

生物结皮光合作用对光温水的响应及其 对结皮空间分布格局的解译 ——以黄土丘陵区为例

赵允格^{1,*}, 许明祥¹, Jayne Belnap²

(1. 西北农林科技大学水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100

2. 美国地质调查局西南生物科学中心峡谷地实验站, Utah, Moab 84532)

摘要:生物结皮是具有生命活性的地表覆被物,在黄土丘陵半干旱区广泛发育。迄今有关该区不同类型生物结皮的光合、呼吸作用潜力及其影响因素还不清楚。通过野外调查采样,利用室内半开放光合测定系统,测定了黄土丘陵区典型的藻类(3年生)、藓类(土生扭口藓)生物结皮(13年生)光合及呼吸作用过程对水分、温度及光照等环境因子的响应,在此基础上,解释了不同类型生物结皮空间分布格局的内在原因。结果表明:(1)在适合的光温水条件下,生物结皮的光合及呼吸作用强度取决于生物组成,研究区藓结皮的光合及呼吸作用速率显著高于藻结皮;(2)水分是生物结皮光合、呼吸作用的关键影响因子,只有当水分含量达到一定水平,才有光合及呼吸的可能。黄土丘陵区藓类及藻类生物结皮光合作用最适水分条件分别为80%—100%和40%—80%田间持水量。(3)藓类及藻类生物结皮光合作用光补偿点 PAR 均低于 $10\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光饱和点 PAR 分别为1000和 $800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,研究中2类生物结皮均未出现光抑制现象。(4)温度显著影响生物结皮的光合及呼吸作用,研究区藓类及藻类生物结皮的最适光合温度分别为20—25℃和25—30℃。(5)生物结皮光合作用对含水量及温度的响应可以解释结皮的空间分布特征。藻类植物光合作用的最适含水量较低而最适温度较高,因此在失水较快的阳坡及开阔地面上依然可以大面积发育;而藓类植物光合作用对水分条件要求较高,因此在水分条件较好的阴坡、低洼地才易演替至藓结皮阶段。

关键词:生物结皮;藻类植物;藓类植物(土生扭口藓);光合作用;环境因子

Response of biocrusts' photosynthesis to environmental factors: a possible explanation of the spatial distribution of biocrusts in the Hilly Loess Plateau region of China

ZHAO Yunge^{1,*}, XU Mingxiang¹, Jayne Belnap²

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

2 US Geological Survey, Southwest Biological Science Center, Canyonlands Research Station, Moab, UT 84532, USA

Abstract: Biological soil crusts (biocrusts) are a ubiquitous living cover in grasslands that were rehabilitated during the "Grain for Green" eco-project implemented in the Loess Plateau region of China. In mature vascular plant communities, biocrusts often cover up to 60%—70% the soil surface, whereas in newly restored areas biocrust cover can be up to 90%. Despite being a substantial source of soil organic material, little research has been done on photosynthetic and respiration activities and on how photosynthetic and respiration rates in different successional stages of biocrusts respond to varying environmental factors including light intensity, water content and temperature. To further understand this, we collected samples in Hilly Loess Plateau region from a 3 year-old rehabilitated site representing an early successional biocrust

基金项目:国家自然科学基金面上项目(40971174);中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-443);中国科学院“西部之光”人才培养计划项目

收稿日期:2009-06-29; **修订日期:**2009-12-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zyunge@ms.iswc.ac.cn

