



论文

人工藻结皮形成过程中表土非降雨型水分吸收的变化情况

兰书斌^{①②}, 胡春香^{①*}, 饶本强^{①②}, 吴丽^{①②}, 张德禄^{①②}, 刘永定^①

① 中国科学院水生生物研究所, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072;

② 中国科学院研究生院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: cxhu@ihb.ac.cn

收稿日期: 2010-03-15; 接受日期: 2010-04-29

国家自然科学基金(批准号: 30770395 和 30870470)资助项目

摘要 在干旱、半干旱地区, 表土非降雨型水分吸收对于植物、生物结皮以及一些小型动物都起着非常重要的作用. 本研究对库布齐沙漠中各种水分吸收类型进行了调查, 并对人工结皮形成过程中水分吸收的变化进行了跟踪监测. 结果发现, 在实验区, 从空气中吸收的水分占表土水分吸收量的 25.07%~39.83%, 其主要是通过水汽吸附机制进行. 相比之下, 表土从深层土壤吸收的水分更多, 大约占到水分吸收量的 60.17%~74.93%. 人工结皮的形成促进了表土水分的吸收, 但吸收水分的增加并非在接种后或结皮形成后立即表现出来, 而是在结皮形成后, 结皮结构有了一定变化后, 表土吸收的水分才出现增加. 实验中表土从空气中吸收的水分在接种 15 天后出现增加; 表土持水量的增加则出现在接种后第 20 天. 推测藻丝及其分泌物是结皮增加水分吸收量和保持量的主要贡献者, 而且当藻体经历干燥时期死亡之后, 它们对水分的吸收以及保持仍具有一定的作用.

关键词
荒漠藻
生物结皮
水分吸收
表土

水分是干旱、半干旱地区很多生物生存、生长的一个重要限制因子. 在这些地区, 除了降雨之外, 非降雨型水分吸收也为植物、生物结皮(biological soil crusts)以及一些小型动物(如土壤昆虫)提供了必要的水分来源^[1-4]. 一般而言, 表土的水分吸收有空气、深层土壤以及植被 3 个不同的来源^[1,5]. 目前为止, 从空气中吸收的水分(包括露水、雾及水汽吸附)已经在荒漠地区被广泛研究^[6-8], 而从深层土壤和植被吸收的水分还没有引起人们的广泛关注. 而据推测, 在一些地下水水位较高的地方, 从深层土壤吸收的水分也是表土水分吸收的一个重要部分.

表土吸收的水分在第 2 天早晨蒸发干之前对结皮光合作用的启动起重要的作用, 因此任何促进水分吸收的途径都对整个生态系统起着积极的作用. 很多研究也报道, 生物结皮的存在促进了表土水分的吸收, 而且水分吸收的量随着结皮的发育演替呈增加的趋势^[7,8]. 然而, 在结皮形成过程中, 表土何时可以促进水分的吸收? 特别是在构建人工结皮时, 水分吸收量是否能够在短时间内被促进? 这对刚构建结皮的生长发育将会产生重要的影响. 此外, 生物结皮促进表土水分吸收的机制已经从物理学角度被一些研究者们阐释, 但很少有报道从生物学角度阐

英文版见: Lan S B, Hu C X, Rao B Q, et al. Non-rainfall water sources in the topsoil and their changes during formation of man-made algal crusts at the eastern edge of Qubqi Desert, Inner Mongolia. *Sci China Life Sci*, 2010, 53, in press

释. 因此, 本研究的目的是: (1) 调查库布齐沙漠表土水分吸收的情况: 不同来源水分吸收之间的比例关系, 水分吸收量与环境因子之间的相关关系; (2) 原位研究人工结皮的形成与生长对表土水分吸收和表土持水量的影响, 探究结皮形成过程中表土何时可以促进水分的吸收; (3) 证实结皮生物量与表土水分吸收量以及表土持水量之间的关系, 从生物学角度阐释结皮促进表土水分吸收的机理.

1 材料与方法

1.1 研究位点

实验区位于内蒙古自治区达拉特旗, 库布齐沙漠东缘(40°21'N, 109°51'E). 该地区平均海拔 1040 m; 每年超过 4.5 m/s 的大风天数大约 180 天; 年平均降水量为 293 mm, 平均水埋深度 6.25 m^[9,10]. 本实验于 2007 年 8 月 24 日~10 月 3 日进行, 实验期间的降雨分布如图 1 所示, 最高地面温度为 47°C, 最低气温为 3.3°C, 最大光强为 1 736.3 μE·m⁻²·s⁻¹.

