DOI: 10.5846/stxb201903120463

冯天骄, 张智起, 张立旭, 徐炜, 贺金生. 干旱半干旱区生态系统凝结水的影响因素及其作用研究进展. 生态学报, 2021, 41(2): 456-468.

Feng T J, Zhang Z Q, Zhang L X, Xu W, He J S. Review on the influencing factors and functions of condensated water in arid and semi-arid ecosystems. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(2): 456-468.

干旱半干旱区生态系统凝结水的影响因素及其作用研究进展

冯天骄^{1,2}, 张智起¹, 张立旭¹, 徐 炜¹, 贺金生^{1,3,*}

1 北京大学城市与环境学院, 北京 100871

2 城市与区域生态国家重点实验室, 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085

3 兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

摘要: 凝结水是干旱半干旱生态系统重要的水分补给来源, 对于维持生态系统功能具有重要意义。综述了干旱半干旱生态系统气象条件、地形环境和植被属性等因素对凝结水形成的影响, 以及气候和环境变化对凝结水产量的影响机制。在此基础上, 进一步从植被生长、生物土壤结皮、小型动物、微生物和地表水热平衡过程等方面, 探讨了凝结水产量变化对干旱半干旱生态系统组成和过程的重要作用。最后对未来相关研究提出以下建议: (1) 增加长时间序列的凝结水观测数据分析, (2) 系统探讨凝结水对于干旱半干旱区生态系统功能的综合影响, 并 (3) 完善气候变化背景下凝结水与生态系统关系的相关研究。本文旨在对该领域的未来研究提出综述、建议和展望。

关键词: 干旱半干旱区; 凝结水; 气候变化; 生态系统过程; 生态水文效应

Review on the influencing factors and functions of condensated water in arid and semi-arid ecosystems

FENG Tianjiao^{1,2}, ZHANG Zhiqi¹, ZHANG Lixu¹, XU Wei¹, HE Jinsheng^{1,3,*}

1 College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

2 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

3 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: In arid and semi-arid regions, condensated water is one of the most important sources of water supply to maintain the ecosystem function. In this paper, we reviewed the effects of meteorological conditions, topographic environment and vegetation attributes on the formation and yield of condensated water in arid and semi-arid ecosystems, as well as the mechanism of condensated water's influence on ecosystem function. The relationship between the condensated water variation and compositions of arid and semi-arid ecosystem was also discussed from the aspects of vegetation growth, biological soil crust, small animals, microorganisms, and surface water-heat processes. Finally, several suggestions for future research on the condensated water were provided in this paper. We should improve the observation and data analysis of condensated water in a long time series in future research, systematically discuss the comprehensive effects of the condensated water on ecosystem functions in arid and semi-arid regions, and further strengthen the study of the relationship between condensated water and ecosystems under climate change.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31630009, 31570394, 41901021); 博士后基金 (2019M650002)

收稿日期: 2019-03-12; 修订日期: 2020-10-30

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jshe@pku.edu.cn

Key Words: arid and semi-arid regions; condensated water; climate change; ecosystem processes; eco-hydrological effect

1 凝结水在干旱半干旱地区的重要作用

凝结水是地表温度下降至露点温度后,水汽在植被和土壤表面形成的冷凝产物^[1-2],主要类型为动植物表面附着的露水和土壤凝结水^[3-4]。在水分为主要限制因子的干旱半干旱地区生态系统中,凝结水作为重要的水分输入能够对地表环境和生物群落产生巨大的影响,对维护生态系统功能和服务也尤为关键^[3-5]。凝结水不仅是植物、小型动物、微生物和生物土壤结皮等重要的水分来源^[6-9],对生态系统水热平衡过程也有着不容忽视的影响^[10]。例如在以色列的内盖夫沙漠(Negev Desert),凝结水全年产量能占到降雨总量的 36%^[11];印度塔尔沙漠(Thar Desert)的凝结水产量也能占到降雨总量的 37%^[12];在中国的黄土高原半干旱区和新疆塔克拉玛干沙漠地区,以凝结水为主的非降水性陆面水分分别能占到陆面水分总来源的 15%和 33%^[13-14],因此很多学者认为在干旱、半干旱地区开展凝结水的相关研究具有十分重要的意义^[2, 14-15]。

凝结水的形成与气候条件 and 环境因素密切相关,所以生态系统环境变化,特别是近年来剧烈的气候变化可能会对干旱半干旱区的凝结水产量产生重要的影响。已有的研究表明,凝结水对气温、湿度、风速等环境因素的改变十分敏感^[16],不同生境中的凝结水产量也有很大的差异^[17],因此气候变化所导致的植被类型改变和环境因素变化都将对凝结水的形成过程造成严重的影响^[18-19]。但目前关于两者关系的研究却由于未受重视而不甚了解,所以研究凝结水对气候变化的响应及其对干旱半干旱生态系统的影响也是目前亟需重视的研究领域。

为了让研究者们更清晰地了解这一领域当前的研究进展,本文在总结国内外已有研究的基础上,综述了凝结水的研究方法,气象条件、地形环境和植被属性对凝结水形成过程的影响机制,以及凝结水对干旱半干旱生态系统中的植物、小型动物、微生物和地表水热平衡过程的影响,并针对气候变化背景下生态系统响应等关键问题,分析了气候变化对凝结水的影响及其可能导致的后果。最后,本文针对目前国内外的凝结水研究现状,提出未来凝结水研究需重点关注的几个科学问题,以期对未来研究提供方向和建议,弥补干旱半干旱区凝结水研究在方法论和系统性等方面的不足。

2 干旱半干旱区凝结水的研究方法

干旱、半干旱区凝结水的研究最早开始于 20 世纪 40 年代^[20]。截至目前,国内外关于凝结水的研究多集中在凝结水的采集手段^[2, 21-22]、测定方法^[23-25]、数量变化特征^[11, 26-27]、影响因素^[28, 29]及其生态水文效应^[1, 16, 30]等方面,研究区域主要分布在干旱、半干旱地区的沙漠、草地、灌丛、森林等生态系统(图 1,附表 1)。虽然目前针对干旱、半干旱区凝结水的研究越来越受到重视,研究数量也日益增多,但研究内容相对零散,也缺乏从生态系统角度对凝结水的作用和影响进行系统性的总结,尤其是气候变化背景下凝结水产量如何变化及其对生态系统的影响目前被严重忽视。探究凝结水对干旱半干旱生态系统的重要性,一直是凝结水研究的热点问题。但目前很多研究只是关注到凝结水对生态系统中的某个过程产生了一定的促进或抑制作用,却没有从更微观的角度深入探究凝结水在其中的作用机理和影响机制,也缺乏从宏观角度探讨凝结水对干旱半干旱区生态系统整体服务和功能的影响。所以未来我们需要以一些典型的干旱半干旱生态系统作为范例,全面系统地研究清楚凝结水对生态系统哪些过程和功能产生影响,通过什么途径和方式产生这些影响以及影响的程度有多大,从而帮助我们更好地理解凝结水与干旱半干旱生态系统的相互作用关系。

目前,研究凝结水的测定形成主要包括模型估算和野外实测两类方法。模型估算主要是根据空气温湿度、地表温度、地表净辐射、地表风速和植被类型等基本参数,通过 Penman-Monteith 公式法、水汽湍流输送法(涡度相关)、地表能量平衡方程和波文比能量平衡法等方法进行凝结水产量的估算和产露时间的模拟^[31];野外实测主要是通过叶片湿度传感器、蒸散仪、各类人造凝结面和同位素等方法来测量凝结水的凝结产量、持