community dominated by cyanobacteria, and from a 13-year rehabilitated site, representing a well developed late successional biocrust community that was dominated by the moss *Barbula vinealis*. Using a semi-open countertop CO₂ gas exchange under controlled laboratory conditions, we measured the response of photosynthesis and dark respiration of four replicate samples of each kind of biocrust. We subjected them to five different water contents that ranged from 20% to 100% field water holding capacity in 20% increments, 15 different light intensities from 0 to 1800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PAR (photosynthetically active radiation), and six temperatures that increased from 5 to 30°C in 5°C increments. Results showed that (1) photosynthesis and dark respiration activities in biocrusts from this region were controlled mainly by the composition of the biocrust community. Photosynthesis and dark respiration rates in moss-dominated biocrusts were significantly higher than those in cyanobacteria-dominated biocrusts when measured under similar temperature and light intensity with fully activated biocrusts samples. (2) Water was a critical environmental factor in determining photosynthetic rates of biocrusts, in that gas exchange was possible only after a certain moisture level was reached. The optimal moisture for photosynthesis (both net and gross photosynthesis) in moss and cyanobacteria dominated biocrusts from the study region were 80%–100% and 40%–80% field water capacity, respectively. (3) Both moss and cyanobacteria dominated biocrusts showed a low light compensation point that was below 10 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PAR. The light saturation point for moss- and cyanobacteria- dominated biocrusts were 1000 and 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PAR, respectively. Light inhibition for photosynthesis was not found in either kind of biocrust. (4) Temperature showed a significant influence on photosynthesis and dark respiration in biocrusts. The optimal temperature for photosynthesis (both net and gross photosynthesis) in moss and cyanobacteria dominated biocrusts from Hilly Loess Plateau region were 20–25°C and 25–30°C, respectively. (5) Response of biocrusts' net photosynthesis to environmental factors likely explains the observed spatial distribution pattern of biocrusts in the research region. We have observed cyanobacteria crusts generally dominate the sunny, open habitats in these grasslands, whereas moss-dominated crusts are found in shadier habitats. Accordingly, our results show cyanobacteria-dominated crusts have higher carbon gain at lower moisture and higher temperatures (similar to those found in the sunny open habitats), relative to the moss-dominated crusts, whose carbon gain was greater under cooler and moisture conditions (as is found in shadier habitats).

Key Words: biocrusts; cyanobacteria; *Barbula vinealis*; photosynthesis; environmental factors

生物土壤结皮(简称生物结皮)是干旱半干旱区广泛发育的具有生命活性的地表覆被物,平均盖度可以达到70%以上,具有重要的生态功能^[1]。例如,它可以通过结皮生物的菌丝体、假根系等黏结、捆绑土壤颗粒,从而稳固土壤表面,减少表层土壤随风力、水力侵蚀流失^[1];生物结皮中的蓝藻(如常见的 *Nostoc* sp.)及蓝藻共生地衣(如 *Collema* sp.)的固氮功能,是贫瘠的荒漠化土壤的重要氮源之一^[2];生物结皮中的藻类、地衣及苔藓等可通过光合作用,增加表层土壤有机碳含量^[1,3-5]。近年来,随着土壤沙化问题的日益突出和人们对生态环境的重视,生物结皮这一地表景观逐渐成为恢复生态学、土壤学及水土保持学等学科关注的热点^[3-9]。有关生物结皮对水分入渗、土壤流失、固氮功能及其影响因素等方面取得众多有价值的结论^[1]。然而,对生物结皮光合固碳及其影响因素的研究相对薄弱^[10],已有的研究多针对生物结皮某些组分,如藻类或地衣类植物^[11-13],而将生物结皮作为一个有机整体探索其光合作用及其影响因素的研究很少,人们对生物结皮的潜在生产力及影响因素知之甚少。

生物结皮的组成及时空分布特征是生物结皮相关研究的基本内容,目前已经积累了丰富的资料并取得重要进展^[1,9,14-16]。研究表明,生物结皮的形成和发育与气候、土壤结构、质地、酸碱度及养分含量等有关,此外,还受地形、高等植被等的影响。对特定的生境,生物结皮在时间尺度上的分布格局主要取决于扰动史,包括扰动时间、频率和强度^[1,9,14-16];空间尺度上,各类生物结皮的分布主要与地形(包括地表小地形)、高等植物分布及发育状况有关。在很多生态区,生物结皮的形成均起始于藻类生物的定居^[1,9,14,16],然后随着藻类的大量

繁衍并对土壤环境条件的改善,土壤表面逐渐趋于稳定,地衣、苔藓类等略高等的植物迁入并繁衍,逐渐形成以藻类与地衣类和/或苔藓类共存的复合生物结皮^[1,9,15-16]。空间上,藻类生物结皮主要分布于扰动频繁、水分条件较差的阳坡、坡顶及高等植被之间的开阔地上,而藓类植物结皮则多见于高等植物冠层下、阴坡、坡脚及坡地的低洼处等水分条件好、扰动少的地块上^[1,14-16];而作为生物结皮的另一种主要构成物——地衣,则常见于表面较为稳定的开阔地上。生物结皮的这种空间分布格局是随机的,还是有其内在的必然性?迄今鲜见研究报道。

