

杨隆骑, 回嵘, 李双浪, 等. 黄土高原西部藓结皮生物量与形态生理指标的相关性[J]. 中国沙漠, 2026, 46(4): 377-384.

黄土高原西部藓结皮生物量与形态生理指标的相关性

杨隆骑^{1,2}, 回嵘¹, 李双浪^{1,2}, 李新荣³

(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; 3. 西北农林科技大学 水土保持与荒漠化整治全国重点实验室, 陕西 杨陵 712100)

摘要: 生物土壤结皮(BSC), 尤其是作为高级演替阶段的藓结皮, 在干旱与半干旱生态系统的土壤稳定和生态功能恢复中发挥关键作用。为了明确藓结皮生物量与形态生理指标之间的关系, 探寻合理的生物量测量方法, 本研究通过野外采样、实验室分析与结构方程模型(SEM)构建, 系统量化了黄土高原西部藓结皮生物量与关键形态生理指标包括厚度、叶绿素(Chl)含量、最大光化学量子产量(F_v/F_m)及总初级生产力(GPP)的关系。结果表明: BSC厚度与生物量显著线性相关($R^2=0.805$, $\beta=0.90$), 是生物量快速评估的可靠形态代用指标; 而生理指标则呈现非线性动态——单位面积Chl含量和 F_v/F_m 与生物量呈二次函数关系(R^2 分别为0.645和0.490), 单位质量Chl含量则随生物量增加呈幂函数下降($R^2=0.607$)。SEM进一步揭示: GPP 直接驱动生物量积累($\beta=0.44$), 而Chl含量通过 GPP 影响生物量。本研究确立了厚度作为野外生物量评估的最优指标, 并强调需整合环境胁迫因子以优化预测模型, 为BSC监测与生态恢复实践提供方法论依据。

关键词: 生物土壤结皮; 藓结皮; 生物量; 黄土高原

文章编号: 1000-694X(2026)04-377-08

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2025.00281

中图分类号: Q94

文献标志码: A

0 引言

生物土壤结皮(Biological Soil Crust, BSC)是由隐花植物如蓝藻、绿藻、真菌、地衣、藓类和土壤中微生物及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杂的地表覆盖体^[1-3]。BSC作为土壤表面的一个特殊复合层, 可以显著提高土壤的抗蚀性^[4], 是荒漠生态系统的重要景观^[5-6]。作为荒漠生态系统的“生态系统工程师”, BSC对于干旱、半干旱景观地表的生物与非生物成分有不可替代的作用^[7-9]。

藓结皮是BSC的高级演替阶段, 其形态稳定, 在水土保持、养分积累、物质循环以及植被的恢复与重建中发挥着重要作用^[10-11]。藓结皮广泛分布于包括黄土高原在内的干旱和半干旱地区, 常呈绿色或灰绿色的斑块状结构, 镶嵌在地表。其生态功能

显著, 发达的假根系统能够增强表层土壤稳定性, 影响多种土壤功能, 减少水土流失, 同时为其他微生物和植物的定居创造有利条件, 从而提升生物多样性和生态系统的恢复力^[12-14]。

藓结皮的生物量指在某一时刻单位面积内实际存活的有机物质总量, 常被用以监测和评估生态恢复效果^[15-16]。多数情况下, 藓结皮生物量的增加是生态系统向更健康状态转变的标志, 尤其在BSC演替和功能恢复研究中具有不可替代的指示作用^[17]。藓结皮的生物量与其形态生理指标密切相关, 包括藓结皮厚度^[16]、叶绿素(Chl)含量、叶绿素荧光动力学参数中的最大光化学量子产量(F_v/F_m)^[18-19]以及总初级生产力(GPP)等。藓结皮的生物量越高, 其活体组织数量越多, 且其具有垂直方向的生长扩展能力。因此, 生物量越高, 垂直生长的累积量也越大。 F_v/F_m 和Chl含量是反映藓结皮光合

收稿日期: 2025-08-28; 改回日期: 2025-11-26

资助项目: 国家自然科学基金项目(32471723); 中国科学院“西部之光”项目(xbzglzb2022019)

作者简介: 杨隆骑(2001—), 男, 湖北恩施人, 硕士研究生, 主要从事恢复生态学研究。E-mail: y3386628390@163.com

通信作者: 李新荣(E-mail: lxinrong@lzb.ac.cn)

作用能力的关键参数^[20]。生物量与光合作用能力直接有关。光合作用效率的提升往往伴随着生物量的增加。 F_v/F_m 作为光合作用效率的重要指标,与生物量的积累密切相关。较高的 F_v/F_m 值表明光系统II的功能良好,光合作用效率高,有利于生物量的积累。此外, GPP 作为藓结皮的固碳能力指标,高生物量的藓结皮通常具有较高的 GPP 值。BSC的生物量与其生理指标之间存在紧密联系,可以被相互替代以简化检测流程^[16]。

