

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.30387

庄伟伟, 张元明. 生物结皮对3种荒漠草本植物光合生理特性的影响[J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 387~397

Zhuang WW, Zhang YM. Effects of biological soil crusts on the photosynthetic characteristics of three desert herbs in Gurbantunggut Desert [J]. Plant Science Journal, 2017, 35(3): 387~397

# 生物结皮对3种荒漠草本植物光合生理特性的影响

庄伟伟<sup>1</sup>, 张元明<sup>2\*</sup>

(1. 新疆师范大学生命科学学院, 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 干旱区植物逆境生物学实验室, 乌鲁木齐 830054;

2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 乌鲁木齐 830011)

**摘要:** 通过人工去除生物结皮实验, 研究古尔班通古特沙漠生物结皮对3种荒漠草本植物生理特性的影响, 根据生物结皮对土壤养分和水分的影响, 综合分析生物结皮对3种草本植物光合生理特性的影响。结果表明, 生物结皮对3种荒漠草本植物光合生理的影响基本一致, 在植物生长早期, 生物结皮区的尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrrhynchum* M. Bieb.)、条叶庭荠(*Alyssum linifolium* Steph. ex Willd.)和琉苞菊(*Hyalea pulchella* (Ldb.) C. Koch)的叶片相对含水量(*RWC*)、净光合速率(*P<sub>n</sub>*)、气孔导度(*G<sub>s</sub>*)、蒸腾速率(*E*)、水分利用效率(*WUE*)、PS II最大光化学量子效率(*F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>*)、PS II实际光化学效率( $\Phi_{PS\text{ II}}$ )和叶绿素(Chl)含量均高于去除生物结皮区; 但是, 在植物生长后期, 却是去除生物结皮区的各项生理指标高。生物结皮对3种荒漠草本植物光合生理过程的影响与其对植物生长的影响基本一致, 这与土壤养分和水分状况的变化密切相关。

**关键词:** 古尔班通古特沙漠; 生物结皮; 草本植物; 光合特性

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)03-0387-11

## Effects of biological soil crusts on the photosynthetic characteristics of three desert herbs in Gurbantunggut Desert

Zhuang Wei-Wei<sup>1</sup>, Zhang Yuan-Ming<sup>2\*</sup>

(1. Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China; 2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China)

**Abstract:** We examined the influence of biocrusts on the photosynthetic physiology of three habitat-typical desert herbs (*Erodium oxyrrhynchum* M. Bieb., *Alyssum linifolium* Steph. ex Willd. and *Hyalea pulchella* (Ldb.) C. Koch) from Gurbantunggut Desert in northwest China by biocrust removal. Based on soil nutrients and water distribution, the influence of biocrusts on plant photosynthetic characteristics was synthetically analyzed. Results showed that the effect of biocrusts on the photosynthetic characteristics of the three plant species was the same. The leaf relative water content (*RWC*), photosynthesis (*P<sub>n</sub>*), stomatal conductance (*G<sub>s</sub>*), transpiration rate (*E*), water use efficiency (*WUE*), PS II photochemical efficiency (*F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>*), PS II quantum yield ( $\Phi_{PS\text{ II}}$ ), and chlorophyll content (Chl) of the three species in crusted soils were higher than those in uncrusted soils in the early growth period, but lower in the later growth period. Our findings indicated that the effects of biocrusts on the photosynthetic parameters of the three ephemeral species were consistent with those on

收稿日期: 2016-08-28, 退修日期: 2016-10-08。

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金项目(2016D01B049)。

This work was supported by a grant from the Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Province (2016D01B049).

作者简介: 庄伟伟(1986-), 女, 博士研究生, 研究方向为干旱区植物生理生态(E-mail: zww8611@sina.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: Zhangym@ms.xjb.ac.cn)。

growth, possibly through their effects on soil nutrients and moisture.

**Key words:** Gurbantunggut Desert; Biological soil crusts; Desert herbs; Photosynthetic characteristics

生物结皮是荒漠地区最具特色的微自然景观，主要由蓝藻、荒漠藻、地衣、苔藓和土壤中微生物，以及相关的其它生物体通过菌丝体、假根和分泌物等与土壤表层颗粒胶结形成<sup>[1]</sup>。在古尔班通古特沙漠，大部分地表被生物结皮所覆盖，其盖度可达70%~80%<sup>[2]</sup>。它影响着土壤物理过程<sup>[3, 4]</sup>、水文<sup>[5, 6]</sup>、侵蚀和养分循环过程<sup>[7, 8]</sup>，从而影响与之相邻的维管植物<sup>[9-11]</sup>。目前，在古尔班通古特沙漠，关于生物结皮和维管植物之间相互关系的研究主要集中在生物结皮对植物种子萌发、幼苗存活和植株生长方面<sup>[12-14]</sup>。

在干旱、半干旱的荒漠生态系统中，水分影响着生态系统的结构与功能，植物的生长和生理过程在很大程度上取决于土壤水分状况<sup>[15]</sup>。目前，关于生物结皮对土壤水分变化的影响存在着很大的争议，并具有很高的区域特征<sup>[5, 6]</sup>。荒漠草本植物是荒漠生态系统中的重要片层，在荒漠生态系统生产力中占有重要地位。该生活型植物能够利用雨季的水分和温度条件萌发和生长，在古尔班通古特沙漠中大量生长和分布<sup>[16]</sup>。荒漠草本植物也是一类对外界环境变化比较敏感的物种，水热条件的变化均能影响其生长和生理变化<sup>[16]</sup>。因此，我们提出如下科学问题：在古尔班通古特沙漠这一典型的温带荒漠生态系统中，生物结皮的存在对广泛分布于此的草本植物的光合生理过程会造成怎样的影响？在古尔班通古特沙漠中，沙漠垄间低地的尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrrhynchum* M. Bieb.)、条叶庭荠(*Alyssum linifolium* Steph. ex Willd.)和琉苞菊(*Hyalea pulchella* (Ldb.) C. Koch)是优势种，对该沙漠植被覆盖度的贡献巨大。因此，本研究选择这3种草本植物作为研究对象，阐述以地衣为主的生物结皮对这3种荒漠草本植物光合生理的影响及差异。希望从生理角度更好地解释生物结皮的存在对浅根系植物生长的影响，同时对预测古尔班通古特沙漠浅根系植物的演替方向提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于准噶尔盆地腹地的古尔班通古特沙

漠南缘(44°11'~46°20'N, 84°31'~90°00'E)，它是我国最大的固定和半固定沙漠，面积约4.88×10<sup>4</sup> km<sup>2</sup>。这个沙漠的年降水量为70~150 mm，主要集中在春季。年平均蒸发量2000 mm以上。该沙漠典型的内陆干旱气候和水热配置条件为草本植物生长发育提供了良好的条件。在草本植物之间镶嵌分布着发育良好的生物结皮，生物结皮的分布对地貌部位具有较强的选择性。沙垄顶部主要是流沙或微生物占优势的结皮；沙垄上部出现脆而易损的藻结皮，偶见地衣结皮；在沙垄的中下部逐渐出现发育良好、镶嵌分布的地衣、苔藓结皮，对沙面起着明显的稳定作用<sup>[17]</sup>。