本文通过野外调查结合典型样地采样,测定了黄土丘陵区藻类和藓类生物结皮光合及暗呼吸作用对水分、光照及温度等主要环境因素的响应。通过研究 2 类生物结皮光合作用对光照、温度及水分的响应,探讨了生物结皮空间分布格局的内在原因,以期对生物结皮现象及其生态功能研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验以陕北黄土丘陵区(陕西省安塞县)退耕地上典型的藻类生物结皮(3 年生)及藓类植物结皮(13 年生)为研究对象,研究样地基本状况见表 1。在研究区,农地退耕当年即有浅色藻结皮发育,因此,本文以土地退耕年限确定生物结皮的发育年限,土地的退耕年限来自中科院安塞水土保持野外实验站记录。试验于 2007 年 8 月在野外调查的基础上,通过选取典型地段的代表性(结皮完整、没有人类及野生动物破坏痕迹)藻类生物结皮及藓类生物结皮,各样地选取 10 个采样点,以塑料培养皿(内径 9cm,深 1.3cm)采取生物结皮样品,带回实验室在室温下风干后低温保存待用。

表 1 样地概况

Table 1 Characteristics of the study sites

样地 Study sites	海拔/m Altitude	坡度/(°) Gradient	地形 Relief	坡向 Aspect	年限/a Rehabilitated age	主要植被 Dominate plant species	植被 盖度/% Vegetation coverage	结皮 盖度/% Crust coverage	苔藓 盖度/% Moss coverage
F1	1250	15	梁坡	北偏西	13	铁杆蒿 <i>Artemisia gmelini</i> , 长芒草 <i>Stipa bungeana</i>	60	90	86
F2	1261	<5	塬坡	塬顶	3	茵陈蒿 <i>Artemisia scoparia</i> , 长芒草 <i>Stipa bungeana</i> , 苦荬菜 <i>Ixeris denticulata</i> , 猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	60	90	<5

注:结皮的生物组成,藻类结皮中常见种类包括蓝藻中的点形粘球藻 *Gloeocapsa punctata*,具翼翅线藻 *Petalonema alatum*;星球藻属一种 *Asterocapsa* sp. 和绿藻中的土生绿球藻 *Chlorella humicola*,小球藻 *Chlorella vulgaris*;藓结皮中藓类植物为土生扭口藓 *Barbula vinealis*,个别样品中杂有其它藓种,但数量极少

1.2 样品预处理

光合作用测定开始之前 4—5d,在 2 类供试样品中随机取出 5 培养皿生物结皮,以去离子水湿润后,在每个培养皿中随机选取 3—5 点(确保结皮表面完整、无裂隙),采集生物结皮待测样,放入特制金属培养皿(内径 2.2cm,深 1.0cm),保证样品填满金属小皿。2 类结皮样品各取 16 金属培养皿。然后,充分湿润样品,置于生长箱内,在 12h 及 15℃(光照强度: $(420 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PAR(光合有效辐射, photosynthetically active radiation))/8℃(暗)光照、温度周期下培养。期间,于光照周期内每 3h 左右喷去离子水 1 次,保证样品湿润,使其充分恢复生理活性。

1.3 光合作用测定装置及程序

生物结皮光合及呼吸速率试验于美国地质勘查局西南生物科学中心 Canyonlands 实验站完成。试验采用半开放式光合测定系统进行^[17]。该系统主要由气体混合仪、远红外二氧化碳分析及水分测定仪、水浴恒温小气室及冷光照明灯组成。试验开始前,先将 2 类生物结皮样品随机分为 4 组(即 4 重复),每组 4 金属培养皿,分别在不同条件下测定各组样品光合及暗呼吸速率。测定时,将每组生物结皮样品置于恒温小气室,通入

CO_2 浓度为 $(375 \pm 3) \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$ 的混合气体,打开照明灯,于 $\text{PAR}(1000 \pm 50) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光照强度下平衡 10min,测定样品净光合速率(Net Photosynthesis, NPS);然后,关闭光源,用黑布遮盖恒温气室,黑暗条件下平衡培养 10min,测定样品暗呼吸速率(Dark Respiration, DR)。差减法分别计算出单位面积生物结皮毛光合速率(Gross Photosynthesis, GPS)。

1.4 试验设计

(1)含水量对生物结皮光合及呼吸作用的影响:试验中样品含水量采用生物结皮层土壤田间持水量的百分数表示,2 类生物结皮的田间持水量分别为 30% 和 47% (重量含水量, $n = 20$)。试验中样品含水量设为 100%, 80%, 60%, 40% 及 20% 田间持水量 5 个水平。测定时从 100% 田间持水量开始,按照含水量从高到低顺序测定。在温度及光照强度分别为 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 和 $\text{PAR}(1000 \pm 50) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 条件下测定光合及呼吸速率,测完后,于 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$ 及光照 $(420 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的培养箱中逐渐干燥样品至下一目标含水量,继续测定。