生物量是生态恢复和生态系统健康评估中广泛应用的重要指标。不同的生物量评估方法各有优缺点。藓结皮生物量直接测定方法为测定藓结皮的干重^[21],该方法准确但不便捷;赵允格等^[16]用结皮株数估测生物量,较准确但操作较烦琐;部分研究采用测定Chl含量的方法^[21-24],传统但具有破坏性且可操作性低;使用叶绿素荧光仪进行 F_v/F_m 测定的方法方便且对样本破坏性小,但其精确度易受环境因素影响^[25]; GPP 的测定能够更接近生物量变化的本质,但操作过程相对复杂^[26]。目前的研究大多侧重于单独使用某一种或两种方法来间接评估生物量或健康状况。这些研究提供了零散的信息,但未能揭示不同指标之间的内在联系,且针对

藓结皮这一特殊且重要的BSC演替阶段的专门研究较少。本研究以黄土高原西部为研究区域,选取多个具有代表性的地点,采集藓结皮样品,并对其生物量、 F_v/F_m 、Chl含量、 GPP 以及厚度进行测定。本研究旨在探讨藓结皮生物量与生理指标之间的关系,深入理解生物量与其形态和生理指标的内在联系。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

试验区位于黄土高原甘肃省东部及宁夏回族自治区南部(图1)。该区域海拔呈现明显的阶梯状分布,为1 500~3 000 m。属于温带大陆性季风气候,年平均气温为3.6~14.3 °C,降水稀少且季节性强,年降水量300~500 mm,主要发生在夏季。由于长期的水土流失和风力侵蚀,该地区土质疏松多孔,易于侵蚀。区域内植被类型丰富多样,主要包括森林草原带、草原带、荒漠草原带和荒漠带。主要植被种类有短花针茅(*Stipa breviflora*)、红砂(*Reaumuria songarica*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、柠条(*Caragana intermedia*)、铁杆蒿(*Artemisia sacro-*

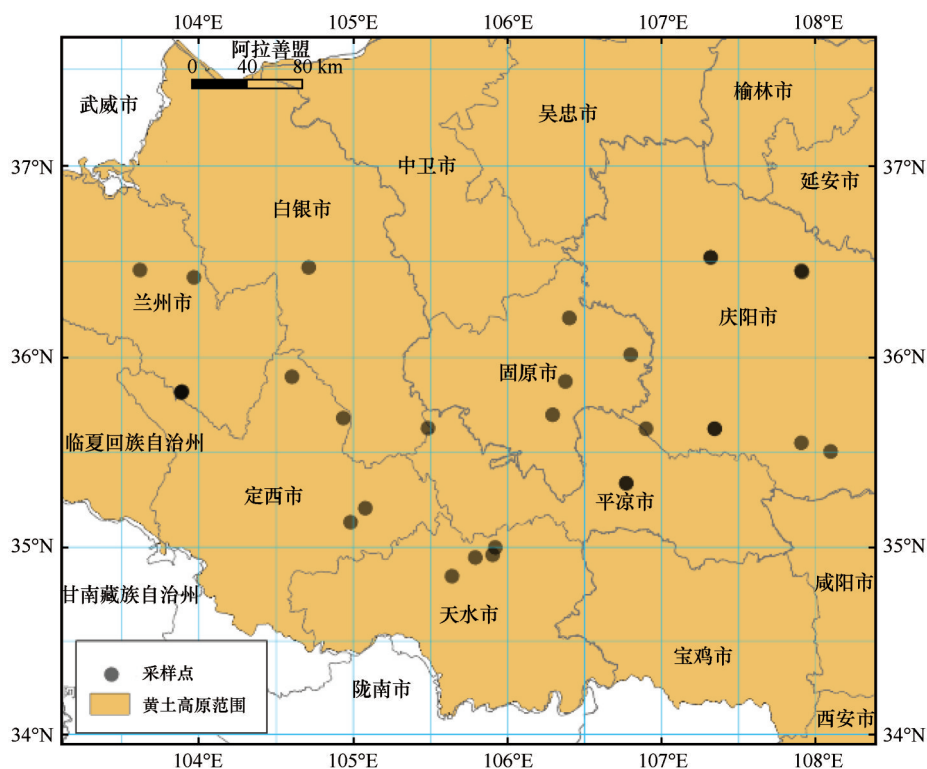


图1 采样点位置

Fig.1 Overview of sampling points

rum)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、悬钩子(*Rubus parvifolius*)等^[27]。

研究区藓结皮种类丰富,这些藓结皮能够有效消减降雨动能和径流的冲刷作用,显著减少土壤侵蚀^[27-29]。在黄土高原陕北水蚀风蚀交错区,藓结皮占据绝对优势,主要分布在干扰少、侵蚀弱、水分条件较好的梁峁坡或梁峁顶上^[23,30-31]。优势种包括土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)、土生扭口藓(*Barbula vinealis*)、短叶对齿藓(*Didymodon tectorum*)、扭口藓(*Barbula unguiculata*)和银叶真藓(*Bryum argenteum*)等^[10,32-34]。