### 1.2 研究方法

2011年10月(样地布设前6个月)，在古尔班通古特沙漠南缘丘间低地选择一处生物结皮发育良好的典型样地(60 m×100 m)，样地生境较均质，地表以地衣结皮为主。将样地四周用围栏围住以避免人或动物的干扰。2012年4月(植物落种前)，将样地随机划分为40块2 m×2 m的样方。随机选取其中20个样方，用小铲子仔细将样方中的生物结皮去除(厚度约为5~8 cm)。剩余的20个样方不做任何处理，作为完整生物结皮覆盖的样方。去除生物结皮(biocrusts-removed)的20个样方与完整生物结皮覆盖(biocrusts-intact)的20个样方随机交错分布。研究样方中广泛分布的3种荒漠短命植物：尖喙牻牛儿苗、条叶庭荠和琉苞菊。

### 1.3 数据收集

依据各植物生长期特征，植物样品的采集是在植物生长季中每隔15 d收集1次，共收集5次。实验是从2014年4月7日(植物出土后约10 d，第2对真叶出现时)开始，至2014年5月25日(植物生长达到其最大生物量并开始落种时)结束。根据这3种植物的生长周期，我们将“2014年4月7日~2014年4月30日”定义为“生长前期”，把“2014年4月30日~2014年5月25日”定义为“生长后期”。

在生物结皮样地和去除生物结皮样地,每个物种在各样方中随机取样,以消除样方异质性对植物生长的可能影响。每次在生物结皮样地和去除生物结皮样地分别采集3种草本植物的地上部分各30~40株,用于测定其叶片含水量和叶绿素含量。将整株植物装入封口袋,放入液氮罐,带回实验室。植物荧光和光合作用的测定在野外就地进行,每次分别对生物结皮样地和去除生物结皮样地的5个样方中标记的10株长势均匀的植株进行测定。生物量的测定采用全株挖掘法进行取样,根系尽可能深挖(幼苗期至成熟期逐渐加深),以保证其完整。每次在生物结皮样地和去除生物结皮样分别地采集3种草本植物各40~50株,将采集的整株植物装入封口袋带回实验室进行烘干称重。

实验期间,同时采集生物结皮样地和去除生物结皮样地不同土层(0~5、5~10和10~15 cm)的土壤,用于分析土壤养分、水分含量。

#### 1.4 生理指标的测定

##### 1.4.1 叶片相对含水量的测定

将取回的3种植株样品分别取5~15株(根据不同生长期的植株大小而定),首先称取鲜重 $M_1$ ,然后于烘箱中105°C烘干15 min,调至80°C烘干至恒重。用电子天平称取干重(0.001 g精度天平) $M_2$ ,计算其相对含水量( $RWC$ )<sup>[18]</sup>。

##### 1.4.2 光合作用的测定

净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $E$ )采用LI-6400便携式光合作用测定仪(LiCOR Inc., Lincoln, NE, USA)进行活体测量。利用LI-6400便携式光合作用测定仪使流量为400  $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ ,利用CO<sub>2</sub>注入系统使参比室CO<sub>2</sub>浓度保持在375  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,并利用6400-02B LED光源设定光合有效辐射( $PAR$ )为1500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,叶片温度设定为27°C和39°C(测定顺序先是27°C,然后39°C)。

测量时将光合作用测定仪叶室安装在自制的支架上,选取健康成熟的新鲜叶片放入叶室(2 cm × 3 cm)内进行活体测量,每个植株上选择3片叶片进行重复测定。待光合作用测定仪系统内各参数稳定后记录净光合速率、气孔导度和蒸腾速率等数据。由于待测植物的叶片均无法填充满叶室,所以在测定完毕后,利用扫描仪对叶片进行扫描并计算叶面积,然后对光合参数进行相应转化。

#### 1.4.3 叶绿素荧光的测定

利用便携式调制叶绿素荧光仪PAM-2500(Walz公司,德国)测定3种草本植物的叶绿素荧光参数。经过1 h充分暗适应后的样品于波峰650 nm的红光(光强0.1  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )下测得初始荧光( $F_0$ ),最大荧光( $F_m$ )于饱和脉冲光(光强为10000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )下测得,脉冲时间为0.8 s。在光强为250  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光化光下测定稳态荧光( $F_t$ ),待 $F_t$ 稳定后,打开一次饱和脉冲光测得光适应后的最大荧光( $F_{m'}$ )。根据以上参数可以计算暗适应后的可变荧光 $F_v = F_m - F_0$ ;PS II的最大光化学量子效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ;光适应下PS II的实际光化学效率 $\Phi_{PSII} = F_{m'} - F_t / F_{m'}$ 。

#### 1.4.4 叶绿素含量的测定

随机剪取3种草本植物叶片各0.1 g,剪成细丝,在45°C下浸泡于乙醇:丙酮:水=4.5:4.5:1的溶液中,当叶子变白后,利用紫外分光光度计在663、645 nm下测定其紫外吸收值。利用公式分别计算叶绿素Chla( $C_a$ )、叶绿素Chlb( $C_b$ )和总叶绿素Chl<sub>a+b</sub>( $C_{a+b}$ )的浓度和含量<sup>[19]</sup>。

#### 1.5 数据分析

利用多因素方差分析(ANOVA)对结皮覆盖、植物物种、不同生长期以及它们的交互作用进行分析。利用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD),比较不同处理(完整生物结皮与去除生物结皮)样方之间植物光合生理指标的差异。应用多元回归分析的方法建立最优回归方程,分析土壤养分和水分与光合生理指标的关系。利用SAS 13.0软件(SAS institute Inc. NC, USA)对所有数据进行统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 生物结皮影响下土壤水分含量与植物叶片相对含水量的关系

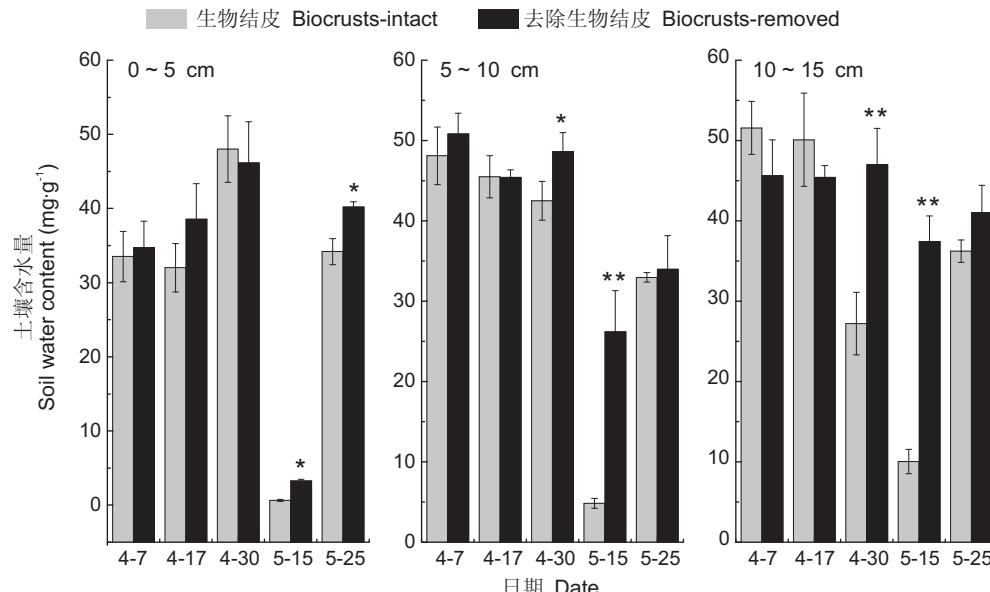
无论生物结皮区还是去除生物结皮区,在植物生长前期(4月7日~4月30日),其土壤含水量均较高,但由于降水量减少,到5月15日,土壤水分含量迅速下降,随后(5月25日)又有所上升(图1)。总的来看,生物结皮区的土壤水分含量低于去除生物结皮区的土壤水分含量,尤其是在0~5 cm和5~10 cm土层。但是,仅在4月30日