(2)生物结皮对光照强度的响应:设 PAR 为 0, 10, 20, 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 1000, 1500, $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定温度 $(25 \pm 0.5)^\circ\text{C}$, 样品含水量采用 100% 田间持水量。

(3)生物结皮对环境温度的响应:温度设 5, 10, 15, 20, 25, 30°C 6 个水平,测定时光照强度 PAR 为 $(1000 \pm 50) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 样品含水量为 100% 田间持水量。6 个温度随机设定,测定过程中样品温度保持在目标温度的 $\pm 0.5^\circ\text{C}$ 范围内,测定前样品在与待测温度相同的培养箱中预培养 2h。

1.5 数据处理

用 SPSS13.0 (SPSS 13.0 for windows) 统计分析软件对 2 类生物结皮在不同光温水条件下的毛光合、净光合及暗呼吸速率的平均值进行差异显著性检验,显著性水准 $P = 0.05$ 。

2 结果分析

2.1 生物结皮光合及暗呼吸过程对结皮含水量的响应

与高等维管束植物不同,以低等变水植物为主的结皮生物,其生理活性主要受制于可利用的液态水,只有当生物体的含水量达到一定水平,才有呼吸、光合及固氮等生理活动的可能,而且这些生理活性与生物体内含水量水平密切相关^[11]。图 1 是研究区 2 类典型生物结皮光合及暗呼吸作用对含水量的响应。含水量对 2 类生物结皮的光合及呼吸作用均具有显著的影响,同时由于物种的差异,藓结皮与藻结皮对水分变化的响应有所不同。

藓结皮光合速率(包括 GPS 和 NPS)在水分含量 100% 和 80% 时最高,这 2 个含水量条件下的光合速率无显著性差异。随着含水量的降低,光合速率显著降低,当含水量降至 40% 时,藓结皮净光合速率降为 100% 田间持水量的 50% 左右。当含水量降至 20% 时,净光合速率仅为最大值的 20% 左右。结皮暗呼吸速率(DR)在含水量 40% 以上时无显著性差异,只有在 20% 田间持水量时,暗呼吸速率才显著降低。

藻结皮光合速率随样品含水量的降低则呈现先增后减的变化趋势,当含水量降至 40% 田间持水量时,结皮光合速率达最大值。但在 80%—40% 含水量之间,藻结皮光合速率无显著差异。结皮暗呼吸与光合速率表现出类似规律,即 40%—80% 含水量条件下暗呼吸速率差异不显著,但却显著高于 100% 与 20% 时的呼吸速率。值得指出的是,虽然在 100% 和 20% 含水量条件下暗呼吸速率无显著性差异,但二者的成因却有质的区别,前者主要是水分对气体交换的阻碍所致,而后者则是藻类植物生命活性降低的结果。

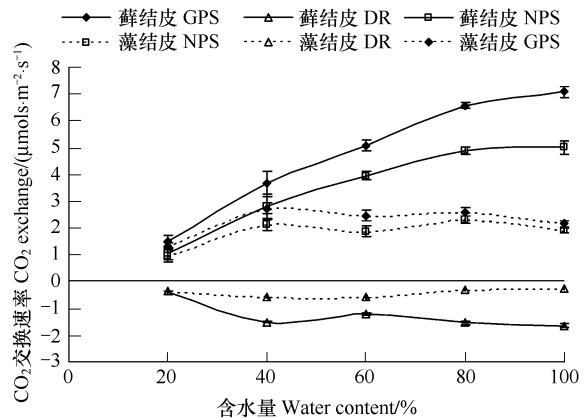


图 1 生物结皮光合及呼吸速率对结皮含水量的响应

Fig.1 Response of photosynthesis and dark respiration of moss and cyanobacteria dominated crusts to moisture

此外,从图 1 可见,在水分含量适合时(本试验中为 40%—100% 田间持水量),藓结皮的光合及暗呼吸速率均远远大于藻结皮。当含水量降至田间持水量的 20% 时,2 类生物结皮的光合及呼吸速率均显著降低,二者的光合速率、暗呼吸速率之间差异不显著,表明当水、温及光照充分时,生物组成是生物结皮的光合作用的关键影响因素;水分状况较差时,水分则成为结皮生物光合作用的限制性因子。

