

准噶尔荒漠 生物结皮研究

张元明 王雪芹 著



科学出版社

www.sciencep.com

准噶尔荒漠生物结皮研究

张元明 王雪芹 著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书以中国典型温带荒漠——准噶尔荒漠为研究区,综合微生物学、孢子植物学、地貌学等不同学科领域,将生物结皮作为有机的整体加以深入研究。全面掌握了准噶尔荒漠生物结皮物种组成特征以及沙丘尺度分布规律,利用遥感技术绘制了生物结皮宏观分布格局图;探明了荒漠地表生物结皮的胶结方式、形成机制及其演替规律;分析了生物结皮对种子植物多样性的影响,提示了生物结皮在荒漠生态系统稳定性中发挥的重要生态功能及其环境意义;开展了生物结皮人工培养,确定了主要物种的最适培养条件,为沙漠化防治提供了新的技术途径。

本书可供生态学、地学以及相关专业大专院校师生,科研单位和资源、环境管理部门的工作人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

准噶尔荒漠生物结皮研究/张元明,王雪芹著. —北京:科学出版社, 2008

ISBN 978-7-03-021331-0

I. 准… II. ①张… ②王… III. 准噶尔盆地-荒漠-生态系统-研究 IV. P942.457.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2008) 第 031877 号

责任编辑:韩学哲 王日臣/责任校对:李奕萱

责任印制:钱玉芬/封面设计:智点工作室

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新蕾印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008 年 5 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2008 年 5 月第一次印刷 印张:10 1/2

印数:1—1 200 字数:230 000

定价:68.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

序

保护大气层、保护生物多样性和防止土地荒漠化是 21 世纪首先要解决的人类生存环境问题。我国是世界上荒漠化最严重的国家之一，荒漠化土地面积占国土总面积的 27.5%，其中尤以沙漠化危害最为严重。荒漠化不仅造成生态系统失衡，而且使可耕地面积不断缩小，给我国工农业生产和人民生活带来严重影响。我国西北干旱区沙漠和沙漠化土地，已成为中国乃至亚太地区沙尘暴主要源地之一，给国家社会经济造成了巨大的损失。因此，沙漠化治理是国家在生态建设和环境保护方面的迫切需求。

长期以来，植树造林和种草是沙漠化治理的主要途径，在实践中也获得了很大成效。然而，并非任何地区都可以通过这一途径进行治理。水分承载力是不同生态条件下植被类型存在的关键，特别是在我国西北广袤的荒漠地带，水资源奇缺，不足 200mm 的年降水量无力支撑由维管束植物组成的优势植被，但却足以支撑结皮中占优势地位的微型生物。

微型生物是由一些微小的地衣、藻类和苔藓植物所组成。这些微型生物体在沙土表面形成一层厚厚的、地毯式壳状物，即所谓微型生物结皮（microbiotic crust）。如果从水分承载力及固沙角度来看，占优势地位的微型生物结皮正是荒漠地区天然植被中特有的生态景观。因此，顺应自然规律，在干旱区通过人工培植微型生物结皮以治理沙漠的设想，是值得研究的重要课题。为此，需要开展微型生物结皮的主要类型和群落组成结构、微型生物结皮中各种生物的共生理理及协同作用机制、各主要类型结皮的固沙机理及生态功能，以及适应于不同地区的结皮种类筛选的详细研究。

《准噶尔荒漠生物结皮研究》一书以温带荒漠的典型代表——准噶尔荒漠为研究区，在探明生物结皮空间分布格局的基础上，揭示了微型生物结皮的形成机理和微结构特征，对其生态功能和环境意义进行了跨学科的综合研究，几种抗旱微生物、藻类及早生苔藓植物的人工培养和扩繁实验，也将为生物结皮应用于防沙治沙实践提供理论指导和技术支持。

值得欣慰的是，该项目的研究者除了老一代的科学家外，主要是一批年富力强的中青年骨干和研究生。他们思想敏锐，敢于创新，必将把微型生物结皮的相关研究向前推进。相信这本书的出版，会使相关读者获取有益的知识，有助于自己的工作和学习。



中国科学院院士 魏江春
中国科学院微生物研究所

2007 年 9 月 19 日

序 二

我国是世界上受荒漠化影响最为严重的国家之一。荒漠化土地面积达 264.42 万 km^2 ，占国土面积的 27.5%。荒漠化不仅造成生态环境恶化，可利用土地资源锐减、土地质量下降，导致贫困，而且对交通运输、水利设施和工矿企业建设等造成严重危害，每年直接经济损失达 540 亿元。荒漠化中尤以沙漠化危害最甚。自 20 世纪 50 年代以来，我国沙漠继续扩大蔓延，平均每年有 310 km^2 土地沦为沙漠（沙地），目前沙漠面积已达 80.89 万 km^2 。其中平均每年有 610 km^2 左右的沙漠出现活化，不仅造成生态系统失衡，使可耕地面积不断缩小，而且为我国工农业生产和人民生活带来严重影响。同时，我国西北干旱和半干旱地区大面积沙漠和沙漠化，已成为中国乃至亚太地区沙尘暴主要灾源区之一，给国家社会经济造成了巨大的损失，其灾难性的环境问题引起了党和国家的密切关注。因此，荒漠化治理是国家改善生态环境的迫切需求。