以后,生物结皮区与去除生物结皮区的土壤含水量才具有显著性差异(图1)。植物叶片相对含水量的变化趋势与土壤水分含量变化一致。3种荒漠草本植物叶片含水量最高值均出现在4月30日,但随着生长期的延长,却呈现下降趋势(表1)。方差分析表明,生物结皮区植物叶片相对含水量低于去除生物结皮区植物的叶片相对含水量,不同生长期对3种荒漠草本植物的叶片相对含水量也具有显著影响(表2)。

## 2.2 生物结皮对荒漠草本植物光合作用的影响

方差分析表明,3种荒漠草本植物的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $E$ )和水分利用效率( $WUE$ )在不同的生长期差异显著(表2,  $P <$

0.01)。与去除生物结皮区相比,生长在生物结皮区植物的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率在生长前期相对较高,但是在生长后期相对较低(图2)。生物结皮的存在没有显著影响4个气体交换参数(表2,  $P > 0.05$ )。尖喙牻牛儿苗、条叶庭荠和琉苣菊之间的光合作用差异显著(表2,  $P < 0.01$ )。无论在生物结皮区还是去除生物结皮区,3种荒漠草本植物的4种气体交换参数变化趋势基本一致。随着植物的生长,3种荒漠草本植物的最大净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率逐渐升高,最大值都出现在4月30日,但是,在植物生长末期,3种植物的气体交换参数又均降低(图2)。



\* , \*\* 表示生物结皮区与去除生物结皮区之间的差异显著性 (\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ )。下同。  
\*, \*\* indicate significant differences between crusted and uncrusted soils in each growing period (\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ ). Same below.

图1 生物结皮影响下不同土层的土壤含水量

Fig. 1 Variations in soil moisture in the 0–5 cm, 5–10 cm, and 10–15 cm soil layers under biocrusts during periodic sampling

表1 生物结皮与去除生物结皮区3种荒漠草本植物叶片相对含水量

Table 1 Leaf RWC of *Erodium oxyrrhynchum*, *Alyssum linifolium*, and *Hyalea pulchella* in crusted and uncrusted soils during five growing periods (Mean  $\pm$  SD,  $n = 3$ )

日期 Date	<i>Erodium oxyrrhynchum</i>		<i>Alyssum linifolium</i>		<i>Hyalea pulchella</i>	
	生物结皮 Crusted soils	去除生物结皮 Uncrustated soils	生物结皮 Crusted soils	去除生物结皮 Uncrustated soils	生物结皮 Crusted soils	去除生物结皮 Uncrustated soils
Apr. 7	60.6 $\pm$ 4.2	63.2 $\pm$ 2.7	51.6 $\pm$ 1.9	53.9 $\pm$ 2.2	57.3 $\pm$ 3.6	56.2 $\pm$ 5.2
Apr. 17	59.2 $\pm$ 6.1	63.1 $\pm$ 2.5	56.6 $\pm$ 6.0	57.4 $\pm$ 5.7	65.6 $\pm$ 5.4	64.6 $\pm$ 7.6
Apr. 30	62.4 $\pm$ 2.3	60.1 $\pm$ 0.6	57.0 $\pm$ 3.6	66.4 $\pm$ 2.6*	67.0 $\pm$ 6.4	70.1 $\pm$ 3.1
May 15	52.1 $\pm$ 2.6	55.1 $\pm$ 6.3	52.7 $\pm$ 1.9	59.7 $\pm$ 3.0*	52.4 $\pm$ 2.6	60.2 $\pm$ 1.3*
May 25	42.9 $\pm$ 3.1	51.2 $\pm$ 2.1*	42.1 $\pm$ 2.0	53.7 $\pm$ 5.2*	46.4 $\pm$ 3.8	55.0 $\pm$ 4.2*

表2 生物结皮、物种、生长期和它们的相互作用对植物生理特性影响的方差分析

Table 2 Effects of biocrusts (B), plant species (S), growing periods (P), and the interactions among them on growth and physiological characteristics using factorial analysis of variance

特性 Characteristics	方差源 Source of variance						
	$F_B$	$F_S$	$F_P$	$F_{B \times S}$	$F_{B \times P}$	$F_{S \times P}$	$F_{B \times S \times P}$
Leaf RWC	42.54 *	33.06 **	14.81 **	2.23	3.06 *	2.94 **	0.79
$P_n$	4.58	14.88 **	385.65 **	2.62	19.26 **	2.77 *	2.43 *
$G_s$	0.76	247.04 **	238.82 **	1.06	17.46 **	3.57	1.7
$E$	0.91	163.96 **	118.69 **	1.51	13.95 **	5.15 **	1.52
WUE	1.43	2660.39 **	171.44 **	2.18	32.23 **	3.26 **	1.48
$F_v/F_m$	0.21	161.35	113.56 **	0.61	16.95 **	2.06	1.18
$\Phi_{PSII}$	0.84	339.26 **	23.17 **	5.24 *	14.04 **	2.29 *	1.15
Chl	0.19	58.54 **	292.73 **	0.54	13.41 **	7.42 **	2.29 *
Chl <sub>a/b</sub>	4.36	0.58	3.03 *	0.16	0.16	0.81	0.18
Biomass	30.78 **	1389.48 **	2406.83 **	12.82 **	40.14 **	539.48 **	19.34 **