图1 全球不同生态系统凝结水研究的区域分布图

Fig.1 Global distribution of condensed water research in different ecosystems

图中帕默尔干旱指数 PDSI 是基于 1981—2014 年降水量和潜在蒸散量计算的干旱指数, PDSI 值越大, 表示该地区越湿润; PDSI 值越小, 表示该地区越干旱

续时间和来源去向^[2, 23]。但目前针对凝结水的研究仍没有统一的方法^[23], 各种研究方法也都存在一定的缺陷^[30](表 1), 且各个区域的凝结水研究由于研究方法不同, 所得到的研究成果之间的可比性较低, 经常存在很大的争议。因此未来应着重规范凝结水的测定方法, 例如, 未来的凝结水相关研究可以在全球实验网络的基础上开展, 即在全球不同的生态系统中采用同一种方法测定凝结水产量, 并综合模型模拟和实测研究等多种研究方法对凝结水的凝结过程进行深入探讨, 这些都将是有助于凝结水研究的进一步发展。

表 1 凝结水的主要测定方法及其优缺点

Table 1 The current methods measuring condensed water and their advantages and disadvantages

测定方法 Methods	优点 Advantages	缺点 Disadvantages
叶片湿度传感器 Leaf wetness sensor	能够模拟叶片连续观测凝结水产量变化和持续时间变化 ^[24]	模拟叶片的凝结盘为塑料制品, 其材料性质与叶片明显不同, 测量的只是潜在凝结水产量 ^[24]
蒸渗仪法 Lysimeters	能够保持凝结面自然状态, 并实现监测自动化、数字化及遥测化, 是目前测量土壤凝结水较为理想的方法 ^[23, 31]	费用高, 对仪器的精度要求也很高, 并且称重装置对表面环境和土壤结构的改变及其边际效应也会对测量有一定影响 ^[23]
人造凝结面 Artificial condensation surface	制作方式简单, 造价成本低, 可以比较不同位置的凝结水产量并且避免下垫面异质性的影响 ^[24]	不能估算凝结水的形成速率或持续时间 ^[24] ; 且不同收集器的材质和形状不同, 也会导致对凝结水的吸收性不同, 结果之间难以比较 ^[32]
同位素标记法 Isotope labelling method	能够测定凝结水的来源和去向, 定量区分凝结水对植物和土壤水的贡献比例 ^[25]	费用高, 采样要求高, 结果只代表瞬时值, 不能进行高频率连续观测
Penman-Monteith 公式法	模型中既考虑了空气动力学和辐射项的作用, 又涉及作物的生理特征, 在农田生态系统中被广泛应用 ^[31, 33]	对环境条件假设过于理想, 现实情况下很难达到模型假设的要求, 因此会造成模拟结果的偏差 ^[31]
水汽湍流输送法(涡度相关) Eddy-covariance towers to flux measurements	能够获取长时间高频率的水通量观测数据, 并利用潜热通量计算凝结水产量 ^[31]	在低湍流, 风速较小的夜晚, 涡度相关法会造成夜间潜热通量的低估 ^[31]
地表能量平衡法 Surface energy balance method	数据易获取, 使用范围广, 可结合遥感数据进行大尺度的凝结水产量估算 ^[18]	属于间接测量, 受其他观测变量误差的显著影响, 误差因素较多, 可靠性较差 ^[23]

3 生态环境条件对凝结水的影响

3.1 气象条件对凝结水的影响

气象条件是凝结水发生的基础,凝结水的形成主要受到不同生态系统近地表温度差、空气相对湿度和风速等微气象条件的影响^[13, 27, 34]:(1)适当的温度差是凝结水发生的基础。大气容纳水汽的能力随温度的下降而下降,因此只有当水汽冷凝表面的温度低于露点温度,即地表温度显著低于空气温度时,才能在地表发生水分凝结^[18]。张强等在黄土高原半干旱区的陆面过程实验研究表明,当空气与地表的逆温强度为 0.2—0.4℃时,凝结水出现的频率最高可达 40%,但当逆温强度过大或过小时,都不利于夜间地表低温状态的维持,凝结水的出现频率也会因此降低^[13];(2)较高的空气湿度也是凝结水形成的关键。一般来说,近地层相对湿度越大,凝结水就越容易形成^[28, 35]。相关研究表明,凝结水一般只出现在相对湿度大于 60%的条件下,其出现频率会随近地层相对湿度增加而增大^[13];并且当相对湿度大于 75%时,凝结水的出现频率会有显著的急剧增加趋势^[29];(3)风速过慢或过快都会限制凝结水的形成。风速过慢不利于水汽流动和能量传输,但风速过大也会导致水汽冷凝完全停止,因为强风增加了冷凝表面与空气之间的对流换热,降低了两者的温差,也使地表更难达到露点温度^[19]。适中的风速强度正好保持了比较合适的近地表大气湍流扩散状态,既能使近地表水汽通过湍流输送不断得到补充,又能够保证夜间维持较低的地表温度,容易达到结露条件^[13]。例如 Guo 等在毛乌素沙地的研究表明,最有利于凝结水产生的风速范围大致在 3.0—3.6 m/s 之间,并且当地表风速大于 4.5 m/s 时,就很难有凝结水产生^[29, 36]。

联合国政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)的评估报告显示,1880—2012 年全球尺度的平均地表温度上升了 0.85℃,大气湿度从 1970 年以来略有上升但近些年出现下降的趋势,而近地表的风速在中低纬度地区也呈现下降的趋势^[37]。可以预见,这些气象因素的变化会对凝结水产量产生重要的影响^[27]。

3.2 地形环境对凝结水的影响

微地形的变化会通过影响上述气象因素对凝结水的形成产生影响。在同一区域,不同的坡向、坡位、坡度和海拔高度由于受到的有效辐射量不同,地表温度、空气含水量和风速等微气象条件也有所不同,因此造成凝结水产量在不同位置之间存在显著的差异^[38]。例如,潘颜霞等在腾格里沙漠典型流动沙丘和郭冰寒等在毛乌素沙地的凝结水研究均发现,不同坡向凝结水产量符合典型的水汽对流模型,受太阳辐射较少的阴坡凝结水产量比阳坡高,丘间低地凝结水产量比丘顶高,并且由于风力的差异,迎风坡的凝结水形成量也比背风坡高^[39-40]。此外,坡度对凝结水的影响还与地表的夜间长波反射有关,随着坡度的增加,夜间地表的长波反射减小,表面温度下降慢,不利于凝结水的生成。因此,坡度与凝结水凝结量呈负相关关系,垂直坡面上凝结水凝结量仅为水平面的一半^[39]。不同海拔高度对凝结水产量也有显著的影响,如 Kidron 等通过布片法在以色列内盖夫沙漠采集凝结水的实验表明,随着海拔的上升,凝结水产量和产露天数都有上升的趋势,原因主要是高海拔地区夜间长波辐射冷却较快,地表温度较低,并且相比低海拔地区具备更高的风速,更有利于空气对流,从而导致更多的凝结水凝结^[11]。

