



魏鑫丽

中国科学院微生物研究所项目研究员，中国科学院青年创新促进会会员。现兼任中国菌物学会地衣专业委员会副主任、国际真菌学期刊《Mycotaxon》顾问编委和《MycoKeys》主题编辑。从事地衣生物多样性、分布格局及系统演化研究，阐明梅衣科部分类群的起源及演化；已在《PNAS》《eLife》《Journal of Biogeography》《Taxon》《Frontiers in Microbiology》和《MycoKeys》等国际国内学术期刊上发表论文近 60 篇，完成《中国地衣志》1 卷，在研 1 卷；主持国家自然科学基金委、中科院、科技部、文物局课题及子课题 10 余项。

荒漠地衣结皮研究进展

张婷婷^{1,2} 程向敏^{1,2} 魏鑫丽^{1,2*} 魏江春^{1,2}

①中国科学院微生物研究所真菌学国家重点实验室 北京 100101

②中国科学院大学生命科学学院 北京 100049

摘要：微型生物结皮在干旱、半干旱荒漠地区广泛分布，对维持荒漠生态系统的稳定性具有重要作用。地衣结皮是微型生物结皮的重要组成部分及主要类型之一，在固沙、固碳和固氮能力方面独具优势。本文从区域尺度和局部尺度综述了国内外荒漠地衣分布、群落组成及其影响因素，从微尺度探讨了荒漠地衣在形成过程中可能相关的生物因子的作用与功能。虽已有研究发现气候类型、降水量、土壤理化性质、微地形和温度会对荒漠地衣生长型、种类、丰度及盖度产生影响，来自地衣体、地衣结皮和地衣结皮土壤中的生物因素与维持地衣正常生命活动及分布之间存在相关关系，但上述结论尚具有一定的局限性，主要表现在区域尺度仍缺乏专门对荒漠地衣的研究，微尺度缺乏对地衣相关生物功能的实验性探索及验证。上述局限在一定程度上限制了通过人工手段大规模应用荒漠地衣结皮的研究。本文基于国内外研究进展及存在问题，对荒漠地衣结皮应用进行了展望，以期为人造构建荒漠地衣结皮和干旱、半干旱荒漠治理及生态恢复提供新的思路 and 参考。

关键词：微型生物结皮，荒漠治理，地衣结皮，影响因素，沙漠生物地毯工程

[引用本文] 张婷婷，程向敏，魏鑫丽，魏江春，2021. 荒漠地衣结皮研究进展. 菌物学报, 40(1): 1-13

Zhang TT, Cheng XM, Wei XL, Wei JC, 2021. Research progress on desert lichen crust. Mycosystema, 40(1): 1-13

基金项目：国家重点研发计划“战略性国际科技创新合作”重点专项（2016YFE0203400）；国家自然科学基金（32070096，31750001）

Supported by National Key Research and Development Program of China (2016YFE0203400), and the National Natural Science Foundation of China (32070096, 31750001).

* Corresponding author. E-mail: weixl@im.ac.cn

ORCID: WEI Xin-Li (0000-0001-5470-9590)

Received: 2020-05-18, accepted: 2020-07-09

Research progress on desert lichen crust

ZHANG Ting-Ting^{1, 2} CHENG Xiang-Min^{1, 2} WEI Xin-Li^{1, 2} WEI Jiang-Chun^{1, 2}

①State Key Laboratory of Mycology, Institute of Microbiology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

②College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Microbiotic crusts widely distribute in arid and semi-arid desert areas, which are of great significance for maintaining the stability of desert ecosystem. Lichen crust, as important component and one of the main types of microbiotic crusts, has unique superiority in sand, carbon and nitrogen fixation. This paper summarizes the domestic and foreign research progress of desert lichen distribution, community composition and influence factors on regional and local scales, and discussed the function of possible biotic factors affecting desert lichen symbiosis on microscale. Although the existing studies have indicated that the climate type, precipitation, physical and chemical properties of soil, microtopography and temperature can impact lichen habit, species, abundance and coverage, and the biotic factors connected with lichen thallus, lichen crust and lichen crust soil are related to the function of maintaining life activities and distribution of lichens, the conclusions are still limited due to mainly lack of specialized researches on desert lichens on regional scale, and experimental exploration and validation on the lichen-associated biological functions. To a certain extent, all the mentioned limitations will restrict the study of large-scale application of artificial lichen crusts in deserts. The application of desert lichen crust is prospected in order to provide references for artificial construction of desert lichen crusts, arid and semi-arid desert control, and ecological restoration.

Key words: microbiotic crust, desert control, lichen crust, influence factor, desert biological carpet engineering

荒漠化指在干旱、半干旱和亚湿润干旱地区由于人类活动和气候变异而导致的土壤性质退化 (Reynolds *et al.* 2007), 影响全球至少 1/4 陆地和 1/5 人口 (D'Odorico *et al.* 2013)。荒漠化地区生态系统脆弱、生物多样性降低、各种自然灾害频发, 且荒漠化面积仍呈现继续扩张的趋势, 严重制约了经济和社会的发展 (Helldén & Tottrup 2008)。我国土地荒漠化形势严峻, 据第 5 次全国荒漠化和沙化土地监测结果显示, 截至 2014 年, 全国荒漠化土地面积 $261.2 \times 10^4 \text{ km}^2$, 占国土面积的 27.2%; 沙化土地面积 $172.1 \times 10^4 \text{ km}^2$,

占国土面积的 17.9%, 主要分布在新疆、内蒙古、西藏、甘肃和青海 5 省 (自治区)。这些地区已成为中国乃至亚太地区沙尘暴主要灾源地之一。荒漠治理是国家在生态建设和环境保护方面的迫切需求 (魏江春 2005)。

年降水量低于 200mm 被认为是真正的荒漠 (魏江春 2005; Wang *et al.* 2018)。荒漠生态系统因水分限制, 导致维管束植物群落难以大面积连续而以斑块状分布, 从而为微型生物结皮提供了生态位, 并独具优势 (Lal 2000; 李新荣等 2009; Bastida *et al.* 2014), 地表覆盖率可高于 70% (李新荣等 2009)。微

型生物结皮 (microbiotic soil crust, MSC) 是由蓝细菌、藻类、微型真菌、地衣、苔藓和表层几毫米的土壤组成的一层土表硬壳 (Belnap *et al.* 2001), 依优势种不同, 主要分为藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮 (Redfield *et al.* 2002)。