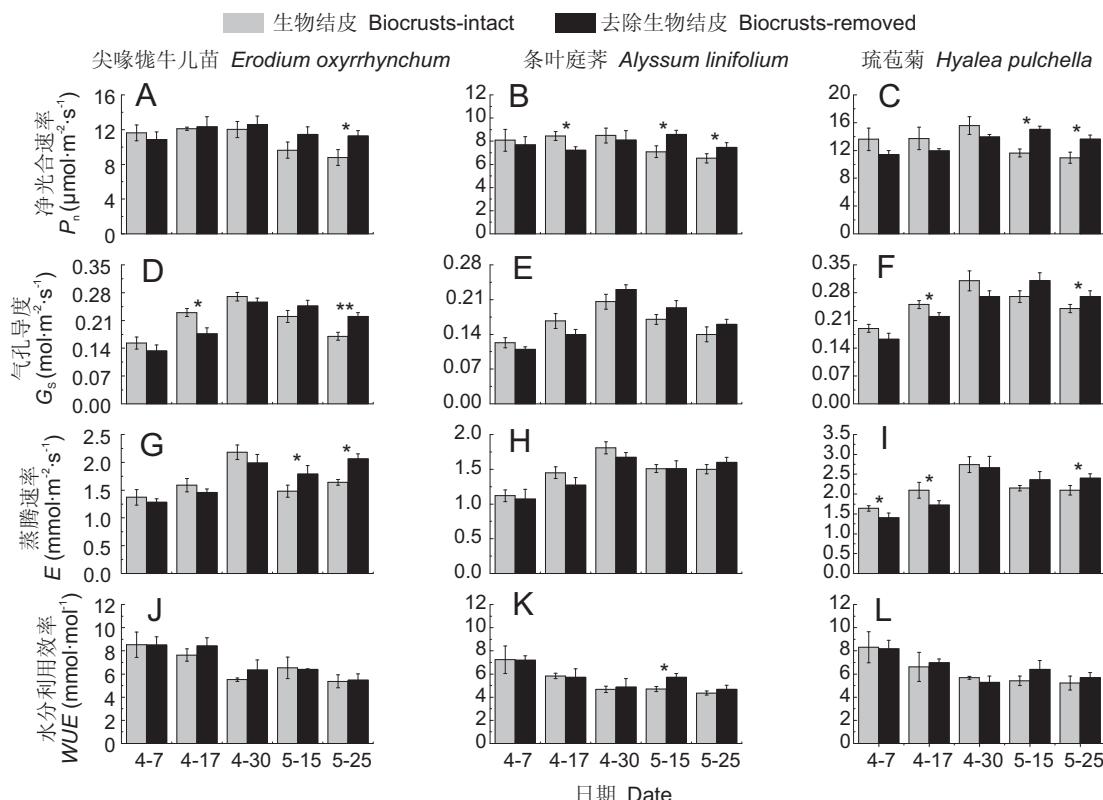
注: 表中数值为F检验值。\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ 。Note: Values indicate results of F test. \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ .

图2 生物结皮影响下3种植物不同生长期气体交换参数的变化

Fig. 2 Variations in net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), transpiration rate ( $E$ ), and water use efficiency ( $WUE$ ) of three herb species during different growth periods under the effects of biocrusts

### 2.3 生物结皮对荒漠草本植物叶绿素荧光参数的影响

尖喙牻牛儿苗、条叶庭荠和琉苞菊的PS II最大光化学量子效率( $F_v/F_m$ )在整个生长期变化相同,3个物种间无显著差异(表2, $P > 0.05$ )。琉苞菊的PS II实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )比尖喙牻牛儿

苗和条叶庭荠高(图3)。在生物结皮区和去除生物结皮区,3种荒漠草本植物的PS II最大光化学量子效率和PS II实际光化学效率在生长前期较高,生长后期有所下降(图3)。对于3种荒漠草本植物来说,在植物生长前期(4月7日-4月30日),其PS II最大光化学量子效率和PS II实际光化学效

率在生物结皮区较高，但是在植物生长后期(5月15日~5月25日)，PS II 最大光化学量子效率和PS II 实际光化学效率却在去除生物结皮区较高(图3)。方差分析表明，生物结皮与生长期的相互作用对PS II 最大光化学量子效率和PS II 实际光化学效率的影响显著(表2,  $P < 0.01$ )。

## 2.4 生物结皮对荒漠草本植物叶绿素含量的影响

3种植物的叶绿素(Chl)含量和叶绿素a/b(Chla/b)在整个生长期变化不规律，但是最大值均出现在4月30日(图4)。琉璃菊的Chl含量比尖喙牻牛儿苗和条叶庭荠高，Chla/b在3个物种间却没有明显的差异(图4)。相比于生长在去除生物结皮区的植物，生长在生物结皮区的植物在其生长早期均有较高的Chl含量，在生长后期却较低(图4: A~C)。不同于Chl含量的变化，在植物的整个生长期，3种荒漠草本植物的Chla/b在生物结皮区总是比去除生物结皮区低(图4: D~F)。经方差分析显示，生物结皮并没有显著影响Chl含量和Chla/b(表2,  $P > 0.05$ )；叶片Chl含量受物种、生长期及其相互作用的影响显著(表2,

$P < 0.01$ )；而Chla/b只受生长期影响，且影响显著(表2,  $P < 0.01$ )。

## 2.5 最大净光合速率、PS II 光化学效率、叶绿素含量与叶片相对含水量的关系

3种荒漠草本植物的最大净光合速率与叶片相对含水量之间呈显著正相关(图5,  $P < 0.05$ )。PS II 光化学效率也受叶片相对含水量的影响，其中，条叶庭荠的PS II 光化学效率与叶片相对含水量之间呈显著正相关(图5,  $P < 0.05$ )。叶绿素含量受叶片相对含水量的影响显著，其中，条叶庭荠和琉璃菊的叶绿素含量与叶片相对含水量之间呈极显著正相关(图5,  $P < 0.01$ )。

## 2.6 土壤水分和养分对3种荒漠草本植物生理特性的影响

经测定，在0~5 cm土层中，生物结皮覆盖区土壤中的有机物、总氮(N)、速效氮和速效磷(P)均显著高于去除生物结皮区。在5~10 cm土层中，生物结皮区的总氮、速效氮和速效磷的含量也显著高于去除生物结皮区。在10~15 cm土层中，生物结皮的存在也没有显著影响土壤养分含量(表3)。

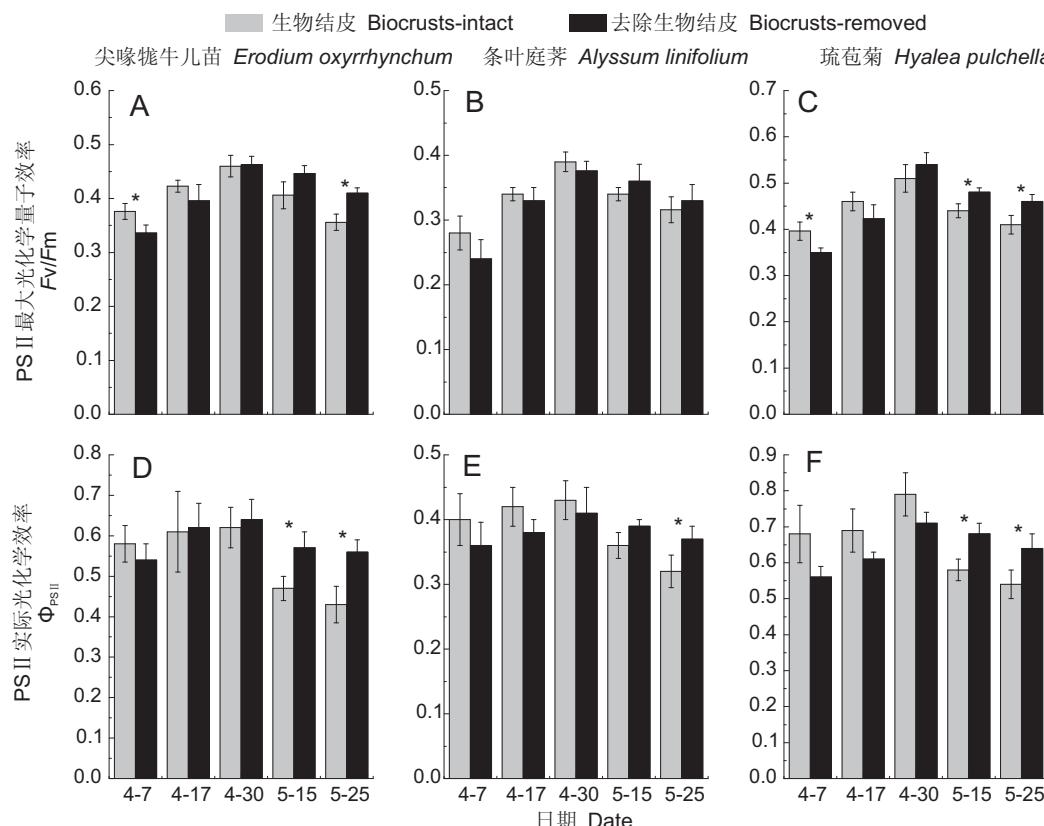


图3 生物结皮影响下3种植物不同生长期叶绿素荧光参数的变化  
Fig. 3 Variations in Chla fluorescence of three herb species during different growth periods under the effects of biocrusts