1.2 人工藻结皮的接种

具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus* Gom.)和爪哇伪枝藻(*Scytonema javanicum* (Kütz) Born et Flah.)分别用 BG-11 和 BG-110 培养基在温室中(15~35°C)通气培养, 光照为 40 μE·m⁻²·s⁻¹[9,11]. 15 天后, 培养物 (*M. vaginatus* 为(2.03±0.22) μg Chl-a/mL; *S. javanicum* 为(2.35±0.46) μg Chl-a/mL)以 10:1 的比例喷雾接种于当地流沙(没有任何植被). 实验区用草方格包围, 每个草方格分为 6 个小格以供实验重复(50 cm×50 cm), 每个小格内接种 3 L 培养物. 接种后第 2, 3 天每个小格用 3 L 地下水浇灌. 以流沙作为对照, 对照同样用草方格包围.

在盛有当地流沙(约 1.5 cm 厚)的平皿中(直径 9.5 cm), 50 mL 培养物(*M. vaginatus* 为(2.92±0.43) μg Chl-a/mL; *S. javanicum* 为(3.23±0.34) μg Chl-a/mL)以相同比例(10:1)接种于其中(6 个重复). 接种后将平皿置于户外(几乎没有植被), 前 10 天每天早晨浇水到饱和. 实验中, 同样用流沙作为对照.

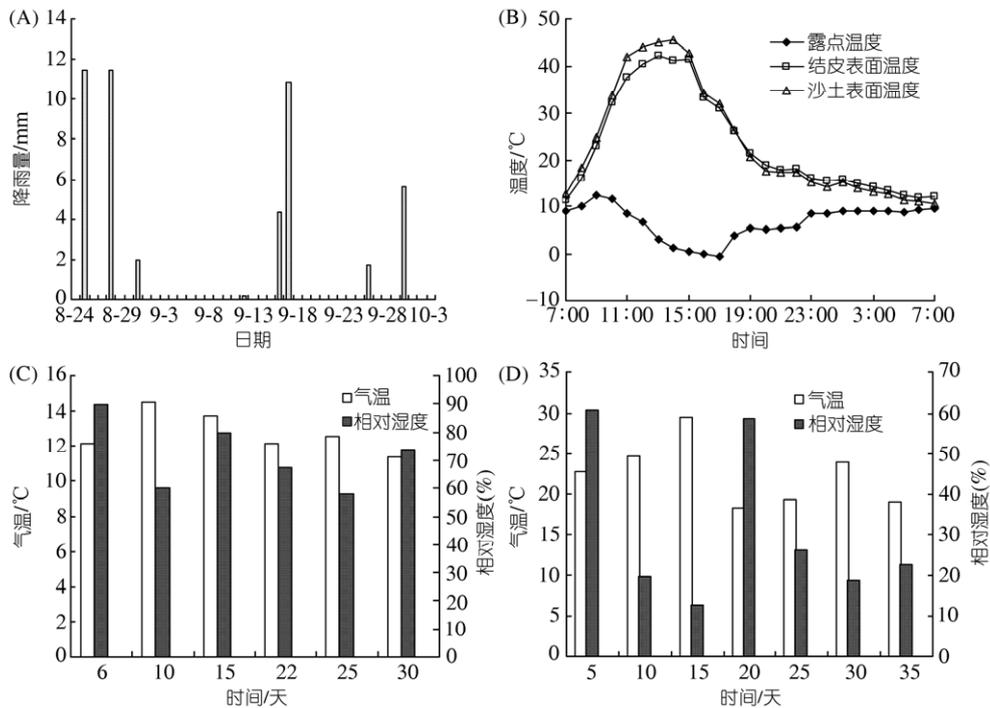


图 1 实验期间气象因子变化

(A) 实验期间的降雨分布; (B) 露点温度、结皮和沙土的表面温度, 数据观测于 2007 年 9 月 15~16 日; (C)和(D) 实验期间的气温和相对湿度. (C) 中的数据与表土水分吸收同时测量; (D) 中的数据与表土持水量同时测量

1.3 测定指标

(1) 生物量. 用叶绿素 a 来表示结皮中的光合生物量是一种有效且可靠的方法^[12]. 测定叶绿素 a 时, 将采集的结皮样品先在研钵中研磨, 之后用 95% 乙醇提取, 测定方法参照 Chen 等人^[11]的方法. 生物量表示为 $\mu\text{g Chl-a}/\text{cm}^2$.