地衣是由地衣型真菌和相应的藻类和/或蓝细菌组成的共生体, 它们能够耐受高温、极寒、寡营养、干旱和强紫外辐射等严酷的环境, 在地球上广泛分布 (Sigurbjörnsdóttir *et al.* 2016), 所占陆地面积占地球总面积的 8% 以上 (Larson 1987), 是促进岩石风化和原始土壤形成的先锋生物 (Lindsay 1978; Chen *et al.* 2000)。已有研究表明地衣具有特殊的干旱适应性, 在长期干旱胁迫的条件下能保持地衣体内大分子的稳定性, 短暂复水后即可吸收达自身体积数倍的水, 呼吸作用增强, 同时产生高浓度的抗氧化物质 (Lange & Schulze 1977; Honegger & Bartnicki-Garcia 1991; Kranner *et al.* 2003), 这些特性使得地衣在土壤贫瘠、降水稀少的荒漠地区能够占据有利的生态位。荒漠地衣通常具有假根或茸毛, 最长超过 1cm, 可穿透沙土表层使地衣体紧密固着于地表, 避免土壤微粒直接受到风力扰动, 提高地表粗糙度, 荒漠地衣结皮具有很强的稳定性和抗干扰能力 (Bates *et al.* 2011; Wu *et al.* 2011)。此外, 荒漠地衣还具有一定的固碳和固氮能力 (Wu *et al.* 2011; Ding *et al.* 2013)。因此, 荒漠地衣结皮在固沙及恢复荒漠生态方面具有极大的应用潜力。

基于荒漠地衣结皮的固沙潜力, 魏江春 (2005) 提出了“沙漠生物地毯工程” (desert biological carpet engineering) 的概念, 即以干旱地区特有的生物结皮为模板, 通过现代生物技术对其快速“复制”, 使其形成结皮式的“地毯”, 除实现生物固沙

外, 还可为微型生物的繁殖创造条件, 并加速当地生物多样性演替进入良性循环过程。目前对荒漠地衣的研究主要集中在物种多样性、抗逆特性和结皮理化性质等方面 (Lange *et al.* 1994, 1998; Souza-Egipsy *et al.* 2002; Jackson *et al.* 2005; McCune & Rosentreter 2007; Yang & Wei 2008, 2014; Zhang & Wei 2011; Bates *et al.* 2012; Wang *et al.* 2014, 2015; Zuo *et al.* 2018; Cheng *et al.* 2019), 对地衣结皮的分布特点及影响因素研究较少 (Zedda *et al.* 2011; Navarro-Noya *et al.* 2014), 关于人工构建荒漠地衣结皮的报道更是鲜见。

本文根据国内外研究成果, 从区域尺度 (regional scale) 和局部尺度 (local scale) 综述了荒漠地衣分布和群落组成及其影响因素等方面的研究现状, 从微尺度 (microscale) 探讨了荒漠地衣在形成过程中可能相关的生物因子的作用和功能, 以期为人工构建荒漠地衣结皮和干旱、半干旱荒漠治理及生态恢复提供新的思路和参考。

1 区域尺度

区域尺度涉及的地衣分布范围较广, 存在地理位置、温度和降水等不同的环境因子。Zedda *et al.* (2011) 比较了南非不同纬度和气候环境下土生地衣的种类组成, 研究结果显示部分地衣 [比如 *Cladonia symphylicarpa* (Ach.) Fr. 和一些蓝细菌型地衣] 的丰度与降水量呈正相关, 当降水量显著降低时, 地衣物种多样性下降。Rogers (2006) 研究了澳大利亚东部亚热带地区 1 500 km² 气候带, 此气候带内的土生地衣物种丰度呈现从海岸带 (亚热带湿润气候区) 到大陆内部 (干旱地区) 递减的区域分布特征; 同时该区域内的地衣的形态也与气候类型显著相关, 如在气候湿润地区生长的地衣以枝状和叶状为主, 在干旱地

区则壳状地衣更常见。有研究报道土生地衣与生长基质的土壤类型相关, Eldridge (1996) 在新南威尔士西部地区 (western New South Wales) 600 000 km² 范围内选择了 7 个研究地点, 以统计土壤类型与土生地衣物种组成。结果显示大部分地衣形态呈壳状和鳞片状, 丰度最多的 6 个属是微孢衣属 *Acarospora* A. Massal.、石果衣属 *Endocarpon* Hedw.、鳞核衣属 *Catapyrenium* Flot.、双缘衣属 *Diploschistes* Norman、盾衣属 *Peltula* Nyl. 和黄梅叶属 *Xanthoparmelia* (Vain.) Hale; 相比不同土质, 红壤表面生长的地衣结皮盖度最高, 而钙化土表面生长的地衣种类最多。上述研究或在地点上包括了若干荒漠地区, 或在生长基物类型上涉及了土生地衣, 在区域尺度上专门探讨荒漠地衣种类、分布及其影响因素的研究极少。

2 局部尺度

局部尺度只包括单个研究地点, 在此地点中, 微地形可以在小范围内影响微气候和土壤的理化性质, 创造出多样的栖息环境, 从而影响物种的分布。宁夏沙坡头地区沙丘北面和西面发育出了不同类型的结皮, 其盖度、生物量和物种组成均存在差异 (Li *et al.* 2010)。Ochoa-Hueso *et al.* (2011) 在西班牙一处自然保护区内 570 hm² 样地选择了大于 0.5 m 的取样间隔, 统计了生物结皮灌木的盖度和分布情况, 发现此处植被和苔藓的盖度影响了生物结皮的分布, 呈负相关关系; 地衣结皮主要分布在灌木植被形成的微地形的北面和东面, 可能是因为西坡比东坡霜冻期更长且土壤含水量较低, 这些因素限制了地衣结皮的代谢活动。