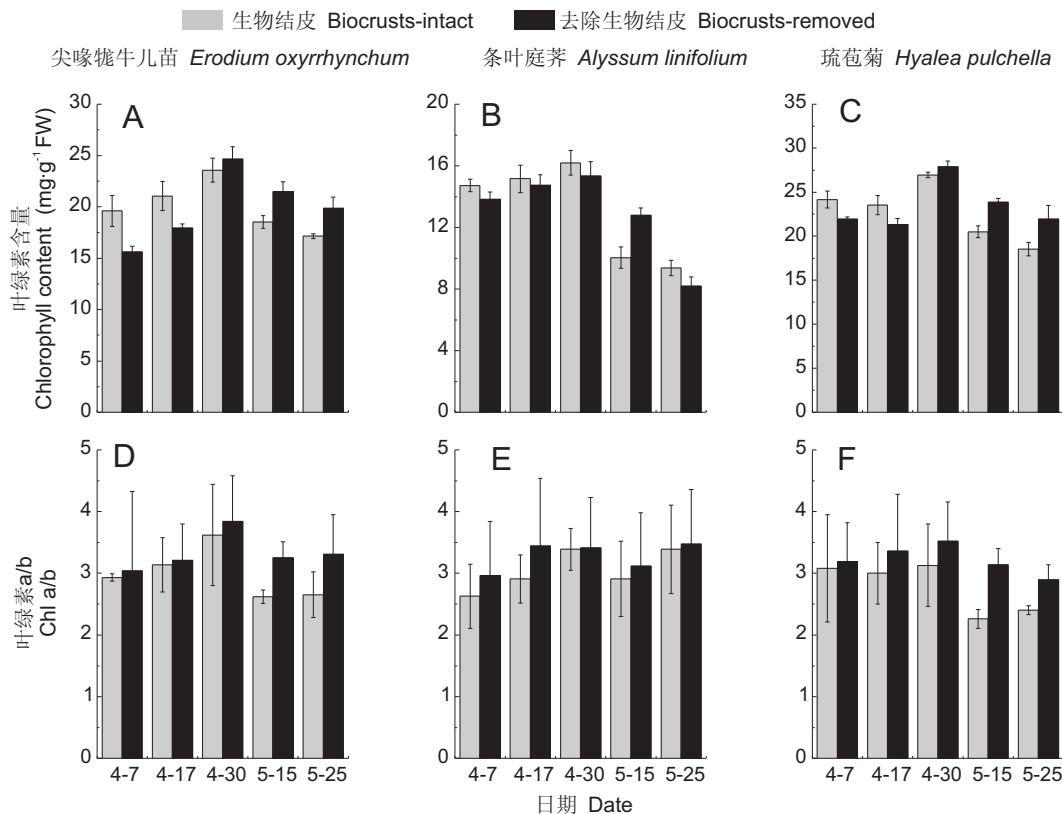
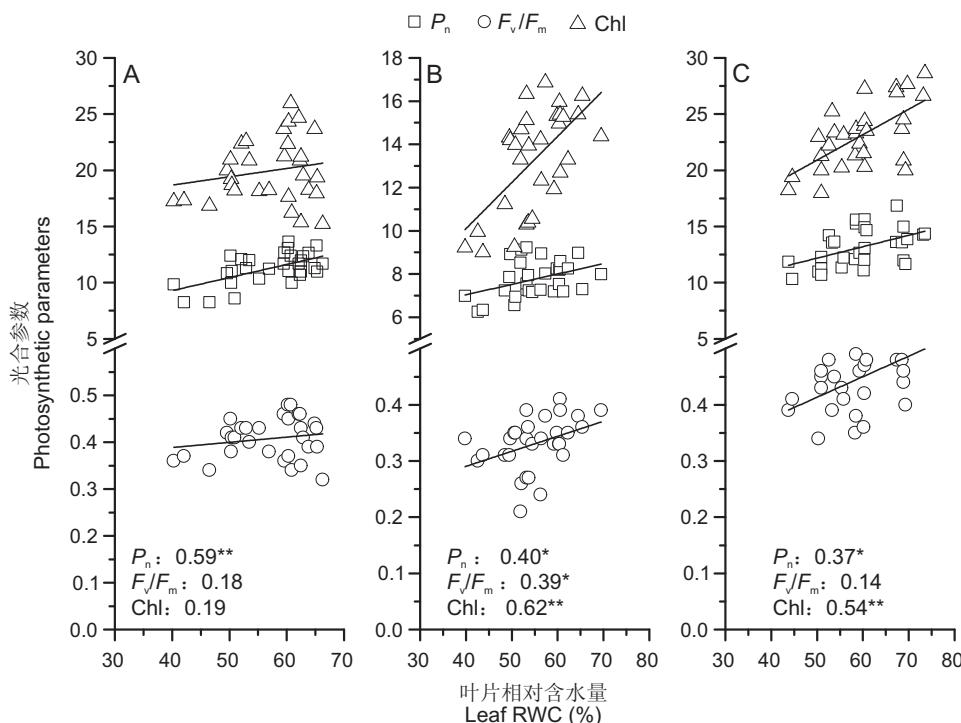


图4 生物土壤结皮影响下3种植物不同生长期叶绿素含量的变化

Fig. 4 Variations in chlorophyll content of three herb species during different growth periods under the effects of biocrusts



Data from three plant species per plot are plotted in each graph. Data are expressed as means  $\pm$  SD ( $n=3$ ).

