可以很好地利用这些水分,这还取决于 BSCs 层土壤水分的有效性<sup>[50]</sup>。Serpe 等<sup>[50]</sup>发现,在同等水分条件下,地衣结皮和苔藓结皮的存在会推迟植物种子萌发时间,地衣结皮上的两种一年生植物种子的水势及含水量也显著低于裸地上的种子。Otsus 等<sup>[51]</sup>也发现 *Festuca* 的种子在苔藓结皮上萌发比在裸地上萌发需要更多的水分。尽管 BSCs 增加了表层土壤的水分含量,但是它的存在可能也降低了表层土壤的水分有效性,一些少量的降水可能会被 BSCs 中的生物体优先利用。

另外,一年生植物种子形态、大小及生物学特征和 BSCs 的表层结构特征也共同影响着一年生植物种子的萌发。不同大小、形态的种子在不同结构的土壤表层上与土壤的接触面积不同,萌发率也存在差异<sup>[39,52-53]</sup>。李国栋等<sup>[54]</sup>发现,BSCs 与种子附属物的交互作用显著抑制了粗枝猪毛菜(*Salsola subcrassa*)种子的萌发。Briggs 等<sup>[43]</sup>的研究表明,苔藓结皮抑制了较大种子植物 *Austroanthonia* sp. 种子的萌发,却促进了小种子植物 *Vittadinia gracilis* 种子的萌发,这可能是由于小种子与土壤有更大的接触面积。Deines 等<sup>[53]</sup>发现地衣结皮抑制了当地的一年生植物种 *Vulpia microstachys* 和外来种 *Bromus tectorum* 种子的萌发,地衣结皮对两种植物种子的萌发和定居的抑制效果相近,这可能是由于两种植物的种子生理结构、形态特征相近,缺乏

相应的自我埋藏机制造成的。在空气干燥的荒漠,许多种子要求一定的植被覆盖和充分的土壤湿度才能进行萌发,土表很小的裂缝和断裂微地形对小颗粒种子植物萌发已足够,但一些大颗粒种子则需要额外土壤或凋落物的覆盖才能萌发<sup>[3,55]</sup>。一些 BSCs 因其自身结构特征或受干扰影响,有着相对粗糙的表层,其表层的低洼处或者裂缝,不仅增加了对种子的捕获与停留,还能对一些小种子的一年生植物提供良好的微生境,促进种子萌发<sup>[56-57]</sup>。而一些发育良好、表层光滑均一的 BSCs,则在土壤表层形成一道天然的物理屏障,不仅减少了种子的捕获与停留,还减小了种子与土壤表层的接触面积,抑制种子萌发<sup>[41,43]</sup>。

BSCs 的存在显著增加了土壤表层的温度,进而影响植物种子的萌发<sup>[58-59]</sup>,但一些研究表明,BSCs 表层温度对一些一年生植物种子萌发没有显著影响<sup>[60]</sup>。BSCs 的存在还提高了土壤表层的 N 含量和 pH 值,可能会促进一些植物种子萌发,并且它的存在还改变了土壤表层的光谱特征,也会影响一些荒漠植物种子的萌发<sup>[61]</sup>。BSCs 中的生物成分如藻类、地衣和苔藓与一些高等植物之间存在化感作用,可能也会对植物种子萌发造成影响<sup>[44]</sup>。这些说法仍然缺少直接的实验观察来证明,需要进一步深入研究。

总的来讲,BSCs 的存在深刻地改变了土壤表层结构特征、水分和养分含量及有效性、温度、pH 值、光谱特征等因素,进而影响了一年生植物种子在土壤表层的萌发状况<sup>[3,39,43]</sup>。一般而言,在冷漠和寒区荒漠,由于冻融作用,BSCs 使得土壤表层粗糙度增加,一年生植物的种子可以在 BSCs 上找到安全的萌发点,BSCs 的存在还增加了土壤表层温度、水分及养分含量,促进了植物种子萌发<sup>[62]</sup>。而在其他地区,BSCs 对一年生植物种子萌发的影响则是由结皮类型、发育程度和种子本身的生物学特性共同决定的。表层粗糙的 BSCs 较于表层光滑的 BSCs 更有利于种子萌发<sup>[55,60]</sup>,小粒种子和具有特殊结构的种子在 BSCs 上的萌发状况也好于大粒种子<sup>[39-40,43]</sup>。

