

温度和 CO₂ 浓度升高对荒漠藻结皮光合作用的影响*

苏延桂^{1,2,*} 李新荣² 陈应武³ 崔艳² 鲁艳^{1,2}

(¹ 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; ² 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000; ³ 河南科技大学林学院, 河南洛阳 471003)

摘要 2007年,对腾格里沙漠东南缘沙坡头地区1956年(51龄)和1981年(26龄)人工植被区及自然植被区的藻结皮净光合速率(P_n)变化,及其与结皮含水量(>100%、40%~60%和<20%)、大气CO₂浓度(360和700 mg·L⁻¹)和温度(13℃、24℃和28℃)的关系进行研究.结果表明:51龄、26龄人工植被区和自然植被区的藻结皮 P_n 分别为3.4、4.4和3.2 μmol·m⁻²·s⁻¹,且51龄人工植被区藻结皮的 P_n 显著高于26龄人工植被区和自然植被区;藻结皮含水量对其 P_n 影响显著,且中等含水量(40%~60%)藻结皮的 P_n 显著高于低含水量(<20%)和高含水量(>100%);CO₂倍增(700 mg·L⁻¹)后,中等和高含水量藻结皮的 P_n 增加了1.8~3.3倍,而低含水量时,藻结皮的 P_n 变化不明显;高含水量和中等含水量处理时,24℃和28℃条件下藻结皮的 P_n 较13℃时提高27%~66%,而在低含水量时,不同温度的藻结皮 P_n 值无显著差异.

关键词 藻结皮 光合作用 温度 CO₂ 浓度 全球变化

文章编号 1001-9332(2010)09-2217-06 **中图分类号** Q718 **文献标识码** A

Effects of elevated temperature and CO₂ on desert algal crust photosynthesis. SU Yan-gui^{1,2}, LI Xin-rong², CHEN Ying-wu³, CUI Yan², LU Yan^{1,2} (¹Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; ²Shapotou Desert Research and Experiment Station, Cold and Arid Regions Environmental & Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; ³College of Forestry, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, Henan, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2010, 21(9): 2217–2222.

Abstract: Taking the 26- and 51-year-old artificial vegetation areas and the natural vegetation area in Shapotou region of southeast Tengger Desert as study sites, this paper measured the net photosynthetic rate (P_n) of algal crusts, and analyzed its relationships with crust water content (>100%, 40%–60%, and <20%), atmospheric CO₂ concentration (360 and 700 mg·L⁻¹), and air temperature (13℃, 24℃, and 28℃). The P_n of the crusts in the 26- and 51-year-old artificial vegetation areas and natural vegetation area was 3.4, 4.4, and 3.2 μmol·m⁻²·s⁻¹, respectively, and the P_n in 51-year-old artificial vegetation area was significantly higher than that in the other two areas. Crust water content had significant effects on the P_n , which was significantly higher at medium water content (40%–60%) than at low (<20%) and high (>100%) water content. When the CO₂ concentration doubled (700 mg·L⁻¹), the P_n increased by 1.8–3.3 times at medium and high crust water content but had less change at low crust water content, compared with that under ambient CO₂ concentration (360 mg·L⁻¹). At medium and high crust water content, the P_n at 24℃ and 28℃ was 27%–66% higher than that at 13℃ ($P<0.05$), but at low crust water content, no significant difference was observed at the three temperatures.

Key words: algal crust; photosynthesis; temperature; CO₂ concentration; global change.

* 国家自然科学基金项目(40971156,30870425)和国家自然科学基金杰出青年基金项目(40825001)资助.

* * 通讯作者. E-mail: guiruan@163.com

2010-02-10 收稿,2010-07-05 接受.