(2) 平皿中的水分吸收. 从空气中吸收的水分在平皿中进行测定. 所有平皿置于户外开阔处, 一个晚上从空气中吸收的水分表示为前一天晚上(19:00)与第 2 天早上(7:00)平皿重量之间的差异, 水分吸收量用毫米表示^[7].

(3) 沙丘中的水分吸收. 在沙丘中测定从深层土壤吸收的水分. 土壤样品于前一天晚上(19:00)用环刀采集并称重, 记为 W_1 ; 之后盖上环刀下底盖置于原处, 第 2 天早上(7:00)继续称重, 记为 W_2 , 干重记为 W_3 ; 同时, 第 2 天早上采集另一份样品并称重, 记为 W_4 , 干重记为 W_5 . 从空气中吸收的水分 (W_a) 通过公式 $W_a=(W_2-W_1)/W_3$ 进行计算; 总的水分吸收 (W_t) 通过公式 $W_t=(W_4-W_5)/W_5-(W_1-W_3)/W_3$ 进行计算; 从深层土壤吸收的水分 (W_s) 通过公式 $W_s=W_t-W_a$ 进行计算, 单位为 mg/g 干土.

(4) 持水量. 土壤样品用环刀采集(约 17:00), 之后置于 85°C 烘箱干燥 24 h, 持水量表示为 mg/g 干土.

(5) 气象数据. 实验中, 结皮和沙土的表面温度同时被测量, 露点温度则同时由达拉特旗实验站的微气象观测仪(HOBO, USA)记录; 另外, 实验中的气温和相对湿度也由微气象观测仪记录.

1.4 数据分析

结皮与沙土之间水分吸收量及持水量的差异用 one-way ANOVA 分析, 相关性分析用 Bivariate Correlations 进行, 所有分析用 SPSS13.0 软件(SPSS, Inc, Chicago, IL)进行处理.

2 实验结果

2.1 原位观察

为了形成结皮, 具鞘微鞘藻和爪哇伪枝藻被接种于流沙. 一星期后, 结皮开始形成, 但结皮较薄, 颜色较浅, 平坦且易碎. 接种 10 天后, 结皮的厚度为

(0.089 ± 0.011) cm, 此时结皮易被风吹走. 但随着结皮的生长, 其厚度也越来越厚, 接种后第 40 天时结皮的厚度达到(0.148 ± 0.017) cm; 同时颜色变暗, 表面变得粗糙、结实(图 2).

2.2 生物量

实验中, 用叶绿素 a 来表示结皮的生物量(图 3). 在沙丘表面, 接种后藻类生物量开始略有增加, 之后则开始下降, 后来随着水分状况而波动, 最大生物量达到(3.76 ± 0.81) $\mu\text{g Chl-a}/\text{cm}^2$, 最小值仅为(1.21 ± 0.14) $\mu\text{g Chl-a}/\text{cm}^2$; 与之相比, 平皿中的藻类生物量在前 10 天由于连续浇水出现快速增加, 之后也开始下降, 直到第 15 天后生物量又慢慢增加, 并在第 35 天达到(7.07 ± 0.41) $\mu\text{g Chl-a}/\text{cm}^2$.

2.3 水分吸收

在平皿中, 随着接种物的生长及结皮的形成, 结皮与沙土从空气中吸收水分的差异也逐渐增加, 尽管前 10 天并没有显著性差异($P>0.05$), 但从第 15 天开始则出现明显差异($P<0.05$, 表 1), 直到第 35 天差异达到 1.98 倍. 总体上结皮从空气吸收的水分高于沙土, 但无论结皮还是沙土, 从空气中吸收的水分都低于 0.1 mm.