局部降水形式和分布差异也会影响地衣结皮的形成和发育。Prado & Sancho (2007) 对西班牙 Tabernas 沙漠中微地形导

致的微气候变化进行了为期一年的连续检测, 发现沙丘东坡空气的相对湿度虽然较高, 但在日出后即暴露于更高的温度和光照强度下, 露水的持续时间较短, 该地的土生地衣 *Teloschistes lacunosus* (Rupr.) Savicz 只能利用液态水进行生理活动, 因此光合作用的时间较短。上述因素导致 *Teloschistes lacunosus* 在沙丘的侵蚀平地 (pediment) 生长旺盛, 在东向坡面上却鲜见生长。Lange *et al.* (1991) 和 Belnap (1993) 研究发现在气态水为主要水分来源的地区, 光合共生物为绿藻的地衣丰度较高, 蓝细菌型地衣则主要分布于主要水分来源为液态水的地区。以色列 Negev 沙漠中心的干旱地区年降水量为 75–150 mm, 此处形成的结皮主要是蓝细菌结皮, 厚度仅约 2–3 mm; 而沙漠的北部年降水量为 200–300 mm, 可形成复合群落构成的结皮, 厚度可达 15 mm (Zaady *et al.* 1997)。

温度也会影响地衣结皮盖度和物种组成。Maestre *et al.* (2015) 对不同盖度的地衣结皮和苔藓结皮进行了人工增温的单因素实验, 发现高盖度结皮的盖度和物种丰富度显著降低, 但升温没有改变任何一种结皮中主要微生物种群的组成比例。该结果与 Escolar *et al.* (2012) 在西班牙中部半干旱地区进行的实验结果相似, 地衣结皮的盖度会因升温而大幅度降低 (40%–70%)。上述研究表明局部尺度下环境因子对地衣多样性及盖度具有显著影响。

3 微尺度

微型生物结皮厚度一般不超过 5 mm, 而荒漠地衣假根有时超过 1 cm, 5 mm–5 cm 深度范围属于与微型生物结皮中生物群落组成变化相关的土壤层 (Bastida *et al.* 2014)。因此, 在微尺度, 影响荒漠地衣形成的因素会来自地衣体、地衣结皮和地衣结皮下的浅

层土壤。

3.1 地衣体

地衣是一类与藻类或蓝细菌共生的专化型真菌，又称地衣型真菌。世界范围已知地衣近两万种（Lücking *et al.* 2017），参与共生的藻类和蓝细菌却不足 200 种（Rambold *et al.* 1998）。共生绿藻常与不同谱系的真菌形成共生（Kroken & Taylor 2000; Helms *et al.* 2001）。念珠藻宿主选择特异性更低（Tscherma-Woess 1988; Lutzoni 2004）。研究发现共生藻对环境具有明显的选择性，从而限制了地衣的生存环境（Beiggi & Piercey-Normore 2007; Ondřej & Skaloud 2011）。

地衣的生命周期较长，它们能耐受严酷的生存环境（Maier *et al.* 2014），因而在一些特殊的生境中也能够为多种微生物提供生存和繁衍的场所。地衣体内生存着多种非光合细菌、非地衣型真菌等生物，可能在地衣获取营养、防御病原菌以及次级代谢等生命活动中发挥着重要的作用（Grube *et al.* 2009; Schneider *et al.* 2011; Spribille *et al.* 2016），因而在近 20 年成为研究的热点。

3.1.1 地衣内生细菌：通过分离培养获得的地衣内生细菌其种类组成和丰度受生物和非生物因子的共同影响，如地衣种类、生长基质和次级代谢产物等。地衣内生细菌主要为 α 变形菌纲 Alphaproteobacteria Garrity *et al.* 类群，大部分菌株能够在无氮培养基上生长（Cardinale *et al.* 2006; Grube *et al.* 2009）。也有研究发现从蓝细菌型地衣中分离的内生细菌大都属于 γ 变形菌纲 Gammaproteobacteria Garrity *et al.*（Liba *et al.* 2006）。

但通过分离培养获得的细菌只是组成地衣内生细菌的冰山一角，更多研究选择应用 PCR-DGGE、高通量测序、荧光原位杂交等非培养法测定地衣内生细菌组成。Grube

et al.（2009）利用高通量测序技术对 3 种代表形态的地衣内生细菌进行研究，发现变形菌门 Proteobacteria Garrity *et al.* 的细菌最为丰富，其次是蓝细菌门 Cyanobacteria、醋酸菌门 Acidobacteria Thrash and Coates；在目水平上丰度最高的是根瘤菌目 Rhizobiales Kuykendall 和鞘脂单胞菌目 Sphingomonadales Yabuuchi and Kosako，更为重要的是这些地衣内生细菌在种类组成上具有地衣物种特异性，即地衣内生细菌种类组成受地衣物种影响。基于多组学分析发现部分地衣内生细菌在地衣的很多生命活动中发挥着重要的作用，如分解有机物、固定无机的氮元素、促进磷元素的溶解、适应生物和非生物因子的胁迫压力、支撑光合共生体的生长等（Liba *et al.* 2006; Grube *et al.* 2009, 2015; Selbmann *et al.* 2010; Sigurbjörnsdóttir *et al.* 2015, 2016）。

地理环境和气候因素会影响地衣内生细菌的种类组成（Najar-Rodríguez 2009; Russell *et al.* 2009; Hodkinson *et al.* 2012）。同一地区的肺衣 *Lobaria* (Schreb.) Hoffm. 不同个体中具有组成相似的内生细菌，不同地区的地衣体个体中内生细菌组成则有差异（Aschenbrenner *et al.* 2014）。背阴处生长的地衣相比向阳处地衣其内生的细菌丰度高（Cardinale *et al.* 2012）。此外，地衣体上不同位置的内生细菌组成不同，比如地衣体鳞片内的细菌比鳞片表面的细菌多，地衣体内的细菌比与生长基物接触位置的多（Bjelland *et al.* 2011）；地衣体中心比边缘处的细菌群落丰富度和多样性更高，且更具有地衣物种特异性（Mushegian *et al.* 2011）；红鳞网衣 *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm. 的地衣体鳞片皮层和地衣体-沙土接触处的菌丝网中均附着细菌，但藻层中未见细菌分布（Maier *et al.* 2014）。上述研究表明地衣体与其内生细

菌是双向作用的群体,外在的无机因素和地衣本身的生物选择作用都会影响地衣内生细菌的丰度和组成 (Cardinale *et al.* 2012; Grube *et al.* 2012)。