藻结皮是以藻类占优势的生物土壤结皮,是干旱区结皮形成发育的早期阶段^[1-3].藻结皮的形成极大地提高了地表的稳定性,改善了土壤养分,并为后续苔藓和地衣结皮的发育,以及高等植物的定居创造了有利的条件^[2].相关研究表明,藻结皮是干旱、半干旱生态系统的重要组成部分,几乎所有的荒漠生态系统中都有藻结皮发育,其盖度甚至高于草本和灌木^[4].由于藻结皮中存在众多光合固碳微生物,藻结皮的生态功能不仅表现在提高土壤稳定性、改良土壤结构,对提高土壤有机 C 储量、调节大气 CO₂ 浓度也有一定的作用^[4].

近几十年来,化石燃料燃烧释放和森林退化等人类活动引起的大气 CO₂ 浓度和温度升高得到了普遍关注.许多模拟试验被用来预测未来 CO₂ 浓度升高或温度上升等环境因子变化对生态系统的影响.植物作为森林、草原等生态系统中的第一性生产者,研究其对未来 CO₂ 浓度和温度上升的响应具有重要意义^[5-6].在干旱区,稀疏的植被并不是生态系统生产力的唯一来源,生物结皮的广泛覆盖及其低的水分需求(微量的凝结水量即可满足其生理需要)使其成为荒漠生态系统生态力潜在的贡献者^[3].近年来,国际上围绕藻结皮光合作用的研究已有较多报道^[3],但是以气候变化为背景,模拟 CO₂ 浓度和温度升高、土壤水分变化对藻结皮光合作用的影响研究并不多见^[7],所得结论也不尽一致.有研究表明,生物结皮光合作用的 CO₂ 饱和点高于现今 CO₂ 浓度^[8];也有研究指出,生物结皮光合速率和大气 CO₂ 浓度的关系与结皮有机体的物种组成有关^[9].徐娟娟等^[10]以单一的优势藻种(具鞘微鞘藻)为对象,研究了 UV 辐射、风蚀、沙埋等环境因子对结皮光合活性的影响;但温度升高和 CO₂ 浓度增加对野外自然发育藻结皮光合特征的影响研究还未见报道.本文以腾格里沙漠东南缘沙坡头地区 1956 年和 1981 年建植的人工植被区以及相邻自然植被区藻结皮为对象,分析气候变化下温带荒漠区藻结皮的光合速率与结皮含水量、温度和 CO₂ 浓度之间的关系,旨在为科学评估温带荒漠生态系统中生物结皮的光合固碳潜能提供基础数据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区中卫市中国科学院沙坡头沙漠研究试验站包兰铁路以北的人工固沙植被区和相邻的自然植被区(37°32' N, 105°02' E),

海拔为 1330 m.该地区年均气温为 8.8 °C,7 月平均气温为 24.3 °C,1 月平均气温为 -6.9 °C;多年平均降水量为 186.5 mm,降雨主要集中在 5—9 月(沙坡头 1956—2002 年气象资料);年蒸发量在 2300 ~ 2500 mm,平均风速为 2.6 m · s⁻¹,年内降尘天数为 59 d.土壤基质为松散贫瘠的流沙,土壤稳定含水量在 2% ~ 3%.人工植被区主要为固沙灌木、半灌木,如柠条(*Caragana korshinskii*)、花棒(*Hedysarum scoparium*)和油蒿(*Artemisia ordosica*),草本植物主要有小画眉草(*Eragrostis poaeoides*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)等.自然植被区主要以沙生针茅(*Stipa glareosa*)、细叶苔草(*Carex duriuscula*)和胡枝子(*Lespedeza durica*)为优势种^[11].

研究区藻结皮中的藻类属于蓝藻门、绿藻门、硅藻门和裸藻门.经过半个多世纪的演替,3 个植被区的优势种仍是演替初级的藻类建群种——具鞘微鞘藻(*Microcoleus vaginatus*)和爪哇伪枝藻(*Scytonema javanicum*),并且随着藻结皮的演替,建群种的优势度下降^[12-13].