2.2 生物结皮光合作用过程对光照强度的响应

图 2 是研究区藻类及藓类植物生物结皮净光合速率(NPS)在不同光照强度下的变化趋势线。2 类生物结皮的光补偿点非常低, PAR 均小于 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。其后随着光照强度的增加,结皮的净光合速率显著增加,藓结皮在 PAR $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右达到光饱和点,藻结皮的光饱和点 PAR 约为 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,此后,随着光照强度的增加,生物结皮的净光合速率无显著增加,表明结皮生物为弱光照植物。试验条件下,2 类生物结皮均未出现光抑制现象。

此外,从图 2 可见,在达到光补偿点后,同一光强下,藓结皮的净光合速率远远大于藻结皮;当达到光饱和点后(以 PAR $1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光合速率为例)藓结皮的净光合速率约是藻结皮的 2.5 倍,再次表明在适合的光温水条件下,生物结皮的光合固碳潜力取决于生物组成。

2.3 生物结皮光合及暗呼吸过程对温度的响应

在充足的水分和光照条件下,生物结皮的光合及暗呼吸作用速率还与环境温度有关。图 3 是研究区 2 类生物结皮光合及呼吸作用速率在 5—30℃ 温度范围的变化曲线。可见,在充足的水分及光照条件下,温度对生物结皮的光合及呼吸作用过程影响显著。在 30℃ 以下,生物结皮的毛光合(GPS)及暗呼吸(DR)随温度升高显著增加,净光合速率(NPS)在 25℃ 以下随温度升高而显著增加。但在 5—30℃ 的范围内,温度未构成生物结皮光合及呼吸的限制性因子。5℃ 时,藓结皮和藻结皮均可进行光合作用,此时 2 类结皮的净光合速率分别可达到相应最大值的 37% 和 29%。此后随温度升高,生物结皮的净光合速率显著增加,并在 25℃ 时达到最大值,分别为 $5.0 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $1.9 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;此后,随温度升高,光合速率增加幅度小于呼吸作用,导致结皮净光合速率降低。试验条件下,藓结皮和藻结皮的最适光合温度分别为 20—25℃ 和 25—30℃。

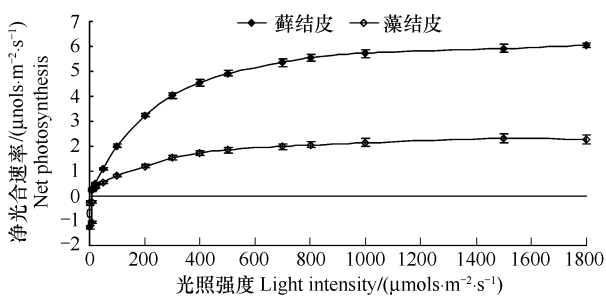


图 2 生物结皮净光合速率对光照强度的响应

Fig. 2 Response of net photosynthesis of moss and cyanobacteria dominated crusts to light intensity

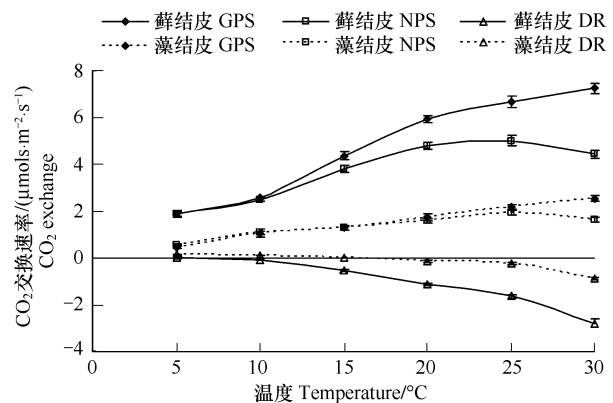


图 3 生物结皮光合及呼吸速率对温度的响应

Fig. 3 Response of photosynthesis and dark respiration of moss and cyanobacteria dominated crusts to temperature

3 讨论

3.1 含水量的影响

构成生物结皮的藻类、地衣及苔藓植物多为耐旱的变水植物,其重要特征之一就是植物体内的含水量会随环境含水量的变化而变化,而且,生物体许多生理代谢过程,包括光合及呼吸,均和植物体的水分含量密切相关。甚至可以说,水分是这些低等植物光合及呼吸作用的决定性因素,只有含水量达到一定水平,才有光合

