

DOI:10.13870/j.cnki.stbcbx.2026.03.033

CSTR:32310.14.stbcbx.2026.03.033

王祖梅,郭永佳,蔡俊杰,等.生物结皮提升红壤区崩壁土壤多功能性的养分-微生物途径[J].水土保持学报,2026,40(3):24-36.

WANG Zumei, GUO Yongjia, CAI Junjie, et al. Nutrient-Microbial pathway underlying enhancement of soil multifunctionality by biocrusts on collapsing walls in red soil region[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2026, 40(3):24-36.

生物结皮提升红壤区崩壁土壤多功能性的 养分-微生物途径

王祖梅, 郭永佳, 蔡俊杰, 付迪, 蒋芳市, 黄炎和, 林金石, 张越

(福建农林大学资源与环境学院, 福州 350002)

摘要: [目的]旨在阐明生物结皮在红壤侵蚀区极端退化生境下驱动土壤多功能性恢复的具体机制。[方法]以福建省典型崩壁为研究对象,选取裸土、藻结皮、藓结皮为样品,测定土壤养分及关键酶活性,利用高通量测序及路径分析解析“生物结皮-养分环境-微生物特征-多功能性”的驱动路径。[结果]1)不同类型生物结皮对崩壁土壤多功能性均具有显著提升作用,且表现为藓结皮>藻结皮>裸土的显著梯度特征;藓结皮处理下的有机碳、全氮及碱解氮含量均达到最高,多功能性指数显著高于藻结皮和裸土。2)全氮($R^2=0.78$)、碱解氮($R^2=0.82$)及脲酶($R^2=0.83$)是支撑土壤多功能性提升的核心驱动因子。3)生物结皮(尤其是藓结皮)显著提高细菌群落的Shannon多样性指数及碳水化合物、氨基酸代谢功能潜力的基因丰度;细菌多样性及功能潜力与土壤多功能性呈极显著正相关($p<0.01$),而真菌群落的功能贡献相对较弱。4)路径分析显示,生物结皮主要通过改善土壤养分环境(直接效应占比达89.50%)来提升土壤多功能性;微生物特征虽能显著响应养分条件的改善,但在当前生境下其对综合功能的直接驱动效应尚未完全显现(贡献率仅占10.50%)。[结论]生物结皮通过“结皮演替-养分环境改善-多功能性提升”这一核心路径有效促进崩壁土壤功能的协同恢复。在红壤区崩岗治理中,人工接种生物结皮并促进其向苔藓阶段演替,是加速崩壁土壤生态修复的有效策略。

关键词:崩岗侵蚀;苔藓结皮;功能潜力;线性回归;路径分析

中图分类号:S154.1;S157.1

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2026)03-0024-13

Nutrient-Microbial Pathway Underlying Enhancement of Soil Multifunctionality by Biocrusts on Collapsing Walls in Red Soil Region

WANG Zumei, GUO Yongjia, CAI Junjie, FU Di, JIANG Fangshi,

HUANG Yanhe, LIN Jinshi, ZHANG Yue

(College of Resources and Environment, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: [Objective] This study aims to elucidate the specific mechanisms by which biocrusts drive the recovery of soil multifunctionality in extremely degraded habitats in the red soil erosion area. [Methods] Typical collapsing walls in Fujian Province were selected as the research object. Soil samples of bare soil, algal biocrusts, and moss biocrusts were collected to determine soil nutrient contents and key enzyme activities. High-throughput sequencing and path analysis were employed to decipher the driving pathway of biocrusts-nutrient environment-microbial characteristics-soil multifunctionality. [Results] 1) Different types of biocrusts significantly enhanced the soil multifunctionality of collapsing walls, exhibiting a clear gradient of moss biocrusts > algal biocrusts > bare soil. Under moss biocrust treatment, the contents of soil organic carbon, total nitrogen, and alkali-hydrolyzable nitrogen reached their maximum, and the multifunctionality index was significantly higher than those of algal biocrust and bare soil treatments. 2) Total nitrogen ($R^2 = 0.78$), alkali-hydrolyzable nitrogen ($R^2 = 0.82$), and

收稿日期:2026-01-29

修回日期:2026-02-27

录用日期:2026-03-18

网络首发日期(www.cnki.net):2026-04-08

资助项目:国家自然科学基金项目(42577381);水利部重大科技项目(SKS-2022073);福建省水利科技项目(MSK202217)

第一作者:王祖梅(1996—),女,博士研究生,主要从事土壤侵蚀与治理、农田水土保持与生态修复工程研究。E-mail:zumei1018@163.com

通信作者:张越(1990—),男,博士,副教授,主要从事土壤侵蚀与治理研究。E-mail:zhangyue@fafu.edu.cn

<http://stbcbx.alljournal.com.cn>

urease ($R^2 = 0.83$) were the core drivers supporting the improvement of soil multifunctionality. 3) Biocrusts (especially moss biocrusts) significantly increased the Shannon diversity index of the bacterial community and the gene abundance of metabolic functional potentials related to carbohydrates and amino acids. Bacterial diversity and functional potential showed a highly significant positive correlation with soil multifunctionality ($p < 0.01$), while the functional contribution of the fungal community was relatively weak. 4) Path analysis revealed that biocrusts enhanced soil multifunctionality primarily by improving the soil nutrient environment (direct effect accounting for 89.50%). Although microbial characteristics responded significantly to the improvement of nutrient conditions, their direct driving effect on integrated functions did not fully manifest in the current habitat (contributing only 10.50%). [Conclusion] Biocrusts effectively promote the synergistic recovery of soil functions on collapsing walls through the core pathway of biocrust succession-nutrient environment improvement-multifunctionality enhancement. In the management of Benggang erosion in the red soil region, artificial inoculation of biocrusts and promotion of their succession toward the moss stage represent an effective strategy for accelerating the ecological restoration of collapsing wall soils.

Keywords: Benggang erosion; moss biocrusts; functional potential; linear regression; path analysis

Received: 2026-01-29

Revised: 2026-02-27

Accepted: 2026-03-18

Online(www.cnki.net): 2026-04-08

土壤多功能性(soil multifunctionality, SMF)是指土壤同步提供多种生态系统服务和支持多种生态过程的能力,涵盖养分循环、碳固存及生物多样性维持等关键功能,其强弱直接关系到生态系统的稳定性和恢复力^[1-3]。然而,以土壤侵蚀为代表的退化过程正严重制约全球土壤多功能性的发挥^[4]。在中国南方红壤区,崩岗侵蚀作为一种强度极大、发展迅速的特殊水土流失类型,其侵蚀模数可达缓坡的数十倍^[5]。崩壁作为崩岗侵蚀最活跃的单元,由于植被极度匮乏且土体结构松散,正经历着养分库衰竭与功能持续劣化的恶性循环,使其生态系统功能几乎丧失殆尽^[6-7]。尽管土壤多功能性研究已受到广泛重视,但现有认识多源于农田、草地等理化条件稳定的系统,对于崩壁此类处于连续极端退化状态下的特殊生境,其多功能性的演变规律与恢复机制仍缺乏系统认知^[8]。因此,深入探究此类高度异质退化环境中土壤多功能性的恢复路径,对于指导红壤侵蚀区的生态修复具有重要科学价值。

土壤多功能性的恢复是退化生态系统修复的核心目标,其过程受生物与非生物因素的复杂驱动^[4,9]。其中,土壤养分是构建和评估多功能性的物质基础,而微生物群落则是驱动有机质分解、养分转化等关键生态过程的生物引擎^[10-11]。在退化生态系统恢复初期,先锋生物群落可通过改善地表微环境与土壤属性,为功能恢复创造初始条件。生物结皮是由藻类、地衣和苔藓等隐花植物及其共生微生物与土壤颗粒紧密结合形成的复合生物层,被视为许多低生产力系统土壤表面的“活皮肤”。生物结皮通过物理固结表土、截获降尘、富集养分及调节微气候等多重方式,为

侵蚀劣地的生态恢复创造初始条件^[12-14]。近年研究^[15]表明,生物结皮对维持和提升土壤多功能性具有重要作用。例如,在退化旱地生态系统中,生物结皮对与土壤侵蚀及水动力过程相关的多功能性具有积极影响,但其对养分循环功能的调控则表现出更复杂的模式,可能与物种多样性而非单纯覆盖度更相关。在盐碱化旱地与荒漠生态系统中,生物结皮(尤其是苔藓结皮)亦被证实可通过改善土壤理化性质、促进微生物活动等途径,显著提升或稳定土壤多功能性^[16-17]。然而,上述研究多集中于干旱、半干旱地区。在年降水量超过1600 mm的湿润红壤区,理论上生态演替较快,生物结皮常被视为演替初期的短暂过渡。但崩壁作为一种极端退化的“孤岛生境”,具有极强的特殊性:频繁的重力崩塌与水力冲刷导致土体极不稳定,有机质极度匮乏,地表持水能力极差。这种微环境在湿润大气候背景下,反而营造出“局部干旱”与“养分荒漠”胁迫,使得高等维管植物定居极其困难,生态系统常长期滞留在裸地阶段^[18]。因此,在此类生境中,生物结皮并非传统意义上的演替“过客”,而是作为突破演替停滞瓶颈的“生态工程师”,其通过养分累积与生境改良启动生态恢复的机制具有不可替代的研究价值。