### 3 BSCs 对一年生植物幼苗存活的影响

高等植物的幼苗存活阶段是植物生活周期中最重要的阶段之一,幼苗能否存活往往成为一些地区植被恢复的关键<sup>[63]</sup>。BSCs 对一年生植物幼苗存活

的影响也存在着促进、抑制和因种而异三种观点。

龙利群等<sup>[64]</sup>研究了小画眉草和雾冰藜在苔藓结皮和藻类结皮上的幼苗存活状况,发现苔藓结皮促进了雾冰藜和小画眉草幼苗存活,而藻类结皮则抑制了雾冰藜幼苗的存活。Serpe 等<sup>[50]</sup>研究了 BSCs 对两种一年生植物幼苗存活的影响,发现地衣结皮上能够定居的幼苗数量显著低于苔藓结皮和裸地,幼苗的根很难穿透完整致密的 BSCs 层,并且在显微镜下观察到,地衣结皮上幼苗的根尖部位大多变黑坏死。Funk 等<sup>[45]</sup>发现苔藓结皮抑制了 *Poa ligularis* 的萌发,但是一旦 *P. ligularis* 种子萌发,苔藓结皮对其幼苗的存活则无显著影响。Mendoza Aguilar 等<sup>[65]</sup>研究发现苔藓结皮和地衣结皮对当地的两个关键种植物种子萌发无影响,但是抑制了两种植物幼苗根的生长,两种 BSCs 上植物幼苗根的长度显著低于裸地上的幼苗。

BSCs 的表层结构特征以及种子幼苗的生物学特征共同作用影响着幼苗的存活。在冷漠和寒区荒漠,由于冻融作用,BSCs 使得土壤表层粗糙度增加,一年生植物幼苗的根可以穿透结皮层扎进土壤,它的存在还增加了土壤表层温度、水分及养分含量,有利于植物幼苗的存活<sup>[62]</sup>。而在其他区域,一些壳状致密的藻结皮、地衣结皮或毡垫状密集丛生的苔藓结皮会在土壤表层形成一道天然的物理屏障,一些没有特殊穿透结构的种子即使萌发,但被致密的 BSCs 层所阻挠,无法穿透结皮层接触土壤吸收水分养分,很快又会干死<sup>[64]</sup>。而一些 BSCs 如长尖扭口藓(*Barbula dit richoides*)结皮有着疏松的表层,为一些植物出苗提供了稳定的微生境,有利于幼苗的存活<sup>[46]</sup>。干扰能削弱结皮层对植物幼苗生根的阻碍作用,对 BSCs 进行适度的干扰会增加一些一年生植物幼苗的存活率<sup>[30,32,57]</sup>。

## 4 BSCs 对一年生植物生长的影响

一般认为 BSCs 对一年生植物生长起促进或中性作用。Defalco 等<sup>[66]</sup>通过野外样方调查发现,与相邻的无 BSCs 处相比,5 种一年生植物在 BSCs 上的单株生物量较高。龙利群等<sup>[64]</sup>发现在干燥处理下,生长在 BSCs 上的两种一年生植物的生物量大约是无 BSCs 土壤中的 5 倍。BSCs 的存在增加了一年生植物的地上和地下生物量,促进了植物对 N 的吸收,加快了一年生植物的生长速率,使部分一年生植物的开花和结实期提前<sup>[67-69]</sup>。Gao 等<sup>[70]</sup>的研究发现,完整的 BSCs 会减小相邻植物间的竞争作