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集 2007 年 9 月末,选择 1956 年和 1981 年人工植被区和自然植被区内发育良好的代表性结皮进行取样.每一植被区内各设置 3 块 10 m × 10 m 的样地.在样地内,于灌丛 3 m 以外区域布设 3 条宽度 50 cm 样线,每条样线上随机采集 7 个样品,利用表面积为 15.9 cm²、高约 3 cm 的无盖圆柱形铝盒进行采集,每个样地共采集 21 个藻结皮样品,每个植被区共采集 63 个.样品采集前,用蒸馏水湿润结皮表面,保证采集过程中样品的完整性.将采集的样品带回实验室,尽量去除结皮表层和下层的土壤,待用.

1.2.2 叶绿素 a 含量测定 为防止色素降解,叶绿素提取在相对黑暗的环境中进行.首先,用研钵研磨样品,研磨之前样品中加入少量 CaCO₃ 和适量浓度为 98% 的乙醇,之后加入 7 ml 同样规格的乙醇,将样品置于转速 14000 r · min⁻¹、温度 4 °C 的离心机中离心 0.5 h,离心 2 次.提取液移入容量瓶中,用浓度 98% 的乙醇定容于 25 ml,将定容后的提取液移入试管中立即测定.利用紫外分光光度计(UV-1700 PharmaSpec, Japan)在 649 nm 和 665 nm 波长下分别测定样品吸光值 A,采用下式计算藻结皮叶绿素 a(Chl a)含量:

$$\text{Chl a} = (13.95 \times A_{665} - 6.88 \times A_{649}) \times 25 / 15.9$$

其中:Chl a 表示叶绿素 a 含量(mg · cm⁻²);A₆₆₅ 和

A_{649} 分别表示波长 665 nm 和 649 nm 的吸光值 A ; 25 表示稀释体积为 25 ml; 15.9 表示采样时结皮的垂直投影面积为 15.9 cm². 每个植被区 8 个重复, 共 24 个样品供试.

1.2.3 藻结皮光合作用的测定 利用人工气候箱 (Thermoline L+M, Australia) 模拟温度 (13 ℃、24 ℃ 和 28 ℃), 利用 Li-6400 便携式光合仪标配的 CO₂ 钢瓶模拟 CO₂ 浓度 (360 和 700 mg · L⁻¹), 并利用 Li-6400 便携式光合仪测定藻结皮的光合速率. 测定前, 将样品置于蒸馏水中约 0.5 h, 使藻结皮含水量达到超饱和, 然后取出样品, 用滤纸蘸去结皮表面的水珠^[16]. 在人工气候箱中每间隔 10 ~ 15 min 测定一次藻结皮脱水过程中的光合速率, 同时称量结皮有机体的湿质量; 当湿质量不再变化, 结束试验. 整个试验过程持续 8 ~ 14 h. 试验结束后, 将样品置于 75 ℃ 烘箱中 24 h, 并称量结皮有机体的干质量, 每次测定中样品的质量含水量 $W = (m_f - m_d) / m_d \times 100\%$. 式中: m_f 为样品湿质量; m_d 为干质量.

前期试验结果表明, 最适环境条件下, 51 龄和 26 龄藻结皮质量含水量约 50% 时, 光合速率最大, 自然植被区藻结皮质量含水量约 40% 时, 光合速率最大; 藻结皮的质量含水量 >100% 或 <20% 时, 3 个植被区藻结皮光合速率显著下降. 因此, 本试验将脱水过程中测定的藻结皮质量含水量设为 >100%、40% ~ 60% 和 <20% 3 个水分梯度; CO₂ 浓度分别为 360 和 700 mg · L⁻¹; 空气温度分别为 13 ℃、24 ℃ 和 28 ℃ 的藻结皮光合速率. 其中, 正常试验 CO₂ 浓度为 360 mg · L⁻¹, 光强 1000 μmol · m⁻² · s⁻¹. 每个处理 6 个重复, 共 108 个样品.