在沙丘上, 无论是结皮还是沙土, 总的水分吸收都显著高于从空气中吸收的水分($P<0.05$, 表 2). 尽管不同的测量中得到的数据有所变动, 但规律仍然一致, 即在结皮中总的水分吸收明显高于沙土, 同样

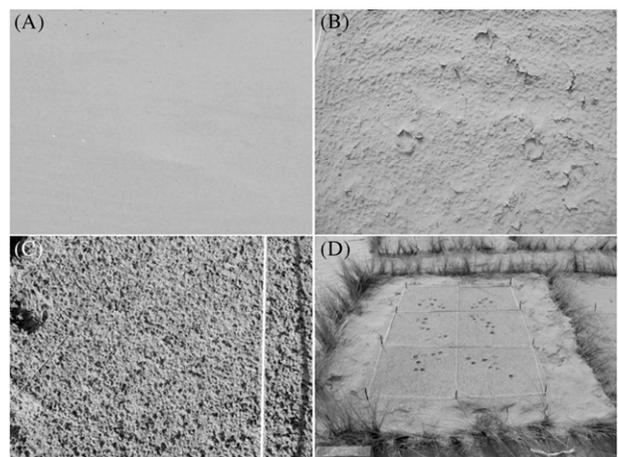


图 2 结皮的形成

(A) 流沙; (B) 接种后 10 天的结皮; (C) 接种后 40 天的结皮; (D) 实验区及草方格

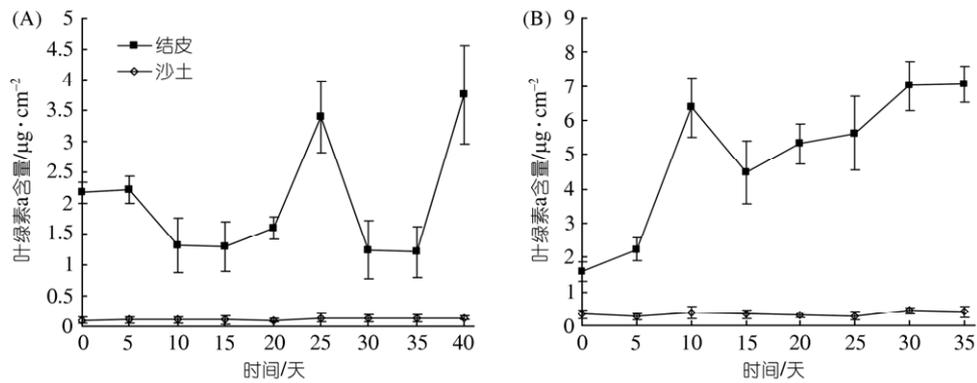


图3 接种的藻类在沙丘(A)和平皿(B)中的生长曲线

表1 结皮与沙土从空气中吸收的水分

时间/天	土壤类型	平均值 ^{a)} /mm	标准误($\times 10^{-3}$)	最大值/mm	最小值/mm
6	结皮	0.085 ^a	0.817	0.099	0.077
	沙土	0.076 ^a	1.958	0.104	0.049
10	结皮	0.04 ^a	0.863	0.056	0.03
	沙土	0.031 ^a	1.188	0.054	0.02
15	结皮	0.046 ^a	0.259	0.049	0.042
	沙土	0.041 ^b	0.332	0.044	0.035
22	结皮	0.073 ^a	0.996	0.09	0.062
	沙土	0.058 ^b	1.068	0.069	0.043
25	结皮	0.079 ^a	0.341	0.082	0.074
	沙土	0.069 ^b	0.659	0.075	0.057
30	结皮	0.057 ^a	0.372	0.062	0.052
	沙土	0.032 ^b	0.928	0.043	0.018
35	结皮	0.054 ^a	0.905	0.066	0.042
	沙土	0.027 ^b	1.142	0.048	0.016

a) 不同字母示有显著性差异($P < 0.05$)

表2 结皮与沙土中总的水分吸收与从空气中吸收的水分

时间/天	水分吸收	土壤类型	平均值 ^{a)} / mg·g ⁻¹ 干土	标准误	最大值/ mg·g ⁻¹ 干土	最小值/ mg·g ⁻¹ 干土
39	从空气中吸收的水分	结皮	1.397 ^{aA}	0.086	1.46	1.299
		沙土	0.775 ^{bA}	0.076	0.856	0.705
	总的水分吸收	结皮	5.573 ^{aB}	0.188	5.702	5.357
		沙土	1.946 ^{bB}	0.375	2.352	1.611
40	从空气中吸收的水分	结皮	4.938 ^{aA}	0.462	5.246	4.407
		沙土	2.482 ^{bA}	0.123	2.619	2.379
	总的水分吸收	结皮	12.45 ^{aB}	2.302	14.646	10.055
		沙土	7.371 ^{bB}	0.901	8.16	6.389

a) 小写字母代表不同类型表土吸收水分的差异; 大写字母代表总的水分吸收与从空气中吸收水分间的差异, 不同字母示有显著性差异($P < 0.05$)

从空气中吸收的水分也是在结皮中明显高于沙土 ($P<0.05$). 另外, 可以计算出表土从深层土壤中吸收的水分, 它在结皮中同样高于沙土(图 4).