3.1.2 非地衣型真菌:在地衣体中除了地衣型真菌 (lichenized fungi) 外,还存在非地衣型真菌,主要包括地衣外生真菌 (lichenicolous fungi)、地衣内生真菌 (endolichenic fungi) 和地衣皮层生真菌 (Zhang *et al.* 2015; Spribille *et al.* 2016)。非地衣型真菌侵染性菌丝在宿主体内蔓延,但不会对宿主产生任何症状或者使其结构发生损害 (Maier *et al.* 2016)。特别是那些生命周期较长的地衣物种,更是为多种非地衣型真菌提供了一个稳定的栖息环境 (Fleischhacker *et al.* 2015)。Wang *et al.* (2016) 通过比较不同地理来源和不同海拔的黄袋衣 *Hypogymnia hypotrypa* (Nyl.) Rass. 地衣体的内生真菌种类组成,发现内生真菌组成在门水平上受宿主地衣生存地点海拔的影响,在纲和 OTU 水平上受宿主产地和海拔的双重影响。

非地衣型真菌受宿主地衣型真菌影响,反过来也会影响地衣型真菌。有研究发现地衣型真菌和非地衣型真菌可相互促进对方的进化 (Arnold *et al.* 2009; Divakar *et al.* 2015)。非地衣型真菌还可能参与地衣的次级代谢过程, Spribille *et al.* (2016) 通过 FISH-CLSM 观察结合测序方法发现在小孢发属 *Bryoria* 地衣体的皮层着生 *Cyphobasidium* Millanes, Diederich & Wedin 属的担子菌酵母,这些担子菌酵母被地衣多糖层包埋;因体外研究发现 *Cyphobasidium* 具有合成与地衣次级代谢产物狐衣酸 (vulpinic acid) 结构类似衍生物的代谢途径,作者推测这类担子菌酵母可能参与了地衣次级代谢途径,进而改变了地衣体的表型。之后相继在其他地衣类群中也检测或观察到了此类担子菌酵母

(Wang *et al.* 2016; Cernajová & Škaloud 2019; Tuovinen *et al.* 2019)。

3.2 地衣结皮

地衣结皮生物多样性丰富。Bates *et al.* (2011, 2012) 和 Zhang *et al.* (2016) 分别研究了美国亚利桑那州两处及中国宁夏沙坡头一处荒漠的微型生物结皮,发现地衣结皮真菌多样性高,并以格孢菌目 Pleosporales Luttr. ex M.E. Barr 为主;但美国研究显示地衣结皮真菌多样性高于其他类型结皮,中国研究显示地衣结皮真菌群落组成与其他类型结皮无显著差异。Bastida *et al.* (2014) 和 Maier *et al.* (2014) 对西班牙年降水量高于 200mm 的半干旱荒漠中两种优势地衣形成的结皮进行研究,分别发现:不同地衣结皮其微生物种类丰富且组成相似,但随地衣物种不同微生物的生物量和生态功能有所差异;地衣结皮细菌以 α 变形菌纲为主,随地衣盖度增加,与地衣物种相关的细菌丰富度增加。地衣结皮以地衣为主,同时伴随藻类和苔藓生长 (吴玉环等 2002)。研究发现宁夏沙坡头地区微型生物结皮中地衣盖度与苔藓盖度呈正相关 (杨军和魏江春 2014; 王治军等 2017),与蓝细菌盖度呈负相关 (杨军和魏江春 2014);通过对不同发育阶段的结皮中生物量的比较研究,发现异养生物的生物量在藻结皮状态时增加,而在地衣结皮时呈现下降的趋势,此外,地衣结皮阶段藻类总生物量最高,且大部分藻类处于共生状态,自由状态的藻类数量降低 (吴丽等 2014);在养分水平上,地衣结皮中总氮 (TN) 和有效磷 (AP) 的积累显著增加,分别是藻结皮的 2.5 倍和 5.6 倍 (Deng *et al.* 2020)。

3.3 地衣结皮土壤

多项研究结果显示微型生物结皮土壤的理化性质会影响其中的微生物组成。在生

物结皮演替早期, 上层土壤中高 pH 和高总磷含量有利于蓝细菌和微藻的繁殖, 累积的尘埃会促进生物结皮演替后期地衣和苔藓的生长 (Li *et al.* 2010)。在西班牙一处自然保护区的地中海型气候带内, 土壤的理化性质特别是 pH、Ca、Fe 与生物结皮的分布显著正相关, 特别是 Ca 的含量会主要影响结皮的盖度 (Ochoa-Hueso *et al.* 2011)。Zhang *et al.* (2016) 的研究表明宁夏沙坡头地区的 3 类微型生物土壤结皮中真菌香农指数与土壤电导率显著正相关, 与土壤 pH 显著负相关, 其他的元素 (有机碳、总氮、总磷、总钾) 没有显著的相关性。微生物物种的组成也会在结皮、结皮土壤和流沙间产生差异 (Maier *et al.* 2014)。地衣结皮调控了其土壤微生物在生态位上的分化, 如蓝细菌主要分布在结皮表层 1cm 内的土壤层, 1–2cm 的土壤层中放线菌门 Actinobacteria Stackebrandt, Rainey and Ward-Raine、疣微菌门 Verrucomicrobia Hedlund、芽单胞菌门 Gemmatimonadetes Zhang *et al.*、浮霉菌门 Planctomycetes Garrity and Holt 和装甲菌门 Armatimonadetes Tamaki *et al.* 的微生物更丰富 (Maier *et al.* 2014)。

4 展望

截至目前, 在区域尺度上探讨荒漠地衣分布格局的研究极少 (Zedda & Rambold 2004; Zedda *et al.* 2011)。局部尺度上有少量研究已开始探讨荒漠生态因素对地衣种类的影响 (Lange *et al.* 2006; Escolar *et al.* 2012; Maestre *et al.* 2013, 2015; Ferrenberg *et al.* 2015; 李卫红等 2015)。微尺度上对地衣内生微生物的研究多集中于生长基物为树皮或岩石的叶状地衣 (Grube *et al.* 2009, 2015; Bates *et al.* 2011; Mushegian *et al.* 2011) 和生长于高山或者极地地区的枝状地

衣 (Cardinale *et al.* 2006, 2008, 2012; Hodkinson *et al.* 2012), 极少研究涉及壳状地衣特别是荒漠地区微型生物结皮中的壳状地衣 (Muggia *et al.* 2013)。但荒漠地衣具极大的研究空间, 因为已知壳状地衣内生真菌的细胞壁通常含有大量黑色素, 能够耐受多变的环境压力且分布广泛 (Harutyunyan *et al.* 2008; Arnold *et al.* 2009; Tripathi *et al.* 2014); 地衣内生细菌与地衣在长期相互选择过程中互有裨益, 内生细菌在一定程度上推动了地衣进化, 而地衣也促进了内生细菌的群落多样化 (Grube *et al.* 2009), 虽然目前已有研究表明内生细菌对维持地衣正常生命活动发挥了重要功能 (Liba *et al.* 2006; Grube *et al.* 2009, 2015; Selbmann *et al.* 2010; Sigurbjörnsdóttir *et al.* 2015, 2016), 但基于包括内生细菌在内的地衣内生微生物参与人工重建地衣的研究未见报道。