目前,在高温多雨、侵蚀活跃的红壤崩壁区,生物结皮如何影响土壤多功能性尚不明晰。更重要的是,在崩壁这一独特生境中,自然发育的不同类型生物结皮,其影响土壤多功能性的核心途径是直接改善土壤养分环境,还是通过首先重塑微生物群落的功能潜力来间接实现?生物结皮通过“养分-微生物”途径驱动

功能的相对效率如何? 这些关键问题目前仍属未知。为阐明生物结皮在红壤区极端退化生境中驱动土壤多功能性恢复的具体途径与机制,本研究以南方典型侵蚀区的崩壁为研究对象,选取裸土、藻结皮与藓结皮覆盖的土壤进行对比分析。研究旨在:1)量化不同类型生物结皮(藻、藓结皮)对崩壁土壤养分库及多功能性的差异化效应;2)揭示土壤细菌与真菌群落 α 多样性及其预测代谢功能潜力对结皮类型的响应规律;3)综合运用线性回归分析与路径分析模型,定量解析“生物结皮类型-土壤养分环境-微生物特征-土壤多功能性”的驱动路径。区别于干旱区结皮作为稳定覆被的功能维持,本研究聚焦湿润区极端退化生境中结皮作为“先锋启动者”的阶段性功能,首次量化养分环境与微生物特征的相对贡献,以期揭示红壤崩壁土壤功能恢复的“养分-微生物”特征,为基于自然解决方案的崩壁生态恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于福建省泉州市安溪县龙门镇(24°57'N, 118°03'E),属典型的亚热带海洋性季风气候区。多年平均气温20.3℃,年平均降水量1600mm,且多集中于5—9月(占全年降水的70%以上);年平均相对湿度77%,年平均日照时间2000h,无霜期达350d。研究区地处戴云山东南坡,地貌以低山丘陵与河谷盆地为主,海拔200~400m。土壤类型以花岗岩发育而成的红壤为主,矿物组分主要为长石、石英及云母,抗蚀性较差。

该区域崩岗侵蚀极具典型性,沟壑纵横,是南方红壤区侵蚀劣地的典型代表^[19]。侵蚀区土壤结构疏松、有机质匮乏,水物理性质极不稳定。野外调查表明,生物结皮是崩岗崩壁裸露坡面最主要的生物覆被类型。尽管崩岗周边及集水区分布有典型的亚热带次生植被(如芒萁、马尾松等),但在陡峭且不稳定的崩壁坡面,高等维管植物难以定殖,其覆盖度极低(<1%)。相比之下,生物结皮在崩壁表面广泛分布,自然覆盖度超过50%,形成显著的先锋覆被景观。其中,藻结皮优势藻种包括黏菌藻(*Gloeocapsa* spp.)、细鞘丝藻(*Leptolyngbya* spp.)、席藻(*Phormidium* spp.)、真枝藻(*Stigonema* spp.)、伪枝藻(*Scytonema* spp.)和念珠藻(*Nostoc* spp.)等;藓结皮优势种主要为假苞苔(*Notoscyphus lutescens*)、葫芦藓(*Funaria hygrometrica*)及小口小金发藓(*Pogonatum microstomum*)。本研究选取典型崩壁上的藻结皮、藓结皮及相邻裸土作为研究对象。

1.2 采样设计与样品处理

本研究于2022年5月开展野外调查与样品采集工作。为最大限度减少地形变异的影响,在研究区内选取8个发育特征相似、空间分布均匀的典型崩岗崩壁作为重复单元。在每个崩岗单元内,分别设置裸土对照、藻结皮覆盖土壤和藓结皮覆盖土壤3个处理。为准确评估生物结皮的独立生态效应,并严格排除维管植物根系的潜在干扰(如根际分泌物等),本研究遵循严格的采样标准。1)生境排他性:所有采样点均位于无维管植物覆盖的崩壁坡面,采样位置严格选在生物结皮斑块之间的裸露区域或单一结皮斑块中心,且距离最近的草本植物或灌木至少100cm,以消除高等植物的“肥岛效应”或根际影响;2)样方代表性:生物结皮样方均选取盖度>90%且表面结构完整的典型斑块,取样深度依据结皮自然厚度确定(0~2cm),裸土对照样方则采集自同一崩壁坡面,与结皮样方相邻且无生物结皮覆盖的表层土壤(0~2cm)。

采用五点采样法采集0~2cm深度的表层土壤(含结皮层及附着土层),将同一崩岗单元内同处理的5个初级样品混匀,作为1个代表性混合样。全区共计24份样品(8个重复×3个处理)。采样后立即剔除植物根系、石块及肉眼可见的侵蚀残体,将样品分为3份:一份经室内自然风干后磨细过筛(2,0.149mm),用于土壤化学性质测定;一份保存在4℃恒温箱中,用于土壤酶活性分析(1周内完成);一份装入无菌离心管并置于-40℃保存,用于微生物DNA提取及高通量测序。

1.3 土壤化学性质与酶活性测定

土壤化学性质测定参照《土壤农化分析》^[20]进行:土壤全氮与有机碳质量分数采用元素分析仪(TruMac CN)测定;全磷和全钾采用氢氧化钠熔融法处理,分别采用钼锑抗比色法和火焰光度计法测定;碱解氮采用碱解扩散法测定;有效磷采用氟化铵-盐酸浸提-钼锑抗比色法测定;速效钾采用乙酸铵浸提-火焰光度计法测定。

为综合评价生物结皮覆盖下土壤的生化功能及养分周转潜力,本研究测定与碳、氮、磷循环密切相关的4种酶活性,具体测定方法原理及活性单位定义:1)过氧化氢酶通过紫外分光光度法评价土壤抗氧化能力及微生物活性,以每克干土在24h内分解1 μ mol H₂O₂为1个活性单位;2)脲酶反映土壤氮素矿化能力,采用苯酚钠-次氯酸钠比色法测定,以每克干土在24h内产生1 μ g NH₃-N为1个活性单位;3)碱性磷酸酶表征有机磷的磷酸水解潜能,采用磷酸苯二钠比色法测定,以每克干土在24h内释放1nmol酚为1个活性单位;4)蔗糖

酶采用3,5-二硝基水杨酸比色法测定,以每克干土在37℃下培养24h产生1mg还原糖为1个活性单位。所有样品均设置3个重复,测定过程中严格执行标准曲线校准,最终结果均以干土质量计。

1.4 土壤微生物DNA提取与高通量测序

土壤总DNA提取采用OMEGA Soil DNA Kit (M5635-02,美国)试剂盒。利用1.2%的琼脂糖凝胶电泳(电压80mA)检测DNA提取质量,并使用NanoDrop NC2000分光光度计进行定量。

PCR扩增采用双指数引物序列。细菌16S rRNA基因V3-V4区扩增引物为338F(5'-ACTCC-TACGGGAGGCAGCA-3')和806R(5'-GGACT-ACHVGGGTWTCTAAT-3');真菌ITS1区扩增引物为ITS5F(5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAA-GG-3')和ITS1R(5'-GCTGCGTTCTTCATCGA-TGC-3')。PCR反应体系及条件:初始变性98℃5min;循环反应25次(98℃变性30s,55℃退火30s,72℃延伸45s);终延伸72℃5min。PCR产物经Vazyme磁珠纯化后,在上海派森诺生物科技股份有限公司(Personalbio)利用Illumina NovaSeq-PE250平台进行测序。

1.5 测序数据处理与功能预测

原始测序数据通过QIIME2进行去噪、去接头及质控。细菌和真菌序列分别基于Silva(Release 132)和UNITE(Release 8.0)数据库进行分类学注释。利用扩增子序列变异体丰度表计算微生物群落 α 多样性指数(Chao1、Shannon等)。为解析微生物的代谢潜力,利用PICRUST2对细菌群落进行KEGG通路功能预测,基于MetaCyc数据库对真菌群落的功能代谢途径进行预测。

1.6 土壤多功能性评估

本研究选取与碳储存、养分库容、速效养分供应及生物化学循环密切相关的11项土壤指标来综合评估土壤多功能性。参考MAESTRE等^[21]的方法,采用平均值法(averaging approach)计算多功能性指数。为消除不同指标间量纲及数量级的差异,首先对各项指标原始数据进行Z-score标准化处理:

$$Z_{ij} = \frac{x_{ij} - \mu_i}{\sigma_i} \quad (1)$$

式中: Z_{ij} 为第*j*个处理第*i*项指标的标准化值; x_{ij} 为该指标的原始观测值; μ_i 为所有处理中第*i*项指标的平均值; σ_i 为其标准差。