在不同区域中,土壤质地、土壤干燥度和地表粗糙程度等下垫面性质的差异都会影响凝结水的形成^[41-42]。研究表明,土壤质地(土壤粒径大小和结构)愈粘重,土壤凝结水量就越多^[20]。郭占荣等和方静等针对不同粒径砂砾的凝结水产量研究均发现,粉沙土的日均凝结水量大于砂壤土和砂砾石,并且凝结水产量随土壤粒径的减小而增大^[4, 43]。其原因主要是随着土壤粒径的减小,土壤比表面积增大,对凝结水的吸附能力也越强^[43-44]。除了土壤质地的影响,凝结水产量在不同含水量的土壤间也有较大的差异。与湿润土壤相比,干燥的沙性土壤(沙丘、沙地)也更有利于凝结水凝结,因为干燥土壤孔隙较大,导热率低,下部热量向上传导速度缓慢,土壤表面温度下降较快,更易达到露点^[42]。此外,地表粗糙程度较大的区域,其实际的凝结水附着面积也会显著高于地表平滑的区域,因此凝结水产量也会有所增加^[45-47]。

3.3 植被属性对凝结水的影响

生态系统的各组成部分中,影响凝结水形成过程的生物因素主要是植物属性。在群落水平,有植被和生物结皮覆盖的地区凝结水产量会显著高于裸露沙地^[42, 48, 49],并且不同的植被类型组成和植被盖度会对凝结水凝结产生不同的影响。高云飞等在祁连山高寒半干旱区的实测研究表明,草地和灌丛的凝结水产量显著高于地面苔藓层,这与植被的叶面积指数(Leaf Area Index, LAI)有显著正相关关系。叶面积指数越大,叶片接触大气的面积也会越大,进而可能产生更多的凝结水凝结^[46]。国外的相关研究也表明,随着植被密度和生物量的增加,其凝结水产量有增加的趋势^[50-51]。但是,植被密度过高也会减缓地表的冷却降温过程,进而导致地表凝结水产量减少^[52-53]。

在植物个体水平,凝结水产量首先会受到植株高度的影响。一般情况下,凝结水随植株高度的增加有明显的增加趋势^[51]。这主要是由于土壤具有比植物更高的热容量,在夜间具有良好的保温效果,不利于凝结水凝结。但随着植物高度的增长,叶片受到土壤的热量传导变小,夜间更易降温达到露点温度,从而产生更多的凝结水^[51, 54]。此外,随着高度的增加,风速也会增加,带来更多的水汽,进一步增加凝结水产量^[54]。

其次,植物叶片的形态特征,包括叶片长短、宽窄、与地面的夹角大小等都会对凝结水凝结产生很大的影响。Martorell 和 Ezeurra 针对 30 种旱生的莲座状植物研究表明,细长的植物叶片可以增大叶片与凝结水的接触面积,最大限度地提高凝结水拦截效率,同时也有利于水汽对流,增加凝结水凝结量^[55]。Ju 等的研究也表明仙人掌茎上分布均匀的锥形刺和毛状体有助于其形成高效的凝结水收集系统^[56]。此外,叶片与地面夹角的大小,也会对凝结水的形成和水滴的大小有显著的影响^[57]。一般而言,水平方向的叶子能够比垂直方向的叶子储存更多的凝结水^[51],但是垂直叶片上产生的露水可能有着更高的可利用性。Holder 对美国西部科罗拉多州半干旱区的 11 种典型旱生植物叶片研究表明,该研究区域的植物叶片都具有一定的疏水性和比较垂直的叶片角度,叶片储水能力比较低,但却能够有效减少水分滞留,使更多的凝结水流向根茎部和土壤表层,从而提高了水分的可利用性^[58]。

此外,干旱半干旱地区植物叶片的特殊结构对植物体吸收凝结水、适应干旱环境也具有十分重要的作用。很多旱生植物叶片表面具有毛尖(Leaf hair points, LHPs),这种叶片毛尖不仅增加了叶片表面的粗糙程度,有利于凝结水凝结^[41, 47],也能够有效减少叶片蒸腾,起到重要的水分保持作用^[59, 60]。Tao 等针对古尔班通古特沙漠的典型沙漠苔藓植物齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)研究发现,叶片毛尖的存在使齿肋赤藓的凝结水产量增加了 10.26%,并且有效减低了植被蒸散,使齿肋赤藓能够更好地适应干旱环境^[41, 61]。Pan 等的进一步研究发现,齿肋赤藓叶片顶端的毛尖还具有凹槽和疣状突起等不同层级的微观结构,不仅可以形成一个防止水分散失的屏障,还能够将凝结水通过毛细管作用迅速运输到毛尖底部的叶面,使其被叶片所吸收^[21]。Roth-Nebelsick 等针对纳米比亚的旱生禾本科植物(*Stipagrostis sabulicola*)研究发现,影响其凝结水传导的关键因素是叶片内存在与植物长轴平行的凹槽。这些凹槽不仅增加了叶表的粗糙度,有利于凝结水凝结,也让凝结水能沿着叶表特定的凹槽轨迹储存和下滑,有效减少凝结水损失,从而补充植物浅层根系的水分,使该物种更能适应沙漠的干旱环境^[57]。

4 气候变化对凝结水的影响

4.1 气候变化对凝结水的直接影响

有研究以 1979—2012 年全球各个地区的空气温度、露点温度、风速和长短波辐射数据作为基本参数,通过构建能量平衡模型估算来全球的凝结水产量的变化,发现过去 30 多年全球尺度上凝结水产量没有一致的变化趋势,但在大多数缺水的干旱半干旱地区,由于空气温度的升高,凝结水产量都有下降的趋势^[19]。也有学者采用经验模型模拟了不同气候变暖情景下地中海地区的凝结水产量变化后发现,在 RCP4.5 的温室气体排放情景下,由于大气温度的升高和水汽含量的下降,21 世纪末地中海地区的凝结水产量将比目前下降 27%^[18]。Xu 等在中国三江平原的研究也同样表明气候暖干化将降低凝结水产量,特别是当空气中的相对湿

度降低到 71% 以下时,水汽将难以凝结^[62]。

4.2 气候变化通过改变植被组成间接影响凝结水的形成

气候变化所导致植被类型变化也可能引起凝结水产量的变化,有研究表明,全球变暖将导致草地生态系统中的深根系禾本科植物增加,浅根系的杂草和莎草科植物减少^[63],但由于禾本科植物具备特殊的叶片结构和更高的植株高度,相比其他草本植物更有利于凝结水凝结^[51, 57],因此可能导致部分抵消气候变暖对凝结水的不利影响。但也有模拟增温实验表明,气候变暖不仅降低了荒漠生态系统中生物土壤结皮的数量和多样性^[64],也降低了土壤结皮吸收凝结水的能力^[65],因此可能对荒漠生态系统的凝结水来源产生更加不利的影 响。总体而言,气候变化对凝结水形成的间接影响还具有很大的不确定性。