1.2 野外采样

试验于2024年7—8月进行。随机选择了18个样地,选取盖度较高、完整连片分布的藓结皮。这些样地涵盖了黄土高原的各种地形类型。由于扭口藓在该地区分布最为广泛,因此本试验的样品均为扭口藓。在样品采集之前,使用蒸馏水湿润BSC表面,以确保在采集过程中样品的完整性。随后,利用PVC管(高4 cm、内径5 cm)采集完整的藓结皮,并将其置于塑封袋中低温保存。将样品带回实验室,去除BSC上层的杂物,风干待用。同时,记录采样点的藓结皮厚度。本试验共采集样品54份。

1.3 生物量与形态生理指标测定

从野外采集的藓结皮样品中取出等面积适量样本,用蒸馏水清洗两次,以去除附着的泥沙和其他杂质。取一部分清洗后的样品转移至烘箱中,在85℃下杀青30 min,随后在65℃下烘干至恒重。烘干后的样品进行两次称重^[31],确保两次称重结果的误差不超过0.5 mg。通过以下公式计算样品的生物量($\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$):

$$\text{生物量} = m/s \quad (1)$$

式中: m 为样品质量(mg); s 为样品面积(cm^2),样品面积为 $2.5^2 \times \pi \approx 19.63 \text{ cm}^2$

使用游标卡尺测量藓结皮样品的厚度,测定范围为藓类顶部到其假根有效黏结土壤层底部的距离。每个样品重复测量3次,取平均值作为藓结皮厚度的指标数据。

首先将待测样品暗反应20 min,使用叶绿素荧光仪(MINI-PAM-II)以光强约1 500 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的饱和脉冲激发样品,测定180 s,记录 F_v/F_m 值^[35-36]。

取一部分样品清洗后置于室内通风处干燥

10 h,使其表面附着的水分蒸发。将干燥后的样品剪碎并称取0.5 g。同时,取等面积的直径为1 cm的圆形区域的样品,经过相同的步骤后,将称取的样品与等面积样品分别用无水乙醇在冰浴条件下研磨,避光处浸提2 h,放入离心机以4 000 $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 转速离心10 min,提取上清液,用紫外分光光度计(T2602)分别测定663 nm、645 nm处的吸光度,计算藓结皮单位质量Chl含量和单位面积Chl含量^[37-38]:

$$C_a = 12.7A_{663} - 2.69A_{645} \quad (2)$$

$$C_b = 22.9A_{645} - 4.68A_{663} \quad (3)$$

$$\text{Chl} = ((C_a + C_b) \cdot V) / m \quad (4)$$

$$\text{Chl} = ((C_a + C_b) \cdot V) / s \quad (5)$$

式中: C_a 、 C_b 分别为叶绿素a、b的浓度; A_{663} 、 A_{645} 表示波长于663 nm与645 nm处的吸光度; V 为提取液体积(mL); m 为样品鲜重(g); s 为样品面积(cm^2),样品面积为 $0.5^2 \times \pi \approx 0.785 (\text{cm}^2)$ 。

采用静态箱式法结合Li-6400便携式光合仪测定藓结皮样品的与大气间净 CO_2 交换量(NEE)和呼吸速率(R)^[26]。测定时,将明箱与暗箱(20 $\text{cm} \times 20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$)扣在样品上,连接Li-6400便携式光合仪,分别测量藓结皮样品的NEE和 R 。在箱体罩上样品后,待 CO_2 浓度变化平稳后开始测量,每隔5 s记录1次数据,共记录10次,计算GPP:

$$Fc = \frac{dc'}{dt} \times V \times P \times \frac{(1000 - W)}{R \times S \times (T + 273)} \quad (6)$$

式中: Fc 为 CO_2 交换速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); $\frac{dc'}{dt}$ 为经过水汽校正后的 CO_2 浓度变化速率,即斜率; V 为采样箱体积(m^3); P 为测量期间箱体内的平均大气压(kPa); W 为测量期间箱体内的水汽分压; R 为气体常数($8.314 \text{ J}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{K}^{-1}$); S 为箱体底面积(m^2); T 为观测期间箱体温度($^{\circ}\text{C}$)。

$$\text{GPP} = -\text{NEE} + R \quad (7)$$

计算结果中负值表示植被系统从大气中吸收 CO_2 ,正值表示植被系统向大气中释放 CO_2 。

1.4 数据分析

利用Origin软件对藓结皮的生物量与其他生物指标进行回归分析,建立生物量和其他生物指标之间的回归方程。借助Amos软件构建生物量和其他生物指标之间的结构方程模型,以深入探究变量之间的潜在因果关系。

2 结果与分析

2.1 生物量与形态生理指标

藓结皮厚度为3~18 mm, F_v/F_m 值为0.3~0.7, 单位质量 Chl 含量为 50~290 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 单位面积 Chl 含量的分布范围为 3~16 $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$, GPP 值为 0.6~1.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。此外, 80% 的数据集中在 40~100 $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ 生物量(图2)。