图5 最大净光合速率、PS II最大光化学量子效率、叶绿素含量与叶片相对含水量的关系

Fig. 5 Linear correlation between  $P_n$ ,  $F_v/F_m$ , chlorophyll content, and leaf RWC

从模拟方程中可见(表4), 土壤水分和养分对3种荒漠草本植物光合生理特性的影响在生长前期和生长后期的比重不同。在植物生长前期, 土壤氮素对3种荒漠草本植物的光合作用影响大于土壤水分(W), 相比于土壤水分, 此时, 土壤中氮素含量是影响3种荒漠草本植物生理过程的主要限制性因子。而在植物生长后期, 土壤水分是影响3种荒漠草本植物生理过程最主要的限制性因子, 植物的生理反应受土壤氮素的影响较小。

## 2.7 生物结皮对3种荒漠草本植物生物量的影响

生物结皮对3种草本植物生长的影响在其

整个生长期有所不同(图6)。在生长前期(4月7日-4月30日), 生物结皮区的3种植植物较去除生物结皮区的植物积累了更多的个体生物量。但是在生长后期(4月30日-5月25日), 生物结皮区植物的个体生物量较去除生物结皮区的低。在生长末期(5月25日), 生物结皮区的尖喙牻牛儿苗和琉芭菊的个体生物量均显著大于去除生物结皮区的( $P < 0.05$ )。方差分析表明, 生物结皮、物种、生长期以及它们之间的相互作用均显著影响3种植植物个体生物量的积累(表2)。

表3 生物结皮区与去除生物结皮区的土壤养分状况  
Table 3 Nutrient conditions of soils in crusted and uncrusted sites

养分含量 Nutrient content	0~5 cm		5~10 cm		10~15 cm	
	生物结皮 Crusted soils	去除生物结皮 Uncrustated soils	生物结皮 Crusted soils	去除生物结皮 Uncrustated soils	生物结皮 Crusted soils	去除生物结皮 Uncrustated soils
Organic matter ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	$3.69 \pm 0.14^*$	$2.68 \pm 0.42$	$1.64 \pm 0.22$	$1.37 \pm 0.18$	$1.39 \pm 0.11$	$1.12 \pm 0.16$
Total N ( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	$0.23 \pm 0.04^*$	$0.14 \pm 0.01$	$0.13 \pm 0.01^*$	$0.08 \pm 0.01$	$0.10 \pm 0.02$	$0.07 \pm 0.01$
Total P ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	$0.45 \pm 0.01$	$0.41 \pm 0.03$	$0.40 \pm 0.03$	$0.38 \pm 0.001$	$0.41 \pm 0.02$	$0.39 \pm 0.006$
Total K ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	$12.47 \pm 0.08$	$11.86 \pm 0.82$	$12.29 \pm 0.64$	$11.63 \pm 0.06$	$12.18 \pm 0.54$	$11.39 \pm 0.44$
Available N ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	$9.56 \pm 0.97^*$	$6.96 \pm 1.11$	$8.67 \pm 0.78^*$	$6.01 \pm 0.83$	$6.15 \pm 1.06$	$4.14 \pm 1.05$
Available P ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	$6.17 \pm 0.58^*$	$4.51 \pm 0.51$	$4.88 \pm 0.24^{**}$	$3.69 \pm 0.36$	$3.66 \pm 0.32^*$	$2.89 \pm 0.06$
Available K ( $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	$158.6 \pm 7.1$	$145.6 \pm 20.0$	$149.0 \pm 6.5$	$139.3 \pm 13.6$	$142.6 \pm 10.4$	$127.6 \pm 16.8$

表4 3种荒漠草本植物部分生理指标与土壤水分和养分之间的逐步回归分析

Table 4 Stepwise regression analysis on relative importance of soil moisture and nutrition differences in terms of growth and physiological characteristics of the three herb species

生理指标 Physiological characteristics	<i>Erodium oxyrrhynchum</i>	<i>Alyssum linifolium</i>		<i>Hyalea pulchella</i>
		尖喙牻牛儿苗	条叶庭荠	
生长早期 Early growth stage				
$P_n$	$Y = -0.02N + 0.01W + 14.13$ $R^2 = 0.04$	$Y = 0.09N + 0.03W - 7.81$ $R^2 = 0.93^*$		$Y = 0.14N + 0.05W - 10.06$ $R^2 = 0.35$
$WUE$	$Y = 0.03N + 0.004W - 0.96$ $R^2 = 0.76$	$Y = 0.03N + 0.006W - 2.29$ $R^2 = 0.86^*$		$Y = 0.02N - 0.01W + 1.75$ $R^2 = 0.96^{**}$
$F_v/F_m$	$Y = 0.002N + 0.001W + 0.05$ $R^2 = 0.51$	$Y = 0.001N - 0.001W + 0.26$ $R^2 = 0.45$		$Y = 0.003N - 0.0003W + 0.12$ $R^2 = 0.89^*$
Chl	$Y = 0.24 + 0.05W - 18.79$ $R^2 = 0.82^*$	$Y = 0.03N - 0.01W + 10.50$ $R^2 = 0.11$		$Y = 0.17N + 0.03W - 4.46$ $R^2 = 0.50$
生长晚期 Later growth stage				
$P_n$	$Y = 0.59N + 1.26W + 3.16$ $R^2 = 0.63$	$Y = 0.26N + 0.82W + 4.05$ $R^2 = 0.84^*$		$Y = -0.19N + 1.11W + 12.70$ $R^2 = 0.95^*$
$WUE$	$Y = 0.05N + 0.15W + 3.36$ $R^2 = 0.61$	$Y = 0.47N + 0.49W - 2.65$ $R^2 = 0.53$		$Y = 0.06N + 0.20W + 3.46$ $R^2 = 0.74$
$F_v/F_m$	$Y = -0.04N - 0.02W + 0.77$ $R^2 = 0.59$	$Y = 0.05N + 0.06W - 0.22$ $R^2 = 0.49$		$Y = -0.008N + 0.005W + 0.53$ $R^2 = 0.72$
Chl	$Y = -1.79N - 0.61W + 35.99$ $R^2 = 0.84$	$Y = -0.69N + 0.37W + 16.42$ $R^2 = 0.89^*$		$Y = -0.12N + 1.16W + 20.95$ $R^2 = 0.94^*$

注: N, 土壤总氮; W, 土壤水分。

Notes: N, Total soil nitrogen; W, Soil moisture.

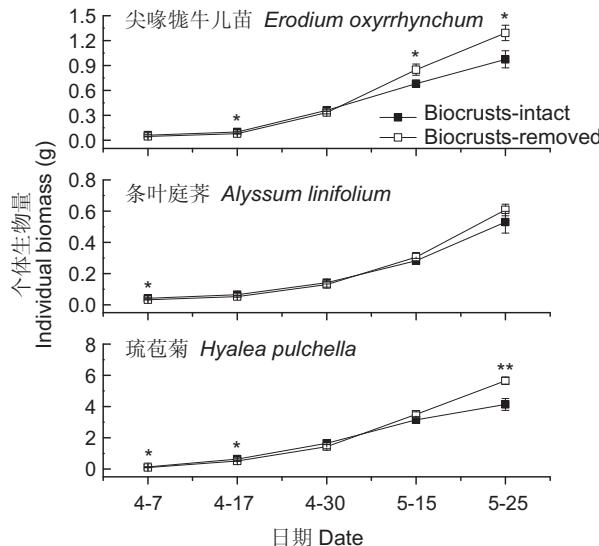


图6 生物结皮影响下3种植物不同生长期个体生物量变化

Fig. 6 Variations in individual biomass of three herb species during different growth periods under the effects of biocrusts

### 3 讨论

目前,关于生物结皮对维管植物生理特性影响的研究还鲜见报道。本研究表明,生物结皮对3种荒漠草本植物生理特性的影响基本一致。生物结皮能够改变土壤水分和养分条件<sup>[5-8]</sup>,本研究对3种荒漠草本植物的光合生理指标与土壤水分和养分做了逐步回归分析,结果表明,土壤氮素是植物生长早期影响其光合生理特性的关键因子。通过对土壤养分含量的测定发现,生物结皮的存在显著增加了0~5 cm和5~10 cm土层的养分,早期植物根系也主要分布在这个区域。对于古尔班通古特沙漠来说,沙漠腹地降水主要集中在春季,加之冬季有稳定的降雪,春季降水和积雪融水使得这期间水分相对充足,而生物结皮的存在并没有显著影响土壤中的水分含量,此时水分并不是限制植物生长的关键因子。对于浅根系荒漠草本植物来说,生物结皮的存在无异于养分带,有利于植物进行光合作用并快速积累生物量,这与前人对冷沙漠和热沙漠<sup>[20, 21]</sup>的研究结果相似。