荒漠微型生物结皮中的微生物能够利用土壤中较低的含水量维持正常的生命活动, 如以具鞘微鞘藻 *Microcoleus vaginatus* (Vaucher) Gomont 为代表的土生大型丝状蓝细菌和土壤中的丝状真菌发达的菌丝能够机械地固定土壤沙粒 (郑云普等 2010); 土壤中的芽孢杆菌等细菌具较厚的细胞壁, 能耐受沙漠中强烈的紫外辐射、较大的温差和贫瘠的营养状况, 其生命活动中产生的胞外多糖等物质会粘结小沙粒 (Bastida *et al.* 2014; Maier *et al.* 2014); 自养细菌和固氮细菌能增加微型生物结皮中的养分, 这些微生物都能进一步提高微型生物结皮的机械强度、抗干扰能力和营养状况, 使其向着荒漠生物多样性增加、生态稳定性提高的方向发展。已有地衣学家提出如果能在发育中的结皮上定殖地衣共生菌和共生藻, 它们在地衣-结皮层间的生命活动和地衣产生的丰富次级代谢产物, 会加快结皮向更高级的形态

演变, 而且会进一步固定土壤表面 (Maier *et al.* 2014)。

本文作者所属研究团队主要以局部尺度荒漠地衣为研究对象, 从分类学、生态学、抗旱生理学、基因组学、比较转录组学等方面进行了综合研究 (Yang & Wei 2008, 2014; Zhang & Wei 2011; Ding *et al.* 2013; Wang *et al.* 2014, 2015; Zuo *et al.* 2018; Cheng *et al.* 2019)。以此为基础, 面向“沙漠生物地毯工程”(魏江春 2005)对地衣共生菌藻进行了体外人工重建。近年将地衣作为微型生物结皮的一部分开始进行微尺度层次研究, 旨在干旱、半干旱荒漠及相关地区开展以地衣为主的微型生物结皮构建相关的应用基础研究, 同时对研究过程中涉及的地衣菌藻共生机制进行探索, 均已获得重要进展(未发表)。但已有研究尚缺乏区域尺度及与局部尺度和微尺度的有效结合以及综合分析, 严重制约了地衣为主的微型生物结皮在荒漠地区的大规模应用。

综上所述, 荒漠地衣分布及群落构建会受到区域尺度和局部尺度环境因素及微尺度生物因素的影响, 因此人工构建荒漠地衣结皮, 实施“沙漠生物地毯工程”, 需基于不同荒漠地区的地衣分布格局及群落构建机制研究, 因地制宜, 选择适宜的地衣物种, 获取地衣共生菌藻纯培养, 并综合考虑地衣体、地衣结皮和地衣结皮土壤相关的生物群落。此研究将为基于地衣共生人工构建地衣结皮提供理论基础, 为干旱、半干旱荒漠治理及生态恢复提供新的思路 and 参考。

致谢: 感谢南开大学生命科学学院刘杏忠教授对本文内容相关框架提出的宝贵建议。

[REFERENCES]

Arnold AE, Miadlikowska J, Higgins KL, Sarvate SD,

- Gugger P, Way A, Hofstetter V, Kauff F, Lutzoni F, 2009. A phylogenetic estimation of trophic transition networks for ascomycetous fungi: are Lichens cradles of symbiotrophic fungal diversification. *Systematic Biology*, 58(3): 283-297
- Aschenbrenner IA, Cardinale M, Berg G, Grube M, 2014. Microbial cargo: do bacteria on symbiotic propagules reinforce the microbiome of lichens. *Environmental Microbiology*, 16(12): 3743-3752
- Bastida F, Jehmlich N, Ondoño S, von Bergen M, García C, Moreno JL, 2014. Characterization of the microbial community in biological soil crusts dominated by *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt and *Squammarina cartilaginea* (With.) P. James and in the underlying soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 76: 70-79
- Bates ST, Cropsey GWG, Caporaso JG, Knight R, Fierer N, 2011. Bacterial communities associated with the Lichen symbiosis. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(4): 1309-1314
- Bates ST, Nash TH, Garcia-Pichel F, 2012. Patterns of diversity for fungal assemblages of biological soil crusts from the southwestern United States. *Mycologia*, 104(2): 353-361
- Beiggi S, Piercey-Normore MD, 2007. Evolution of its ribosomal RNA secondary structures in fungal and algal symbionts of selected species of *Cladonia* sect. *Cladonia* (Cladoniaceae, Ascomycotina). *Journal of Molecular Evolution*, 64(5): 528-542
- Belnap J, 1993. Recovery rates of cryptogamic soil crusts; inoculant use and assessment methods. *Great Basin Natrualist*, 53: 89-95
- Belnap J, Büdel B, Lange OL, 2001. Biological soil crusts: characteristics and distribution. In: Belnap J, Lange OL (eds.) *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer Science+ Business Media, New York. 3-30
- Bjelland T, Grube M, Hoem S, Jorgensen SL, Daae FL, Thorseth IH, øvreås L, 2011. Microbial metacommunities in the lichen-rock habitat. *Environmental Microbiology Reports*, 3(4):