2.2 生物量与形态生理指标的关系

藓结皮厚度、Chl 含量、 F_v/F_m 以及 GPP 均与生物量显著相关(图3, $P<0.05$)。对 Chl 含量、 F_v/F_m 、 GPP

和厚度与生物量建立拟合曲线。 F_v/F_m 与生物量的拟合曲线为二次函数(表1), R^2 值较低。 F_v/F_m 随生物量的增加而上升, 但上升速率随生物量的增加而减缓。藓结皮厚度与生物量的拟合曲线为线性函数, R^2 值较高, 表明藓结皮的厚度与其生物量有直接关系。厚度随生物量的增加而线性上升。单位面积 Chl 含量与生物量的拟合曲线为二次函数, Chl 含量随生物量的增加而上升, 但增加速度随生物量增加而减缓。单位质量 Chl 含量与生物量的拟合曲线为幂函数, Chl 含量随生物量的增加而降低, 但降低速度随生物量增加而减缓。 GPP 与生物量的拟合曲线为二次函数, GPP 随生物量的增加而上升, 但上升速率随生物量的增加而减缓。

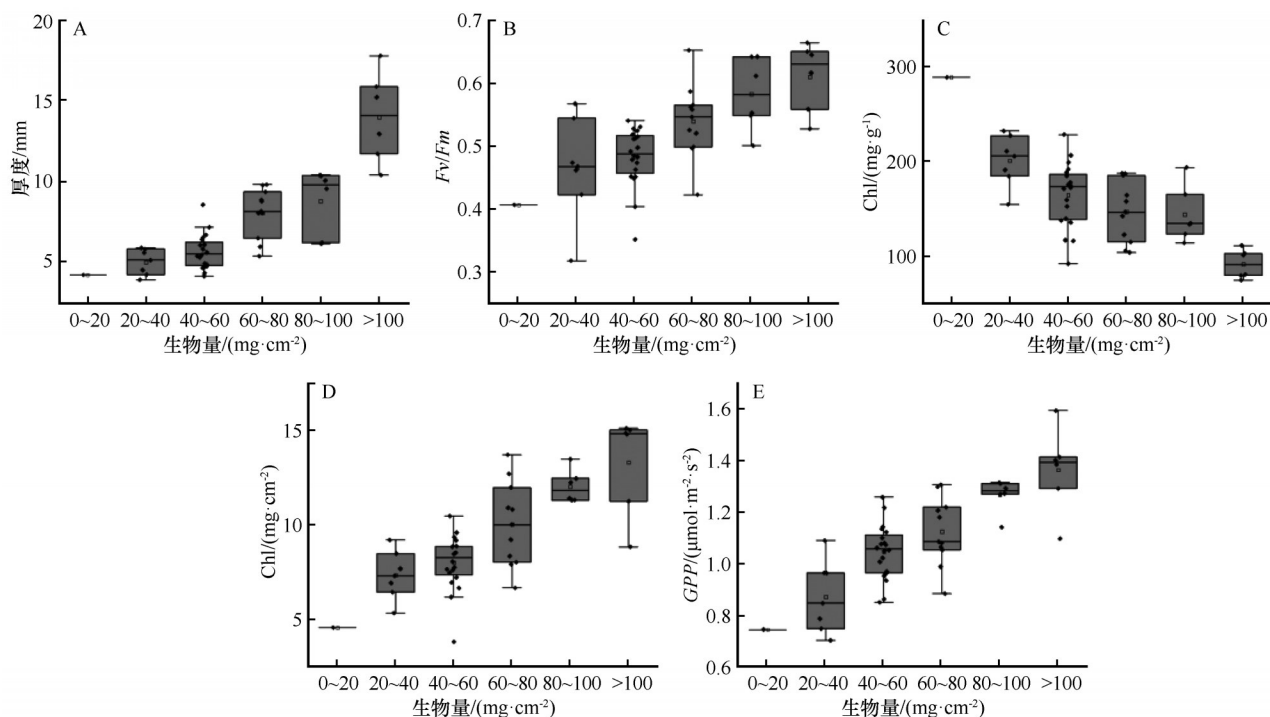


图2 生物量与形态生理指标

Fig.2 Biomass and basic conditions of various indicators

2.3 生物量与形态生理指标的结构方程模型分析

本研究构建的结构方程模型(图4)旨在解析藓结皮生物量与 Chl 含量、厚度、 F_v/F_m 以及 GPP 之间的关系。模型卡方与自由度的比值 $\chi^2/\text{df}=7.01$, 近似误差均方根 $RMSEA=0.123$, 比较拟合指数 $CFI=0.985$ 。尽管 $RMSEA$ 略高于推荐阈值 (<0.08), $CFI>0.95$ 表明模型相对于基准模型具有良好的适配性^[39-40]。

在模型中, 藓结皮的 GPP 对生物量有直接的正向影响, 路径系数为 0.44, 且影响达到显著水平。藓

结皮生物量对其厚度有直接影响, 路径系数为 0.90, 且影响程度达到显著水平。此外, Chl 含量对 F_v/F_m 与 GPP 均有直接影响, 路径系数分别为 0.65 和 0.72, 且影响程度均达到显著水平。Chl 含量和 F_v/F_m 与生物量虽有一定的相关性, 但未达显著水平。