及呼吸等生理活动的可能。本研究的结果也证实了这一点。但不同组成的生物结皮光合作用过程对含水量变化的响应方式有显著差异。本研究中,藻结皮光合作用的最适含水量为 40%—80%,而藓结皮为 80%—100%。迄今为止,有关生物结皮的光合作用研究多针对结皮中某种组分,特别是地衣和苔藓植物^[11-12,18],而将生物结皮作为一个整体(包括土壤)的研究还不多见,更鲜见水分含量变化对藻结皮光合作用影响的相关研究。关于地衣植物光合作用对含水量变化响应的研究结果表明,地衣植物的最大光合速率出现于植物体 50% 饱和含水量条件下,超饱和含水量状况下的光合速率会因水分的阻滞作用而降低^[10,12],与本研究中的藻结皮对含水量变化的响应具有一致性。而藓类植物光合作用过程对水分变化的响应结果则表明,藓类植物最适光合含水量一般比较高,多在 70% 饱和含水量(植物体的饱和含水量)以上,如刘应迪等报道,对湿地葡灯藓、大羽藓和垂藓的最适光合水分分别为 70%—80% 和 80%—95%^[18],与本文的研究结果比较接近,表明藓结皮的光合作用需要较高的含水量。

以上现象可以从这 3 类生物的生活型中找到合理解释。地衣是藻与真菌的共生体,藻是地衣植物光合作用发生者,而土壤中的藻类,以土壤为载体。因此,无论是土壤中的游离藻还是地衣体内的共生藻,它们的水分状况均与介质(包括土壤及地衣体)的含水量状况密切相关,同时介质水分状况又会通过影响气体交换通道而影响光合呼吸速率^[10,12]。因此含水量过高或者过低都会影响光合呼吸速率。而藓类植物则直立于空气中,除在降雨过程中,水分很少成为其光合过程中气体交换的障碍。但是,作为变水植物和非维管束植物,一方面它们植株体内的含水量会随环境湿度的变化而变化,另一方面,它们又不能从土壤中直接吸收水分(但土壤含水量可以通过影响近地表空气湿度而影响藓类植物体内水分散失的速率),因此,在干燥或者温度较高的条件下植株体内的水分极易散失。试验中观察到,随水分的散失,藓类植物会逐渐皱缩(影响有效光合面积),颜色加深(叶绿素含量变化),进而导致光合速率降低,直至当含水量降低至一定水平,植株体进入休眠状态。

3.2 光照强度的影响

藻类、地衣及苔藓类植物为弱光照植物^[19]。藻结皮和藓结皮的光补偿点 PAR 均小于 $10\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,在极其微弱的光照条件下,结皮生物就有净光合,这对结皮生物对早晨及傍晚地表凝结水的利用具有重要生态意义。此外,研究结果表明,两类生物结皮的光饱和点 PAR 均小于 $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,仅相当于散射光的 50% 左右,从一定程度也揭示了生物结皮可以在高等植被的冠层下、低洼地等弱光照区发生发育的原因。研究未发现光抑制现象,但这一结论并不等同于光照不会抑制结皮的光合作用。因为在自然界中,任何一个影响因素都不是孤立存在的,对光照来说,虽然强光照对生物结皮的光合作用没有抑制,但是,强光照会增加结皮层水分散失的速率进而间接抑制生物结皮的光合作用。

3.3 温度的影响

温度是影响光合作用的重要环境因素之一,生物结皮的光合作用也不例外。在充足的水分及光照条件下,温度显著影响生物结皮的光合及暗呼吸作用。试验条件下,黄土丘陵半干旱区藓结皮和藻结皮的最适光合温度分别为 20—25℃ 和 25—30℃,与大多植物的最适光合温度相符合^[19]。黄土丘陵区生长季(5—10 月份)地表平均温度为 22℃(中国科学院安塞水土保持综合试验站观测数据),因此,研究区的整个生长季节,温度本身不会成为结皮光合作用的限制性因子。但是温度会通过影响结皮层水分含量而影响生物结皮的光合作用过程。当温度较低时,虽然光合速率降低,但结皮湿润时间的延长,增加了其有效光合时间,同时也降低了呼吸消耗,也许反倒有利于生物结皮的形成和发育。相反,当温度升高时,光合及呼吸速率增加,同时地表水分散失的速率亦增加,结皮的净物质累积也许会降低。

3.4 生物结皮光合作用对结皮空间分布格局的解译

在自然界,任何一种植物的分布格局都是其自身生物学特性与环境因子,包括光照、水分、地形以及土壤结构、质地、酸性、养分状况等相适应的结果。对特定的生态区,在土壤、气候相对一致条件下,生物的空间分布主要是其本身生物学属性及其生态适应性的表现。对生物结皮而言,由于藻类属于低等植物,对环境