2.4 持水量

结皮与沙土表层土壤持水量随着降水及蒸发而变化, 结皮中 4.25~63.114 mg/g 干土, 沙土中 2.595~50.31 mg/g 干土. 随着藻类的生长以及结皮的形成, 结皮与沙土持水量之间的差异逐渐增加. 尽管接种后前 15 天结皮与沙土持水量之间并没有显著性差异,

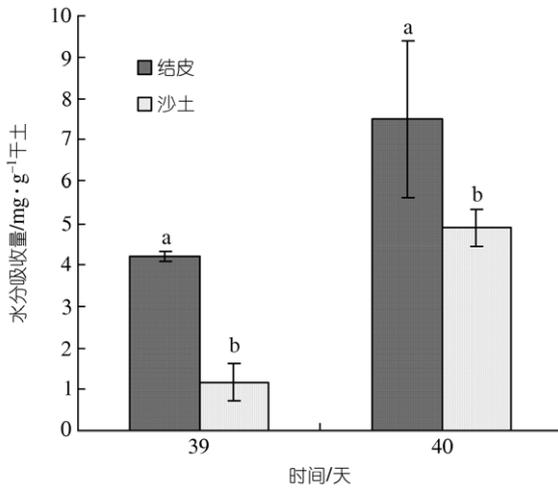


图 4 结皮与沙土从深层土壤中吸收水分的情况
不同字母示有显著性差异 ($P<0.05$)

但从第 20 天起结皮的持水量明显高于沙土 ($P<0.05$, 表 3).

2.5 水分状况与气象因子

由图 1 可见, 结皮与沙土的表面温度按着相同的趋势在变化. 但具体而言, 白天结皮的表面温度要低于沙土, 而夜晚则高于沙土. 此外, 不管是在结皮中还是在沙土中, 表面温度都高于露点温度.

同时发现, 在测量从空气吸收水分的过程中, 最大的相对湿度与最高温度分别出现在第 6 与 10 天, 这两天恰好出现最大与最小水分吸收量(表 1). 同样, 最大持水量也出现在相对湿度最大的一天(第 5 天), 而最小持水量出现在气温最高的一天(第 15 天, 表 3).

3 讨论

在干旱半干旱地区, 由于有限的降雨与强烈的蒸发, 水分吸收(非降雨型水分)便成为表土一个重要的水分来源, 它对土壤生物的存活起着非常重要的作用^[3,4,7]. 表土水分的吸收一般有 3 个来源: 植被、空气和深层土壤^[13]. 在平皿实验中, 由于没有任何植被以及平皿底部的阻拦, 唯一的水分吸收来源便是空气(大约占到总的水分吸收的 25.07%~39.83%). 从空气中吸收的水分有雾、露及水汽吸附 3 种形式, 雾只有在大气相对湿度达到饱和时才形成; 在大气相对

表 3 结皮与沙土的持水量

时间/天	土壤类型	平均值 ^a /mg·g ⁻¹ 干土	标准误	最大值/mg·g ⁻¹ 干土	最小值/mg·g ⁻¹ 干土
5	结皮	63.114 ^a	7.993	72.647	53.022
	沙土	50.31 ^a	12.085	66.162	40.521
10	结皮	10.997 ^a	3.752	15.282	8.297
	沙土	8.303 ^a	4.05	14.31	5.333
15	结皮	4.25 ^a	2.398	8.712	2.366
	沙土	2.595 ^a	0.779	3.145	2.044
20	结皮	18.262 ^a	2.486	22.451	16.28
	沙土	15.377 ^b	1.856	17.405	12.797
25	结皮	24.342 ^a	3.727	27.89	18.071
	沙土	19.372 ^b	2.517	22.602	17.269
30	结皮	16.88 ^a	1.319	18.173	15.132
	沙土	13.058 ^b	1.463	15.747	11.449
35	结皮	10.887 ^a	0.574	11.718	10.278
	沙土	8.735 ^b	1.565	10.634	6.525
40	结皮	15.181 ^a	1.411	16.433	13.489
	沙土	12.462 ^b	1.176	13.913	10.617

a) 不同字母示有显著性差异 ($P<0.05$)