在荒漠化治理方面，我国采取了一系列综合措施，包括工程与生物措施的结合，在改善生态环境和促进区域的社会、资源、环境协调发展等方面，取得了可喜的成果和经验。但是我们也不能不看到过去传统方法的某些局限性。例如，化学固沙由于固定剂老化、二次污染及土地无法再利用而没有被推广；机械固沙也因存在工程量繁重和寿命短等问题，无法与现在的荒漠化速度相抗衡；而且，在年降雨量 200mm 以下的干旱半干旱荒漠地区，通过植树造林等传统方式进行沙漠化治理，会对当地脆弱的生态环境造成严重的水资源压力，不利于社会、生态、经济的可持续发展。因此，探索一条新的荒漠化治理途径已成为受荒漠化威胁的世界各国共同关注的热点问题。

目前，从生物结皮方面探讨荒漠化治理新途径已经成为国内外相关领域非常有前景的研究热点。在荒漠地区的沙地和流动沙地上，微生物、藻类植物以及地衣、苔藓植物能参与土壤结皮的过程，显示出其在干旱和半干旱荒漠地区重要的生态价值，尤其在沙漠化问题日益严峻的今天，这种生态价值便显得更加重要。它的存在能够有效地减小风和水对荒漠地表的侵蚀，对降低防沙固沙的投入成本和改善生态环境起着积极的作用。同时，生物结皮能够固定大气中的氮素，对土壤理化性质的改变和增加土壤有机质含量起着重要作用，可以为维管植物的定居创造有利条件，最终起到固定沙丘的作用。因此，在我国自然条件恶劣和荒漠化严重的干旱荒漠地区，开展有关生物结皮的研究，更显其独特的生物多样性特点和在荒漠生态系统中发挥的重要生态作用。近年来，荒漠地表结皮层形成的机制及其生态功能逐渐引起人们的重视，尤其在生态环境日益恶化的我国西部干旱地区，探讨荒漠地表生物结皮的形成机制更具有重要的理论和实践意义。

准噶尔盆地荒漠是我国乃至世界温带荒漠的典型代表，这项研究选择该荒漠为研究区，综合不同学科领域，如微生物学、孢子植物学、地貌学等，将生物结皮作为有机的整体加以深入研究，同时考虑无机环境以及其他生物因素的作用，探明生物结皮形成的机理，筛选出适宜当地立地条件的结皮物种及其搭配模式，并形成生物结皮人工培养、

野外植入的技术体系，为生物结皮技术应用于实践提供理论依据。

《准噶尔荒漠生物结皮研究》一书是我国在生物结皮研究领域的第一部专著，尽管其中尚存在一些值得商榷的地方，但该书作者及其研究团队是一批扎根祖国边疆的年轻科研工作者，他们不畏困难、甘于寂寞，在艰苦的工作条件下，做出了令人欣慰的工作成绩，十分值得鼓励，我也希望这些年轻人能在今后的工作中取得更大的成绩。



中国科学院院士 李文华
中国科学院地理科学与资源研究所
2007 年 12 月

前 言

荒漠生物结皮是由细菌、真菌、土壤藻类、地衣和苔藓等孢子植物类群与土壤形成的有机复合体,形成这种生物结皮的土壤,其表面的物理、化学和生物学特性均明显不同于松散沙土,具有较强的抗风蚀能力和重要的生态及环境效应,是干旱荒漠地区植被演替的重要基础。

尽管生物结皮在荒漠生态系统中发挥着重要作用,但它长期以来却很少被作为主要生物因素而得到关注和研究。直到 20 世纪 80 年代以后,伴随着荒漠化威胁的日益加重,生物结皮在荒漠生态系统中的重要作用愈发突出,并逐渐引起人们的重视,生物结皮资源的保护被列入荒漠生态系统管理的最优先等级。在众多研究工作当中,以美国的 Belnap、澳大利亚的 Eldridge 等教授的研究工作最为突出,他们出版的几部专著,具有广泛的国际影响。我国关于生物结皮的研究起步较晚,但在结皮胶结机理、微结构和生态功能等方面,亦取得了一定的研究成果。

中国荒漠大致分布于狼山—贺兰山—布尔汗布达山连线以西和以北,总面积约 192 万 km²,包括准噶尔、塔里木、哈密、柴达木等盆地,还有塔克拉玛干沙漠、古尔班通古特沙漠、巴丹吉林沙漠、腾格里沙漠、库姆塔格沙漠、乌兰布和沙漠等大面积的沙质荒漠和阿拉善高平原。