4.3 气候变化下凝结水对生态系统的影响

在未来气候变暖、降水格局改变导致干旱加剧的背景下,凝结水产量的变化也将对于干旱半干旱地区的生态系统格局和过程产生更加深远的影响。Kidron 和 Starinsky 在以色列内盖夫沙漠的研究表明,凝结水不仅是干旱地区植物重要的水分来源,凝结水中携带的微量元素也是植被生长重要的养分来源,因此他们预测在未来全球变暖背景下,凝结水产量的降低可能会对 这些沙生植被产生更加不利的影 响^[66]。de Guevara 等在西班牙地中海半干旱区进行的增温降水控制实验也表明,凝结水对生物土壤结皮碳平衡过程的影响要大于降水的影响,但气候变暖通过减少凝结水产量削弱了土壤结皮进行光合作用的能力,进一步降低了土壤结皮作为生态系统碳汇的能力^[67]。此外,也有相关研究表明,在干旱半干旱地区,由于凝结水的出现频率和持续时间比降水高,年内和年际波动都比较小^[67],那些能使用凝结水作为水分补给来源的植物也更能抵御干旱所带来的水分限制,在全球变暖的背景下也可能因此受益^[25]。但总体而言,目前关于气候变化对凝结水影 响的相关研究仍然较少,未来亟需更多的研究来阐明气候变化对凝结水形成的影 响机制及其变化对生态系统功能的影响。

5 凝结水对干旱半干旱区生态系统的重要作用

5.1 凝结水对植被生长的作用

干旱半干旱区生态系统中主要是各类适应干旱环境的旱生植物。凝结水作为重要的水分补给来源,在改善植物生境、促进植物生长和繁殖等方面具有重要作用(图 2)。

(1) 凝结水对植物叶片水分利用的作用:干旱地区很多植物叶片能够直接吸收凝结水资源,提高叶片水势^[3, 68],从而改善植物体内水分状态,降低体内因蒸腾或其他因素引起的水分亏缺^[69-71]。统计研究表明,目前已经发现至少有 124 种植物具备叶片吸水能力^[71],此外 Hill 等采用同位素标记方法研究了以色列内盖夫沙漠地区三种旱生植物的凝结水利用率,发现凝结水占比能达到植物体内水分的 50% 以上^[25],Wen 等在内蒙古典型草原的研究也表明叶片水库与凝结水的交换效率要高于叶片与茎干水间的交换效率,表明叶片的凝结水利用对干旱半干旱地区的植物具有不容忽视的作用^[72]。

(2) 凝结水对植物水分利用效率的影响:凝结水可以通过增加植物周边微环境的湿度,减小叶片与空气的水气压差,在保持叶片气孔开放的同时有效降低水分流失,从而提高植物的水分利用效率^[73, 74]。但也有学者通过模型研究表明,植物的水分利用效率可能不会因凝结水的存在而改变,主要是因为凝结水的存在同时导致了叶片温度的降低和 CO₂ 扩散速度的下降,因此植物蒸腾作用和光合作用可能会同时减少,导致水分利用效率基本不变^[75]。

(3) 凝结水促进光合产物的积累:凝结水能够有效促进植物地上部分的生长和叶片光合产物的积累,从而为花和果实的产生储存充足的营养物质。Zhuang 等和龚雪伟等针对不同荒漠植物的研究均表明,凝结水能显著提高植物的地上生物量,但对地下生物量的影 响较小,最终导致根冠比的下降^[3, 76],这种现象的出现可能与荒漠植物特殊的避旱生存策略有关,这些短命植物和一年生植物需要能够利用有限的水分迅速进行地上部分的营养储存和繁殖生长,快速完成生活史,然后以种子的形式度过更加干旱的季节^[3]。

(4)凝结水对植物种子生长发育的作用:凝结水可以为植物种子胚芽 DNA 修复提供水分,帮助种子维持生存能力^[77],从而促进植物繁殖^[78]。也有研究表明,凝结水可以使沙生植物圆头蒿 (*Artemisia sphaerocephala*) 种子胚芽细胞在强光辐射下的 DNA 损坏率下降 24.8%^[79],同时也能显著提高荒漠一年生植物雾冰藜 (*Bassia dasyphylla*) 和白茎盐生草 (*Halogeton arachnoideus*) 的种子萌发率^[80]。

5.2 凝结水对小型动物维持正常生理活动的作用

凝结水对于干旱半干旱区自然生态系统的动物也具有重要的影响^[81-83]。它是干旱半干旱地区小型动物,特别是节肢动物和软体动物的重要水源^[30],对凝结水收集和利用能力的高低往往也是他们在极端干旱的环境中能否存活的关键^[10]。对于小型动物而言,凝结水的作用主要体现在两个方面:提供直接饮用水功能和减少体表水分流失作用^[10]。相关研究表明,干旱地区的很多小型动物都能进化出特殊的形态结构和生理行为来捕获凝结水,进而作为其重要的水分补给来源^[2, 10, 84],比如在非洲纳米布沙漠地区,拟步甲科甲虫 (*Stenocara sp.*) 就能通过后背凹凸不平的鞘翅增加更多的凝结水凝结,从而补充体内水分并减少体表水分流失^[85],沐雾甲虫 (*Onymacris unguicularis*) 也能通过将身体前倾头部朝下,正对迎风坡来捕获更多的凝结水^[84, 86],鳞翅目昆虫 (*Lepidochora discoidalis*) 可以在沙丘表面挖掘小沟渠来收集更多的凝结水^[87];以色列内盖夫荒漠地区一种常见的蜗牛 (*Trochoidea seetzenii*) 也能通过饮用灌木表层附着的凝结水而得以存活^[10]。另外有研究发现,凝结水虽然不能持续作为蚂蚁等一些小型动物的稳定水源供给,但在他们找到真正长期稳定的水分补给来源之前,凝结水的补给也具有十分重要的作用^[88]。综上所述,凝结水是干旱半干旱区动物维持生存和进行正常生理活动的重要保障,很多小型动物也会通过改变其体表形态结构和生理行为来获取更多的凝结水(图 2)。

5.3 凝结水对微生物的影响

干旱半干旱生态系统中的微生物活动常常受到水分限制的影响^[54],并且由于微生物主要是短寿命的 r-策略生物,他们可以快速响应水分供应情况的变化^[89-90],因此凝结水能够有效刺激微生物活动^[91],促进凋落物的分解和有机碳周转过程^[54, 92-93]。有学者在内蒙古温带草原进行凋落物分解实验后表明,凝结水有效促进了干旱半干旱生态系统中地表立枯体的有机碳周转过程,其原因是草原上的立枯体接触到的凝结水比地表凋落物更多,受到的水分限制较小,立枯体表面的微生物活性也更强,因此立枯体的分解速率比地表凋落物高了 92%^[54]。Mchugh 等在美国亚利桑那州半干旱草原和 Gliksman 等在地中海地区进行的控制实验也都表明凝结水能够有效刺激夜间土壤和凋落物表层的微生物活动,土壤呼吸速率在凝结水出现的情况下增加了 47%,凋落物分解速率也与水分含量呈现出显著的正相关关系 ($R^2 = 0.75$),地表碳循环过程在凝结水的影响下得到了显著加快^[91, 93]。

但另一方面,凝结水的存在促进了植被表面微生物(细菌、真菌和病毒等)的繁殖和生长^[71],可能对植物的生长、存活和繁殖产生不利的影响^[94]。病原菌和真菌的繁殖和它们对叶片的感染能力高度依赖于环境条件,在适当的温度下需要一定的叶片湿润时间才能萌发并感染宿主,凝结水的出现提高了植物感染病害的风险^[95-97]。研究表明,真菌病原体对植物的损伤随着温度和叶片湿润时间的增加而增加^[98]。但植物同样具有一些防御机制来抵御凝结水所导致的病虫害的不利影响^[71, 99]。比如当叶片被凝结水打湿时,有一些植物能够利用叶片表面的微结构和蜡质疏水层来实现“自我清洁 (Self-Cleaning)”,从而减少病原体的侵染^[100]。此外,叶片表面附着的一些有益内生菌或“微生物群组”(细菌和真菌的组合)也能够为植物提供保护,从而抵抗附着在叶片凝结水上的其他有害细菌、真菌或者昆虫^[97, 101]。综上所述,凝结水能够有效刺激微生物活动并加快地表的碳循环过程,但在病原微生物传播方面也可能带来一定的不利影响(图 2)。