3 讨论

3.1 生物量驱动下形态指标的直接响应

藓结皮的生物量作为其有机物质累积的核心

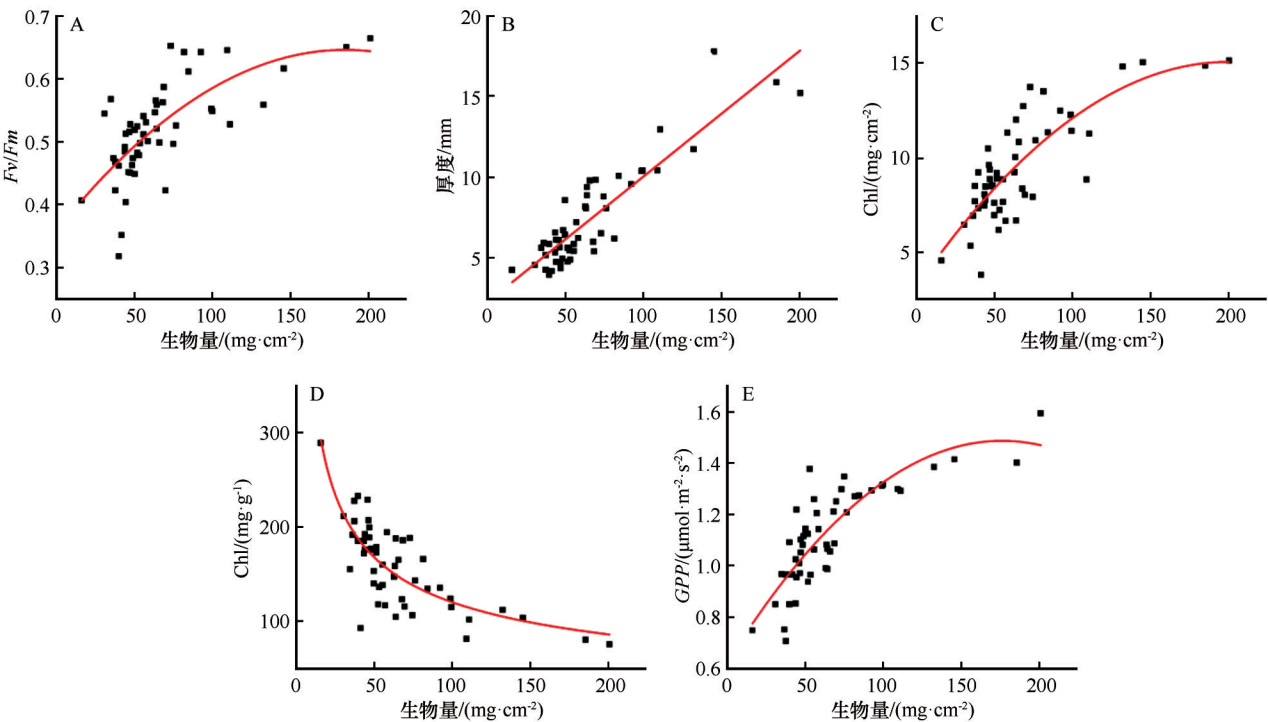
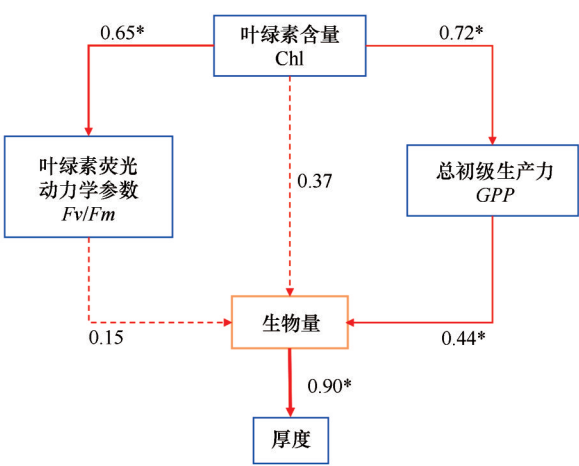


图3 生物量与各指标相关性拟合情况
Fig.3 Fit between biomass and various indicators

表 1 不同藓结皮生物量与各指标的回归分析		
Table 1 Regression analysis of biological indicators and biomass of different moss crusts		
指标	回归方程	R^2
F_v/F_m	$y=0.360+0.003x-8.396x^2$	0.490
厚度/mm	$y=2.246+0.078x$	0.805
$Chl/(mg\cdot cm^{-2})$	$y=3.224+0.118x-2.937x^2$	0.645
$Chl/(mg\cdot g^{-1})$	$y=1112.23x^{-0.483}$	0.607
$GPP/(\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1})$	$y=0.626+0.010x-0.001x^2$	0.692

表征,与多个关键形态生理指标存在显著相关性。具体而言,藓结皮厚度与生物量呈强线性正相关($R^2=0.805$)。这一结果直观地反映了生物量积累在空间维度的直接体现:随着藓结皮地上部分和地下假根系统生物量的增加,其垂直方向上的结构必然延伸增厚。在黄土丘陵区,胡忠旭等^[41]的研究揭示了BSC从藻类阶段向藓类阶段演替过程中,其厚度呈现出规律性的递增趋势。同时,厚度的增长伴随着盖度、生物量以及微生物数量的显著提升。这进一步印证了厚度是表征BSC发育阶段的关键形态指标。许欢欢^[42]发现,藓结皮厚度随发育时间呈指数增长($R^2\geq 0.805$),且与生物量积累同步。本研究中藓结皮厚度与生物量的线性关系进一步支持了