1.3 数据处理

采用 SPSS 10.0 统计分析软件对数据进行单因素方差分析 (one-way ANOVA), 采用 LSD 法进行多重比较, 显著性设置 $\alpha = 0.05$ 水平. 统计分析前, 将叶绿素 a 和光合速率值进行对数转换, 使数据服从正态分布.

2 结果与分析

2.1 不同植被区藻结皮叶绿素 a 含量

由图 1 可以看出, 不同植被区藻结皮的叶绿素 a 含量差异显著. 自然植被区、51 龄和 26 龄植被区的叶绿素 a 含量分别是 0.73、1.84 和 1.2 mg · cm⁻². 说明在人工植被区, 随着植被区建植年限的增加, 藻结皮的生物量显著提高.

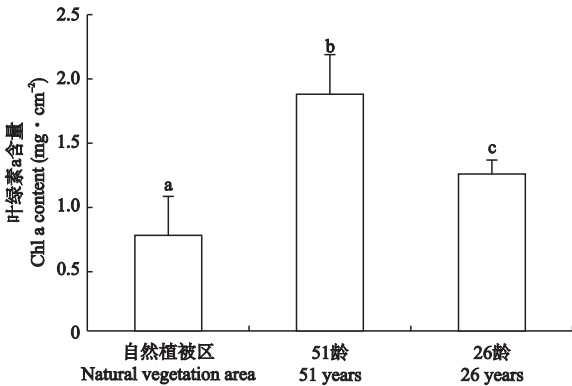


图 1 不同植被区藻结皮的叶绿素 a 含量
Fig. 1 Chl a content of algal crusts (mean±SE).
I: 自然植被区 Natural vegetation area; II: 51 龄人工植被区 51 year-old artificial vegetation area; III: 26 龄人工植被区 26 year-old artificial vegetation area. 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases indicated significant difference among algal crusts at 0.05 level. 下同 The same below.

2.2 含水量对不同植被区藻结皮净光合速率的影响

由图 2 可以看出, 不同含水量下, 3 个植被区藻结皮的净光合速率 (P_n) 差异显著, 且 51 龄植被区藻结皮的 P_n 显著高于自然植被区和 26 龄植被区. 中度含水量时 (40% ~ 60%), 自然植被区、51 龄和 26 龄植被区藻结皮的 P_n 分别为 3.44、4.38 和 3.15 μmol · m⁻² · s⁻¹; 高含水量 (>100%) 和中等含水量 (40% ~ 60%) 条件下, 自然植被区和 26 龄植被区藻结皮 P_n 无显著差异. 中等含水量下 3 个植被区藻结皮 P_n 显著高于高含水量和低含水量

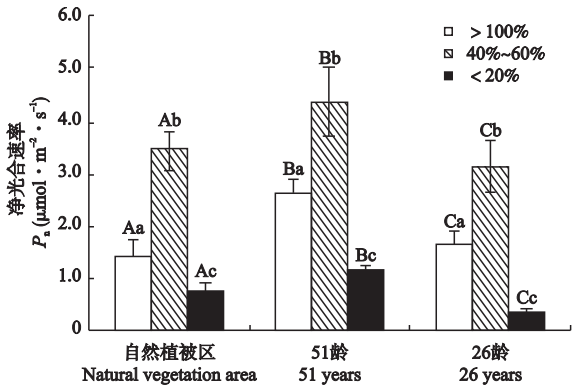


图 2 不同含水量下各植被区藻结皮的净光合速率
Fig. 2 Net photosynthetic rate (P_n) of algal crusts at three vegetation areas under different water contents (mean±SE).
试验温度为 24 ℃, 光强为 1000 μmol · m⁻² · s⁻¹ Experiment was conducted at an air temperature of 24 ℃ and light intensity of 1000 μmol · m⁻² · s⁻¹. 不同大、小写字母分别表示不同植被区和同植被区藻结皮光合速率差异显著 ($P < 0.05$) Different capital letters indicated significant difference among vegetation areas, different lowercases indicated significant difference among water contents at 0.05 level.