5.4 凝结水对生物土壤结皮的影响

除了动植物和微生物之外,生物土壤结皮 (Biological Soil Crusts, BSCs) 也在干旱半干旱区生态系统中重要作用,其存在对于增加生态系统碳氮输入^[81]、促进沙丘稳定和植被演化^[35]等方面具有重要意义。生物土壤结皮主要由微生物、蓝绿藻、地衣、苔藓等微小生物体与沙粒胶结形成^[48],能够在极低的水分条件下进行光

图2 凝结水与干旱半干旱生态系统核心组分的相互作用及影响机制

Fig.2 Mechanisms of the interactions between condensed arid and semiarid ecosystems

红线表示凝结水对不同生物过程的影响,蓝线表示不同生物对凝结水的响应机制

合作用,具有忍耐高温和干旱的能力^[35],因此凝结水的存在能在一定程度上延长生物土壤结皮的光合作用时间^[2],从而提高其生长活性,促进其生物量的积累^[38, 82]。Pan 等在腾格里沙漠进行的凝结水研究发现,生物土壤结皮中的总叶绿素含量与凝结水产量呈正相关关系($R^2 = 0.69$),凝结水能够有效提高生物土壤结皮中微生物和孢子植物的生物能和化学能,从而促进了沙漠地区生物土壤结皮的形成和沙丘的稳定^[81, 83]。其他相关研究也表明凝结水的存在能够延长清晨低水分条件下生物土壤结皮的光合时间,增加其对 CO_2 的净吸收量^[2, 30, 47]。

5.5 凝结水对地表水热平衡过程的影响

在降水充沛的地区,凝结水对地表水循环的直接贡献较小,但在严重缺水的干旱半干旱地区,凝结水能够通过影响“土壤-植物-大气”连续系统之间的潜热通量交换,进而对生态系统的水热平衡过程产生巨大的影响^[71]。Wen 等通过同位素标记方法研究了内蒙古典型草原的水分循环过程,发现生态系统净水汽通量与凝结水水汽通量显著正相关,表明夜间凝结水水汽通量在生态系统水汽交换中占主导地位^[72]。夜间凝结水通过被植物体吸收,或凝结在土壤表层被土壤吸收,都增加了生态系统的水分输入,白天凝结水蒸发也有效地吸收了地表热量,降低植物和土壤表层温度,从而减少了生态系统水分蒸散量^[34]。凝结水所引起的土壤水分平衡的维持与改善,不仅改善了局部微气候,也促进了地表植物的生长与发育,创造了更有利于凝结水凝结的微环境,对“土壤-植物-大气”系统的水分循环过程形成正反馈的推动作用^[1, 102]。

此外,凝结水也能够通过调节植被叶表温度和改变局域尺度的辐射量对干旱半干旱区生态系统的能量平衡过程产生影响^[103-104]。干旱半干旱地区昼夜温差大,但凝结水夜间凝结放热,白天蒸发吸热都能为植物起到良好的保温效果^[71, 105]。并且由于凝结水凝结在叶片表面会使得光线折射和反照率增强,进而导致光波长的变化和生态系统能量输入的减少有相关研究表明,凝结水的存在会使得半干旱地区黄松林生态系统早晨的 CO_2 净吸收量下降 11%^[106],但这种影响的大小主要取决于当地植物生长所需要的光波长和能量大小^[107]。

6 未来展望

在干旱半干旱生态系统中,凝结水对生态系统的影响和作用不容忽视(图2)。目前也已有许多学者在干旱半干旱区凝结水研究方面做了大量工作,其研究内容主要集中在探讨凝结水对水循环^[13, 14, 108-109]、碳循环^[67, 91, 93]、能量平衡^[71, 104]、病虫害^[95-97]以及动植物繁殖^[2, 77, 80]等方面的影响,以及探究生态系统中的不同环境因素^[18, 27-29, 39]和生物因素^[21, 35, 48, 51, 55]如何影响凝结水凝结过程。但由于凝结水产量较低、研究难度大、研究方法存在差异和研究年限较短等原因,相关理论发展并不成熟。结合目前国内外在凝结水研究领域已取得的相关研究进展,未来干旱半干旱区凝结水研究应重点关注以下几个科学问题:

(1)长时间序列的凝结水观测数据分析。当前大多数的生态系统凝结水产量的研究仅通过短期的控制实验(由于凝结水产量较低、测定难度大等原因,常常仅持续几十天的时间)或是野外调查结果进行分析,没有进行时间尺度上的比较。这导致目前仍不清楚生态系统的环境变化和凝结水对其响应是否会随着时间而发生改变。当然,由于长期维持控制实验和多次野外调查需要耗费大量的人力和物力,在长时间尺度上对凝结水进行观测非常困难,但是缺乏时间尺度上的比较可能会错失许多重要的信息。因此,未来应加强在时间尺度上的研究和监测,通过长时间尺度的控制实验或多频次的野外调查,探索凝结水产量的时间动态,为科学预测生态系统凝结水产量对环境条件改变的响应提供理论依据。

(2)明确凝结水对生态系统功能研究中的作用和意义。未来研究中,应完善和重视凝结水在生态系统中的功能和作用。作为降水的一部分,凝结水的产量虽然较少,但具有即时性、周期性、稳定性等特点,对生态系统的各组分和营养级正常生长和生理活动、维持生态系统功能等方面都有非常重要的作用。未来的研究中应重视生态系统凝结水的重要性,开展多方面、多尺度和长期性的研究,通过更详细地相关研究,了解凝结水作为环境因素对生态系统过程和功能的影响和相关机制。

(3)系统探讨凝结水对干旱半干旱区生态系统功能的综合影响。目前对于凝结水对生态系统功能的影响,往往只是讨论其对单一生态系统功能或服务的作用,而生态系统服务常常需要多个生态系统功能或过程来实现。基于单个生态系统功能的研究局限性较大,无法反映凝结水对生态系统整体功能的影响,从而限制人们对凝结水和生态系统功能的相互关系的认知和评估。当前,已有研究开始关注多重、整体的生态系统功能和服务,即生态系统多功能性和多重服务性等。所以在未来研究中,研究除了仅以单个生态系统服务为研究对象,也应开始考虑多个生态系统服务的整体表现,进一步推动凝结水和生态系统之间关系的相关研究。

(4)气候变化影响下凝结水与干旱半干旱区生态系统的响应关系。在当前气候变化的背景下,研究凝结水如何响应全球气候变化有十分重要的意义。一方面,在气候变化影响下,凝结水产量的改变会对生态系统功能产生重要的影响。另一方面,未来干旱胁迫的增加会使植物利用凝结水的能力变得比现在更加重要,但干旱胁迫下植物利用凝结水的能力是否变化,若发生变化,其过程机制是什么,这些都还不得而知。因此,未来我们应该进一步加强气候变化对凝结水凝结和生态系统过程影响的相关研究,探究干旱胁迫下植物对凝结水响应的生理和生态机制,同时在更多的区域建立全面和标准化的微气象监测,并在全球尺度的气候变化模型中加入关于全球不同区域凝结水产量和持续时间的预测模块,这些对于我们更好地应对气候变化和利用凝结水资源具有十分重要的意义。