准噶尔盆地荒漠位于中亚荒漠与蒙古戈壁荒漠之间,兼有两者的生物区系组成和群落特征,是我国乃至世界温带荒漠的典型代表和生物多样性最为丰富的关键区域。盆地腹地的古尔班通古特沙漠,是我国最大的固定和半固定沙漠,其地表广泛发育的生物结皮与种子植物一道构成固定沙面的重要生物因子。本项研究综合微生物学、孢子植物学、生态学、土壤学和地貌学等不同学科,揭示准噶尔荒漠地表生物结皮形成机制及其演替规律,探讨其生态功能和环境意义。研究成果也将丰富和完善防沙治沙的理论体系和技术途径。

本项研究由中国科学院绿洲生态与荒漠环境重点实验室组织实施,依托中国科学院阜康荒漠生态系统观测实验站,由国家自然科学基金重点项目(90202019)、国家自然科学基金面上项目(40571085、40771114)和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-343)资助完成。中国科学院新疆生态与地理研究所潘惠霞研究员、北京师范大学陈晋教授、上海师范大学曹同教授、河北师范大学赵建成教授、新疆大学阿不都拉·阿巴斯教授等,参与了合作研究。

本项研究还得到了中国科学院新疆生态与地理研究所张立运先生的热情帮助和指导,吴楠博士参与了研究工作和文字统筹工作,张丙昌博士、陈荣毅博士、张静博士、王红玲博士、聂华丽硕士和张雪梅硕士等为本书的撰写提供了资料。中国科学院微生物研究所的魏江春院士、中国科学院地理科学与资源研究所李文华院士和中国科学院旱区寒区环境与工程研究所的李新荣研究员,在研究过程和本书出版过程中给予了指导和鼓

励；中国科学院新疆生态与地理研究所的崔旺诚研究员、科研处刘文江处长，自始至终都给予了关心和支持。还有许多单位和同仁也给予了莫大的支持和帮助，在此一并表示衷心感谢！

由于作者水平有限，在研究和写作中难免会出现错误或不足，敬请批评指正。

张元明 王雪芹

中国科学院新疆生态与地理研究所

2007年9月

目 录

序一	
序二	
前言	
第一章 概论	1
第一节 生物结皮的概念	1
第二节 生物结皮的种类组成	2
第三节 生物结皮分布及其影响因素	5
第四节 生物结皮的生态功能	11
第二章 自然环境	19
第一节 地质地貌特征	19
第二节 气候与水土条件	22
第三节 植被特征	27
第三章 生物结皮的种类组成	31
第一节 生物结皮中的微生物	31
第二节 生物结皮中的藻类植物	32
第三节 生物结皮中的地衣植物	35
第四节 生物结皮中的藓类植物	36
第四章 生物结皮的空间分布	48
第一节 生物结皮的区域分布	48
第二节 生物结皮沙丘尺度分布	56
第三节 沙丘尺度的环境特征	63
第五章 生物结皮的微结构与演替	74
第一节 微生物分泌物的黏结作用	74
第二节 藻结皮的胶结方式	76
第三节 地衣结皮微结构	79
第四节 苔藓结皮微结构	81
第五节 生物结皮的演替序列	83
第六章 生物结皮的生态功能	85
第一节 生物结皮对土壤有机质的影响	85
第二节 生物结皮的固氮活性与固氮量	88
第三节 生物结皮对种子植物的影响	95
第七章 生物结皮的环境意义	107
第一节 生物结皮对地表的稳定作用	107

第二节 生物结皮对矿物风化的影响..... 116

第三节 生物结皮对土壤水分的影响..... 123

第八章 生物结皮的人工培养..... 128

第一节 低营养细菌的人工培养..... 128

第二节 荒漠藻类的人工培养..... 135

第三节 耐旱苔藓植物的人工培养..... 137

主要参考文献..... 145

第一章 概 论

世界干旱半干旱区,往往与气候恶劣、土壤贫瘠和植被稀疏等相联系。生活在其中的植物类群种类组成相对匮乏,但在抵御风沙和径流的侵蚀、稳定脆弱的生态环境方面起着积极的作用。一些微生物、藻类、苔藓和地衣植物,往往成为这类地区的拓殖生物。它们与土壤相互作用,形成各种兼具生物和土壤特性、与下层土壤性质迥异的生物结皮。生物结皮经常出现在恶劣的环境条件下,如周期性缺水、具有极端温度和光照、缺少维管植物竞争的沙漠、热带稀树草原、温带干草原、冻原和岩面等,其分布面积几乎占到这类地区生物覆盖率的70% (Belnap et al., 1994)。长期以来,国内外学者多致力于维管植物的研究,而对荒漠地区广泛发育的土壤生物结皮关注较少。尤其是在干旱荒漠地区,开展生物结皮生态学研究,是评估该区域整体植被构成、变化趋势及生态功能的一个重要内容。