(<20%),并且高含水量时显著高于低含水量.不同含水量处理3个植被区藻结皮的 P_n 分别为51龄植被区>自然植被区>26龄植被区.

2.3 CO₂ 浓度对不同植被区藻结皮净光合速率的影响

由图3可以看出,CO₂ 倍增(700 mg · L⁻¹)对藻结皮净光合速率的影响受结皮含水量的调控,高含水量和中等含水量条件下,CO₂ 倍增使藻结皮光合速率显著提高.其中,高含水量时,自然植被区、51龄和26龄植被区藻结皮 P_n 提高了3.3、3.2和3.1倍;中等含水量时分别提高2.0、1.8和2.2倍;而低含水量时则无显著差异.在不同CO₂ 浓度下,51龄植被区藻结皮的 P_n 最高.

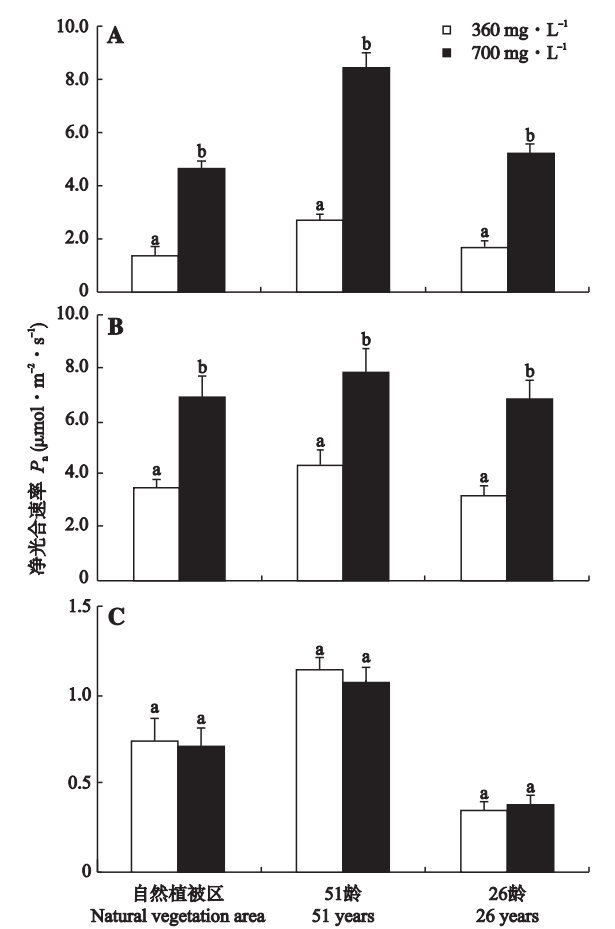


图3 不同CO₂ 浓度下各植被区藻结皮的光合速率
Fig.3 Net photosynthetic rate (P_n) of algal crusts under different CO_2 concentrations (mean±SE).

A:藻结皮质量含水量>100% Algal crusts water content was >100%; B:藻结皮质量含水量在40% ~ 60% Algal crusts water content was 40% ~ 60%; C:藻结皮质量含水量<20% Algal crusts water content was <20%. 不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$) Different lowercases indicated significant difference between treatments at 0.05 level. 下同 The same below. 试验温度24℃,光强1000 μmol · m⁻² · s⁻¹ Experiments were conducted at an air temperature of 24℃, light intensity of 1000 μmol · m⁻² · s⁻¹.