条件要求不高,在土壤、岩石及水体中均有存在,因此只要有一个相对稳定的土壤环境,即可大量发育形成藻结皮。而相对高等的藓类植物则需要比较稳定的土壤表面。结果表明,黄土丘陵区藻结皮光合作用最适温度高于藓结皮,而最适含水量低于藓结皮,即相对藓类植物而言,藻类植物光合作用耐受的温度较高而含水量较低。因此,在温度较高、水分散失较快的环境中,藻类依然可以存活并发育成结皮。研究中的藓类植物(土生扭口藓)的光合作用对水分要求较高,而对温度的要求的较低。此外,由于该藓种易散失植株体水分,因此只有在环境相对稳定、阴凉、潮湿的环境中才能较好存活^[20]。

以上分析可以很好的解释黄土丘陵区退耕地生物结皮的空间分布格局。在该区,农地退耕后,人为活动减少,对土壤的扰动减少,无论是在阴坡还是阳坡,藻类植物很快生长、繁衍,并在高等植被之间的空地上形成藻结皮。4—5a 后,随着土壤环境的进一步稳定,逐渐满足了地衣、苔藓植物生长繁衍的要求,但地衣、苔藓植物能不能繁衍并成为相应的生物土壤结皮,还与由地形导致的小气候有关。在阴坡、低洼处及高等植被遮阴等光照较弱的地方,一般情况下,温度较低,土壤水分散失相对较慢,能够满足藓类植物光合作用需求的时段较长,因此藓类植物能够成片发育成结皮。反之,阳坡、坡顶及高等植被之间的开阔地等光照条件较好的地段,温度较高,进而导致地表水分散失较快,能够满足藓类植物光合作用的时间有限,因此很难演替至藓结皮阶段。对地衣植物而言,虽然它的光合同化作用对水分要求不高,但由于它是藻与真菌的共生体,生长发育速度较慢,因此,研究区即使 10a 以上的退耕地,地衣植物还未形成生物结皮的优势物种。最终,研究区生物结皮的空间分布格局表现为,阳坡的低洼处、阴坡及高等植被遮阴处以藓结皮为主,而阳坡及高等植被之间的空地上多以藻结皮为主。

4 结论

4.1 生物结皮的光合固碳潜力主要取决于其生物组成,在充足的水分及光照条件下,藓结皮的光合固碳能力显著高于藻结皮。

4.2 对特定组成的生物结皮,水分是结皮光合及呼吸作用的关键影响因子,黄土丘陵区藓结皮及藻结皮光合作用最适水分含量分别为 80%—100% 和 40%—80% 田间持水量。

4.3 结皮生物为弱光照植物,藻结皮及藓结皮的光补偿点 PAR 均低于 $10\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其光饱和点 PAR 分别为 1000 和 $800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,研究中藻结皮及藓结皮均未出现光抑制现象。

4.4 在水分及光照满足的条件下,温度显著影响生物结皮的光合及呼吸作用,但在 5—30℃ 的范围内,温度不成为生物结皮的光合及呼吸作用限制性因子。黄土丘陵区藓结皮及藻结皮的最适光合温度分别为 20—25℃ 和 25—30℃。

4.5 不同类型生物结皮光合作用过程对水分及温度的响应方式在一定程度上解释了生物结皮空间分布格局。藻类植物光合作用的最适含水量较低而最适温度较高,因此在失水较快的阳坡及开阔地面上依然可以大面积发育;而藓类植物光合作用对水分条件要求较高,因此在水分条件较好的阴坡、低洼地才易演替至藓结皮阶段。

致谢:本研究得到了中国科学院安塞水土保持综合试验站和美国地质勘探局西南生物科学中心,峡谷地研究站的支持,感谢 Ed Grote 和 Sue Phillips 对本研究提供的帮助。

References:

- [1] Belnap J, Büdel B, Lange O L. Biological soil crusts: characteristics and distribution//Belnap J, Lange O L eds. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin: Springer, 2003: 3-30.
- [2] Belnap J. Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts//Belnap J, Lange O L eds. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin: Springer, 2003: 241-261.
- [3] Xiao B, Zhao Y G, Shao M A. Effects of biological soil crust on soil physicochemical properties in water-wind erosion crisscross region, northern Shaanxi province, China. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(11): 4662-4670.
- [4] Zhang Y M, Yang W K, Wang X Q, Zhang D Y. Influence of cryptogamic soil crusts on accumulation of soil organic matter in Gurbantunggut