注:“*”表示极显著影响,实线箭头表示显著的正效应($P<0.05$)路径,虚线箭头表示 $P>0.05$ 的路径,与箭头相关的值表示路径系数的大小,箭头的宽度表示关系的强度。

图 4 形态生理指标与生物量的结构方程模型
Fig.4 Structural equation model of biological indicators and biomass

厚度作为生物量累积的空间替代参数的普适性。在黄土高原西部的环境背景下,厚度是反映藓结皮生物量最直接、最可靠的形态学指标。测量藓结皮厚度的方法具有简便、非破坏性的特点,在野外大规模监测和恢复效果快速评估中具有显著优势,可作为生物量的有效代用参数。

3.2 生理指标的非线性拟合

Chl含量与生物量的非线性关系揭示了藓类植物在不同生长阶段的资源分配策略。单位质量Chl含量与生物量幂函数负相关($R^2=0.607$)。这与Baker^[43]的观点一致,即随着生物量增加,藓类植物的结构性组织(如假根和茎叶)比例上升,导致单位质量Chl浓度降低。单位面积Chl含量与生物量之间呈现二次函数关系($R^2=0.645$),表明在中等生物量区间,藓结皮可以通过提高表面积的Chl来提升光合作用效率。然而,当生物量超过某一阈值后,藓结皮不同植株相互遮挡,降低了阳光的吸收效率,从而导致Chl的增长速度减缓。这反映了藓类植物在不同生长阶段对光能利用的优化机制,同时也揭示了生物量增加对光合作用效率的潜在限制作用。

Rajeev等^[44]发现,蓝藻结皮在脱水阶段通过降低Chl活性减少光损伤。本研究中, F_v/F_m 与生物量的二次函数关系($R^2=0.490$)反映了类似的光保护策略,在生物量较低或中等水平时, F_v/F_m 随生物量增加而升高,表明藓结皮处于较为活跃的生长状态,PSII功能良好,光合潜力得以提升,有利于生物量的进一步积累。然而,在较高生物量水平下, F_v/F_m 增速出现下降趋势,这很可能与黄土高原西部高强度光照环境有关。强光胁迫在高密度藓结皮中更易诱发光抑制现象,过量的光能可能超过PSII的利用能力,导致启动保护性机制,从而表现为 F_v/F_m 值的降低。这与在强光环境下普遍观察到的PSII功能下调以保护光合机构免受损伤的机制相符。 F_v/F_m 的峰值通常出现在植物的最适生长阶段,陈建明等^[18]指出, F_v/F_m 峰值在藓类未受胁迫时为0.75~0.85。然而,本研究观测到的 F_v/F_m 峰值为0.66,低于上述范围。这可能与黄土高原的高强度光照环境有关,加剧了光抑制效应。

GPP作为衡量藓结皮固碳能力的核心指标,其与生物量的二次函数关系($R^2=0.692$)进一步印证了Chl的生理响应。GPP随生物量增加而上升,反映了更大生物量通常意味着更强的光合固碳潜力。然而,GPP增长速率的减缓则可能是由于单位面积Chl含量减少和潜在的光抑制共同作用的结果。在高生物量条件下,单位生物量的固碳效率可能并非持续线性增长。

3.3 结构方程模型驱动的生态学启示

GPP对生物量的直接正向效应($\beta=0.44$,

$P<0.05$)证实了光合碳固定是生物量积累的原始驱动力。藓结皮生物量增长高度依赖于光合碳同化效率。即使在排除叶绿素含量等间接效应后,GPP仍对生物量积累具有显著直接作用。此外,生物量对藓结皮厚度的强正向路径($\beta=0.90$, $P<0.05$)从系统层面量化了生物量增加对BSC垂直发育的贡献^[45]。然而,Chl含量与 F_v/F_m 对生物量的直接路径未达到显著水平($P>0.05$),表明叶绿素含量与光化学效率需通过GPP实现向生物量的转化,而非直接控制生长分配^[17],干旱胁迫下藓结皮可能优先进行抗逆代谢,而不是生物量积累。

3.4 厚度测量作为生物量代用参数的普适性与局限性

本研究提出的厚度与生物量线性关系,在干旱与半干旱环境下得到多地区研究的验证。王彦峰等^[46]在黄土高原北部半干旱草原地带的研究表明,藓结皮厚度与生物量、叶绿素含量同步增长,且在微生境可显著促进厚度发育。这与本研究中厚度对生物量的强解释力一致,说明在水分条件优化的微生境中,厚度作为生物量代用指标的稳定性较高。田婧等^[30]在毛乌素沙地南部的研究表明土壤抗侵蚀综合指数可有效反映BSC发育对土壤抗侵蚀性能的影响,且可表征为BSC盖度、厚度和生物量的幂函数,进一步证实厚度与生物量、盖度共同构成抗侵蚀综合指数的核心参数。