用,但是随着 BSCs 盖度的增加,4 种植物的生物量都随之减少。这可能是由于其实验所采用 BSCs 仅是在流沙上覆盖了一层 BSCs,改变了 BSCs 层下土壤养分条件造成的。Li 等<sup>[31]</sup>在沙坡头地区观测到,生长在 BSCs 上的雾冰藜株高相对流沙上的雾冰藜株高较低,推测 BSCs 的存在阻碍了根系的穿过,但其机理还有待于进一步研究。

荒漠生态系统是一个土壤养分十分贫瘠的系统<sup>[4]</sup>,BSCs 的存在增加了土壤的稳定性,并且显著增加了表层土壤中的有机质和养分含量及其有效性,提高了大多数生命元素包括 N、K、Ca、Mg、P、Fe、Mn、Cl 和 S 在表土中的含量<sup>[1,3]</sup>。BSCs 中的生物组分腐烂分解后增加了土壤有机质含量,改善土壤条件,其中的一些藻类具有固氮作用,其固定的养分大多被直接释放到土壤环境中,可以被周边的高等植物和其他生物体利用<sup>[12-13]</sup>。BSCs 营造的复杂微地形也可以截获来自大气降尘、降水中的养分<sup>[14-15]</sup>,并且 BSCs 的存在提高了土壤表层温度,这极大地促进了一年生植物对养分的利用效率<sup>[70]</sup>。BSCs 显著地增加了地表 0~5 cm 土壤有机质含量,而对深层次的土壤有机质含量影响较小,这对于浅根系的一年生植物具有重要生态学意义,可能为一年生植物的生长提供丰富的有机质源,从而有利于一年生植物种群的繁衍与更新<sup>[71]</sup>。

BSCs 对降水的拦截作用使得土壤水分浅层化,蓝藻和凝胶状的地衣能够吸收比起体积多数倍的水分<sup>[72]</sup>,虽然这些有机生物体增加了地表的持水能力,但由于 BSCs 层温度较高,可能被地表的水分散失所抵消。在寒带荒漠地区,水分可以保持较长时间,有利于植物生长。在热带地区,因 BSCs 类型的不同得出不同结果,蓝藻 BSCs 散失水分的速度远远超过地衣-苔藓结皮,而地衣和苔藓结皮则有着较好的持水能力,有利于一年生植物的生长<sup>[7,70]</sup>。

虽然一年生植物和 BSCs 对水分、养分有着潜在的竞争关系,但是植物在生长过程中能够利用 BSCs 及其下层土壤中的水分和养分。与裸露的土壤相比,在 BSCs 覆盖的环境下,一年生植物的生物量有着显著的提高,并且 BSCs 加快了一年生植物生长速率,使得一年生植物的开花和结实期提前,这对于促进一年生植物群落的有机碳积累和群落发展具有积极的作用<sup>[67-69]</sup>。

## 5 结论与展望

从广义上来说,BSCs 的存在改变了土壤表层结

构特征、理化性质、水分和养分含量及其有效性,进而影响了荒漠生态系统的植被组成、格局和过程。占据土壤表层的 BSCs 通过对一年生植物种子传播、萌发、定居和生长过程的影响,对结皮层上定居的一年生植物有着筛选的作用,改变了荒漠地区一年生植物的空间分布格局。一些一年生植物对 BSCs 的存在有着很好的适应,可以在 BSCs 上很好地繁衍,而一些一年生植物则很难在完整的 BSCs 上定居。一些外来植物种在形态和生理上难以适应 BSCs 的存在。因此,BSCs 的存在还能抑制外来种的入侵,对维持生态系统的稳定性有着重要的生态