第一节 生物结皮的概念

国内外研究者根据自己的理解,对生物结皮赋予了不同称谓。国外文献中常见的术语有 biological soil crust (Belnap et al., 1997a), cryptogamic soil crust (Eldridge et al., 1994), cryptobiotic soil crust, microbiotic crust (Evans and Johansen, 1999), microphytic soil crust (Zaady et al., 1998), microbial crust (Issa et al., 2001b), soil crust (Aranibar et al., 2003), microfloral (Loope and Gifford, 1972)。国内文献中常见的术语包括“生物结皮”(陈荷生, 1992; 张元明等, 2005a)、“土壤生物结皮”(崔燕等, 2004)、“微小生物结皮”(胡春香等, 2003)、“微生物结皮”(李新荣等, 2000)、“微生物土壤结皮”(李新荣等, 2001)、“生物土壤结皮”(吴玉环等, 2002)、“藻结皮”(胡春香等, 2002)、“藻壳”(胡春香等, 2000)等,还有一些研究者简单将其称作“结皮”(凌裕泉等, 1993)。大部分术语都强调了生物结皮包含个体微小的有机组分和土壤成分,并且是二者复杂相互作用下形成的有机复合体,它与表层土壤遭受外界所施压力(主要是雨水对土壤的冲击力和太阳晒干土壤时的辐射能)所形成的物理结皮是有区别的。

由于生物结皮有机体的复杂性,部分术语存在一定程度的片面性,不能全面地表达出生物结皮的特征。“biological soil crust”强调了生物结皮与物理结皮不同,但没有体现出结皮有机体微小的特点。“microfloral”和“microphytic soil crust”强调了生物结皮有机体的微小特征,但却没有体现结皮中的微生物等非植物成分。“cryptogamic soil crust”和“cryptobiotic soil crust”包含了结皮有机体中对生物量贡献最大的隐花植物成分,却忽略了结皮中的细菌、蓝细菌和真菌等微生物成分。“微生物结皮”包含了结皮中的微生物成分,却又排除了肉眼能够看到的植物成分,如地衣和苔藓植物等。在中

文文献中,“生物结皮”这一术语被广泛使用。

本书作者的定义是:生物结皮是由细菌、真菌、土壤藻类、地衣和苔藓植物等孢子植物类群与土壤形成的有机复合体,形成生物结皮的土壤其表面的物理、化学和生物学特性均明显不同于松散沙土,具有较强的抗风蚀能力和重要的生态及环境效应,是干旱荒漠地区植被演替的重要基础。

第二节 生物结皮的种类组成

与物理结皮相比,生物结皮具有低容重、低密度、高孔隙度和高持水性等特性。生物结皮的生物成分非常复杂,既有肉眼能够看见的隐花植物,又有肉眼看不见的微生物。目前,就生物结皮物种组成资料,还不足以从大尺度的植物分类学、生活型组的角度对生物结皮群落进行分类。以优势物种的生长形态、土壤基质和演替阶段为标准,可以对生物结皮类型进行初步的分类(West, 1990)。土壤藻类的生长型由 Komáromy (1976) 定义,继 Johansen (1993) 后,Evans 和 Johansen (1999) 对美国西部的结皮进行了分类。依据与土壤基质的方位关系,Eldridge 和 Greene (1994) 定义了地上(hypermorph)、地表(perimorph)和地下(cryptomorph)三种结皮类型。为了在全球范围内对结皮形态进行比较,在早期定义的基础上,又进行了形态学上的分类,如平滑状、多皱状、尖塔状和卷曲状等。平滑状结皮常常在热沙漠中出现,仅包含蓝细菌、藻类和真菌,这类结皮通常还包括化学结皮;多皱状结皮厚度多小于 2cm,具有较低的地表粗糙度,通常来自于分散的地衣和苔藓结块。在温带湿润区域,多皱状结皮中可以是丝状蓝细菌占优势,能穿透 4cm 深的土层;尖塔状和卷曲状结皮仅出现在冬季冻结的土壤,由蓝细菌占优势,局部的地衣和苔藓盖度可达 40%,厚度达 15cm;卷曲状结皮出现在降水量较多的区域,地衣、苔藓覆盖度较高,地表的霜降过程导致地表卷曲,高度可达到 5cm。根据生物结皮中优势生物组分及其形态、功能、土壤基质和演替阶段等,可将生物结皮分为微生物结皮、藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮。不同类型的结皮保护土壤免受风蚀和水蚀的能力依次为:苔藓结皮>地衣结皮>藻结皮>蓝细菌结皮>裸土(Belnap and Gillette, 1998)。

生物结皮在荒漠生态系统中的重要性逐渐为人们所重视。生物结皮中的细菌、真菌、藻类、地衣的地下菌丝和苔藓植物的假根均能够黏结或捆绑沙粒,有效减小风和水对荒漠地表的侵蚀(McKenna-Neuman et al., 1966; Zhang et al., 2006),对降低防沙固沙的投入成本和改善生态环境起着积极的作用(肖洪浪等, 2003)。生物结皮中的蓝细菌等,能有效固定大气中的氮,改善土壤理化性质和增加土壤有机质含量(Kleiner and Harper, 1977b),为维管植物的定居创造有利条件,最终起到固定沙丘的作用(Gayel and Shtina, 1974; Schulten, 1985; Campbell et al., 1989)。生物结皮的出现和发展,可以指示流动沙漠向固定和半固定沙漠的转化,因此被用作生态环境健康评价的指标。生物结皮的时空变化规律,可揭示干旱地区生态环境的演变趋势和对全球变化的响应情况(Stoddart et al., 1943)。