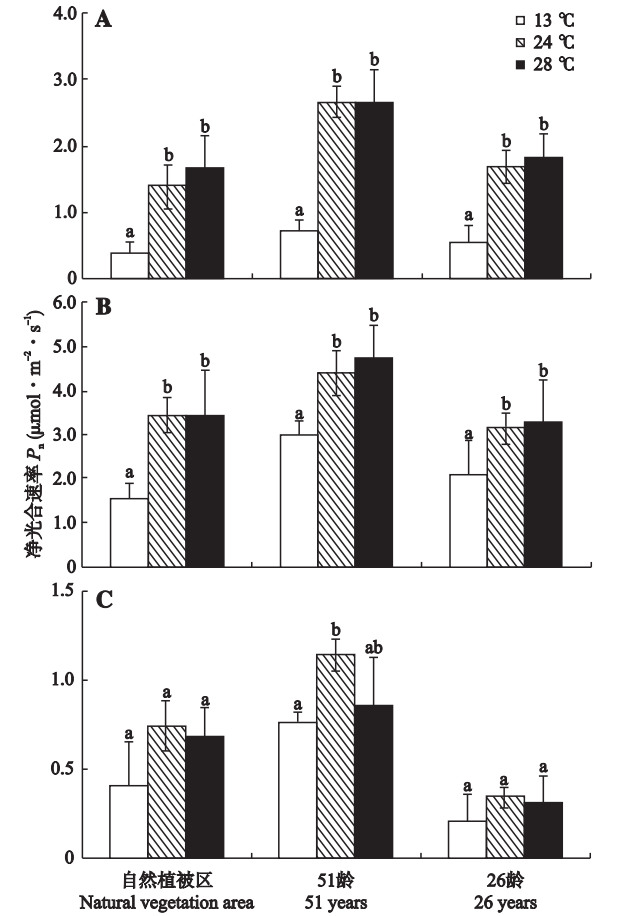


图4 不同温度处理各植被区藻结皮的光合速率
Fig.4 Net photosynthetic rates (P_n) of algal crusts under three air temperatures (mean±SE).
试验光强1000 μmol · m⁻² · s⁻¹ Experiment was conducted at a light intensity of 1000 μmol · m⁻² · s⁻¹.

2.4 温度对不同植被区藻结皮净光合速率的影响

由图4可以看出,温度对藻结皮的 P_n 影响显著.高含水量和中度含水量处理时,13℃时藻结皮 P_n 显著下降,24℃和28℃间无显著差异.高含水量时,13℃时的藻结皮 P_n 是24℃的27% ~ 31%;中度含水量时,前者是后者的45% ~ 66%;低含水量时,温度对自然植被区和26龄植被区藻结皮的净光合速率无显著影响,而51龄植被区藻结皮的净光合速率在13℃显著低于24℃,前者是后者的67%.

3 讨论

在干旱、半干旱荒漠生态系统中,维管植物有限的生产力是土壤有机碳储量低下的一个重要原因^[3].斑块状分布的维管植物之间的“裸地”通常被视为对生态系统服务功能和区域生产力几乎无贡献的区域.然而近期的研究表明,“裸地”上的土壤表层分布着由苔藓、地衣和藻类等自养微生物,相关生

命体和土壤颗粒胶结形成的生物土壤结皮具有光合固碳能力,这些微生物的光合作用是土壤有机碳的一个重要来源^[15-16]。本研究结果表明,环境条件适宜时,腾格里沙漠东南缘沙坡头地区藻结皮的光合速率在 $3.2 \sim 4.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与世界范围内对生物结皮光合速率的结论 ($0.1 \sim 11.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 相一致^[3]。沙坡头地区属于典型的温带荒漠区,区内发育的藻结皮是温带荒漠区生物结皮的一个典型代表。因此,本研究结果提供了温带荒漠生态系统中生物结皮的光合固碳潜能的一个基础数据。