学意义<sup>[32,50,53]</sup>。

目前,关于 BSCs 对一年生植物影响的研究结论存在很大争议,这可能是由于研究区域不同的气候条件、不同的土壤质地、不同 BSCs 种的组成、不同生物特征的植物及不同研究方法所造成的<sup>[3]</sup>。根据目前的一些研究,凭借有限的数据并不能涵盖与两者关系有关的所有环境因子,也无法阐明复杂的时空变化。因此我们在概括 BSCs 对一年生植物影响时,要将所有不同的差异综合在一起分析<sup>[7]</sup>。BSCs 在一年生植物生活周期各阶段的影响作用和机制是不同的(表 1)。

表 1 BSCs 对一年生植物各阶段影响及作用机制

Table 1 Mechanisms and effects of biological soil crusts on different stages of annual plants

生活阶段	促进	抑制	因种而异
土壤种子库	BSCs 表层粗糙,增加种子的捕获和停留 <sup>[28-30]</sup>	BSCs 表层光滑,减少种子的捕获和停留 <sup>[30-31]</sup>	
种子萌发	生境稳定,BSCs 表层的微地形为种子提供良好的萌发点,水分养分条件好 <sup>[56-57]</sup>	BSCs 表层光滑,减少了种子与土壤接触面积、水分有效性低 <sup>[41,43]</sup>	BSCs 表层结构不同,种子形状、大小及生物学特征不同 <sup>[39-41]</sup>
幼苗存活	表层微地形利于植物生根,水分、养分条件好 <sup>[64]</sup>	致密的 BSCs 层形成的物理屏障阻碍植物生根 <sup>[50,65]</sup>	一些植物具有特殊的结构 <sup>[45]</sup>
生长	增加了表层土壤稳定性、水分、养分含量及有效性 <sup>[67-68]</sup>	深层土壤水分养分条件差,BSCs 中生物体的竞争 <sup>[73-74]</sup>	各研究区土壤质地不同,植物根系深浅不同 <sup>[64]</sup>

一般而言,在冷漠和寒区荒漠,BSCs 对一年生植物影响起促进或中性作用。而在其他区域,BSCs 对一年生植物的影响则由结皮类型及组成、发育程度、受干扰程度和植物本身固有的生物学特性共同决定<sup>[7,39-40]</sup>。BSCs 通过改变土壤表层的粗糙程度来影响对一年生植物种子的捕获和停留,进而间接地影响参与萌发与定居的植物种子数量<sup>[3]</sup>。表层粗糙的 BSCs 相较于表层光滑的 BSCs 不仅更容易捕获风和水带来的种子,而且更有利于种子萌发和定居。种子萌发不仅与 BSCs 类型与发育程度有关,还与种子的生物学特征有关。表层粗糙的 BSCs 较表层光滑的 BSCs 更有利于种子萌发<sup>[55,60]</sup>,小种子和具有特殊结构的种子比大种子更易于在 BSCs 上萌发<sup>[40]</sup>。种子萌发后,幼苗的存活状况取决于幼根能否穿透 BSCs 层进入土壤。一些壳状致密的藻结皮、地衣结皮或毡垫状密集丛生的苔藓结皮会在土壤表层形成一道天然的物理屏障,抑制幼苗存活。而一些 BSCs 却因其表层较为疏松,为一些植物种子出苗提供了疏松和稳定的生境,有利于幼苗存活。一年生植物大多是一些浅根系的草本植物,因此,当一年生植物在 BSCs 上成功定居后,BSCs 提供稳定