其次,根据指标的生态功能属性将其划分为4个功能维度,并分别计算各维度的单功能指数:1)碳储存功能由标准化后的有机碳表征;2)养分储存功能

为标准化后的全氮、全磷及全钾的平均值;3)养分供应功能为标准化后的碱解氮、有效磷及速效钾的平均值;4)养分循环功能为标准化后的过氧化氢酶、脲酶、碱性磷酸酶及蔗糖酶的平均值。单功能指数计算公式为:

$$F_k = \frac{1}{m_k} \sum_{i=1}^{m_k} Z_{ij} \quad (2)$$

式中: F_k 为第*k*个功能维度的指数; m_k 为该维度包含的指标数量。

最后,取11项指标标准化值的平均值作为土壤综合多功能性指数,具体计算公式为:

$$SMF = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n Z_{ij} \quad (3)$$

式中: n 为总指标数量($n=11$)。SMF值越高,表示土壤多功能性水平越高。

1.7 数据处理与统计分析

试验数据采用Excel 2019软件进行初步整理。利用SPSS 26软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA)及LSD事后检验($\alpha=0.05$),以评价不同处理间土壤养分、酶活性、微生物多样性及多功能性指数的差异显著性。利用Origin 2024绘制各指标与多功能性指数之间的线性回归图,并标注决定系数 R^2 及显著性水平。

本研究采用基于综合因子的路径分析(path analysis)来量化“生物结皮-土壤养分-微生物特征-多功能性”的驱动路径。为降低模型复杂度并克服指标间的共线性风险,首先通过主成分分析(PCA)对筛选出的关键变量进行降维整合:选取解释度较高的有机碳和脲酶活性经标准化后通过PCA提取第1主成分得分,构建“土壤养分环境”综合因子;选取细菌Shannon指数、细菌碳水化合物代谢潜力及真菌Chao1指数提取得分,构建“微生物特征”综合因子。最后,利用AMOS 26.0建立路径分析模型,模型评价指标包括卡方自由度比(χ^2/df)、显著性概率值(p)、拟合指数(GFI、CFI、NFI)及平均近似误差均方根(RMSEA)。

2 结果与分析

2.1 生物结皮对崩壁土壤养分、酶活性及多功能性的影响

不同类型生物结皮的形成显著影响崩壁土壤的养分含量及相关酶活性(表1)。整体上,土壤肥力与生化活性表现出明显的梯度特征:藓结皮处理最高,藻结皮处理次之,裸土对照最低。在土壤养分方面,藓结皮处理下的有机碳、全氮、全磷、碱解氮和有效磷质量分数均显著高于藻结皮与裸土对照处理($p <$

0.05)。在土壤酶活性方面,参与碳、氮、磷循环的关键酶活性对结皮类型的响应与养分变化基本一致:藓结皮处理的脲酶与碱性磷酸酶活性最高,且显著高于藻结皮处理与裸土对照;过氧化氢酶与蔗糖酶

活性在藓结皮与藻结皮处理间差异不显著,但二者均显著高于裸土对照。综上所述,藓结皮在提升崩壁土壤养分库和激发土壤酶活性方面具有显著优势,藻结皮也表现出明确的改良作用。

表 1 不同处理土壤养分含量及酶活性

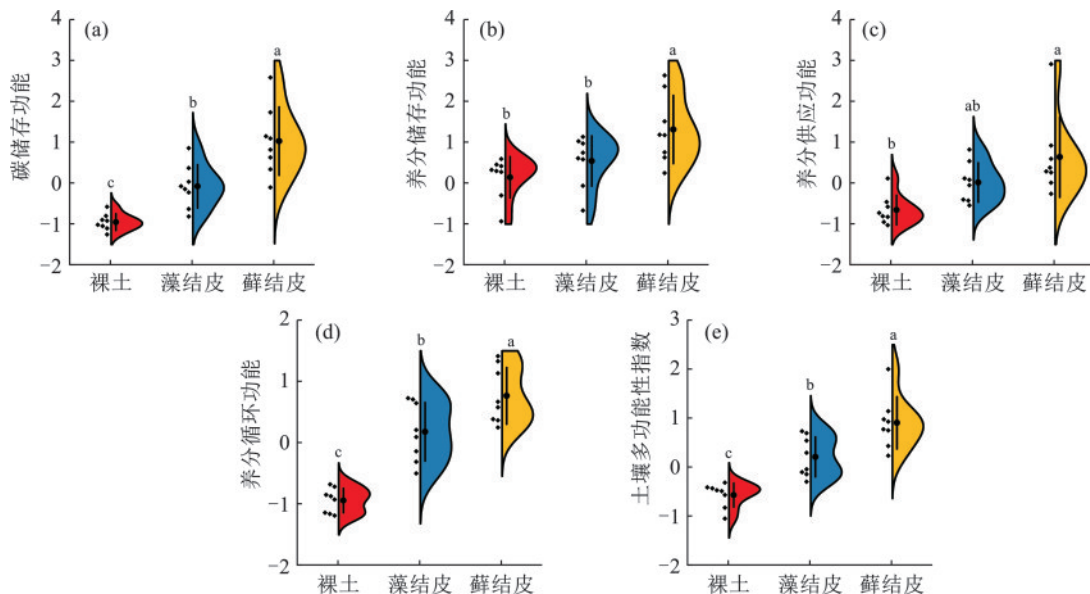
Table 1 Soil nutrient contents and enzyme activities under different treatments

指标	裸土对照	藻结皮	藓结皮
有机碳/(g·kg ⁻¹)	1.98±0.25c	4.95±0.64b	8.72±1.00a
全氮/(g·kg ⁻¹)	0.11±0.01b	0.32±0.06b	0.73±0.14a
全磷/(g·kg ⁻¹)	0.11±0.01b	0.13±0.01b	0.29±0.09a
全钾/(g·kg ⁻¹)	25.60±4.76a	32.67±5.61a	31.79±5.63a
碱解氮/(mg·kg ⁻¹)	9.07±1.06c	19.27±1.83b	36.34±5.47a
有效磷/(mg·kg ⁻¹)	0.87±0.21b	2.53±0.60ab	4.86±1.75a
速效钾/(mg·kg ⁻¹)	91.97±28.67a	175.16±36.20a	176.07±35.53a
过氧化氢酶/(U·g ⁻¹)	10.67±1.92b	18.29±1.35a	22.17±1.19a
脲酶/(U·g ⁻¹)	175.75±19.57c	414.32±35.22b	567.08±67.69a
碱性磷酸酶/(U·g ⁻¹)	4 438.49±235.65c	7 899.51±520.87b	11 010.27±969.76a
蔗糖酶/(U·g ⁻¹)	116.97±33.78b	256.36±49.67a	260.96±38.39a

注:表中数据为平均值±标准误(n=8);同一指标数据后不同小写字母表示经单因素方差分析及LSD事后检验,处理间差异达到显著水平(p<0.05)。

由图 1 可知,基于选取的 11 项土壤指标经标准化处理并计算功能指数,结果表明,不同类型生物结皮对崩壁土壤单一生态功能及综合多功能性均具有显著提升作用。在单功能方面,藓结皮处理的碳储存、养分储存、养分供应及养分循环功能指数均显著高于藻结皮与裸土对照(p<0.05);藻结皮处理的各项功能指数亦高于裸土对照,但低于藓结皮处理。表明生

物结皮,尤其是藓结皮,能同步增强土壤的碳固持能力、养分库容量、有效养分供应强度及碳、氮、磷等关键元素的生物化学循环速率。在土壤多功能性方面,藓结皮处理的土壤多功能性指数显著高于藻结皮与裸土对照,藻结皮处理亦显著高于裸土对照。结果表明,土壤多功能性随结皮发育呈“藓结皮>藻结皮>裸土对照”的显著梯度递增格局。