一、微生物结皮

微生物结皮是生物结皮的早期演替形态,是在无机结皮的基础上,由降尘沉积、雨滴冲击和土壤微生物共同作用而成的(张继贤等,1994;凌裕泉等,1993;李新荣等,2001)。这些土壤微生物以细菌数量占优势,其次为放线菌和真菌(邵玉琴等,2002)。细菌是一类原始、单细胞、多样化的生物,既可自养,也可异养。有些细菌通过固氮增加土壤肥力,有的种类则有重要的分解作用。由于地表干旱贫瘠,低营养菌(如芽孢杆菌)数量占优势,它们通过分泌大量黏性胞外多糖,将沙粒黏结在一起,是构成结皮的基础。虽然黏液质在拉力作用下会变细、变长,但仍然起到了一定的黏结作用(张元明,2005)。真菌可自由生存,也可与植物根部共生而形成菌根。游离的真菌是分解者,它们有利于增加土壤生物量。微生物类群在团聚体形成中的作用为细菌优于放线菌、放线菌优于真菌(程丽娟等,1994)。真菌和放线菌的菌丝,使得细小沙粒和微生物及其分泌物紧密结合在一起,构成复杂有韧性的结合体。微生物分泌物对沙粒的黏结作用和真菌菌丝体的捆绑作用,会促进土表稳定性的增强,形成具有一定抗风蚀和水蚀能力的微生物结皮。

微生物群落是生物结皮的重要组成部分和先锋物种。在古尔班通古特沙漠,微生物群落包括细菌、放线菌和真菌等,以细菌和放线菌的数量最多。从沙丘顶部至丘间低地均有微生物种类分布,在流动或半流动沙丘顶部,主要存在的也是微生物种类,反映其对沙丘表面基质的变化有较强的适应性。目前,对生物结皮微生物组分的分类学关系及可采纳的鉴定标准并不确定,这使得描述结皮中的微生物组分很困难,鉴定时需要进行细胞分离,而许多物种还需要进行培养,即使实现了固定的分类学鉴定,培养也还是不能够对各组分的频度或生物量等进行正确估测。

二、藻结皮

随着时间的推移和微环境条件的不断改善,微生物结皮将逐渐演替为藻结皮。首先,来自于大气降尘的细物质,填充在地表沙粒的空隙间(胡春香等,2002),并在细菌分泌的胞外多糖的黏结作用下,形成一层致密的无机层,使结皮表面更加致密、平滑,形态上明显区别于流沙面。然后,随着藻类植物,尤其是丝状藻类的大量出现,沙粒间依靠细菌分泌物所产生的黏结作用逐步减弱,取而代之的是丝状藻类更紧密和更高强度的机械束缚作用,以及藻体胞外分泌物对沙粒的黏结作用,加之表面致密无机层的存在,极大地提高了藻结皮抵抗干扰的能力(张元明,2005)。

藻类是生物结皮中分布最广的生物体,能进行光合作用。虽然肉眼不易观察到藻类,但有藻类生存的地表往往出现黑色小斑点。藻类喜欢碱性土壤,而沙漠中土壤 pH 常常在 7 以上。藻类喜欢湿凉环境,生长繁殖能力很强,对风蚀、水蚀和动物干扰等都有一定的抗性。藻类植物的分布受光强和营养条件限制,主要集中在地表 2.5mm 的富藻层中。蓝细菌(蓝藻)是原始丝状体或单细胞细菌,不仅能进行光合作用,在厌氧条件下可把大气中的氮固定为 NH_4^+ ,为高等植物所利用。尤其是丝状藻类,不仅能分泌胞外聚合物以黏结沙粒,还能够通过藻丝体束缚沙粒(胡春香等,2002;张元明,2005)。蓝细菌占优势的结皮往往为深色或黑色,菌落呈黑到蓝绿色。湿润时在地表或

接近地表可以看到这类有机体呈黑色丝状体。绿藻呈浅绿到黑色，单细胞，亦能进行光合作用，也很好适应了干旱沙漠环境。绿藻结皮不易被观察，但是当湿润时可在土壤表面呈现绿色。当土壤干旱时，蓝细菌生物量主要集中于表土以下 0.2~0.5mm，有足够的光即可合成有机碳。其中具鞘微鞘藻缺乏屏蔽紫外线的色素，当土壤湿润时在短时间内移往地表，干旱时返回下层。而伪枝藻和念珠藻属等含有屏蔽紫外线的色素，因此常直接在地表出现。