的生境和良好的水分和养分条件将促进植物的存活和生长<sup>[73]</sup>。

从已有的研究来看,BSCs 对一年生植物影响的研究虽在各方面均有所涉及,但许多研究缺乏系统性,不够深入连续,一些影响机理仍需深入的探究。BSCs 对土壤种子库的影响在时间上具有季节动态和年度变化,在空间上具有水平和垂直分布的高度变异性,这种差异是如何影响植被格局的? BSCs 对植物种子萌发和幼苗存活影响的研究仍停留在表征阶段,一些内在的影响机理仍未解释清楚。BSCs 对维护荒漠生态系统稳定性有着重要意义,而当 BSCs 受到干扰破坏时,BSCs 的损失和破坏会引发植被群落向哪种方向转移<sup>[3]</sup>? 一些研究发现<sup>[75-76]</sup>,外来一年生植物 *Bromus tectorum* 长期侵入会降低 BSCs 多样性,尤其是降低了当地一种主要固氮结皮 *Collema* 的盖度。目前,大多数研究都集中在 BSCs 对一年生植物影响的方面,而 BSCs 和一年生植物之间的影响作用是相互的,一年生植物能够利用 BSCs 中有效的水分和养分,两者之间对水分、养分有着潜在的竞争关系。草本植物对 BSCs 的影响,尤其是一些外来植物种和多年生草本植物定居对 BSCs 的

影响都是今后研究需要重点加强的方向。在全球气候变化、生物多样性丧失和土地荒漠化对人类可持续发展造成挑战的今天,这些都是亟需研究解决的问题,对我们维护生态系统稳定性、保护生物多样性、认识荒漠地区植被恢复演替趋向以及干旱半干旱地区管理及政策的制定都具有重要意义。

参考文献:

[1] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions[J]. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 179—223.

[2] Belnap J, Harper K T, Warren S D. Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation[J]. *Arid Land Research and Management*, 1994, 8(1): 1—8.

[3] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究: 进展, 前沿与展望[J]. *地球科学进展*, 2009, 24(1): 11—24.

[4] 王涛, 赵哈林, 肖洪浪. 中国沙漠化研究的进展[J]. *中国沙漠*, 1999, 19(4): 3—15.

[5] Belnap J. Surface disturbances: Their role in accelerating desertification[J]. *Environmental Monitoring & Assessment*, 1995, 37(1/3): 39—57.

[6] 张元明, 王雪芹. 荒漠地表生物土壤结皮形成与演替特征概述[J]. *生态学报*, 2010, 30(16): 4484—4492.

[7] 李新荣. 荒漠生物土壤结皮生态与水文学研究[M]. 北京: 高等教育出版社, 2012.

[8] Belnap J, Phillips S L, Miller M E. Response of desert biological soil crusts to alterations in precipitation frequency[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 306—316.

[9] 赵洋, 陈永乐, 徐冰鑫. 油蒿 (*Artemisia ordosica*) 退化阶段对生物土壤结皮拓殖和发育的影响[J]. *中国沙漠*, 2016, 36(4): 983—989.

[10] Greene R S B, Chartres C J, Hodgkinson K C. The effects of fire on the soil in a degraded semiarid woodland. I. cryptogam cover and physical and micromorphological properties[J]. *Soil Research*, 1990, 28(5): 755—777.

[11] Li X R, Xiao H L, He M Z, et al. Sand barriers of straw check-boards for habitat restoration in extremely arid desert regions[J]. *Ecological Engineering*, 2006, 28(2): 149—157.

[12] Rogers S L, Burns R G. Changes in aggregate stability, nutrient status, indigenous microbial populations, and seedling emergence, following inoculation of soil with *Nostoc muscorum* [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 1994, 18(3): 209—215.

[13] Lange O L. Photosynthesis of soil—crust biota as dependent on environmental factors[M]// Belnap J, Lange D. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin, Germany: Springer, 2003.

[14] Harper K T, Pendleton R L. Cyanobacteria and cyanolichens: can they enhance availability of essential minerals for higher plants? [J]. *Western North American Naturalist*, 1993, 53(1): 59—72.

[15] Li X. Influence of variation of soil spatial heterogeneity on vegetation restoration[J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2005, 48(11): 2020—2031.

[16] Mauchamp A, Janeau J L. Water funnelling by the crown of *Flourensia cernua*, a Chihuahuan Desert shrub[J]. *Journal of Arid Environments*, 1993, 25(3): 299—306.