湿度没有达到饱和时, 表土究竟是形成露水还是通过水汽吸附机制来吸收空气中的水分, 这主要取决于土表温度与露点温度之间的差值^[5]. 在本实验中(较干旱的夜晚), 土表温度不管在结皮中还是在沙土中都高于露点温度, 因此, 水汽吸附便是从空气中吸收水分的主要来源. 然而, 在空气相对湿度较大的夜晚, 形成露水的可能性依然存在(数据未显示, 但相对较少).

在沙丘实验中, 裸露的土表同样排除了来自植被的水分吸收. 但不论在结皮还是沙土中, 总的水分吸收都高于从空气中吸收的水分. 说明在实验区, 水分吸收的来源不仅有空气, 深层土壤也是一个重要的来源, 这与该地区较高的地下水位有关(水埋深度为 1.7~4.0 m). 在这种情况下, 水分到达地表的距离较短, 水分则更容易通过毛细作用或水汽蒸发到达地表^[1]. 实验中发现, 从深层土壤吸收的水分占到总的水分吸收的 60.17%~74.93%, 甚至高于从空气中吸收的水分.

不论从空气还是从深层土壤吸收的水分最终都表现为表土持水量. 表土吸收的水分越多, 它保持的水分也越多. 一般而言, 表土吸收或保持水分的多少主要取决于表土微气候条件和表土理化特性^[1,2], 这也正是在不同研究中得到不同实验结果的根本原因. 本实验发现, 从空气中吸收的水分与相对湿度呈正相关(在结皮中, $R=0.212$, $P=0.686$; 在沙土中, $R=0.244$, $P=0.641$), 而与气温呈负相关(在结皮中, $R=-0.668$, $P=0.147$; 在沙土中, $R=-0.360$, $P=0.484$). 同样表土持水量也与相对湿度呈正相关(在结皮中, $R=0.737$, $P=0.059$; 在沙土中, $R=0.755$, $P=0.050$), 与气温呈负相关(在结皮中, $R=-0.203$, $P=0.663$; 在沙土中, $R=-0.229$, $P=0.621$). 但它们却并没有形成显著性相关, 这可能与气候及土壤状况的复杂性有关, 因为风和土壤水分状况同样会影响表土水分的吸收及保

持^[13]. 此外, 不论是表土水分的吸收还是保持, 结皮的形成都对它们有着重要的促进作用.

认为藻丝及其分泌物是藻类结皮增加表土水分吸收与持水量的主要原因. 接种的藻类直接与沙土颗粒接触, 当它们生长移动时, 便会束缚沙土颗粒形成团状物^[9,14~16]; 同时, 接种的藻类向胞外分泌且积累多糖类聚合物, 从而更进一步胶结沙土颗粒, 形成更为稳定的团聚物^[9,17,18], 使表土能够吸收、保持更多的水分. 然而, 接种后短时间内藻类还没有来得及生长, 胞外分泌物也几乎没有积累, 因此表土对水分的吸收和保持并不会立即发生变化, 而是随着结皮的生长慢慢出现变化. 实验发现, 表土对水分的吸收和保持能力分别在接种后第 15 和 20 天出现明显增加.

另外, 这里还需要讨论的是结皮生物量与表土水分状况之间的关系. 接种后尽管结皮很快形成, 但它们对强光、干旱、风等一些胁迫都非常敏感^[9,19]. 因此当结皮被长时间暴露于野外时, 部分藻体便会向下运动进入土壤深层, 一些进入休眠状态, 还有一些藻体甚至死亡. 水分吸收有时虽然不能让结皮出现净生长(<0.1 mm), 但它们却能够帮助结皮中的藻类度过干旱期^[2,20]. 一旦结皮获得足够的水分, 休眠的藻体便会立即吸收水分恢复代谢活性, 开始生长^[19,21], 也正是因为这个原因, 结皮生物量经常随着表土水分状况而变化. 此外, 并没有发现结皮生物量与结皮对水分的吸收和保持能力(结皮与沙土对水分吸收或保持量之间的比值)之间存在重要的相关关系(水分吸收, $R=0.729$, $P=0.063$; 水分保持, $R=-0.326$, $P=0.391$). 这主要是由于死亡的藻体及它们的分泌物在被降解之前仍对水分的吸收和保持起着积极作用.