大型丝状蓝细菌，如具鞘微鞘藻，通常是干扰后最早出现的具光合能力的结皮有机体 (Ashley and Rushforth, 1984; Belnap, 1995)，这可能是由于它们能够穿越土表以及通过空气扩散。这些大型蓝细菌出现后，小型蓝细菌和绿藻会随之出现。但是当沙漠土壤呈微酸性时，绿藻会罕见地首先出现。

藻结皮是荒漠、半荒漠地区土壤拓殖演替中的重要阶段，是固沙的首要标志。藻类的不断增加，能够显著提高生物量和土壤酶活性，促进土壤熟化和发育。随着土壤肥力的不断提高，藻结皮可能逐渐向地衣或苔藓结皮等阶段演替 (Belnap et al., 1994)。

三、地衣结皮

地衣是藻类和菌类的共生体，具有黏结土壤的构造，如菌丝、根菌束和假根等。它们能穿透沙土表层，还能紧密连接片段的叶状体，形成较稳定的地衣结皮 (Sanders, 1994)。藻类或蓝细菌通过光合作用以碳水化合物的形式向真菌提供能量，而真菌则保护藻类防止其脱水。地衣在形状、大小和颜色上千差万别。它们一般有外真菌层，横切可发现一层藻细胞。地衣多以叶状形态覆盖于土壤表面，颜色变化多样，包括绿色、红色、灰色、白色和黑色等。地衣的有性繁殖受到与真菌共生的藻类限制。繁殖结构一般是在地衣表面的圆状黑色无柄盘状物。地衣也可作为共生体进行无性繁殖。有几种特殊片段结构类型，有助于这种地衣的扩散。无性繁殖的地衣能比缺乏这种繁殖能力的地衣更迅速地定殖于受干扰区域。地衣盖度与地表环境的稳定性密切相关，常常被当作环境变化的指示物。地衣在质地良好的土壤中比较常见，在沙土、黏土中较少。pH 也影响地衣分布，在高钙土壤中几乎没有地衣种类。气候类型尤其是降水量及其季节分布，也影响地衣的分布 (Rogers and Lange, 1971)。随着地衣的出现，下覆地表由于不同类型生物结皮的镶嵌分布而更加粗糙不平 (Hawkes and Flechtner, 2002)。尽管这些结构是否具有水分和养分的运输功能尚不十分清楚，但它们能将地衣植物体牢牢地与土壤相连，从而增加有机养分和抵御侵蚀 (Belnap, 2003)。

地衣形态组形成解剖学梯度，从单一低等的形态发展到高等的三维生长形态。壳状地衣平展，紧贴基质附着生长。这种地衣体通常呈黑色，可以平展或呈现三维外形。当湿润时它们变成凝胶状结构，多雨时可增大好几倍。它们中所含蓝细菌，能够固定大气中的氮，所以可以通过固氮能力来识别这种形态组。叶状体地衣呈叶状，疏松且紧贴基质，有确定的上下表面，平展生长。在干旱生境，叶状体地衣定居于植物冠层下，或者北坡相对湿润的微环境中。枝状地衣通常笔直、分叉或呈线性，无明确的上下表面。

四、苔藓结皮

苔藓植物是一类小型非维管植物，包括藓类和苔类。藓类在湿润时具绿色叶片，一

般容易识别。它们通过长在叶片表面的孢子囊来繁殖, 比较容易对种属进行鉴定。但在干旱环境中, 藓类常常缺乏繁殖结构, 靠简单或专一的碎片进行无性繁殖, 常常难以识别。苔类又分为茎叶体苔类和宽叶体苔类, 茎叶体苔类呈深绿色扁平体和二叉分枝的平窄条带状, 紧贴地表生长。有些折叠到一半大小, 几乎看不见, 干的时候就像地表的一条黑线。宽叶体苔类在干旱环境中少见, 貌似藓类但是比藓类小, 干的时候叶片呈黑色。两种苔类都通过孢子和一种特殊的无性结构芽孢进行繁殖。孢子在苔类上表面产生, 像绿地上的小黑点。无性芽孢大小在 1~3mm, 通常是绿色环形结构, 成熟时易于从母体脱落。藓类结皮较易被观察到, 呈毯状, 以绿、黄、灰、黑色镶嵌分布。矮的藓类小于 10mm, 高的藓类大于 10mm。苔类很难被发现, 通常与其他优势有机体镶嵌出现。借助放大镜进一步观察, 能够看到细小黑色条带, 它们在湿润时更加明显。

苔藓植物虽然没有完善的维管束和真正的根, 但能产生大量假根, 通过表面的营养体吸收有限的降水。水是干旱区生态环境中重要的限制因子, 结皮有机体能够被水激活进行代谢活动。地衣、苔藓植物一旦定居, 能够加速矿物质风化速度、累积风尘物质及植物生长的必要元素。苔藓结皮的度与盖度随底质中黏粒含量增加而增加 (Anderson et al., 1982)。该阶段的结皮发育最为完善, 其蓄水能力和固沙能力最强 (张元明等, 2002)。处于演替阶段后期的地衣和苔藓结皮, 在通常状态下均呈黑褐色, 能有效吸收光照, 即使在寒冷的天气中, 也能使其下方的土壤保持相对较高的温度, 这些都为结皮以下土层中微生物的生长创造了有利的条件。有机质的积累和微生物的侵入, 使基质中养分的可利用性大大提高 (Smith, 1982)。当有机层达到足够厚度时, 便更加有利于种子植物的侵入和定居。