参考文献 (References):

- [1] 叶有华, 彭少麟. 露水对植物的作用效应研究进展. 生态学报, 2011, 31(11): 3190-3196.
- [2] Agam N, Berliner P R. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments: A review. *Journal of Arid Environments*, 2006, 65(4): 572-590.
- [3] 龚雪伟, 吕光辉, 冉启洋, 杨晓东. 狭果鹤虱幼苗营养生长和生物量分配对凝结水梯度的响应. *应用生态学报*, 2016, 27(7): 2257-2263.
- [4] 郭占荣, 韩双平. 西北干旱地区凝结水试验研究. *水科学进展*, 2002, 13(5): 623-628.
- [5] Kidron G J. Analysis of dew precipitation in three habitats within a small arid drainage basin, Negev Highlands, Israel. *Atmospheric Research*,

- 2000, 55(3/4): 257-270.
- [6] Stone E C. Dew as an ecological factor: II. The effects of artificial dew on the survival of *Pinus ponderosa* and associated species. *Ecology*, 1957, 38(3): 414-422.
- [7] Schuh W. Influence of interrupted dew periods, relative humidity, and light on disease severity and latent infections caused by *Cercospora kikuchii* on soybean. *Phytopathology*, 1993, 83(1): 109-113.
- [8] Tuller S E, Chilton R. The role of dew in the seasonal moisture balance of a summer-dry climate. *Agricultural Meteorology*, 1973, 11: 135-142.
- [9] Jacobs A F G, Heusinkveld B G, Berkowicz S M. Dew deposition and drying in a desert system: a simple simulation model. *Journal of Arid Environments*, 1999, 42(3): 211-222.
- [10] Wang L X, Kaseke K F, Seely M K. Effects of non-rainfall water inputs on ecosystem functions. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 2017, 4(1): e1179.
- [11] Kidron G J. Altitude dependent dew and fog in the Negev Desert, Israel. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, 96(1/3): 1-8.
- [12] Subramaniam A R, Rao A V R K. Dew fall in sand dune areas of India. *International Journal of Biometeorology*, 1983, 27(3): 271-280.
- [13] 张强, 王胜, 问晓梅, 南玉合, 曾剑. 黄土高原陆面水分的凝结现象及收支特征试验研究. *气象学报*, 2012, 70(1): 128-135.
- [14] Hao X M, Li C, Guo B, Ma J X, Ayup M, Chen Z S. Dew formation and its long-term trend in a desert riparian forest ecosystem on the eastern edge of the Taklimakan Desert in China. *Journal of Hydrology*, 2012, 472-473: 90-98.
- [15] 蒋瑾, 王康富, 张维静. 沙地凝结水及在水分平衡中作用的研究. *干旱区研究*, 1993, 10(2): 1-9.
- [16] 问晓梅, 张强, 王胜, 张杰. 陆面露水特征及生态气候效应的研究进展. *干旱气象*, 2008, 26(4): 5-11.
- [17] 刘新平, 何玉惠, 赵学勇, 李玉霖, 李玉强, 李衍青, 李世民. 科尔沁沙地不同生境土壤凝结水的试验研究. *应用生态学报*, 2009, 20(8): 1918-1924.
- [18] Tomaszewicz M, Abou Najm M, Beysens D, Alameddine I, Bou Zeid E, El-Fadel M. Projected climate change impacts upon dew yield in the Mediterranean basin. *Science of the Total Environment*, 2016, 566-567: 1339-1348.
- [19] Vuollekoski H, Vogt M, Sinclair V A, Duplissy J, Järvinen H, Kyrö E M, Makkonen R, Petäjä T, Prisle N L, Räisänen P, Sipilä M, Ylhäisi J, Kulmala M. Estimates of global dew collection potential on artificial surfaces. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2015, 19(1): 601-613.
- [20] 郭斌, 李卫红, 郝志明, 李宝富, 曹志超. 极端干旱区不同下垫面土壤凝结水试验研究. *地理科学进展*, 2012, 31(9): 1171-1179.
- [21] Pan Z, Pitt W G, Zhang Y M, Wu N, Tao Y, Truscott T T. The upside-down water collection system of *Syntrichia caninervis*. *Nature Plants*, 2016, 2(7): 16076.
- [22] Zheng Y M, Bai H, Huang Z B, Tian X L, Nie F Q, Zhao Y, Zhai J, Jiang L. Directional water collection on wetted spider silk. *Nature*, 2010, 463(7281): 640-643.
- [23] 张强, 问晓梅, 王胜, 张杰. 关于陆面降水测量方法及其开发利用研究. *高原气象*, 2010, 29(4): 1085-1092.
- [24] 庄艳丽, 赵文智. 干旱区凝结水研究进展. *地球科学进展*, 2008, 23(1): 31-38.
- [25] Hill A J, Dawson T E, Shelef O, Rachmilevitch S. The role of dew in Negev Desert plants. *Oecologia*, 2015, 178(2): 317-327.
- [26] Jacobs A F G, Heusinkveld B G, Kruit R J W, Berkowicz S M. Contribution of dew to the water budget of a grassland area in the Netherlands. *Water Resources Research*, 2006, 42(3): W03415.
- [27] Beysens D. Estimating dew yield worldwide from a few meteo data. *Atmospheric Research*, 2016, 167: 146-155.
- [28] 方静, 丁永建. 干旱荒漠区沙土凝结水与微气象因子关系. *中国沙漠*, 2015, 35(5): 1200-1205.
- [29] Guo X N, Zha T S, Jia X, Wu B, Feng W, Xie J, Gong J N, Zhang Y Q, Peltola H. Dynamics of dew in a cold desert-shrub ecosystem and its abiotic controls. *Atmosphere*, 2016, 7(3): 32.
- [30] 方静. 凝结水的生态水文效应研究进展. *中国沙漠*, 2013, 33(2): 583-589.
- [31] 郭晓楠, 查天山, 贾昕, 杨强, 穆家伟, 刘鹏. 典型沙生灌木生态系统凝结水量估算. *北京林业大学学报*, 2016, 38(10): 80-87.
- [32] 韦新东, 朱心悦. 露水凝结及其生态效应研究进展. *中国资源综合利用*, 2017, 35(1): 49-51.
- [33] Allen R G, Pereira L S, Raes D, Smith M. *Crop Evapotranspiration: Guidelines for Computing Crop Water Requirements*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998.
- [34] Monteith J L. Dew. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1957, 83(357): 322-341.
- [35] 成龙, 贾晓红, 吴波, 李元寿, 赵雪彬, 周虹. 高寒沙区生物土壤结皮对吸湿凝结水的影响. *生态学报*, 2018, 38(14): 5037-5046.
- [36] Muselli M, Beysens D, Marcillat J, Milimouk I, Nilsson T, Louche A. Dew water collector for potable water in Ajaccio (Corsica Island, France). *Atmospheric Research*, 2002, 64(1/4): 297-312.
- [37] Stocker T F, Dahe Q, Plattner G K. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2013, 43(22): 866-871.
- [38] 刘涛, 徐华君, 张永福. 荒漠植物凝结水形成机制研究进展. *安徽农业科学*, 2017, 45(35): 67-69.
- [39] 潘颜霞, 王新平, 张亚峰, 虎瑞. 沙坡头地区地形对凝结水形成特征的影响. *中国沙漠*, 2014, 34(1): 118-124.