注:图中不同小写字母表示经单因素方差分析及LSD事后检验,同一指标在不同处理间差异显著(p<0.05)。

图 1 不同处理土壤单功能与多功能性指数比较

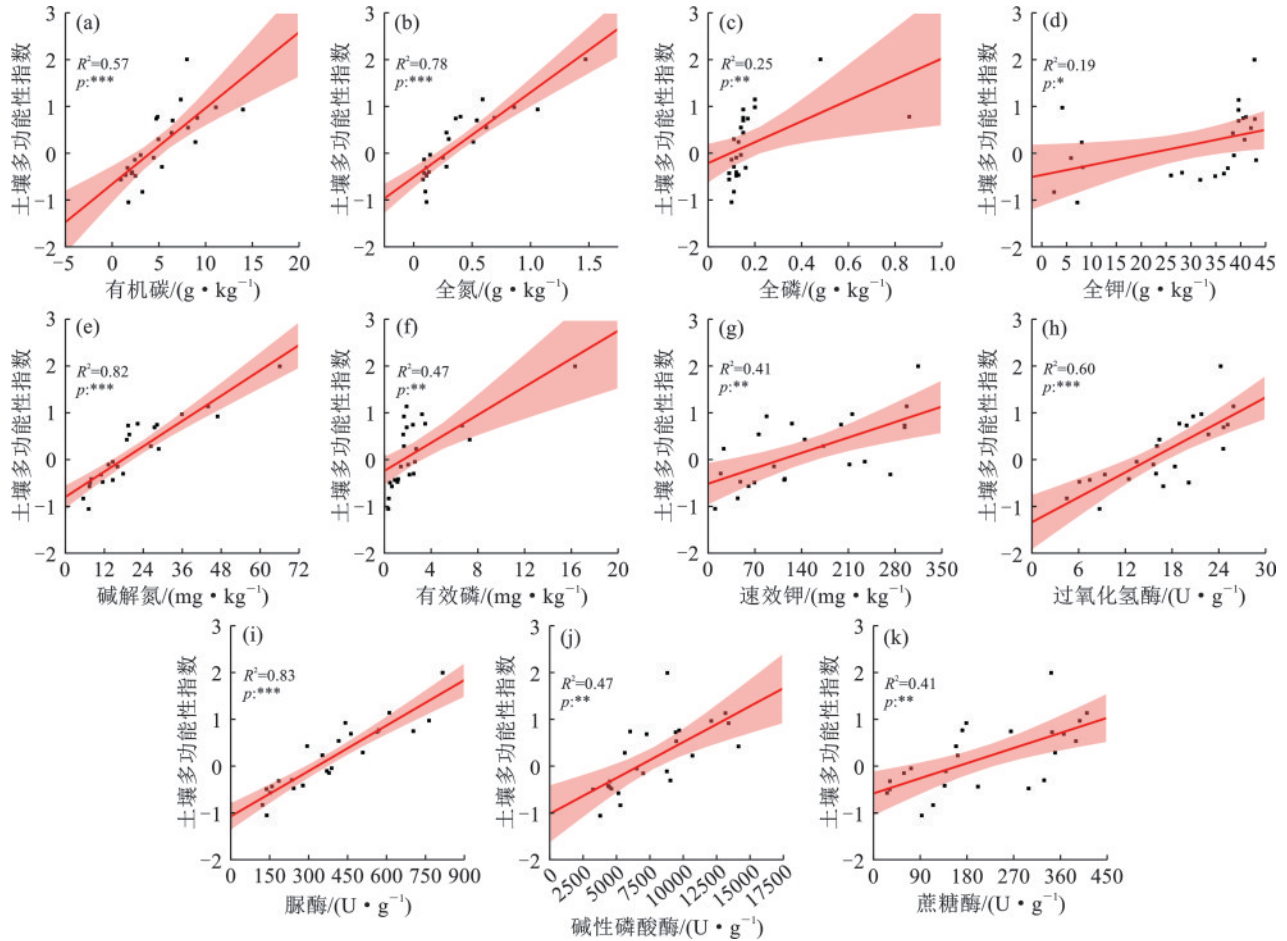
Fig.1 Comparison of soil single-function and multifunctionality indices under different treatments

为识别驱动土壤多功能性提升的关键土壤因子,对各单项指标与土壤多功能性指数进行线性回

归分析(图 2)。结果表明,11 项土壤指标均与多功能性指数呈显著正相关(p<0.05)。其中,全氮(R²=

0.78)、碱解氮($R^2=0.82$)及脲酶($R^2=0.83$)对多功能性指数的解释度最高,表明土壤氮积累与氮转化相

关的酶活性是支撑多功能性协同提升的核心驱动力。



注:图中趋势线表示线性拟合,阴影区域为95%置信区间;各子图左上角标注回归系数 R^2 及显著性水平(*表示 $p<0.05$; **表示 $p<0.01$; ***表示 $p<0.001$)。下同。

图2 土壤各指标与多功能性指数的线性回归关系

Fig.2 Linear regression relationships between individual soil indicators and multifunctionality index

2.2 生物结皮对崩壁土壤微生物 α 多样性及功能潜力的影响

不同类型生物结皮对崩壁土壤微生物 α 多样性具有显著影响(表2)。各处理下细菌与真菌群落的Coverage指数均接近1.00,表明测序深度充分,物种丰富度估计结果可靠。细菌群落方面,物种丰富度(Chao1指数)、综合多样性(Shannon和Simpson指数)、物种均匀度(Pielou_e指数)及系统发育多样性(Faith_pd指数)均呈“藓结皮>藻结皮>裸土对照”的梯度趋势,且藓结皮处理显著高于藻结皮与裸土对照($p<0.05$)。真菌群落则呈现不同的响应模式:仅有物种丰富度(Chao1指数)在藓结皮中显著高于藻结皮与裸土对照($p<0.05$),而其余指数在各处理间均无显著差异。表明生物结皮(尤其是藓结皮)能够显著提高土壤细菌的丰富度、均匀度与系统发育多样性,而对真菌多样性的提升作用主要体现在物种丰富度层面,细菌与真菌群落对结皮覆盖的响应

机制可能存在差异。

基于生物结皮显著提高土壤微生物 α 多样性的结果(表2),进一步通过功能预测揭示微生物代谢潜力的响应趋势(图3)。细菌功能预测显示(图3a),藓结皮处理在碳水化合物代谢、氨基酸代谢及能量代谢等核心新陈代谢功能上具有最高的绝对基因丰度,藻结皮次之。真菌功能预测表明(图3b),藓结皮处理在生物合成(如氨基酸与脂肪酸合成)及降解代谢(如碳水化合物与脂类降解)通路上展现出明显的丰度优势。表明藓结皮覆盖可能显著增强土壤微生物群落中参与碳氮转化、有机质分解与养分合成的功能基因库。从微生物功能潜力视角为藓结皮促进土壤养分循环与多功能性提升(图1)提供内在解释,进一步支持生物结皮通过调控微生物功能驱动土壤多功能性恢复的研究假设。

在明确土壤养分及酶活性等指标与多功能性密切相关的基础上(图2),进一步分析发现,土壤微生物

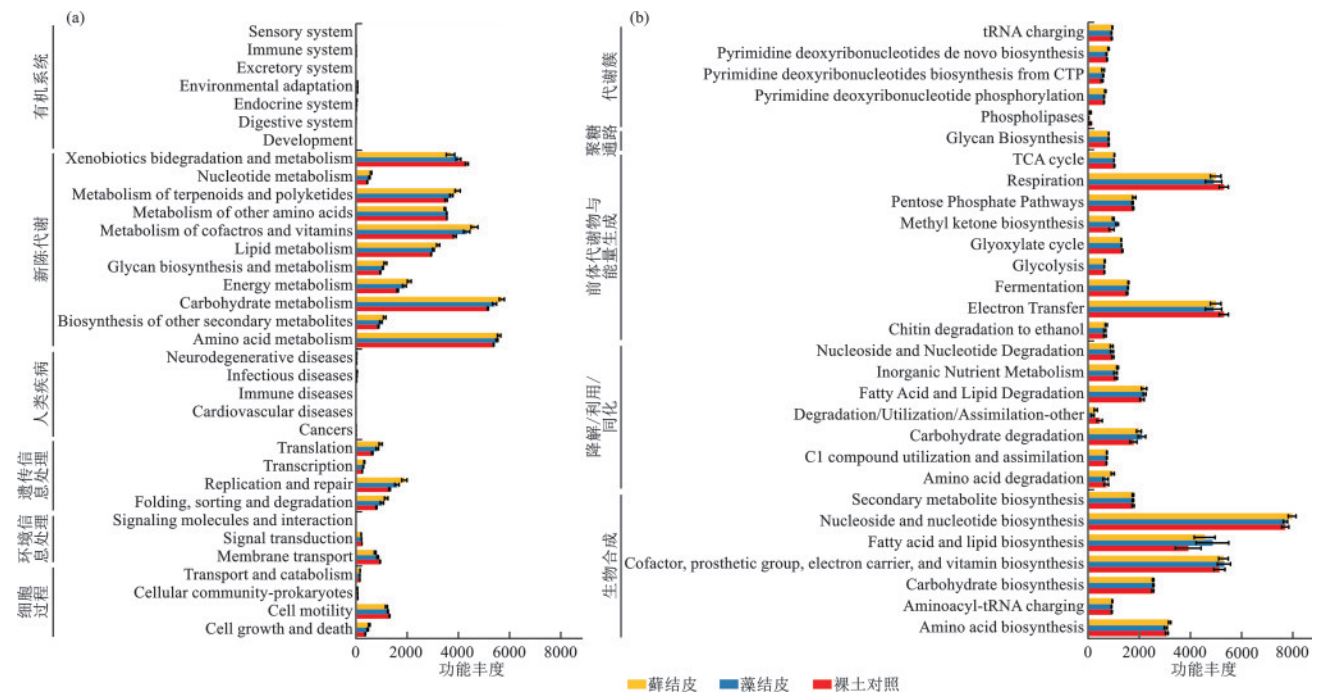
物群落特征与多功能性指数之间存在差异化的关联模式(图 4)。细菌群落的多样性(Chao1 与 Shannon 指数)及功能潜力(碳水化合物、氨基酸与能量代谢功能)与土壤多功能性均呈极显著正相关($p < 0.01$),表明细菌在驱动土壤综合功能提升中扮演核心角色。相比之下,真菌群落的多样性指数与多功能性呈显著正相关,但其预测的功能潜力与多功能性指数的线性回归关系未达到统计显著水平。表明在生