对结皮进行正确分类还存在很多困难, 因为物种的组成和丰富度会明显地随季节而变化。虽然多年生地衣和苔藓在不同季节中的变化不大, 但苔藓, 尤其是蓝细菌和藻类的季节波动很大 (Johansen and Rushforth, 1985), 所以需要对所有季节中生物结皮组分和分布进行比较测定, 才能对结皮的生态功能进行有代表性的估计。对结皮物种进行描述时, 缺乏能够对该特定群落中出现的所有分类组进行准确鉴定的专家。科研人员研究方向的不同, 常常导致对不同结皮组分的研究侧重点不同。另外, 对特定结皮群落组分和功能进行的描述, 见诸于世界各地不同学科的期刊, 如地衣学、藻类学、苔藓学、生态学和地质学等, 使得对这些信息进行校正比较困难。

第三节 生物结皮分布及其影响因素

生物结皮在全球寒带、温带和热带都有分布, 对不同地域生物结皮结构、功能和管理的研究深度也有不同。生物结皮在美国的研究遍及了西部的科罗拉多高原、大盆地、哥伦比亚盆地、西南部的莫哈韦沙漠等地区。在澳大利亚的研究则包括新南威尔士州等干旱地区, 亚洲有以色列内盖夫沙漠, 在南非和北非撒哈拉地区也有少量研究 (West, 1990; Gillette and Dobrowski, 1993; Johansen, 1993)。国内关于生物结皮的报道, 主要集中在腾格里沙漠东南缘的沙坡头地区 (李新荣等, 2000; 陈荷生, 1992; 邵玉琴等, 2002) 和新疆古尔班通古特沙漠 (张元明等, 2005a; Zhang, 2005; Zhang et al., 2007)。目前来看, 研究往往集中于某个特定的区域, 这些区域中生物结皮的分布很普

遍，但差异性也较大。

一、生物结皮分布

生物结皮在干旱半干旱地区最为丰富，它们也能分布于高山地区处于早期演替阶段的植被类型中（图 1.1）。有些结皮有机体仅分布于某一生态区域，是特定植被类型的良好指示物。大多数藻类、地衣和苔藓是世界性的广布种。如藻类中的微鞘藻属（*Microcoleus*）和念珠藻属（*Nostoc*），地衣中的的胶衣属（*Collema*）、磷网衣属（*Psora*）和石蕊属（*Cladonia*），以及苔藓中的真藓属（*Bryum*）等（吴玉环等，2003）。

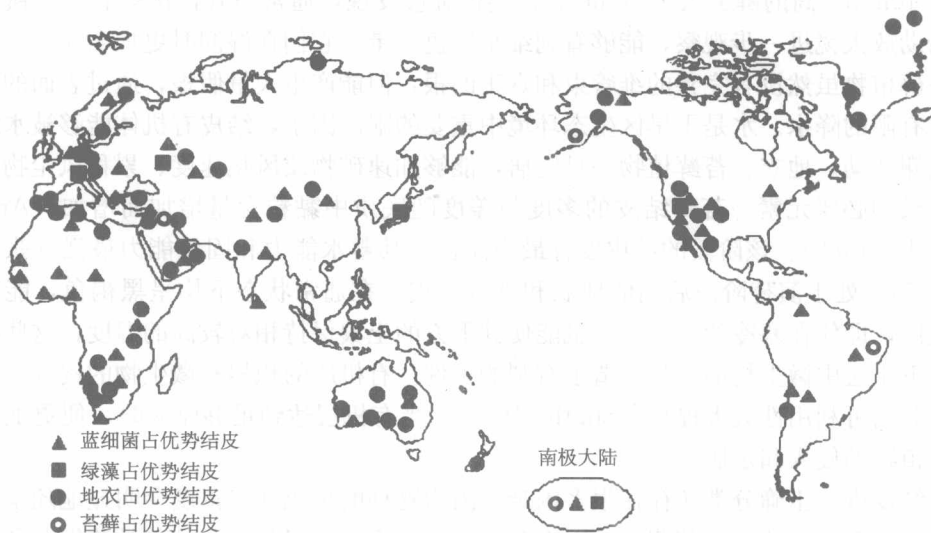


图 1.1 生物结皮的世界分布（Belnap et al., 2003）

许多生物结皮在湿润凉爽的季节能够继续生长，不同地区具有相似的环境条件时，生物结皮种类成分就会比较接近。高山地区的生物结皮在夏季生长活跃，此时温度和湿度条件与荒漠地区冬季的环境条件相似，所以它们的生物结皮种类成分比较接近。生物结皮对水的需求量较少，因此在干旱少雨的荒漠地区，当水源不足以供给维管植物来增加盖度和生产力时，结皮有机体仍能够利用有限的微量降雨、融雪、雾和露等作为水源得以生存。经过长期的进化，它们形成了一整套适应荒漠极端环境的形态和生理适应机制（田桂泉等，2005）。在较低生产力的环境中，生物结皮可在高等植被的间隙大面积定殖。