- [40] 郭冰寒, 王若水, 肖辉杰, 郎晓辉, 郭玉静, 刘涛. 毛乌素沙地微地形对土壤凝结水分布的影响. 水土保持学报, 2016, 30(4): 102-109.
- [41] Tao Y, Zhang Y M. Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation; implications for desiccation tolerance. Journal of Plant Research, 2012, 125(3): 351-360.
- [42] 郭占荣, 刘建辉. 中国干旱半干旱地区土壤凝结水研究综述. 干旱区研究, 2005, 22(4): 576-580.
- [43] 方静, 丁永建. 荒漠绿洲边缘不同粒径砂砾凝结水量. 生态学杂志, 2009, 28(6): 1102-1106.
- [44] 郭占荣, 荆恩春, 聂振龙, 焦鹏程, 董华. 冻结期和冻融期土壤水分运移特征分析. 水科学进展, 2002(03): 298-302.
- [45] 阎百兴, 邓伟. 三江平原露水资源研究. 自然资源学报, 2004, 19(6): 732-737.
- [46] 高云飞, 赵传燕, 王清涛, 杨晓凯, 葛红元, 林梅. 黑河上游天涝池流域不同植被类型下露水凝结规律. 兰州大学学报: 自然科学版, 2017, 53(2): 172-177.
- [47] Zhang J, Zhang Y M, Downing A, Cheng J H, Zhou X B, Zhang B C. The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, Northwestern China. Journal of Hydrology, 2009, 379(3/4): 220-228.
- [48] 尹瑞平, 吴永胜, 张欣, 哈斯, 田秀民, 李泽坤, 王健, 苗恒录, 任杰. 毛乌素沙地南缘沙丘生物结皮对凝结水形成和蒸发的影响. 生态学报, 2013, 33(19): 6173-6180.
- [49] 张静, 张元明, 周晓兵, 张丙昌, 魏美丽. 生物结皮影响下沙漠土壤表面凝结水的形成与变化特征. 生态学报, 2009, 29(12): 6600-6608.
- [50] Sudmeyer R A, Nulsen R A, Scott W D. Measured dewfall and potential condensation on grazed pasture in the collie river basin, southwestern Australia. Journal of Hydrology, 1994, 154(1/4): 255-269.
- [51] Xiao H, Meissner R, Seeger J, Rupp H, Borg H. Effect of vegetation type and growth stage on dewfall, determined with high precision weighing lysimeters at a site in northern Germany. Journal of Hydrology, 2009, 377(1/2): 43-49.
- [52] 方静, 丁永建. 荒漠绿洲边缘凝结水量及其影响因子. 冰川冻土, 2005, 27(5): 755-760.
- [53] 郭斌, 陈亚宁, 郝兴明, 李宝富, 曹志超. 不同下垫面土壤凝结水特征及其影响因素. 自然资源学报, 2011, 26(11): 1963-1974.
- [54] Wang J, Liu L L, Wang X, Yang S, Zhang B B, Li P, Qiao C L, Deng M F, Liu W X. High night-time humidity and dissolved organic carbon content support rapid decomposition of standing litter in a semi-arid landscape. Functional Ecology, 2017, 31(8): 1659-1668.
- [55] Martorell C, Ezcurra E. The narrow-leaf syndrome: a functional and evolutionary approach to the form of fog-harvesting rosette plants. Oecologia, 2007, 151(4): 561-573.
- [56] Ju J, Bai H, Zheng Y M, Zhao T Y, Fang R C, Jiang L. A multi-structural and multi-functional integrated fog collection system in cactus. Nature Communications, 2012, 3(1): 1247.
- [57] Roth-Nebelsick A, Ebner M, Miranda T, Gottschalk V, Voigt D, Gorb S, Stegmaier T, Sarsour J, Linke M, Konrad W. Leaf surface structures enable the endemic Namib desert grass *Stipagrostis sabulicola* to irrigate itself with fog water. Journal of the Royal Society Interface, 2012, 9(73): 1965-1974.
- [58] Holder C D. The relationship between leaf hydrophobicity, water droplet retention, and leaf angle of common species in a semi-arid region of the western United States. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 152: 11-16.
- [59] Konrad W, Burkhardt J, Ebner M, Roth-Nebelsick A. Leaf pubescence as a possibility to increase water use efficiency by promoting condensation. Ecohydrology, 2015, 8(3): 480-492.
- [60] Andrews H G, Eccles E A, Schofield W C E, Badyal J P S. Three-dimensional hierarchical structures for fog harvesting. Langmuir, 2011, 27(7): 3798-3802.
- [61] 陶冶, 张元明. 叶片毛尖对齿肋赤藓结皮凝结水形成及蒸发的影响. 生态学报, 2012, 32(1): 7-16.
- [62] Xu Y Y, Yan B X, Tang J. The effect of climate change on variations in dew amount in a paddy ecosystem of the Sanjiang Plain, China. Advances in Meteorology, 2015, 2015: 793107.
- [63] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, Wang Y H, Zhang Z H, Zhang F W, Wang H, Liu L L, Zhu B A, Cao G M, Zhao X Q, Sanders N J, Classen A T, Reich P B, He J S. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(16): 4051-4056.
- [64] Escolar C, Martínez I, Bowker M A, Maestre F T. 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 B: Biological Sciences, 2012, 367(1606): 3087-3099.
- [65] Li X R, Jia R L, Zhang Z S, Zhang P, Hui R. Hydrological response of biological soil crusts to global warming: a ten-year simulative study. Global Change Biology, 2018, 24(10): 4960-4971.
- [66] Kidron G J, Starinsky A. Chemical composition of dew and rain in an extreme desert (Negev): cobbles serve as sink for nutrients. Journal of Hydrology, 2012, 420-421: 284-291.