物结皮驱动的土壤恢复过程中,细菌群落的物种多样性及与之相关的特定代谢功能潜力的增强,是支撑土壤多功能性协同提升的关键微生物学特征;而真菌群落虽在物种丰富度上有所贡献,但其预测的整体功能潜力与当前土壤综合功能的直接关联性较弱。进一步揭示,生物结皮对土壤多功能性的驱动可能主要依赖于对细菌群落结构与功能的有效调控。

表 2 不同处理土壤细菌与真菌群落 α 多样性指数
Table 2 α -diversity indices of soil bacterial and fungal communities under different treatments

微生物类别	指标	裸土对照	藻结皮	藓结皮
细菌群落	Coverage 指数	0.99±0a	0.99±0ab	0.98±0b
	Chao1 指数	907.48±252.42b	1515.62±231.70b	2537.36±276.53a
	Shannon 指数	3.25±0.64b	6.40±0.60b	8.62±0.84a
	Simpson 指数	0.57±0.07b	0.88±0.03a	0.93±0.06a
	Pielou_e 指数	0.34±0.05b	0.62±0.04a	0.77±0.07a
	Faith_pd 指数	77.59±14.28b	113.67±9.13b	152.24±12.91a
真菌群落	Coverage 指数	1.00±0NA	1.00±0NA	1.00±0NA
	Chao1 指数	84.11±18.59b	133.32±41.69b	247.66±44.02a
	Shannon 指数	4.25±0.36a	4.48±0.24a	5.09±0.31a
	Simpson 指数	0.88±0.02a	0.90±0.02a	0.92±0.02a
	Pielou_e 指数	0.69±0.03a	0.68±0.02a	0.68±0.03a

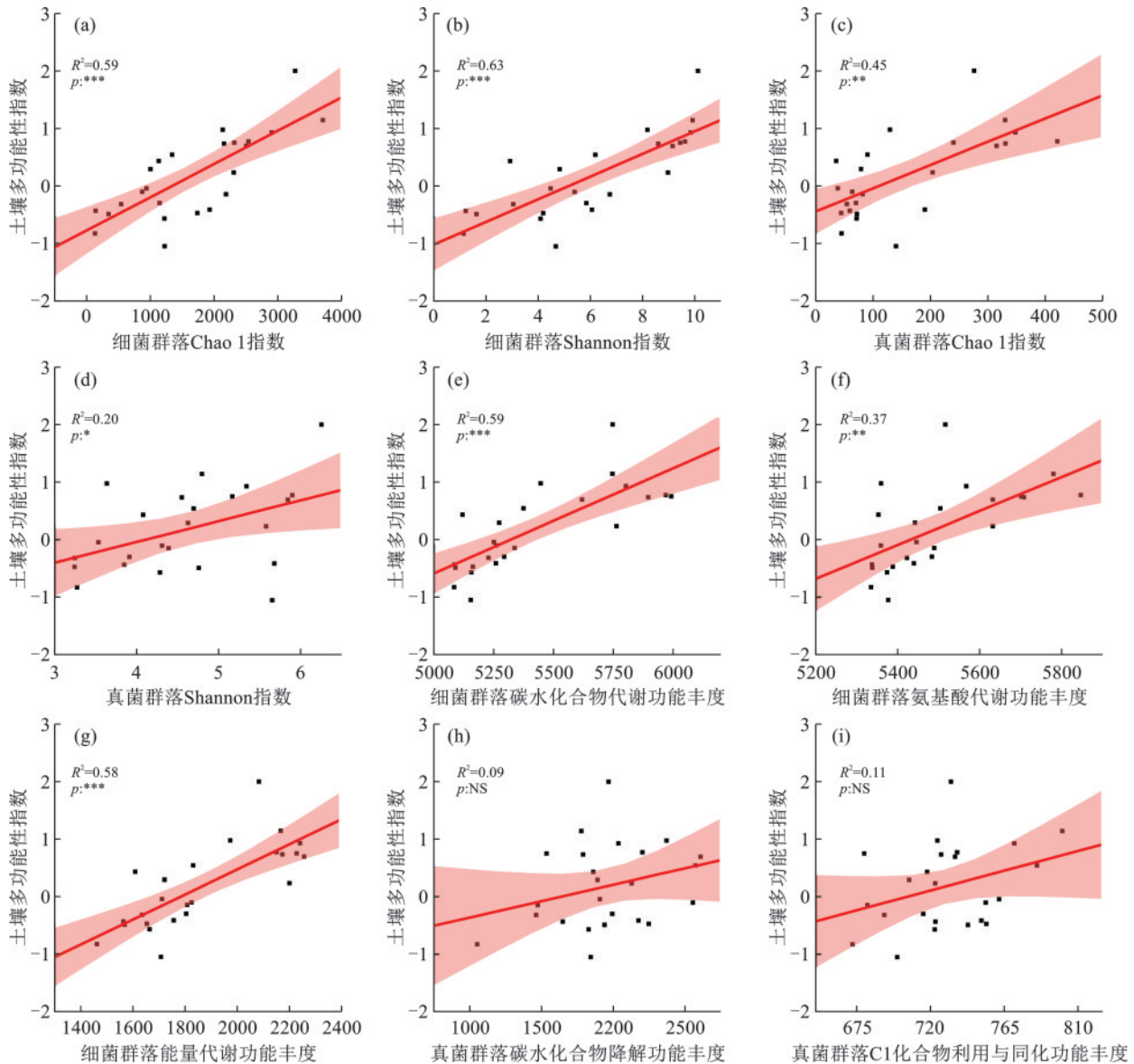
注:表中数据为平均值±标准误($n=8$);同一指标数据后不同小写字母表示经单因素方差分析及 LSD 事后检验,处理间差异显著($p < 0.05$);NA 表示未进行多重比较。



注:图 a 基于 KEGG 数据库的细菌群落功能类别;图 b 基于 MetaCyc 数据库的真菌群落功能类别;柱形长度表示预测功能的绝对丰度,误差棒表示标准误($n=8$)。

图 3 不同处理土壤微生物群落功能预测

Fig.3 Predicted functions of soil microbial communities under different treatments



注: NS 表示不显著。

图 4 土壤微生物多样性及功能潜力与土壤多功能性指数的线性回归关系

Fig.4 Linear regression relationships of soil microbial diversity and functional potential with soil multifunctionality index

2.3 生物结皮驱动崩壁土壤多功能性恢复的路径分析

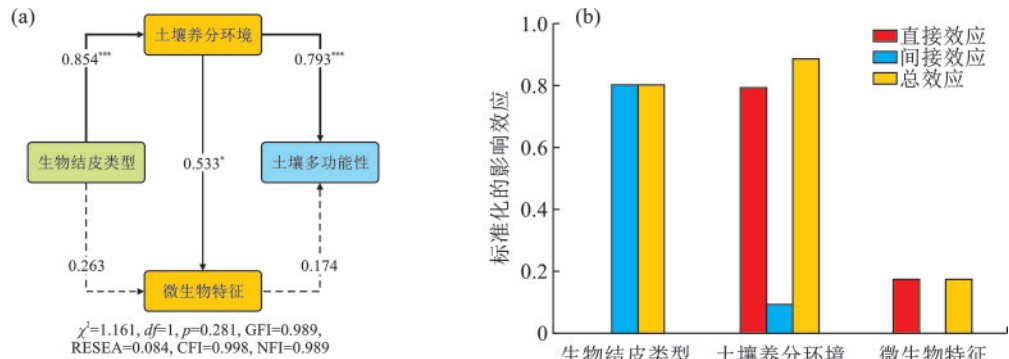
为量化解析“结皮类型-土壤养分-微生物群落-土壤多功能性”的驱动路径,基于线性回归解释度(图 2、图 4)筛选土壤有机碳含量、脲酶活性、细菌 Shannon 指数、细菌群落碳水化合物代谢潜力及真菌 Chao1 指数 5 项关键指标,经标准化处理后,分别通过主成分分析整合为“土壤养分环境”与“微生物特征”综合因子,并以此构建路径分析模型(图 5)。模型拟合结果显示, $\chi^2/df=1.61$, $p=0.281$, $GFI=0.989$, $RMSEA=0.084$, $CFI=0.998$, $NFI=0.989$, 各项适配指标均符合标准,表明模型能够有效反映变量间的结构关系。