[17] Wang X, Li X, Xiao H, et al. Effects of surface characteristics on infiltration patterns in an arid shrub desert[J]. *Hydrological Processes*, 2007, 21(1): 72—79.

[18] Zhang Z S, Liu L C, Li X R, et al. Evaporation properties of a revegetated area of the Tengger Desert, North China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(6): 964—973.

[19] 李新荣, 张志山, 黄磊, 等. 我国沙区人工植被系统生态—水文过程和互馈机理研究评述[J]. *科学通报*, 2013 (Z1): 397—410.

[20] 李新荣, 马风云. 沙坡头地区固沙植被土壤水分动态研究[J]. *中国沙漠*, 2001, 21(3): 217—222.

[21] 李雪华, 李晓兰, 蒋德明, 等. 干旱半干旱荒漠地区一年生植物研究综述[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(7): 851—856.

[22] Simpson R L. *Ecology of Soil Seed Bank* [M]. San Diego, USA: Academic Press, 1989.

[23] 杨磊, 王彦荣, 余进德. 干旱荒漠区土壤种子库研究进展[J]. *草业学报*, 2010, 19(2): 227.

[24] 于顺利, 蒋高明. 土壤种子库的研究进展及若干研究热点[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(4): 552—560.

[25] Facelli J M, Barnes N. Differences in seed biology of annual plants in arid lands: a key ingredient of the storage effect[J]. *Schools & Disciplines*, 2005, 86(11): 2998—3006.

[26] Harper J L. *Population Biology of Plants* [M]//New York, USA: Academic Press, 1977: 489—520.

[27] 李儒海, 胜胜. 杂草种子传播研究进展[J]. *生态学报*, 2007, 27(12): 5361—5370.

[28] 苏延桂, 李新荣, 陈应武, 等. 生物土壤结皮对荒漠土壤种子库和种子萌发的影响[J]. *生态学报*, 2007, 27(3): 938—946.

[29] 苏延桂, 李新荣, 张景光, 等. 生物土壤结皮对土壤种子库的影响[J]. *中国沙漠*, 2006, 26(6): 997—1001.

[30] Prasse R, Bornkamm R. Effect of microbiotic soil surface crusts on emergence of vascular plants [J]. *Plant Ecology*, 2000, 150(1/2): 65—75.

[31] Li X R, Jia X H, Long L Q, et al. Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger Desert (N China) [J]. *Plant and Soil*, 2005, 277(1/2): 375—385.

[32] Hernandez R R, Sandquist D R. Disturbance of biological soil crust increases emergence of exotic vascular plants in California sage scrub[J]. *Plant Ecology*, 2011, 212(10): 1709—1721.

[33] 陈荣毅, 张元明, 魏文寿, 等. 不同沙丘部位和不同结皮类型对土壤种子库的影响[J]. *干旱区研究*, 2008, 25(1): 107—113.

[34] Weitbrecht K, Müller K, Leubner-Metzger G. First off the mark: early seed germination[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(10): 3289—3309.