总之, 当接种藻类在沙土表面形成结皮之后, 表土能够吸收、保持更多的水分, 这对藻类和其他生物的生存都非常重要, 对水分循环乃至整个生态系统都可能具有重要意义.

致谢 感谢中国科学院水生生物研究所沈银武和王伟波对实验的帮助.

参考文献

- 1 Jacobs A F G, Heusinkveld B G, Berkowicz S M. Dew deposition and drying in a desert system: a simple simulation model. *J Arid Environ*, 1999, 42: 211—222
- 2 Kidron G J. Microclimate control upon sand microbiotic crusts, western Negev Desert, Israel. *Geomorphology*, 2000, 36: 1—18

- 3 Hamilton W J. Fog basking by the namib desert beetle, *Onymacris unguicularis*. *Nature*, 1976, 262: 284—285
- 4 Broza M. Dew, fog and hygroscopic food as a source of water for desert arthropods. *J Arid Environ*, 1979, 2: 43—49
- 5 Agam N, Berliner P R. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments—a review. *J Arid Environ*, 2006, 65: 572—590
- 6 Kidron G J. Altitude dependent dew and fog in the Negev Desert, Israel. *Agr Forest Meteorol*, 1999, 96: 1—8
- 7 Liu L, Li S, Duan Z, et al. Effects of microbiotic crusts on dew deposition in the restored vegetation area at Shapotou, northwest China. *J Hydrol*, 2006, 328: 331—337
- 8 Zhang J, Zhang Y M, Alison D, et al. The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, northwestern China. *J Hydrol*, 2009, 379: 220—228
- 9 Xie Z M, Liu Y D, Hu C X, et al. Relationships between the biomass of algal crusts in fields and their compressive strength. *Soil Biol Biochem*, 2007, 39: 567—572
- 10 武文一, 于显威, 杨晓晖, 等. 库布齐沙漠北缘沙丘不同部位露水凝结量的初步研究. *水土保持研究*, 2008, 15: 88—92
- 11 Chen L, Xie Z, Hu C, et al. Man-made desert algal crusts as affected by environmental factors in Inner Mongolia, China. *J Arid Environ*, 2006, 67: 521—527
- 12 Belnap J, Lange O L. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer, 2001
- 13 Garratt J R, Segal M. On the contribution of atmospheric moisture to dew formation. *Bound Lay Meteorol*, 1988, 45: 209—236
- 14 胡春香, 刘永定, 张德禄, 等. 荒漠藻结皮的胶结机理. *科学通报*, 2002, 47: 931—937
- 15 Hu C X, Liu Y D, Song L R, et al. Effect of desert soil algae on the stabilization of fine sands. *J Appl Phycol*, 2002b, 14: 281—292
- 16 Schulten J A. Soil aggregation by cryptogams of a sand prairie. *Amer J Bot*, 1985, 72: 1657—1661
- 17 Hu C X, Liu Y D. Extracellular carbohydrate polymers from five desert soil algae with different cohesion in the stabilization of fine sand grain. *Carbohydr Polym*, 2003, 54: 33—42
- 18 De Philippis R, Vincenzini M. Outermost polysaccharidic investments of cyanobacteria: nature, significance and possible applications. *Recent Res Devel Microbiol*, 2003, 7: 13—22
- 19 陈兰周, 刘永定, 李敦海, 等. 荒漠藻类及其结皮的研究. *中国科学基金*, 2003, 17: 90—93
- 20 Kappen L, Lange O L, Schulze E D, et al. Ecophysiological investigations on lichens of the Negev desert IV: annual course of the photosynthetic production of *Ramalina maciformis* (Del.) Bory. *Flora*, 1979, 168: 85—105
- 21 Wang F, Zhong Z, Hu Z. Nitrogen fixation by an edible terrestrial blue-green alga. In: Gibson A H, Newton W E, eds. *Current Perspectives in Nitrogen Fixation*. Amsterdam: Elsevier, 1981