蓝菌或藻类占优势的生物结皮的叶绿素 a 含量表征结皮有机体的生物量^[17]。51 龄人工植被区藻结皮的叶绿素 a 显著高于 26 龄人工植被区,并且环境条件适宜时,前者的 P_n 亦显著高于后者。以往研究认为,蓝菌或藻类占优势的生物结皮的生物量与光合速率呈正相关关系^[18-19]。本研究结果表明,随着人工植被区的发育和演替,藻结皮的净光合速率和生物量增加,即藻结皮的碳固定功能随着结皮有机体的发育而增强。自然植被区藻结皮的发育年限远远高于 51 龄植被区,而前者的光合速率显著低于后者,与结皮光合速率随结皮有机体的发育而提高的结论相悖。这是由于自然植被区长期放牧等人为干扰对结皮有机体的践踏,造成藻类物种数(仅为 5 种)^[13]和生物量的锐减,藻结皮抗干扰能力减弱,使结皮有机体固碳功能下降^[19-20]。

生物结皮属于变水植物,其生理代谢活动通常在湿润后才得以显现。水分是影响生物结皮光合固碳的首要因子。在高含水量和低含水量时,藻结皮净光合速率均显著下降,这是因为多余的水分阻碍了 CO₂ 通路,间接地抑制了其光合作用,以致光合速率下降^[22]。本研究中,CO₂ 浓度倍增后,藻结皮的净光合速率在高含水量时显著增加,间接说明 CO₂ 浓度的增加克服了多余水分引起的气孔阻塞,使结皮的光合速率提高^[23-24]。在大降雨后,生物结皮的 P_n 首先处于一个较低的量值;随着水分的减少,生物结皮的 P_n 逐渐上升,直至水分成为藻结皮 P_n 的限制因素,藻结皮的 P_n 值再次下降。沙坡头地区以小降雨为主导,其中, <1 mm 降雨占总降雨次数的 60%,这意味着多数降雨后藻结皮的净光合速率处于一个非常低的量值。

空气温度和 CO₂ 浓度作为影响藻结皮有机体光合作用的两个重要环境因子,其与结皮 P_n 的关系受结皮含水量的调控。高含水量和中等含水量时,藻结皮的 P_n 随 CO₂ 浓度增加而提高;低含水量时, P_n

在 CO₂ 浓度升高后无显著变化。在未来气候变化下,水分是最不可预测的因素^[25],我国北方干旱区的极端降雨事件频率将增加,并且大降雨事件频率上升^[26]。由此推测,在大降雨事件和 CO₂ 浓度增加情况下,藻结皮的光合固碳能力可能增强。温度对藻结皮光合速率的影响亦受水分调控。高含水量和中等含水量时,较高的温度可以显著提高藻结皮光合速率,同时,伴随着结皮有机体水分的快速蒸散发,缩短了结皮有机体光合作用的时间。因此,在评价温度和水分对藻结皮光合固碳的交互影响时,应同时考虑结皮的光合速率和有效光合时间。

参考文献

- [1] Zhang Y-M (张元明), Yang W-K (杨维康), Wang X-Q (王雪芹), *et al.* Influence of cryptogamic soil crusts on accumulation of soil organic matter in Gurbantunggut Desert, northern Xinjiang, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25** (12): 3420-3425 (in Chinese)
- [2] Li XR, Wang XP, Li T, *et al.* Microbiotic soil crust and its effects on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, **35**: 147-154
- [3] Lange OL. Photosynthesis of soil crust biota as dependent on environmental factors// Belnap J, Lange OL, eds. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin: Springer, 2003: 217-240
- [4] Harper KT, Marble JR. A role for non-desert plants in management of arid and semi-arid rangelands// Tueller PT, ed. *Vegetation Science Applications for Rangeland Analysis and Management*. Boston: Kluwer Academic Publishers, 1988: 135-169
- [5] Jason RL, Smith D, Arnone JA. Net ecosystem CO₂ exchange in Mojave Desert shrublands during the eight years of exposure to elevated CO₂. *Global Change Biology*, 2005, **11**: 749-756
- [6] Rustad LE, Fernandez IJ. Experimental soil warming effects on CO₂ and CH₄ flux from a low elevation spruce-fir forest soil in Maine, U. S. A. *Global Change Biology*, 1998, **4**: 597-605
- [7] Fang S-B (房世波), Feng L (冯凌), Liu H-J (刘华杰), *et al.* Responses of biological soil crusts (BSC) from arid and semi arid habitats and polar region to global climate change. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(7): 3212-3321 (in Chinese)
- [8] Coxson DS, Kershaw KA. Rehydration response of nitrogenase activity and carbon fixation in terrestrial *Nostoc commune* from *Stipa-Bouteloua* grassland, southern Al-