[35] Rajjou L, Duval M, Gallardo K, et al. Seed Germination and

- Vigor[J]. Annual Review of Plant Biology, 2012, 63(3): 507—533.
- [36] Koefender J, Menezes N L, Buriol G A, et al. Influence of temperature and light on the germination of marigold seed[J]. Horticultura Brasileira, 2009, 27(2): 207—210.
- [37] Eriksson O. Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*[J]. Acta Oecologica, 1999, 20(1): 61—66.
- [38] Langhans T M, Storm C, Schwabe A. Biological soil crusts and their microenvironment: impact on emergence, survival and establishment of seedlings[J]. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2009, 204(2): 157—168.
- [39] 聂华丽, 张元明, 吴楠, 等. 生物结皮对 5 种不同形态的荒漠植物种子萌发的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 161—170.
- [40] 苏延桂, 李新荣, 黄刚, 等. 实验室条件下两种生物土壤结皮对荒漠植物种子萌发的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1845—1851.
- [41] Zaady E, Guterman Y, Boeken B. The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev Desert[J]. Plant and Soil, 1997, 190(2): 247—252.
- [42] Assouline S, Thompson S E, Chen L, et al. The dual role of soil crusts in desertification[J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2015, 120(10): 2108—2119.
- [43] Briggs A L, Morgan J W. Seed characteristics and soil surface patch type interact to affect germination of semi-arid woodland species[J]. Plant Ecology, 2010, 212(1): 91—103.
- [44] 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[J]. 中国沙漠, 2015, 35(3): 639—644.
- [45] 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 [J]. Journal of Arid Land, 2014, 6(6): 735—741.
- [46] 龙利群, 李新荣. 微生物结皮对两种一年生植物种子萌发和出苗的影响[J]. 中国沙漠, 2002, 22(6): 59—63.
- [47] Peter G, Leder C V, Funk F A. Effects of biological soil crust and water availability on seedlings of three perennial Patagonian species[J]. Journal of Arid Environments, 2016, 125: 122—126.
- [48] 李守中, 肖洪浪, 李新荣, 等. 干旱, 半干旱地区微生物结皮土壤水文学的研究进展[J]. 中国沙漠, 2004, 24(4): 500—506.
- [49] 赵允格, 许明祥, 王全九, 等. 黄土丘陵区退耕地生物结皮对土壤理化性状的影响[J]. 自然资源学报, 2006, 21(3): 441—448.
- [50] Serpe M D, Zimmerman S J, Deines L, et al. Seed water status and root tip characteristics of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts[J]. Plant and Soil, 2008, 303(1/2): 191—205.
- [51] Otsus M, Zobel M. Moisture conditions and the presence of bryophytes determine fescue species abundance in a dry calcareous grassland[J]. Oecologia, 2004, 138(2): 293—299.
- [52] Hawkes C V, Menges E S. Effects of lichens on seedling emergence in a xeric Florida shrubland[J]. Southeastern Naturalist, 2003, 2(2): 223—234.
- [53] Deines L, Rosentreter R, Eldridge D J, et al. Germination and seedling establishment of two annual grasses on lichen-dominated biological soil crusts[J]. Plant and Soil, 2007, 295(1/2): 23—35.
- [54] 李国栋, 张元明. 生物土壤结皮与种子附属物对 4 种荒漠植物种子萌发的交互影响[J]. 中国沙漠, 2014, 34(3): 725—731.
- [55] Pando-Moreno M, Molina V, Jurado E, et al. Effect of biological soil crusts on the germination of three plant species under laboratory conditions[J]. Botanical sciences, 2014, 92(2): 273—279.
- [56] Rivera-Aguilar V, Godínez-Alvarez H, Manuél-Cacheux I, et al. Physical effects of biological soil crusts on seed germination of two desert plants under laboratory conditions[J]. Journal of Arid Environments, 2005, 63(1): 344—352.
- [57] 富远年, 马风云, 刘立超. 不同程度干扰下人工固沙植被区生物结皮对草本植物生长的影响[J]. 水土保持研究, 2011, 18(5): 87—90.
- [58] Roberts E H. Temperature and seed germination[C]//Symposia of the Society for Experimental Biology. 1987: 109—132.
- [59] 张勇, 薛林贵, 高天鹏, 等. 荒漠植物种子萌发研究进展[J]. 中国沙漠, 2005, 25(1): 106—112.
- [60] Su Y G, Li X R, Cheng Y W, et al. Effects of biological soil crusts on emergence of desert vascular plants in North China [J]. Plant Ecology, 2007, 191(1): 11—19.
- [61] Pérez-Fernández M A, Calvo-Magro E, Montanero-Fernández J, et al. Seed germination in response to chemicals: Effect of nitrogen and pH in the media[J]. Journal of Environmental Biology, 2006, 27(1): 13—20.
- [62] Belnap J, Gardner J S. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus*[J]. Great Basin Naturalist, 1993, 53(1): 40—47.
- [63] 何玉惠, 赵哈林, 刘新平, 等. 沙地恢复过程中两种一年生植物种子萌发和幼苗种群动态研究[J]. 中国沙漠, 2010, 30(6): 1331—1335.
- [64] 龙利群, 李新荣. 土壤微生物结皮对两种一年生植物幼苗存活和生长的影响[J]. 中国沙漠, 2003, 23(6): 53—57.
- [65] Mendoza-Aguilar D O, Cortina J, Pando-Moreno M. Biological soil crust influence on germination and rooting of two key species in a *Stipa tenacissima* steppe[J]. Plant & Soil, 2014, 375(1/2): 267—274.
- [66] Defalco L A, Detling J K, Tracy C R, et al. Physiological variation among native and exotic winter annual plants associated with microbiotic crusts in the Mojave Desert[J]. Plant & Soil, 2001, 234(1): 1—14.
- [67] Zhang Y, Belnap J. Growth responses of five desert plants as influenced by biological soil crusts from a temperate desert, China[J]. Ecological Research, 2015, 30(6): 1037—1045.
- [68] 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[J]. 植物生态学报, 2011, 35(4): 380—388.