- 434-442
- Cardinale M, Castro JV, Müller H, Berg G, Grube M, 2008. *In situ* analysis of the bacterial community associated with the reindeer lichen *Cladonia arbuscula* reveals predominance of Alphaproteobacteria. *FEMS Microbiology Ecology*, 66: 63-71
- Cardinale M, Puglia AM, Grube M, 2006. Molecular analysis of lichen-associated bacterial communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 57(3): 484-495
- Cardinale M, Steinová J, Rabensteiner J, Berg G, Grube M, 2012. Age, sun and substrate: triggers of bacterial communities in lichens. *Environmental Microbiology Reports*, 4(1): 23-28
- Cernajová I, Škaloud P, 2019. The first survey of cystobasidiomycete yeasts in the lichen genus *Cladonia*; with the description of *Lichenozyma pisutiana* gen. nov. sp. nov. *Fungal Biology*, 123: 625-637
- Chen J, Blume H, Beyer L, 2000. Weathering of rocks induced by lichen colonization—a review. *Catena*, 39: 121-146
- Cheng XM, Liu DL, Wei XL, Wei JC, 2019. *Heteroplacidium compactum* reported as a genus new to China. *Mycotaxon*, 134(2): 369-376
- Deng SQ, Zhang DY, Wang GH, Zhou XJ, Ye CR, Fu TR, Ke T, Zhang YR, Liu YD, Chen LZ, 2020. Biological soil crust succession in deserts through a 59-year-long case study in China: how induced biological soil crust strategy accelerates desertification reversal from decades to years. *Soil Biology and Biochemistry*, 141: 107665
- Ding LP, Zhou QM, Wei JC, 2013. Estimation of *Endocarpon pusillum* carbon budget in the Tengger Desert based on its photosynthetic rate. *Science China Life Sciences*, 56(9): 848-855
- Divakar PK, Crespo A, Lumbsch HT, 2015. Evolution of complex symbiotic relationships in a morphologically derived family of lichen-forming fungi. *New Phytologist*, 208: 1217-1226
- D'Odorico P, Bhattachan A, Davis KF, Ravi S, Runyan CW, 2013. Global desertification: drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources*, 51: 326-344
- Eldridge DJ, 1996. Distribution and floristics of terricolous lichens in soil crusts in arid and semi-arid New South Wales, Australia. *Australian Journal of Botany*, 44(5): 581-599
- Escolar C, Martinez I, Bowker MA, Maestre FT, 2012. Warming reduces the growth and diversity of biological soil crusts in a semi-arid environment: implications for ecosystem structure and functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 367(1606): 3087-3099
- Ferrenberg S, Reed SC, Belnap J, 2015. Climate change and physical disturbance cause similar community shifts in biological soil crusts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(39): 12116-12121
- Fleischhacker A, Grube M, Kopun T, Hafellner J, Muggia L, 2015. Community analyses uncover high diversity of lichenicolous fungi in alpine habitats. *Microbial Ecology*, 70(2): 348-360
- Grube M, Cardinale M, de Castro JJ, Muller H, Berg G, 2009. Species-specific structural and functional diversity of bacterial communities in lichen symbioses. *ISME Journal*, 3(9): 1105-1115
- Grube M, Cernava T, Soh J, Fuchs S, Aschenbrenner I, Lassek C, Wegner U, Becher D, Riedel K, Sensen CW, Berg G, 2015. Exploring functional contexts of symbiotic sustain within lichen-associated bacteria by comparative omics. *ISME Journal*, 9(2): 412-424
- Grube M, Köberl M, Lackner S, Berg C, Berg G, 2012. Host-parasite interaction and microbiome response: effects of fungal infections on the bacterial community of the alpine lichen *Solorina crocea*. *FEMS Microbiology Ecology*, 82(2): 472-481
- Harutyunyan S, Muggia L, Grube M, 2008. Black fungi in lichens from seasonally arid habitats. *Studies in Mycology*, 61: 83-90
- Helldén U, Tottrup C, 2008. Regional desertification: a global synthesis. *Global & Planetary Change*,

- 64(3-4): 169-176
- Helms G, Friedl T, Rambold G, Mayrhofer H, 2001. Identification of photobionts from the lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *Lichenologist*, 33(1): 73-86
- Hodkinson BP, Gottel NR, Schadt CW, Lutzoni F, 2012. Photoautotrophic symbiont and geography are major factors affecting highly structured and diverse bacterial communities in the lichen microbiome. *Environmental Microbiology*, 14(1): 147-161
- Honegger R, Bartnicki-Garcia S, 1991. Cell wall structure and composition of cultured mycobionts from the lichens *Cladonia macrophylla*, *Cladonia caespiticia*, and *Physcia stellaris* (Lecanorales, Ascomycetes). *Mycological Research*, 95(8): 905-914
- Jackson HB, Leavitt SD, Krebs T, St Clair LL, 2005. Lichen flora of the eastern Mojave Desert: Blackrock Arizona, Mojave County, Arizona, USA. *Evansia*, 22: 30-38
- Kranner I, Zorn M, Turk B, Wornik S, Beckett RP, Batic F, 2003. Biochemical traits of lichens differing in relative desiccation tolerance. *New Phytologist*, 60(1): 167-176
- Kroken S, Taylor JW, 2000. Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *Bryologist*, 103(4): 645-660
- Lal R, 2000. Carbon sequestration in drylands. *Annals of Arid Zone*, 39: 1-10
- Lange OL, Belnap J, Reichenberger H, 1998. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology*, 12: 195-202
- Lange OL, Green TGA, Melzera B, Meyera A, Zellner H, 2006. Water relations and CO₂ exchange of the terrestrial lichen *Teloschistes capensis* in the Namib fog desert: measurements during two seasons in the field and under controlled conditions. *Flora*, 201(4): 268-280
- Lange OL, Meyer A, Ullmann I, Zellner H, 1991. Mikroklima, Wassergehalt und photosynthese von Flechten in der küstennahen Nebelzone der Namib-Wüste: Messungen während der herbstlichen witterungsperiod. *Flora*, 185: 233-266
- Lange OL, Meyer A, Zellner H, Heber U, 1994. Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, 8: 253-264
- Lange OL, Schulze GD, 1977. Ecophysiological investigations on lichens of the Negev Desert. V. A model to simulate net photosynthesis and respiration of *Ramalina maciformis*. *Oecologia*, 28(3): 247-259
- Larson DW, 1987. The absorption and release of water by lichens. In: Peveling E (ed.) *Progress and problems in lichenology in the eighties*. *Bibliotheca Lichenologica*, 25: 351-360
- Li WH, Ren TR, Zhou ZB, Liu JZ, 2005. Analysis of soil physical and chemical properties of biological crust in Gurbantonggute desert, Xinjiang. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 27(4): 619-626 (in Chinese)
- Li XR, He M, Zerbe S, Li X, Liu L, 2010. Micro-geomorphology determines community structure of biological soil crusts at small scales. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35(8): 932-940
- Li XR, Zhang YM, Zhao YG, 2009. Biological soil crust research: progress, frontier and prospect. *Advances in Earth Science*, 24(1): 11-24 (in Chinese)
- Liba CM, Ferrara FI, Manfio GP, Fantinatti-Garboggini F, Albuquerque RC, Pavan C, Ramos PL, Moreira-Filho CA, Barbosa HR, 2006. Nitrogen-fixing chemo-organotrophic bacteria isolated from cyanobacteria-deprived lichens and their ability to solubilize phosphate and to release amino acids and phytohormones. *Journal of Applied Microbiology*, 101(5): 1076-1086