路径系数分析(图 5a)表明,生物结皮对土壤多功能性的驱动以间接路径为主。生物结皮类型

对土壤养分环境的正向效应极显著(标准化路径系数 $\beta=0.854$, $p=0$),而土壤养分环境对土壤多功能性的直接驱动效应同样极显著($\beta=0.793$, $p=0$),二者共同构成“结皮发育-养分改善-功能提升”的核心传导路径,说明土壤养分环境是生物结皮驱动多功能性提升的关键中介。同时,土壤养分环境对微生物特征具有显著正向效应($\beta=0.533$, $p=0.033$),但微生物特征对土壤多功能性的直接路径未达显著水平($\beta=0.174$, $p=0.128$),表明在红壤崩壁生境中,微生物群落结构虽能响应土壤养分改善,但其功能潜力尚未有效转化为对土壤综合功能的直接贡献。效应分解结果进一步量化各因子的贡献格局(图 5b):土壤养分环境对多功能性的总效应(0.886)中,直接效应占比达

89.50% (0.793), 而通过微生物特征的间接效应仅占 10.50% (0.093)。

综上, 生物结皮驱动崩壁土壤多功能性恢复的



注: 路径系数值为标准化估计值; 实线箭头表示路径关系显著 (*表示 $p < 0.05$; ***表示 $p < 0.001$), 虚线箭头表示关系不显著 ($p > 0.05$); 潜变量土壤养分环境由土壤有机碳含量和脲酶活性经标准化与主成分分析提取的得分表征; 微生物特征为土壤细菌 Shannon 指数、细菌群落碳水化合物代谢功能丰度及真菌 Chao1 指数经标准化与主成分分析提取的得分表征。

图 5 生物结皮通过土壤养分-微生物途径驱动土壤多功能性的路径分析

Fig.5 Path analysis of biocrusts driving soil multifunctionality via soil nutrient-microbial pathway

3 讨论

3.1 生物结皮对崩岗崩壁土壤养分积累及多功能性的提升效应

本研究发现, 生物结皮的覆盖显著提升红壤崩岗崩壁土壤的多功能性指数, 且表现出明显的发育演替梯度, 即藓结皮 > 藻结皮 > 裸土 (图 1)。结果证实生物结皮在极端退化生境下对土壤生态系统功能恢复的积极驱动作用。

首先, 生物结皮通过改善崩壁土壤的物理稳定性, 为多功能性的提升奠定物质基础。崩岗崩壁因土体松散、植被匮乏且受降雨冲刷剧烈, 面临严重的养分流失压力。生物结皮通过其自身组织 (如藻类丝状体、苔藓假根) 与土壤颗粒交织, 在表层形成紧密的生物膜, 增加地表粗糙度^[22]。这种结构不仅有效抵御雨滴撞击及径流剪切, 显著减少表土及其负载养分的流失, 还通过物理固持作用改善土壤的保水保肥能力, 为后续生物化学过程的发生提供相对稳定的微环境^[23-24]。

其次, 生物结皮显著增强土壤的养分固持与周转能力。本研究显示, 结皮覆盖区的有机碳、全氮及速效养分含量均显著高于裸土 (表 1)。主要归功于生物结皮极强的碳、氮固定能力: 藻类与苔藓通过光合作用将大气 CO_2 转化为有机碳源, 并通过相关的固氮微生物增加土壤氮素输入。生物结皮对土壤多功能性的提升还体现在其对酶活性的调节作用^[25-26]。作为土壤生物地球化学循环的核心, 过氧化氢酶、脲酶等酶活性在结皮覆盖下显著增强 (表 1)。可能是由于生物结皮为微生物提供丰富的碳源和氮源底物, 激发微生物的代谢

核心路径中, 土壤养分环境发挥不可替代的中介与调控作用; 微生物特征虽可响应养分条件改善, 但在当前生境下其功能贡献仍处于潜在状态。

活性, 进而促进胞外酶的合成与分泌。这种养分输入与酶促反应的耦合, 协同驱动土壤碳、氮、磷循环功能的整体提升。

本研究揭示的“养分驱动型”多功能性提升机制, 与干旱半干旱区的研究结论存在显著的生物地理学差异。虽然生物结皮在干旱、半干旱生态系统中同样承担着碳氮固持的重要角色, 但受限于严重的水分亏缺, 其养分循环功能的发挥在很大程度上依赖于水分条件的改善^[27]。雷菲亚等^[28]研究表明, 荒漠区生物结皮对土壤多功能性的贡献主要取决于其缓解干旱胁迫和降低土壤砂粒含量的能力, 即表现为“物理-水文调控”主导特征。与之形成鲜明对比的是, 本研究区位于年降水量超过 1 600 mm 的亚热带季风湿润区, 水分不再是制约生物生存的“短板”。然而, 强烈的淋溶与侵蚀作用导致崩壁土层极度贫瘠 (裸土全氮仅 0.11 g/kg, 表 1), 使得“养分极度匮乏”可能取代水分成为限制生态系统功能恢复的首要因子。尽管前人^[29]研究已证实红壤区生物结皮具有物理固土、增强抗侵蚀性的显著作用, 但本研究的路径分析结果进一步揭示, 生物结皮在生物化学层面的贡献可能更为关键: 土壤养分因子 (特别是全氮和脲酶) 解释土壤多功能性 89.50% 的变异, 藓结皮通过将土壤脲酶活性提升 3 倍以上 (表 1), 并驱动多功能性指数显著增加 (图 1), 实质上在该极端生境中构建一个高效的“养分捕获与循环引擎”。这种在湿润气候背景下解除“土壤养分荒漠化”限制的机制, 体现其在不同气候带下的环境适应性权衡。

值得注意的是, 藓结皮在提升多功能性方面的效应显著优于藻结皮。与生物结皮的发育演替阶段

及其生理特性密切相关。从演替序列来看,苔藓结皮代表生物结皮发育的高级阶段^[30]。相比于仅停留在土壤表层的藻结皮,苔藓植物具有更复杂的假根结构,能更深层地穿透土体,显著改善土壤的团聚体稳定性与孔隙结构。同时,苔藓结皮拥有更高的生物量与光合效率,能产生更多的凋落物与分泌物,从而在崩壁这一贫瘠生境中积累更多的有机质。这种更优越的生境条件为微生物提供更丰富的栖息空间和营养底物,使得苔藓结皮在驱动土壤多功能性恢复方面展现出更高的综合效率。因此,促进崩壁表面从藻类向苔藓结皮的演替,是实现红壤侵蚀区土壤多功能性快速恢复的关键途径。

3.2 生物结皮发育驱动下微生物群落多样性与功能的差异化响应

土壤微生物作为物质循环与能量流动的核心参与者,被认为是驱动土壤多功能性的关键生物要素^[11]。本研究发现,土壤微生物 α 多样性在不同生物结皮发育阶段表现出显著差异(表2),且与土壤多功能性指数呈极显著正相关(图4),表明微生物群落的重塑是崩壁土壤功能恢复的核心生物学特征。

生物结皮,尤其是藓结皮,通过显著提升表层土壤的养分库容量,为微生物多样性的维持提供物质基础。本研究显示,藓结皮处理下的细菌丰富度(Chao1)与综合多样性(Shannon指数)均显著高于藻结皮与裸土(表2)。这主要是由于藓结皮发育阶段积累更高含量的有机碳、全氮及速效养分(表1),这些养分资源作为环境过滤因子,缓解崩壁土壤极度贫瘠对微生物产生的选择压力,进而通过生态位互补效应提升微生物群落的多样性^[31]。较高的微生物多样性意味着土壤拥有更丰富的功能基因库,能够更高效地协同利用土壤资源,从而通过增强养分循环与转化速率提升土壤综合多功能性^[32]。

细菌和真菌群落在驱动多功能性恢复中表现出明显的差异化响应。线性回归分析显示,细菌群落多样性及预测代谢功能与多功能性指数的拟合效果显著优于真菌群落(图4),表明在红壤崩壁生境中,细菌是支撑土壤综合功能提升的主导力量。此结果与HAO等^[33]在荒漠化土壤以及MA等^[34]在草原土壤中的研究发现具有一致性。这种差异化可能源于细菌与真菌对环境变化的响应机制不同:细菌群落通常具有更快的代谢周转速率,能迅速感应并利用结皮演替过程中释放的速效养分,其功能潜力在崩壁这一极端退化生境的恢复初期更易被激发(图3a)。

尽管真菌群落的丰富度随结皮发育有所增加,但其预测的功能潜力与综合多功能性的关联性未达

显著水平(图4)。暗示在崩壁强侵蚀环境下,真菌群落可能更多发挥物理固土等非代谢功能,或其代谢潜力尚未完全转化为对土壤生化循环的直接贡献。综上所述,生物结皮通过大幅改善崩壁土壤的养分环境,差异化地调控细菌与真菌的群落结构与代谢潜力,从而构筑驱动土壤多功能性协同提升的微生物学基础。