[69] 虎瑞,王新平,潘颜霞,等. 沙坡头地区生物土壤结皮-土壤系统生长季氮矿化动态[J]. 中国沙漠, 2016, 36(1): 174—180.

[70] Gao S, Pan X, Cui Q, et al. Plant interactions with changes in coverage of biological soil crusts and water regime in Mu Us Sandland, China. [J]. Plos One, 2014, 9(1): e87713—e87713.

[71] 张鹏,李新荣,贾荣亮,等. 沙坡头地区生物土壤结皮的固氮活性及其对水热因子的响应[J]. 植物生态学报, 2011, 35(9): 906—913.

[72] 张元明,杨维康,王雪芹,等. 生物结皮影响下的土壤有机质分异特征[J]. 生态学报, 2005, 25(12): 3420—3425.

[73] Campbell S E. Soil stabilization by a prokaryotic desert crust: implications for Precambrian land biota[M]//Cyril P, Lynn M. Limits of Life. Netherlands: Springer, 1980: 85—98.

[74] 刘利霞,张宇清,吴斌. 生物结皮对荒漠地区土壤及植物的影响研究述评[J]. 中国水土保持科学, 2007, 5(6): 106—112.

[75] Li X R, Tian F, Jia R L, et al. Do biological soil crusts determine vegetation changes in sandy deserts? Implications for managing artificial vegetation [J]. Hydrological Processes, 2010, 24(25): 3621—3630.

[76] Belnap J, Phillips S L, Troxler T. Soil lichen and moss cover and species richness can be highly dynamic: the effects of invasion by the annual exotic grass *Bromus tectorum*, precipitation, and temperature on biological soil crusts in SE Utah[J]. Applied Soil Ecology, 2006, 32(1): 63—76.

Advances and Prospects for the Effects of Biological Soil Crusts on Annual Plants

Chen Mengchen<sup>1,2</sup>, Zhang Jingguang<sup>1</sup>, Liu Lichao<sup>1</sup>, Feng Li<sup>1</sup>, Teng Jialing<sup>1,2</sup>

(1. Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 2. University of Chinese Academy of sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Biological soil crusts, which are widely distributed in deserts, can affect morphological features and physical—chemical properties of topsoil and thus affect the seed dispersal, seed germination, seedling survival and growth of annual plants. This paper reviews the studies of the interactions between biological soil crusts and annual plants, summarizing internal mechanisms of the effects of biological soil crusts on soil seed bank, seed germination, seedling survival and growth process. The paper also points out that biological soil crusts have a selection on annual plants growing on them and gives some prospects to the further research.

**Key words:** biological soil crusts; annual plants; soil seed bank; germination; seedling survival