- Lindsay D, 1978. The role of lichens in Antarctic ecosystems. *Bryologist*, 81: 268-276
- Lücking R, Hodkinson BP, Leavitt SD, 2017. The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – approaching one thousand genera. *Bryologist*, 119(4): 361-416
- Lutzoni F, 2004. Phylogenetic classification of Peltigeralean fungi (Peltigerales, Ascomycota) based on ribosomal RNA small and large subunits. *American Journal of Botany*, 91(3): 449-464
- Maestre FT, Escolar C, Bardgett RD, Dungait JAJ, Gozalo B, Ochoa V, 2015. Warming reduces the cover and diversity of biocrust-forming mosses and lichens, and increases the physiological stress of soil microbial communities in a semi-arid *Pinus halepensis* plantation. *Frontiers in Microbiology*, 6: 868
- Maestre FT, Escolar C, de Guevara ML, Quero JL, Lázaro R, Delgado-Baquerizo M, Ochoa V, Berdugo M, Gozalo B, Gallardo A, 2013. Changes in biocrust cover drive carbon cycle responses to climate change in drylands. *Global Change Biology*, 19(12): 3835-3847
- Maier S, Muggia L, Kuske CR, Grub M, 2016. Bacteria and non-lichenized fungi within biological soil crusts. In: Weber B, Büdel B, Belnap J (eds.) *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. Springer Science+ Business Media, New York. 81-100
- Maier S, Schmidt TSB, Zheng L, Peer T, Wagner V, Grube M, 2014. Analyses of dryland biological soil crusts highlight lichens as an important regulator of microbial communities. *Biodiversity and Conservation*, 23(7): 1735-1755
- McCune B, Rosentreter R, 2007. Biotic soil crust lichens of the Columbia Basin. *Monographs in North American Lichenology*, 1: 1-105
- Muggia L, Klug B, Berg G, Grube M, 2013. Localization of bacteria in lichens from alpine soil crusts by fluorescence *in situ* hybridization. *Applied Soil Ecology*, 68: 20-25
- Mushegian AA, Peterson CN, Baker CCM, Pringle A, 2011. Bacterial diversity across individual lichens. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(12): 4249-4252
- Najar-Rodríguez AJ, 2009. The microbial flora of *Aphis gossypii*: patterns across host plants and geographical space. *Journal of Invertebrate Pathology*, 100: 123-126
- Navarro-Noya YE, Jiménez-Aguilar A, Valenzuela-Encinas C, 2014. Bacterial communities in soil under moss and lichen-moss crusts. *Geomicrobiology Journal*, 31(2): 152-160
- Ochoa-Hueso R, Hernandez RR, Pueyo JJ, Manrique E, 2011. Spatial distribution and physiology of biological soil crusts from semi-arid central Spain are related to soil chemistry and shrub cover. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(9): 1894-1901
- Ondřej P, Skaloud P, 2011. Do photobionts influence the ecology of lichens a case study of environmental preferences in symbiotic green alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae). *Molecular Ecology*, 20(18): 3936-3948
- Prado R, Sancho LG, 2007. Dew as a key factor for the distribution pattern of the lichen species *Teloschistes lacunosus* in the Tabernas Desert (Spain). *Flora*, 202(5): 417-428
- Rambold G, Friedl T, Beck A, 1998. Photobionts in lichens: possible indicators of phylogenetic relationships? *Bryologist*, 101(3): 392-397
- Redfield E, Barns SM, Belnap J, Daane LL, Kuske CR, 2002. Comparative diversity and composition of cyanobacteria in three predominant soil crusts of the Colorado Plateau. *FEMS Microbiology Ecology*, 1(40): 55-63
- Reynolds JF, Smith DMS, Lambin EF, Turner BL, Mortimore M, Batterbury SPJ, Downing TE, Dowlatabadi H, Fernández RJ, Herrick JE, Huber-Sannwald E, Jiang H, Leemans R, Lynam T, Maestre FT, Ayarza M, Walker B, 2007. Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316(5826): 847-851
- Rogers RW, 2006. Soil surface lichens on a 1500 kilometre climatic gradient in subtropical eastern