3.3 崩岗侵蚀区土壤多功能性恢复的“养分-微生物”路径机制

定量解析生物结皮驱动下土壤各因子的交互作用,对于理解退化生态系统的功能恢复机制至关重要。本研究通过路径分析发现,生物结皮对崩壁土壤多功能性的驱动主要遵循“结皮发育-养分改善-功能提升”的核心路径,而微生物特征在现阶段表现为一种“潜在贡献”(图5)。

路径分析模型显示,土壤养分环境是介导生物结皮影响多功能性的关键中介因子,其直接效应占比高达89.50%(图5b)。在红壤崩壁这一极度退化的生境中,土壤养分的极度匮乏是制约生态功能发挥的核心“瓶颈”^[35]。生物结皮通过光合作用固碳及生物固氮,直接增加土壤有机碳和氮素底物(表1),这种物质基础的快速积累直接驱动碳固存与养分供应等单项功能的跃升。同时,路径分析中选取的脲酶活性(养分环境的组成因子)作为氮循环的关键指标,其与多功能性显著正相关(图2),说明在恢复初期,养分库容的扩增及与之紧密耦合的酶促反应是驱动土壤多功能性协同提升的最直接动力。

值得讨论的是,尽管土壤养分环境对微生物特征具有显著的正向影响($\beta=0.533$),但微生物特征对多功能性的直接驱动效应未达显著水平(图5a)。此结果深刻揭示崩岗崩壁作为“原生演替早期阶段”的特殊性,其驱动机制与亚热带成熟森林生态系统存在本质差异。高硕等^[36]对亚热带森林演替序列(杉木林-混交林-阔叶林)的研究发现,在土壤养分库相对饱和的森林生态系统中,土壤多功能性主要由“优势微生物类群”的丰度直接驱动。然而,本研究所在的崩壁生境处于严重的“养分限制”状态,高等植物难以定殖,土壤微生物缺乏基本的碳氮底物。因此,微生物群落虽然在结构多样性及代谢功能潜力上能够迅速响应养分环境的改善,但这种响应尚未完全转化为可量化的生态功能产出,表现出明显的“功能滞后性”^[37]。表明在极端退化生境的恢复初期,系统功能的恢复首先依赖于非生物环境(养分环境)的改善和积累,随后才是生物群落功能的深度介入。效应分解结果显示,养分环境对多功能性的总效应中,

通过微生物特征产生的间接效应仅占10.50%，进一步证实了在当前阶段“养分主导”的恢复特征。

基于上述“养分主导”的路径解析，得以更深入地阐释湿润区生物结皮群落的演替稳定性与生态位。尽管在湿润气候背景下，随着土壤环境的逐渐改良，生物结皮可能最终被维管植物（如芒萁等）所演替取代，呈现出群落结构的动态不稳定性。然而，这种演替并非意味着结皮生态功能的丧失，反而是其发挥“促进作用”的生态学体现^[38]。本研究路径分析表明，生物结皮通过高效解除崩壁生境的养分限制（解释率89.50%），启动生态系统的正向反馈机制。在崩壁这种维管植物难以直接定殖的“孤岛”极端生境中，生物结皮扮演不可或缺的“先锋启动者”角色。若缺失该阶段关键的养分积累与微生物功能激发（如细菌多样性提升，表2），崩壁生态系统极易陷入长期的“演替停滞”状态。因此，在红壤侵蚀区，生物结皮的核心价值不在于其作为顶级群落的长期存续，而在于其作为“演替桥梁”，为草本植物的成功定殖构建必需的土壤种源库与物质基础。

3.4 生物结皮在崩岗崩壁治理中的适用性与局限性

本研究基于崩壁表层土壤的观测数据，揭示生物结皮在促进崩壁生态修复中的积极作用。然而，在将这一结论推演至崩岗治理实践时，需要审慎评估其适用边界与潜在风险。

首先，关于水文效应的双重性。藻结皮发育初期，其分泌的胞外多糖可能堵塞土壤孔隙，降低土壤饱和导水率，从而减少降雨入渗、增加地表径流^[39]。此效应在降雨量大且集中的红壤崩岗区，理论上存在加剧坡面冲刷的风险。然而，本研究观察到，随着结皮从藻类向苔藓演替，土壤有机质显著增加（表1），藓结皮的假根结构可改善土壤团聚体稳定性与孔隙状况^[22-24]。意味着藻结皮的水文效应可能具有阶段性特征：初期藻结皮可能降低入渗，而发育成熟的藓结皮反而可能改善土壤水文性能。因此，在崩岗治理中，应优先促进结皮向藓类演替，而非停留在藻类阶段。未来需结合人工降雨模拟或原位监测，定量评估不同演替阶段结皮的产流、产沙响应，以明确其水文效应的净风险与收益。

其次，关于侵蚀控制的空间尺度限制。崩岗侵蚀是坡面片蚀、沟蚀与重力崩塌的复合过程，其中重力崩塌是崩壁后退的主导机制。生物结皮主要覆盖于土壤表层，其对土壤的物理加固作用局限于毫米至厘米尺度，难以直接抵抗米级土体的重力失稳。因此，将生物结皮定位为“崩岗治理的主体措施”显然是不合理的。在崩壁表层这一特定空间尺

度上，生物结皮通过改善土壤养分与微生物活性，显著提升土壤多功能性，为后续植被定居创造条件。在崩岗治理的整体策略中，生物结皮应被视为工程固坡措施的生态补充，其核心价值在于：在工程措施稳定坡体后，加速崩壁表层的生态恢复进程，形成“工程固形+生物促皮+植被恢复”的协同治理模式。

综上所述，本研究揭示红壤崩壁区“结皮发育驱动养分改善，进而协同提升多功能性”的关键路径，拓展生物结皮生态学的研究边界。传统认知多聚焦于干旱、半干旱区，而本研究证实，在湿润区的极端退化生境中，生物结皮通过解除“养分荒漠化”限制，扮演生态系统恢复的“先锋启动者”角色，体现其功能从干旱区的“水分调控”向湿润侵蚀区的“养分富集”的生态位转换。生物结皮（尤其是藓结皮）应作为工程固坡措施的生态补充，用于加速崩壁表层土壤的功能恢复，启动“养分积累-微生物激发-植被定殖”的良性循环。需强调的是，此策略的适用边界应限定于崩壁表层，其对重力侵蚀的直接防治效果有限，推广应用时需结合具体水文地质条件与结皮演替阶段进行综合评估。

4 结论

1) 生物结皮演替是驱动崩壁土壤多功能性协同恢复的关键生物过程。随着生物结皮由藻类向苔藓阶段演替，崩壁表层土壤从极度贫瘠向养分积累转变，其多功能性指数呈显著梯度递增（藓结皮>藻结皮>裸土对照）。全氮、碱解氮含量及脲酶活性是决定崩壁土壤综合生态功能水平的核心关键因子。

2) 微生物群落特征与土壤多功能性之间存在显著的结构与功能耦合。生物结皮通过显著提升细菌群落的多样性及其参与碳、氮转化的代谢功能潜力，构筑土壤功能提升的生物学基础。在红壤侵蚀区退化生境的恢复中，细菌群落相较于真菌群落表现出更强的功能驱动效应，是支撑多功能性提升的主导微生物力量。

3) 红壤崩壁土壤多功能性的早期修复遵循“养分环境主导”的传递机制。路径分析表明，现阶段生物结皮对多功能性的驱动主要通过改善土壤养分环境这一间接路径实现；虽然微生物特征已发生显著响应，但其对系统功能的直接贡献仍具有一定的滞后性。该发现明确生物结皮作为红壤崩壁生态恢复“先锋启动者”的独特地位，且促进“藻结皮向藓结皮演替”是打破崩壁养分限制瓶颈，加速生态系统正向演替的关键途径。

参考文献:

- [1] CREAMER R E, BAREL J M, BONGIORNO G, et al. The life of soils: Integrating the who and how of multifunctionality [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2022, 166:e108561.
- [2] ZHENG Q, HU Y T, ZHANG S S, et al. Soil multifunctionality is affected by the soil environment and by microbial community composition and diversity [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 136:e107521.
- [3] VOGEL H J, AMELUNG W, BAUM C, et al. How to adequately represent biological processes in modeling multifunctionality of arable soils [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2024, 60(3):263-306.
- [4] HU W G, RAN J Z, DONG L W, et al. Aridity-driven shift in biodiversity-soil multifunctionality relationships [J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1):e5350.
- [5] XIA J W, CAI C F, WEI Y J, et al. Granite residual soil properties in collapsing gullies of south China: Spatial variations and effects on collapsing gully erosion [J]. *Catena*, 2019, 174:469-477.
- [6] HUANG M Y, SUN S J, FENG K J, et al. Effects of *Neyraudia reynaudiana* roots on the soil shear strength of collapsing wall in Benggang, southeast China [J]. *Catena*, 2022, 210:e105883.
- [7] ZHU X C, GAO L, WEI X R, et al. Progress and prospect of studies of Benggang erosion in southern China [J]. *Geoderma*, 2023, 438:e116656.
- [8] ZWETSLOOT M J, VAN LEEUWEN J, HEMERIK L, et al. Soil multifunctionality: Synergies and trade-offs across European climatic zones and land uses [J]. *European Journal of Soil Science*, 2021, 72(4):1640-1654.
- [9] DELGADO-BAQUERIZO M, MAESTRE F T, REICH P B, et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems [J]. *Nature Communications*, 2016, 7(1):e10541.
- [10] 李其胜, 杨凯, 汪志鹏, 等. 稻-油轮作下有机替代对土壤胞外酶活性及多功能性的影响 [J]. *水土保持学报*, 2021, 35(2):345-352.
- LI Q S, YANG K, WANG Z P, et al. Effects of organic substitution on soil extracellular enzyme activity and multifunctionality in rice-rapeseed rotation system [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2021, 35(2):345-352.
- [11] 马静, 华子宜, 尤云楠, 等. 东部平原矿区复垦土壤微生物多样性驱动土壤多功能性变化 [J]. *土壤学报*, 2025, 62(2):528-542.
- MA J, HUA Z Y, YOU Y N, et al. The microbial diversity of reclaimed soil drives its multifunctional variation in the eastern plain mining area [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2025, 62(2):528-542.
- [12] 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.
- LI X R, ZHANG Y M, ZHAO Y G. A study of biological soil crusts: Recent development, trend and prospect [J]. *Advances in Earth Science*, 2009, 24(1):11-24.
- [13] BOWKER M A, REED S C, MAESTRE F T, et al. Biocrusts: The living skin of the earth [J]. *Plant and Soil*, 2018, 429:1-7.
- [14] WEBER B, BELNAP J, BÜDEL B, et al. What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community [J]. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2022, 97(5):1768-1785.
- [15] GARIBOTTI I A, POLO M G, TABENI S. Linking biological soil crust attributes to the multifunctionality of vegetated patches and interspaces in a semiarid shrubland [J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(4):1065-1078.
- [16] KAKEH J, SANAEI A, SAYER E J, et al. Biocrust diversity enhances dryland saline soil multifunctionality [J]. *Land Degradation and Development*, 2022, 34(2):521-533.
- [17] ZHANG Q, YIN B F, ZHANG S J, et al. Moss crusts mitigate the negative impacts of shrub mortality on the nutrient multifunctionality of desert soils [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2023, 88(1):166-179.
- [18] LIAO Y S, YUAN Z J, ZHENG M G, et al. The spatial distribution of Benggang and the factors that influence it [J]. *Land Degradation and Development*, 2019, 30(18):2323-2335.
- [19] ZHANG Y, ZHAO D F, LIN J S, et al. Impacts of collapsing gullies on the dynamics of soil organic carbon in the red soil hilly region of southeast China [J]. *Catena*, 2020, 190:e104547.
- [20] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- BAO S D. *Soil agro-chemical analysis* [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000.
- [21] MAESTRE F T, QUERO J L, GOTELLI N J, et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands [J]. *Science*, 2012, 335(6065):214-218.
- [22] 张丙昌, 张元明, 赵建成, 等. 古尔班通古特沙漠生物结皮不同发育阶段中藻类的变化 [J]. *生态学报*, 2009, 29(1):9-17.
- ZHANG B C, ZHANG Y M, ZHAO J C, et al. Variation in algal composition among different developmental stages of biological soil crusts in Gurbantunggut Desert [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(1):9-17.
- [23] 曹允焱, 张晨晖, 肖波, 等. 黑土区农田藻菌两类结皮发育对土壤团聚体稳定性和击溅侵蚀的影响 [J]. *应用生态学报*, 2023, 34(4):892-902.
- CAO Y S, ZHANG C H, XIAO B, et al. Effects of cyanobacteria- and moss-biocrusts on soil aggregate stability and splash erosion in croplands of the China mollisols area [J].

- Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(4): 892-902.
- [24] 陈钧儒, 江子昊, 肖波, 等. 黄土丘陵区人工移植生物结皮集雨面的集雨效率及其抗侵蚀破坏能力[J]. 水土保持学报, 2024, 38(3): 29-36.
- CHEN J R, JIANG Z H, XIAO B, et al. Performance of artificially transplanted biocrusted soil-surfaces in rain-water harvesting and their capability to resist erosion in the hilly region of Chinese Loess Plateau [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(3): 29-36.
- [25] TIAN C, PANG J W, BU C F, et al. The microbiomes in lichen and moss biocrust contribute differently to carbon and nitrogen cycles in arid ecosystems [J]. Microbial Ecology, 2022, 86(1): 497-508.
- [26] 张清杭, 吕杰, 马媛, 等. 古尔班通古特沙漠不同区域藻类结皮微生物结构和潜在功能[J]. 生态学报, 2024, 44(14): 6317-6330.
- ZHANG Q H, LV J, MA Y, et al. Microbial community structure and potential function of algal crusts in different regions of Gurbantunggut Desert, Xinjiang, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6317-6330.
- [27] YEAGER C M, KUSKE C R, CARNEY T D, et al. Response of biological soil crust diazotrophs to season, altered summer precipitation, and year-round increased temperature in an arid grassland of the Colorado Plateau, USA [J]. Frontiers in Microbiology, 2012, 3: e358.
- [28] 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.
- LEI F Y, LI X S, TAO Y, et al. Characterization of soil multifunctionality and its determining factors under moss crust cover in the arid regions of northwest China [J]. Arid Zone Research, 2024, 41(5): 812-820.
- [29] 陈诗婷, 查轩, 黄少燕, 等. 暴雨条件下典型红壤区生物结皮坡面水土流失过程研究[J]. 水土保持学报, 2022, 36(6): 95-100.
- CHEN S T, ZHA X, HUANG S Y, et al. Soil erosion process on slope with biological soil crusts under rain-storm in typical red soil region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(6): 95-100.
- [30] 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.
- ZHANG Y M, WANG X Q. Summary on formation and developmental characteristics of biological soil crusts in desert areas [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(16): 4484-4492.
- [31] ORTEGA R, MIRALLES I, DOMENE M A, et al. Ecological practices increase soil fertility and microbial diversity under intensive farming [J]. The Science of the Total Environment, 2024, 954: e176777.
- [32] HU M J, SARDANS J, SUN D Y, et al. Microbial diversity and keystone species drive soil nutrient cycling and multifunctionality following mangrove restoration [J]. Environmental Research, 2024, 251(P2): e118715.
- [33] HAO X W, GU Y Z, ZHANG H Z, et al. Synthetic microbial community promotes bacterial communities leading to soil multifunctionality in desertified land [J]. Microorganisms, 2024, 12(6): e1117.
- [34] MA L N, ZHANG C X, XU X F, et al. Different facets of bacterial and fungal communities drive soil multifunctionality in grasslands spanning a 3 500 km transect [J]. Functional Ecology, 2022, 36(12): 3120-3133.
- [35] 姜超, 陈志彪, 陈志强, 等. 红壤侵蚀区崩岗土壤养分化学计量特征分异规律[J]. 水土保持学报, 2016, 30(6): 193-200.
- JIANG C, CHEN Z B, CHEN Z Q, et al. Variation of stoichiometric characteristics of soil nutrients in collapse mound of eroded red soil region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2016, 30(6): 193-200.
- [36] 高硕, 廖红, 徐松柏, 等. 森林演替对亚热带森林土壤微生物和土壤多功能性的影响[J]. 应用生态学报, 2026, 37(2): 417-426.
- GAO S, LIAO H, XU S B, et al. Impact of forest succession on soil microorganisms and soil multifunctionality in subtropical forests [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2026, 37(2): 417-426.
- [37] VIEIRA C K, DOS ANJOS BORGES L G, MARASCALCHIM N, et al. Interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and native soil microbiome on early stage restoration of a coal-mine soil [J]. Mycorrhiza, 2025, 35(4): e49.
- [38] 李彬, 武志芳, 陶冶, 等. 古尔班通古特沙漠不同类型生物结皮对草本植物多样性影响[J]. 干旱区研究, 2021, 38(2): 438-449.
- LI B, WU Z F, TAO Y, et al. Effects of biological soil crust type on herbaceous diversity in the Gurbantunggut Desert [J]. Arid Zone Research, 2021, 38(2): 438-449.
- [39] XIAO B, SUN F H, HU K L, et al. Biocrusts reduce surface soil infiltrability and impede soil water infiltration under tension and ponding conditions in dryland ecosystem [J]. Journal of Hydrology, 2019, 568: 792-802.