关于生物结皮对土壤水文过程的影响一直备受关注,也是极具争议性的研究,总结起来有3种观点:(1)认为生物结皮促进降水入渗和土壤含水量,减少了地表的径流<sup>[5, 22]</sup>;(2)认为结皮的存在阻碍了降水向土壤深层入渗,增加了地表径流的发生<sup>[6, 23]</sup>;(3)认为生物结皮对降水入渗无明显作

用<sup>[24, 25]</sup>。我们的研究结果表明,在植物生长后期,生物结皮的存在显著降低了土壤水分含量。在干旱的沙漠生态系统中,尤其是在蒸发量较高而降水量较低的季节,限制生物活性的最主要的因素首先是水分,其次才是养分<sup>[15]</sup>。逐步回归分析结果表明,在3种荒漠草本植物生长后期,土壤水分是影响其光合生理特性的限制性因素。本研究结果与其它一些关于草本植物对水分与养分需求平衡的研究结果一致<sup>[26]</sup>。尽管养分供应充足,如果水分成为限制因素,就会对草本植物的生长和光合生理造成不利影响。

研究表明,如果没有水或者受水分限制,植物体内重要的生理过程就不能完成或者受到很大的影响<sup>[16]</sup>。在我们的实验中,生长在生物结皮区的3种荒漠草本植物比生长在去除生物结皮区的植物的叶片相对含水量低,这说明3种荒漠草本植物对有无生物结皮覆盖的敏感性。植物叶片相对含水量在调节植物光合作用方面具有重要作用,尤其是净光合速率和气孔导度<sup>[27]</sup>。因此,3种荒漠草本植物对土壤水分的敏感性也暗示了它们对光合作用有很高的调节能力。本实验结果表明,在植物生长后期,生物结皮区3种荒漠草本植物的净光合速率和气孔导度都显著低于去除生物结皮区。生物结皮区植物净光合速率的降低可能是因为这期间土壤水分含量较低,水分成了限制因子,导致植物气孔关闭以减少水分散失。这种能力也使得生长在生物结皮区的植物在整个生长期间具有很好的生理调节能力。有研究表明在土壤水分较低的状态下,植物对水分的利用效率会有所升高以保证水分的有效利用及抵御水分亏缺<sup>[28, 29]</sup>;但是也有一些研究持相反意见,认为植物在这种水分限制条件下,反而会采用肆意挥霍水分的生存策略<sup>[30]</sup>。我们的研究结果与后者相同,3种荒漠草本植物在生长后期土壤水分下降时,水分利用效率均有所下降,生物结皮区植物的水分利用效率也低于去除生物结皮。

生物结皮区植物在生长早期具有相对较高的PS II最大光化学量子效率和PS II实际光化学效率,但在生长后期却是去除生物结皮区植物的PS II最大光化学量子效率和PS II实际光化学效率相对较高。生长后期生物结皮区降低的PS II最大光化学量子效率可能暗示了光抑制作用,说明在水分限制条件下,3种荒漠草本植物通过降低光系

统Ⅱ实际量子产量从而使其捕获的光能用于光化学反应的份额减小，光系统Ⅱ实际量子反应中心的光化学活性减弱，也是为了保护光合器官免受光破坏。有研究表明，在很多生长环境限制的条件下，持续降低的PSⅡ光化学效率就说明了光抑制作用<sup>[31, 32]</sup>。我们的实验结果表明，PSⅡ最大光化学量子效率的变化与净光合速率的变化趋势基本一致，这与Genty等<sup>[33]</sup>的研究结果相同。

叶片是绿色植物进行光合作用的器官，叶片中叶绿素含量的高低对植物的生长发育起重要作用，反映了植物光合作用的强弱和能力<sup>[34]</sup>。生物结皮区植物在生长早期的叶绿素含量高于去除生物结皮区，但是在生长后期却呈现相反趋势。生物结皮区3种荒漠草本植物叶绿素含量的降低可能与净光合速率和PSⅡ实际光化学效率的降低有关。相关分析结果表明，净光合速率与叶绿素含量( $R^2 = 0.86, P < 0.05$ )和PSⅡ实际光化学效率( $R^2 = 0.71, P < 0.05$ )有显著正相关关系。同时，我们也发现两种样方中植物叶绿素含量在土壤水分含量降低的生长后期均有所下降，且与叶片相对含水量呈正相关。林木抗旱研究中常把叶绿素含量及叶绿素a/b作为评价指标<sup>[16, 19]</sup>。有研究表明，很多植物的叶绿素a/b在水分限制的情况下会有所上升<sup>[34]</sup>，在我们的实验中，当样地土壤含水量呈现最低值时(4月30日)，叶绿素a/b却达到了最高值，这与前人研究结果一致。但也有研究与我们的结果相反，Pompelli等<sup>[35]</sup>发现*Jatropha curcas* L.的叶绿素a/b在土壤含水量最低的时也到达最低值。我们还发现生物结皮区植物的叶绿素a/b总是低于去除生物结皮区，说明两种样方中土壤水分含量的差异对叶绿素a/b的影响还是较明显的。总的来看，生物结皮对3种荒漠草本植物生长后期光合作用和叶绿素荧光的消极影响可能是导致生物结皮区植物具有较低生物量的原因。