- Australia. *The Lichenologist*, 8(6): 565-576
- Russell JA, Goldman-Huertas B, Moreau CS, Baldo L, Stahlhut JK, Werren JH, Pierce NE, 2009. Specialization and geographic isolation among *Wolbachia* symbionts from ants and lycaenid butterflies. *Evolution*, 63(3): 624-640
- Schneider T, Schmid E, de Castro JV, Cardinale M, Eberl L, Grube M, Berg G, Riedel K, 2011. Structure and function of the symbiosis partners of the lung lichen (*Lobaria pulmonaria* L. Hoffm.) analyzed by metaproteomics. *Proteomics*, 11(13): 2752-2756
- Selbmann L, Zucconi L, Ruisi S, Grube M, Cardinale M, Onofri S, 2010. Culturable bacteria associated with Antarctic lichens: affiliation and psychrotolerance. *Polar Biology*, 33(1): 71-83
- Sigurbjörnsdóttir MA, Andr sson  S, Vilhelmsson O, 2015. Analysis of the *Peltigera membranacea* metagenome indicates that lichen-associated bacteria are involved in phosphate solubilization. *Microbiology*, 161(5): 989-996
- Sigurbjörnsd ttir MA, Andr sson  S, Vilhelmsson O, 2016. Nutrient scavenging activity and antagonistic factors of non-photobiont lichen-associated bacteria: a review. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 32(4): 68
- Souza-Eg psy V, Ascaso C, Sancho LG, 2002. Water distribution within terricolous lichens revealed by scanning electron microscopy and its relevance in soil crust ecology. *Mycological Research*, 106: 1367-1374
- Spribille T, Tuovinen V, Res P, Vanderpool D, Wolinski H, Aime MC, Schneider K, Stabentheiner E, Toome-Heller M, Thor G, Mayrhofer H, Johannesson H, McCutcheon JP, 2016. Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353(6298): 488-492
- Tripathi M, Joshi Y, Gupta RC, 2014. Assessment of endolichenic fungal diversity in some forests of Kumaun Himalaya. *Current Science*, 107(5): 745-748
- Tschermak-Woess E, 1988. New and known taxa of *Chlorella* (chlorophyceae): occurrence as lichen phycobionts and observations on living dictyosomes. *Plant Systematics and Evolution*, 159(1-2): 123-139
- Tuovinen V, Ekman S, G ran T, Vanderpool D, Spribille T, Johannesson H, 2019. Two basidiomycete fungi in the cortex of wolf lichens. *Current Biology*, 29(3): 476-483
- Wang S, Wang XB, Han XG, Deng Y, 2018. Higher precipitation strengthens the microbial interactions in semi-arid grassland soils. *Global Ecology and Biogeography*, 27: 570-580
- Wang YY, Liu B, Zhang XY, Zhou QM, Zhang T, Li H, Yu YF, Zhang XL, Hao XY, Wang M, Wang L, Wei JC, 2014. Genome characteristics reveal the impact of lichenization on lichen-forming fungus *Endocarpon pusillum* Hedwig (Verrucariales, Ascomycota). *BMC Genomics*, 15(1): 34
- Wang YY, Zhang XY, Zhou QM, Zhang XL, Wei JC, 2015. Comparative transcriptome analysis of the lichen-forming fungus *Endocarpon pusillum* elucidates its drought adaptation mechanisms. *Science China Life Sciences*, 58: 89-100
- Wang YY, Zheng Y, Wang X, Wei XL, Wei JC, 2016. Lichen-associated fungal community in *Hypogymnia hypotr pa* (Parmeliaceae, Ascomycota) affected by geographic distribution and altitude. *Frontiers in Microbiology*, 7: 1231
- Wang ZJ, Wei XL, Chen YH, 2017. Ecological effects of desert lichens on Shapotou artificial vegetation zone, Ningxia, China. *Mycosystema*, 36(9): 1260-1270 (in Chinese)
- Wei JC, 2005. Biocarpet engineering using microbiotic crust for controlling sand. *Arid Zone Research*, 22(3): 287-288 (in Chinese)
- Wu L, Lan S, Zhang D, Hu C, 2011. Small-scale vertical distribution of algae and structure of lichen soil crusts. *Microbial Ecology*, 62(3): 715-724
- Wu L, Zhang GK, Chen XG, Lan SB, Zhang DL, Hu CX, 2014. Development and succession of biological soil crusts and the changes of microbial

- biomasses. *Environmental Science*, 35(4): 1479-1485 (in Chinese)
- Wu YH, Gao Q, Cheng GD, 2002. Ecological function of biological soil crust. *Journal of Ecology*, 21: 41-45 (in Chinese)
- Yang J, Wei JC, 2008. The new lichen species *Endocarpon crystallinum* from semiarid deserts in China. *Mycotaxon*, 106: 445-448
- Yang J, Wei JC, 2014. Desert lichen and biological carpet engineering in Shapotou area of Tengger Desert. *Mycosystema*, 33(5): 1025-1035 (in Chinese)
- Zaady E, Gutterman Y, Boeken B, 1997. The germination of mucilaginous seeds of *Plantago coronopus*, *Reboudia pinnata*, and *Carrichtera annua* on cyanobacterial soil crust from the Negev desert. *Plant and Soil*, 190: 247-252
- Zedda L, Gröngroft A, Schultz M, Petersen A, Mills A, Rambold G, 2011. Distribution patterns of soil lichens across the principal biomes of southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 75(2): 215-220
- Zedda L, Rambold G, 2004. Diversity change of soil-growing lichens along a climate gradient in Southern Africa. In: Döbberler P, Rambold G (eds.) *Contributions to lichenology. Festschrift in honour of Hannes Hertel. Bibliotheca Lichenologica*, Stuttgart, Berlin. 701-714
- Zhang T, Jia R, Yu L, 2016. Diversity and distribution of soil fungal communities associated with biological soil crusts in the southeastern Tengger Desert (China) as revealed by 454 pyrosequencing. *Fungal Ecology*, 23: 156-163
- Zhang T, Wei JC, 2011. Survival analyses of symbionts isolated from *Endocarpon pusillum* Hedwig to desiccation and starvation stress. *Science China Life Sciences*, 54(5): 480-489
- Zhang T, Wei X, Zhang Y, Liu H, Yu L, 2015. Diversity and distribution of lichen-associated fungi in the Ny-Ålesund Region (Svalbard, High Arctic) as revealed by 454 pyrosequencing. *Scientific Reports*, 5(1): 14850
- Zheng YP, Zhang BC, Zhao JC, Xu M, 2010. The contribution of *Microcoleus vaginatus* to the formation of algal crust in the arid desert. *Acta Ecologica Sinica*, 30(6): 1655-1664 (in Chinese)
- Zuo YB, Liu DL, Li CX, Chen YH, Wei XL, 2018. A new species of the lichenised genus *Anamylopsora* (Baeomycetaceae, Baeomycetales) from Tengger Desert of China. *Mycosystema*, 41: 107-118
- [附中文参考文献]
- 李卫红, 任天瑞, 周智彬, 刘加珍, 2005. 新疆古尔班通古特沙漠生物结皮的土壤理化性质分析. *冰川冻土*, 27(4): 619-626
- 李新荣, 张元明, 赵允格, 2009. 生物土壤结皮研究: 进展、前沿与展望. *地球科学进展*, 24(1): 11-24
- 王治军, 魏鑫丽, 陈玉惠, 2017. 荒漠地衣对沙坡头人工植被固沙区的生态影响. *菌物学报*, 36(9): 1260-1270
- 魏江春, 2005. 沙漠生物地毯工程——干旱沙漠治理的新途径. *干旱区研究*, 22(3): 287-288
- 吴丽, 张高科, 陈晓国, 兰书斌, 张德禄, 胡春香, 2014. 生物结皮的发育演替与微生物生物量变化. *环境科学*, 35(4): 1479-1485
- 吴玉环, 高谦, 程国栋, 2002. 生物土壤结皮的生态功能. *生态学杂志*, 21: 41-45
- 杨军, 魏江春, 2014. 腾格里沙漠沙坡头地区荒漠地衣与生物地毯工程. *菌物学报*, 33(5): 1025-1035
- 郑云普, 张丙昌, 赵建成, 徐明, 2010. 具鞘微鞘藻在荒漠藻结皮形成过程中的作用. *生态学报*, 30(6): 1655-1664

(本文责编: 韩丽)