然而,厚度对生物量的代表性受微生境因子的显著调控。王彦峰等^[46]与张鑫钰等^[24]的研究表明,厚度与生物量受坡向效应影响,北坡藓结皮厚度和生物量较南坡有提高,且陡坡条件下,厚度可能因侵蚀干扰无法稳定累积,此时生物量更依赖假根密度而非垂直结构。因此将厚度作为代用参数时需引入地形等微生境因素。同时本研究仅聚焦扭口藓,而不同藓类(如真藓、对齿藓)的形态结构差异可能导致厚度与生物量关系斜率变化。厚度与生物量的关联可能也受水分季节性波动影响。

4 结论

藓结皮厚度与生物量呈现显著的线性正相关,表明厚度是生物量空间累积的直接形态表征,这一关系具有野外快速监测生物量的应用潜力。藓结皮的Chl含量和 F_v/F_m 与生物量的非线性关系和环境有较强的关系,Chl含量和 F_v/F_m 则更适用于解

析光合作用动态与生理适应性,在评估短期环境胁迫响应时具有优势。 Chl 含量与 F_v/F_m 对生物量无显著直接路径,二者需通过 GPP 实现间接调控,暗示干旱区藓类可能优先分配资源至抗逆代谢,而非生物量累积。

参考文献:

- [1] 李新荣,谭会娟,回嵘,等.中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究[J].科学通报,2018,63(23):2320-2334.
- [2] 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[J].土壤学报,2021,58(5):1123-1131.
- [3] 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.
- [4] 陈彦芹,赵允格,冉茂勇.黄土丘陵区藓结皮人工培养方法试验研究[J].西北植物学报,2009,29(3):586-592.
- [5] 赵燕翹,连煜超,许文文,等.中国人工蓝藻结皮研究进展[J].中国沙漠,2023,43(5):214-222.
- [6] Maier S, Tamm A, Wu D, et al. Photoautotrophic organisms control microbial abundance, diversity, and physiology in different types of biological soil crusts[J]. *The ISME Journal*, 2018, 12(4):1032-1046.
- [7] 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.
- [8] Liu Y, Li X, Xing Z, et al. Responses of soil microbial biomass and community composition to biological soil crusts in the revegetated areas of the Tengger Desert[J]. *Applied Soil Ecology*, 2013, 65: 52-59.
- [9] Finger-Higgins R, Duniway M, Fick S, et al. Decline in biological soil crust N-fixing lichens linked to increasing summertime temperatures[J]. *The Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2022, 119(16): e2120975119.
- [10] 杨雪伟,赵允格,许明祥.黄土丘陵区藓结皮优势种形态结构差异[J].生态学杂志,2016,35(2):370-377.
- [11] 李渊博,李胜龙,肖波,等.黄土高原藓结皮覆盖土壤导水性能和水流特征[J].干旱区研究,2020,37(2):390-399.
- [12] 周晓兵,张丙昌,张元明.生物土壤结皮固沙理论与实践[J].中国沙漠,2021,41(1):164-173.
- [13] 雷菲亚,李小双,陶冶,等.西北干旱区藓类结皮覆盖下土壤多功能性特征及影响因子[J].干旱区研究,2024,41(5):812-820.
- [14] 井海梦,赵允格,刘姝延,等.黄土高原风蚀水蚀交错区农田生物结皮对土壤渗透性的影响[J].农业环境科学学报,2023,42(7):1532-1539.
- [15] 徐杰,白学良,杨持,等.固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙作用研究[J].植物生态学报,2003,27(4):545-551.
- [16] 赵允格,徐冯楠,许明祥.黄土丘陵区藓结皮生物量测定方法及其随发育年限的变化[J].西北植物学报,2008,28(6):1228-1232.
- [17] Rodriguez-Caballero E, Stanelle T, Egerer S, et al. Global cycling and climate effects of aeolian dust controlled by biological soil crusts[J]. *Nature Geoscience*, 2022, 15(6):458-463.
- [18] 陈建明,俞晓平,程家安.叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J].浙江农业学报,2006,18(1):51-55.
- [19] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999,16(4):444-448.
- [20] 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[J].生态学报,2022,42(14):5859-5868.
- [21] 徐悦.苔藓生物结皮生物量及全氮的高光谱估算研究[D].乌鲁木齐:新疆大学,2018.
- [22] 徐杰,默原,朱清芳.科尔沁沙地生物结皮藻类的组成及生物量的变化规律[J].贵州师范大学学报(自然科学版),2010,28(4):113-117.
- [23] 杨永胜,冯伟,袁方,等.快速培育黄土高原苔藓结皮的关键影响因子[J].水土保持学报,2015,29(4):289-294,299.
- [24] 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[J].生态学报,2024,44(19):8459-8468.
- [25] 回嵘,李新荣,贾荣亮,等.增强UV-B辐射对真藓结皮生理特性的影响[J].生态学杂志,2012,31(1):38-43.
- [26] 高艳红,李新荣,刘立超,等.腾格里荒漠红砂-珍珠群落 CO_2 收支变化及其不同观测方法间的比较[J].生态学报,2015,35(7):2085-2093.
- [27] 李金峰,孟杰,叶菁,等.陕北水蚀风蚀交错区生物结皮的形成过程与发育特征[J].自然资源学报,2014,29(1):67-79.
- [28] 李莉,孟杰,杨建振,等.不同植被下生物结皮的水分入渗与水土保持效应[J].水土保持学报,2010,24(5):105-109.
- [29] 谢申琦,高丽倩,赵允格,等.模拟降雨条件下生物结皮坡面产流产沙对雨强的响应[J].应用生态学报,2019,30(2):391-397.
- [30] 田婧,王兵,马金龙,等.生物结皮生长发育对黄绵土抗侵蚀性能的影响[J].水土保持学报,2024,38(3):73-81.
- [31] 卜崇峰,张朋,叶菁,等.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子[J].自然资源学报,2014,29(3):490-499.
- [32] 孟杰.黄土高原水蚀交错区生物结皮的时空发育特征研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2011.
- [33] 王向川,郭萍,卢元,等.黄土高原藓类植物分布新记录[J].西北大学学报(自然科学版),2010,40(3):477-480,565.
- [34] 赵允格,吉静怡,张万涛,等.黄土高原生物土壤结皮分布时空分异特征[J].应用生态学报,2024,35(3):739-748.
- [35] 孙华方,李希来,李成一,等.黄河源区建植19年人工草地生物结皮 CO_2 通量与叶绿素荧光参数的变化[J].草地学报,2021,29(5):894-903.
- [36] 王琬钧,于颖,杨曦光.基于叶绿素荧光的叶绿素含量估算[J].南京林业大学学报(自然科学版),2024,48(6):157-165.
- [37] 兰书斌,刘永定,胡春香.不同有机溶剂萃取生物结皮中叶绿素a效率的比较研究[J].中国沙漠,2009,29(3):524-528.
- [38] Castle S C, Morrison C D, Barger N N. Extraction of chlorophyll a from biological soil crusts: a comparison of solvents for spectrophotometric determination[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(4):853-856.