## 参考文献：

- [1] Belnap J, Lange OL. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management[M]. Berlin: Springer-Verlag, 2001.
- [2] 王雪芹, 王涛, 蒋进, 赵从举. 古尔班通古特沙漠南部沙面稳定性研究[J]. 中国科学, 2004, 34(8): 763–768.  
Wang XQ, Wang T, Jiang J, Zhao CJ. The sand surface stability in the south of Gurbantunggut Desert[J]. *Science in China Series*, 2004, 34(8): 763–768.
- [3] Bowker MA, Belnap J, Davidson DW, Harland G. Correlates of biological soil crust abundance across a continuum of spatial scales: Support for a hierarchical conceptual model[J]. *J Appl Ecol*, 2006, 43(1): 152–163.
- [4] Zhang YM, Wang HL, Wang WQ, Yang WK, Zhang DY. The microstructure of microbitic crust and its influence on wind erosion for a sandy soil surface in the Gurbantunggut Desert of northwestern China[J]. *Geoderma*, 2006, 132(3): 441–449.
- [5] Perez EL. Microbiotic crusts in the high equatorial Andes and their influence on paramo soils[J]. *Catena*, 1997, 31(3): 173–198.
- [6] Kidron GJ, Tal SY. The effect of biocrusts on evaporation from sand dunes in the Negev Desert[J]. *Geoderma*, 2012, 179–180: 104–112.
- [7] Maester FT, Escolar C, de Guevara ML, Quero JL. Change in biocrust drive carbon cycle responses to climate change in drylands[J]. *Global Change Biol*, 2014, 20(8): 2697–2698.
- [8] Zhuang WW, Downing A, Zhang YM. The influence of biological soil crusts on  $^{15}\text{N}$  translocation in soil and vascular plant in a temperate desert of Northwestern China[J]. *J Plant Ecol-UK*, 2015, 8(4): 420–428.
- [9] Li XR, Jia XH, Long LQ, Zerbe S. Effects of biological soil crusts on seed bank, germination and establishment of two annual plant species in the Tengger Desert (N China)[J]. *Plant Soil*, 2005, 277(1–2): 375–385.
- [10] Godínez-Alvarez H, Morín C, Rivera-Aguilar V. Germination, survival and growth of three vascular plants on biological soil crusts from a Mexican tropical desert[J]. *Plant Biology*, 2012, 14(14): 157–162.
- [11] Kidron GJ. The negative effect of biocrusts upon annual-plant growth on sand dunes during extreme droughts[J]. *J Hydrol*, 2014, 508(1): 128–136.
- [12] 聂华丽, 张元明, 吴楠, 张静, 张丙昌. 生物结皮对5种不同形态的荒漠植物种子萌发的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 161–170.  
Nie HL, Zhang YM, Wu N, Zhang J, Zhang BC. Effects of biological crusts on the germination of five desert vascular plants with different seed morphologies[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 161–170.
- [13] 张元明, 聂华丽. 生物土壤结皮对准噶尔盆地5种荒漠植物幼苗生长与元素吸收的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(4): 380–388.  
Zhang YM, Nie HL. Effects of biological soil crusts on seedling growth and element uptake in five desert plants in Junggar Basin, western China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(4): 380–388.
- [14] 李国栋, 张元明. 生物土壤结皮与种子附属物对4种荒漠植物种子萌发的交互影响[J]. 中国沙漠, 2014, 34(3): 725–731.

- Li GD, Zhang YM. Interactive effects of biological soil crusts and seed appendages on seed germination of four desert species [J]. *Journal of Desert Research*, 2014, 34(3): 725–731.
- [15] McCrackin ML, Harms TK, Grimm NB, Hall SJ, Kaye JP. Responses of soil microorganisms to resource availability in urban, desert soils [J]. *Biogeochemistry*, 2008, 87(2): 143–155.
- [16] Wang XQ, Jiang J, Wang YC. Responses of ephemeral plant germination and growth to water and heat conditions in the southern part of Gurbantunggut Desert [J]. *Chinese Sci Bull*, 2006, 51(S1): 110–116.
- [17] 张元明, 潘惠霞, 潘伯荣. 古尔班通古特沙漠不同地貌部位生物结皮的选择性分布[J]. 水土保持学报, 2004, 18(4): 61–64.
- Zhang YM, Pan HX, Pan BR. Distribution characteristics of biological soil crust on sand dune surface in Gurbantunggut Desert, Xinjiang [J]. *Journal of Water and Soil Conservation*, 2004, 18(4): 61–64.
- [18] 金江群, 郭泉水, 朱莉, 刘建锋, 裴顺祥. 干旱和复水对崖柏光合特性及水分利用效率的影响[J]. 植物科学学报, 2012, 30(6): 599–610.
- Jin JQ, Guo QS, Zhu L, Liu JF, Pei SX. Photosynthetic characteristics and water use efficiency of *Thuja sutchuenensis* Franch. during water stress and recovery [J]. *Plant Science Journal*, 2012, 30(6): 599–610.
- [19] Tanaka R, Koshino Y, Sawa S, Ishiguro S, Okada K. Overexpression of chlorophyllide a oxygenase (CAO) enlarges the antenna size of photosystem II in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant J*, 2001, 26(4): 365–373.
- [20] Harper KT, Pendleton RL. Cyanobacteria and cyanolichens can they enhance availability of essential minerals for higher plants? [J]. *Great Basin Nat*, 1993, 53(1): 59–72.
- [21] Gold WG, Bliss LC. Water limitations and plant community development in a polar desert [J]. *Ecology*, 1995, 76(5): 1558–1568.
- [22] Greene RSB, Chartres CJ, Hodgkinson KC. The effects of fire on the soil in a degraded semiarid woodland. I. Cryptogam cover and physical and micromorphological properties [J]. *Aust J Soil Res*, 1990, 28(5): 755–777.
- [23] Coppola A, Basile A, Wang X, Comegna V, Tedeschi A, Mele G, Comegna A. Hydrological behaviour of microbiotic crusts on sand dunes: example from NW China comparing infiltration in crusted and crust-removed soil [J]. *Soil Till Res*, 2011, 117(3): 34–43.
- [24] West NE. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid to semi-arid regions [J]. *Adv Ecol Res*, 1990, 20: 179–223.
- [25] Williams JD, Dobrowolski JP, West NE. Microbiotic crust influence on unsaturated hydraulic conductivity [J]. *Arid Soil Res Rehab*, 1999, 13(2): 145–154.
- [26] 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 张丙昌, 张静. 3种荒漠植物幼苗生长和光合生理对氮增加的响应[J]. 中国沙漠, 2011, 31(12): 3340–3349.
- Zhou XB, Zhang YM, Wang SS, Zhang BC, Zhang J. Effect of nitrogen input on growth and photosynthetic physiology of three desert species seedlings [J]. *Journal of Desert Research*, 2011, 31(12): 3340–3349.
- [27] Lawlor DW, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants [J]. *Plant Cell Environ*, 2002, 25(2): 275–294.
- [28] 李荣生, 许煌灿, 尹光天, 杨锦昌, 李双忠. 植物水分利用效率的研究进展[J]. 林业科学研究, 2003, 16(3): 366–371.
- Li RS, Xu HC, Yin GT, Yang JC, Li SZ. Advances in the water use efficiency of plant [J]. *Forest Research*, 2003, 16(3): 366–371.
- [29] 胡增辉, 贾青青, 郑健, 杨柳, 冷平生. 德国景天扦插苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 植物科学学报, 2015, 33(6): 840–846.
- Hu ZH, Jia QQ, Zheng J, Yang L, Leng PS. Studies on the physiological response of *Sedum hybridum* cutting seedlings to drought stress [J]. *Plant Science Journal*, 2015, 33(6): 840–846.
- [30] Clavel D, Drame NK, Roy-Macauley H, Braconnier S, Laffray D. Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian groundnut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars [J]. *Environ Exp Bot*, 2005, 54(3): 219–230.
- [31] Tezara W, Mitchell VJ, Driseoll SD. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP [J]. *Nature*, 1999, 401(6756): 914–917.
- [32] Maxwell K, Johnson GN. Chlorophyll fluorescence: a practical guide [J]. *J Exp Bot*, 2000, 51(345): 659–668.
- [33] Genty B, Briantais JM, Baker NR. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *BBA-Biomembranes*, 1989, 990(1): 87–92.
- [34] Guerfel M, Baccouri O, Boujnah D, Chaibi W, Zarrouk M. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars [J]. *Sci Hortic-Amsterdam*, 2009, 119(3): 257–263.
- [35] Pompelli MF, Barata-Luis R, Vitorino HS, Goncalves ER, Rolim EV. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery [J]. *Biomass Bioenergy*, 2010, 34(8): 1207–1215.