- [67] De Guevara M L, Lázaro R, Quero J L, Ochoa V, Gozalo B, Berdugo M, Uclés O, Escolar C, Maestre F T. Simulated climate change reduced the capacity of lichen-dominated biocrusts to act as carbon sinks in two semi-arid Mediterranean ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 2014, 23(7): 1787-1807.
- [68] 庄艳丽, 赵文智. 凝结水对温带荒漠一年生植物生态作用研究. *干旱区研究*, 2009, 26(4): 526-532.
- [69] Munné-Bosch S, Alegre L. Role of dew on the recovery of water-stressed *Melissa officinalis* L. plants. *Journal of Plant Physiology*, 1999, 154(5/6): 759-766.
- [70] Eller C B, Lima A L, Oliveira R S. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist*, 2013, 199(1): 151-162.
- [71] Dawson T E, Goldsmith G R. The value of wet leaves. *New Phytologist*, 2018, 219(4): 1156-1169.
- [72] Wen X F, Lee X, Sun X M, Wang J L, Hu Z M, Li S G, Yu G R. Dew water isotopic ratios and their relationships to ecosystem water pools and fluxes in a cropland and a grassland in China. *Oecologia*, 2012, 168(2): 549-561.
- [73] Ben-Asher J, Alpert P, Ben-Zvi A. Dew is a major factor affecting vegetation water use efficiency rather than a source of water in the eastern Mediterranean area. *Water Resources Research*, 2010, 46(10): W10532.
- [74] 岑宇, 刘美珍. 凝结水对干旱胁迫下羊草和冰草生理生态特征及叶片形态的影响. *植物生态学报*, 2017, 41(11): 1199-1207.
- [75] Gerlein-Safdi C, Koochafkan M C, Chung M, Rockwell F E, Thompson S, Caylor K K. Dew deposition suppresses transpiration and carbon uptake in leaves. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 259: 305-316.
- [76] Zhuang Y, Ratchliffe S. Relationship between dew presence and *Bassia dasyphylla* plant growth. *Journal of Arid Land*, 2012, 4(1): 11-18.
- [77] Huang Z Y, Boubriak I, Osborne D J, Dong M, Gutterman Y. Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. *Annals of Botany*, 2008, 101(2): 277-283.
- [78] Kidron G J, Hermstadt I, Barzilay E. The role of dew as a moisture source for sand microbiotic crusts in the Negev Desert, Israel. *Journal of Arid Environments*, 2002, 52(4): 517-533.
- [79] Yang X J, Zhang W H, Dong M, Boubriak I, Huang Z Y. The Achene mucilage hydrated in desert dew assists seed cells in maintaining DNA integrity: adaptive strategy of desert plant *Artemisia sphaerocephala*. *PLoS One*, 2011, 6(9): e24346.
- [80] Zhuang Y L, Zhao W Z. The ecological role of dew in assisting seed germination of the annual desert plant species in a desert environment, northwestern China. *Journal of Arid Land*, 2016, 8(2): 264-271.
- [81] 潘颜霞, 王新平, 张亚峰, 虎瑞. 沙坡头地区吸湿凝结水对生物土壤结皮的生态作用. *应用生态学报*, 2013, 24(3): 653-658.
- [82] Rao B Q, Liu Y D, Wang W B, Hu C X, Li D H, Lan S B. Influence of dew on biomass and photosystem II activity of cyanobacterial crusts in the Hopq Desert, northwest China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(12): 2387-2393.
- [83] Pan Y X, Wang X P, Zhang Y F. Dew formation characteristics in a revegetation-stabilized desert ecosystem in Shapotou area, Northern China. *Journal of Hydrology*, 2010, 387(3/4): 265-272.
- [84] Norgaard T, Ebner M, Dacke M. Animal or plant: which is the better fog water collector? *PLoS One*, 2012, 7(4): e34603.
- [85] Parker A R, Lawrence C R. Water capture by a desert beetle. *Nature*, 2001, 414(6859): 33-34.
- [86] Hamilton III W J, Seely M K. Fog basking by the namib desert beetle, *Onymacris unguicularis*. *Nature*, 1976, 262(5566): 284-285.
- [87] Seely M K, Hamilton III W J. Fog catchment sand trenches constructed by tenebrionid beetles, *Lepidochora*, from the Namib Desert. *Science*, 1976, 193(4252): 484-486.
- [88] Duvdevani S. Dew in Israel and its effect on plants. *Soil Science*, 1964, 2: 14-21.
- [89] Jacobson K, Van Diepeningen A, Evans S, Fritts R, Gemmel P, Marsho C, Seely M, Wenndt A, Yang X X, Jacobson P. Non-rainfall moisture activates fungal decomposition of surface litter in the Namib Sand Sea. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0126977.
- [90] Huxman T E, Snyder K A, Tissue D, Leffler A J, Ogle K, Pockman W T, Sandquist D R, Potts D L, Schwinning S. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 254-268.
- [91] Mchugh T A, Morrissey E M, Reed S C, Hungate B A, Schwartz E. Water from air: an overlooked source of moisture in arid and semiarid regions. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 13767.
- [92] Dirks I, Navon Y, Kanas D, Dumbur R, Grünzweig J M. Atmospheric water vapor as driver of litter decomposition in Mediterranean shrubland and grassland during rainless seasons. *Global Change Biology*, 2010, 16(10): 2799-2812.
- [93] Gliksman D, Rey A, Seligmann R, Dumbur R, Sperling O, Navon Y, Haenel S, De Angelis P, Arnone III J A, Grünzweig J M. Biotic degradation at night, abiotic degradation at day: positive feedbacks on litter decomposition in drylands. *Global Change Biology*, 2017, 23(4): 1564-1574.
- [94] Newton O H, Riley J A. Dew in the Mississippi Delta in the fall. *Monthly Weather Review*, 1964, 92(8): 369-373.
- [95] Huber L, Gillespie T J. Modeling leaf wetness in relation to plant disease epidemiology. *Annual Review of Phytopathology*, 1992, 30: 553-577.

- [96] Beattie G A, Lindow S E. The secret life of foliar bacterial pathogens on leaves. *Annual Review of Phytopathology*, 1995, 33: 145-172.
- [97] Bulgarelli D, Schlaeppi K, Spaepen S, Van Themaat E V L, Schulze-Lefert P. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64: 807-838.
- [98] Huang Y J, Evans N, Li Z Q, Eckert M, Chèvre A M, Renard M, Fitt B D L. Temperature and leaf wetness duration affect phenotypic expression of *Rlm6*-mediated resistance to *Leptosphaeria maculans* in *Brassica napus*. *New Phytologist*, 2006, 170(1): 129-141.
- [99] Arnold A E, Mejía L C, Kyllö D, Rojas E I, Maynard Z, Robbins N, Herre E A. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(26): 15649-15654.
- [100] Neinhuis C, Barthlott W. Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. *Annals of Botany*, 1997, 79(6): 667-677.
- [101] Vacher C, Hampe A, Porté A J, Sauer U, Compant S, Morris C E. The phyllosphere: microbial jungle at the plant-climate interface. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47: 1-24.
- [102] Ye Y H, Zhou K, Song L Y, Jin J H, Peng S L. Dew amounts and its correlations with meteorological factors in urban landscapes of Guangzhou, China. *Atmospheric Research*, 2007, 86(1): 21-29.
- [103] Ritter A, Regalado C M, Aschan G. Fog reduces transpiration in tree species of the Canarian relict heath-laurel cloud forest (Garajonay National Park, Spain). *Tree Physiology*, 2009, 29(4): 517-528.
- [104] Gerlein-Safdi C, Gauthier P P G, Caylor K K. Dew-induced transpiration suppression impacts the water and isotope balances of *Colocasia* leaves. *Oecologia*, 2018, 187(4): 1041-1051.
- [105] Monteith J L, Butler D R. Dew and thermal lag: model for cocoa pods. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1979, 105(443): 207-215.
- [106] Misson L, Lunden M, McKay M, Goldstein A H. Atmospheric aerosol light scattering and surface wetness influence the diurnal pattern of net ecosystem exchange in a semi-arid ponderosa pine plantation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 129(1/2): 69-83.
- [107] Egri Á, Horváth A, Kriska G, Horváth G. Optics of sunlit water drops on leaves: conditions under which sunburn is possible. *New Phytologist*, 2010, 185(4): 979-987.
- [108] Malek E, McCurdy G, Giles B. Dew contribution to the annual water balances in semi-arid desert valleys. *Journal of Arid Environments*, 1999, 42(2): 71-80.
- [109] Hanisch S, Lohrey C, Buerkert A. Dewfall and its ecological significance in semi-arid coastal south-western Madagascar. *Journal of Arid Environments*, 2015, 121: 24-31.