- [39] Grace J B, Schoolmaster D R, Guntenspergen G R, et al. Guidelines for a graph-theoretic implementation of structural equation modeling[J]. *Ecosphere*, 2012, 3(8): 1–44.
- [40] Hu L, Bentler P M. Cutoff criteria for fit indexes in covariance structure analysis: conventional criteria versus new alternatives[J]. *Structural Equation Modeling*, 1999, 6(1): 1–55.
- [41] 胡忠旭, 赵允格, 王一贺. 黄土丘陵区不同类型生物结皮下土壤微生物的分布特征[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2017, 45(6): 105–114.
- [42] 许欢欢. 生物结皮发育对坡面水蚀过程的影响[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2022.
- [43] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59(1): 89–113.
- [44] Rajeev L, Rocha U N, Klitgord N, et al. Dynamic cyanobacterial response to hydration and dehydration in a desert biological soil crust[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(11): 2178–2191.
- [45] Eldridge D J, Greene R. Microbiotic soil crusts: a review of their roles in soil and ecological processes in the rangelands of Australia[J]. *Australian Journal of Soil Research*, 1994, 32(3): 389–415.
- [46] 王彦峰, 肖波, 汪万福, 等. 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[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1729–1737.

Correlation between biomass and morphological/physiological indicators of moss crusts in the western Loess Plateau

Yang Longqi^{1,2}, Hui Rong¹, Li Shuanglang^{1,2}, Li Xinrong³

(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; 3. State Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Control, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Biological soil crusts (BSC), especially moss crusts as an advanced successional stage, play a critical role in soil stabilization and ecological function restoration in arid and semi-arid ecosystems. To clarify the relationship between moss crust biomass and physiological indicators and explore reasonable methods for biomass measurement, this study systematically quantified the correlations between moss crust biomass and key morphological/physiological indicators (thickness, chlorophyll content, chlorophyll fluorescence kinetics parameters, and gross primary productivity) in the western Loess Plateau through field sampling, laboratory analysis, and structural equation modeling (SEM). The results showed that BSC thickness was significantly linearly correlated with biomass ($R^2=0.805$, $\beta=0.90$), serving as a reliable morphological proxy for rapid biomass assessment. In contrast, physiological indicators exhibited nonlinear dynamics: chlorophyll content per unit area and maximum photochemical quantum yield showed quadratic relationships with biomass ($R^2=0.645$ and 0.490 , respectively), while chlorophyll concentration per unit mass decreased in a power function pattern with increasing biomass ($R^2=0.607$). SEM further revealed that gross primary productivity (GPP) directly drives biomass accumulation ($\beta=0.44$), whereas chlorophyll content indirectly affects biomass through GPP mediation. This study identifies thickness as the optimal indicator for field biomass assessment and emphasizes the need to integrate environmental stress factors to optimize predictive models, providing a methodological basis for BSC monitoring and ecological restoration practices.

Key words: biological soil crust (BSC); moss crust; biomass; Loess Plateau