- berta. *Canadian Journal of Botany*, 1983, **61**: 2686–2693
- [9] Lange OL, Belnap J, Reichenberger H, *et al.* 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
- [10] Xu J-J (徐娟娟), Zhang D-L (张德禄), Wu G-Q (吴国樵), *et al.* Effect of wind stress on photosynthetic activity of *Microcoleus vaginatus* crusts. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 2010, **34**(3): 575–581 (in Chinese)
- [11] Li X-R (李新荣), Zhang J-G (张景光), Shi Q-H (石庆辉). Plant diversity in the process of succession of artificial vegetation types and environment in an arid desert region of China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2000, **24**(3): 257–261 (in Chinese)
- [12] Sposeller RA. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 2007, **13**: 1–11
- [13] Hu C-X (胡春香), Liu Y-D (刘永定). Primary succession of algal community structure in desert soil. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2003, **45**(8): 917–924 (in Chinese)
- [14] Jeffries DL, Link SO, Klopatek JM. CO₂ flux of cryptogamic crusts. II. Response to dehydration. *New Phytologist*, 1993, **125**: 391–396
- [15] Lange OL, Belnap J, Reichenberger H. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology*, 1998, **12**: 195–202
- [16] Harper K, Marble JR. A role for nonvascular plants in management of arid and semiarid rangelands// Tueller PT, ed. *Vegetation Science Applications for Rangeland Analysis and Management*. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 1988: 136–169
- [17] Brostoff WN, Sharifi MR, Rundel PW. Photosynthesis of cryptobiotic crusts in a seasonally inundated system of pans and dunes at Edwards Air Force Base, western Mojave Desert, California: Laboratory studies. *Flora*, 2002, **197**: 143–151
- [18] Palmqvist K. Carbon economy in lichens. *New Phytologist*, 2000, **148**: 11–36
- [19] Housman DC, Powers HH, Collins AD, *et al.* Carbon and nitrogen fixation differ between successional stages of biological soil crusts in the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*, 2006, **66**: 620–634
- [20] Belnap J. Surface disturbances: Their role in accelerating desertification. *Environmental Modeling and Assessment*, 1995, **37**: 39–57
- [21] Barger NN, Herrick JE, Zee JV, *et al.* Impacts of biological soil crust disturbance and composition on C and N loss from water erosion. *Biogeochemistry*, 2006, **77**: 247–263
- [22] Wang WB, Yang CY, Tang DS, *et al.* Effects of sand burial on biomass, chlorophyll fluorescence and extracellular polysaccharides of man-made cyanobacterial crusts under experimental conditions. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2007, **50**: 530–534
- [23] Lange OL, Tenhunen JD. Moisture content and CO₂ exchange of lichens. II. Depression of net photosynthesis in *Ramalina maciformis* at high water content is caused by increased thallus carbon dioxide diffusion resistance. *Oecologia*, 1981, **51**: 426–429
- [24] Lange OL, Green TGA. High thallus water content severely limits photosynthetic carbon gain of central European epilithic lichens under natural conditions. *Oecologia*, 1996, **108**: 13–20
- [25] IPCC. IPCC Fourth Assessment Report—Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2007
- [26] Liu B, Xu M, Henderson M, *et al.* Observed trends of precipitation amount, frequency, and intensity in China, 1960–2000. *Journal of Geophysical Research*, 2005, **110**: 1–10

作者简介 苏延桂,女,1980年生,博士,助理研究员。主要从事干旱区恢复生态学研究。E-mail: guiruan@163.com

责任编辑 李凤琴