- desert, Northern Xinjiang, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(12): 3420-3425.
- [5] Marsh J, Nouvet S, Sanborn P, Coxson D. Composition and function of biological soil crust communities along topographic gradients in grasslands of central interior British Columbia (Chilcotin) and southwestern Yukon (Kluane). *Canadian Journal of Botany*, 2006, 84: 717-736.
- [6] Zielke M, Ekker A S, Olsen R A, Spjelkavik S, Solheim B. The influence of abiotic factors on biological nitrogen fixation in different types of vegetation in the high Arctic, Svalbard. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2002, 34: 293-299.
- [7] Eldridge D J, Tozer M E. Distribution and floristics of bryophytes in soil crusts in semi-arid and arid eastern Australia. *Australian Journal of Botany*, 1996, 44: 223-247.
- [8] Jia B Q, Zhang H Q, Zhang Z Q, Ci L J. The study on the physical and chemical characteristics of sand soil crust in the Minqin county, Gansu Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(7): 1442-1448.
- [9] Büdel B, Darienko T, Deutschewitz K, Dojani S, Fridl T, Mohr K I, Salish M, Reisser W, Weber B. Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency. *Microbial Ecology*, 2009, 57: 229-247.
- [10] Lang O L. Photosynthesis of soil-crust biota as dependent on environmental factors//Belnap J, Lange O L eds. *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Berlin: Springer, 2003: 217-240.
- [11] Lange O L, Belnap J, Reichenberger H, Meyer A. Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Flora*, 1997, 192: 1-15.
- [12] Lange O L, Belnap J, Reichenberger H. Photosynthesis of the cyanobacterial soil crust lichen *Collema tenax* for arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature response of CO₂ exchange. *Functional Ecology*, 1998, 12: 195-202.
- [13] Lange O L, Meyer A, Zellner H, Heber U. Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, 1994, 8: 253-264.
- [14] Zhang Y M, Wang X Q. Special distribution pattern of biological soil crusts//*Biological Soil Crusts in Zhunge'er Desert*. Beijing: Science Press, 2008: 48-73.
- [15] Zhao Y G., Xu M X, Wang Q J, Shao M A. Physical and chemical properties of biological soil crust on rehabilitation grassland in the Hilly Loess Plateau of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(8): 1429-1434.
- [16] Eldridge D J, Tozer M E. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens in semi-arid eastern Australia. *Bryologist*, 1997, 100: 28-39.
- [17] Field C B, Ball J T, Berry J A. Photosynthesis: principles and field techniques//Percy R W, Ehleringer J R, Mooney H A, Rundel P W eds. *Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. London: Chapman & Hall, 1991: 209-253.
- [18] Liu Y D, Zhu J Y, Chen J, Cao T. Relationships of water content to photosynthesis, respiration and water potential in three species of mosses. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001, 19(2): 135-142.
- [19] Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. 3ed. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1995: 46-53.
- [20] Zhang Y M, Cao T, Pan B R. A review on the studies of bryophyte ecology in arid and semiarid areas. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(7): 1129-1134.

参考文献:

- [3] 肖波, 赵允格, 邵明安. 陕北水蚀风蚀交错区两种生物结皮对土壤理化性质的影响. *生态学报*, 2007, 27(11): 4662-4670.
- [4] 张元明, 杨维康, 王雪芹, 张道远. 生物结皮影响下的土壤有机质分异特征. *生态学报*, 2005, 25(12): 3420-3425.
- [8] 贾宝全, 张红旗, 张志强, 慈龙骏. 甘肃省民勤沙区土壤结皮理化性质研究. *生态学报*, 2003, 23(7): 1442-1448.
- [14] 张元明, 王雪芹. 准噶尔荒漠生物结皮研究. 北京: 科学出版社, 2008: 48-73.
- [15] 赵允格, 许明祥, 王全九, 邵明安. 黄土丘陵区退耕地生物结皮理化性状初报. *应用生态学报*, 2006, 17(8): 1429-1434.
- [18] 刘应迪, 朱杰英, 陈军, 曹同. 3种藓类植物水分含量与光合作用、呼吸作用和水势的关系. *武汉植物学研究*, 2001, 19(2): 135-142.
- [20] 张元明, 曹同, 潘伯荣. 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学研究综述. *生态学报*, 2002, 22(7): 1129-1134.