结皮有机体仅在湿润时具备生理代谢活性，如在种子植物灌丛下和较薄的凋落物下结皮物种较多。苔藓植物对水的需求相对较高，而地衣和蓝细菌在较湿润或稍干旱的微生境中都有分布。在有效降水较多的区域或维管植物下方的结皮中，常常是苔藓植物占优势。而在稍干旱的生境中，往往是地衣、蓝细菌和绿藻占优势。拥有露水和雾的荒漠生境，适合含绿藻的地衣存在。而缺乏露水、少雨和高温的地区，则适宜含有蓝细菌的地衣发育。在更极端的环境中，则多为蓝细菌占优势。

生物结皮能够在各水平养分、盐分的土壤中生存，但由于黏土拥有较高的收缩膨胀

系数, 其中生物结皮的发育受到一定的限制。土壤化学特性也会影响结皮的组成, 如绿藻喜欢在酸性土壤或降雨丰富的区域生长, 而碱性、高盐分和降水少的土壤适宜蓝细菌生长。地衣在各个 pH 水平都能生长, 但物种组成有所变化。在结构稳定的土壤中 (以石膏质和方解石为主), 地衣和苔藓盖度较大, 持水力较高, 磷和硫等元素富集。土壤含氮量较低的样地适宜固氮物种生长, 移动性较强的大型蓝细菌 (如微鞘藻属), 通常在疏松的沙土和受干扰的区域占优势 (Belnap, 1993)。小型蓝细菌、绿藻、地衣和苔藓不能穿过大量沉积物向上生长, 通常出现在较稳定的地表或下层已被蓝细菌固定的土壤中。干旱区常见的现象是, 蓝细菌和藻类常在石下生长, 因为此处能聚集露水, 还能免受日光直接照射。硅藻属和地衣也能在上述生境中定殖。

生物结皮的演替阶段表现为: 大型丝状蓝细菌首先定殖, 随后是小型蓝细菌和绿藻。地表固定之后, 出现地衣和苔藓。在温带和热带地区, 维管植物开始群落重建时, 结皮有机体首先影响土壤的形成。在干旱、半干旱条件下, 水资源限制了维管植物的盖度, 生物结皮成为植株间隙中的最终演替阶段。

二、生物结皮分布的影响因素

生物结皮分布的主要影响因素有海拔高度、土壤、水分、干扰、维管植物群落结构和微生境等 (Ponzetti and Mccune, 2001)。综合生物结皮分布的影响因子, 可将生物结皮的形成表示为 $C=f(B, E, D)$, 其中 C 表示生物结皮的形成, B 表示生物因子, E 表示环境因子, D 表示干扰因子, 生物结皮的形成是多种影响因子共同作用的结果 (宋阳等, 2004)。

在区域尺度上, 生物结皮的分布主要受气候控制。在非常炎热和极度干旱的地区, 土壤结皮表面平滑, 蓝细菌占优势; 当降雨增加, 苔藓和地衣的多样性和盖度也会增加, 可以发现多皱状结皮; 有起霜冻结过程的地区, 会出现尖塔状和卷曲状结皮, 主要以苔藓和地衣占优势。

在景观尺度上, 结皮分布主要受土壤特性的影响。质地良好的土壤, 地衣、苔藓的盖度及多样性都会增加; 含碳酸盐的土壤比碳酸盐含量低或不含碳酸盐的土壤支持更多的地衣 (尤其是含绿藻的地衣); 石膏质土壤中, 地衣的多样性最高; 含盐量过高时, 会限制结皮的物种数量。

在米和厘米尺度上, 结皮结构主要受微气候条件的影响。在湿度、光照和温度结合最适于光合作用的微生境中, 地衣和苔藓的盖度、多样性都很高。在这个尺度上, 土壤化学性质也对苔藓、地衣的分布产生重要影响。

在毫米甚至更小的尺度上, 结皮结构主要受光照的影响, 需要在光合作用和免受紫外辐射之间找到平衡。运动性较差或没有运动性的物种会定居于土表, 以便获取充足的光照来进行光合作用。但如果地表阳光辐射过于强烈, 则需要这些物种具备保护机制, 如着色较深等。没有着色机制的物种 (如微鞘藻属), 需要通过行为适应机制来获取充足的光照进行光合作用, 同时避免过量光照和紫外线辐射。

1. 海拔高度的影响

生物结皮盖度往往与维管植物盖度成反比, 分布于维管植物所剩空间。维管植物盖