灌丛移除对荒漠齿肋赤藓越冬过程中生理生化特性的影响

尹本丰^{1,2} 张元明² 娄安如^{1*}

¹北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875; ²中国科学院新疆生态与地理研究所 干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 乌鲁木齐 830011

摘 要 灌丛和生物土壤结皮镶嵌分布是古尔班通古特沙漠一种重要的地表覆被类型, 灌丛的存在不仅为小型动物提供了庇护场所, 也为隐花植物及部分草本植物创造了良好的生存条件。然而在初冬时期移除灌丛是否会影响这些隐花植物的越冬及生长还不得而知。该研究通过模拟放牧及鼠害, 移除50%双穗麻黄(*Ephedra distachya*)灌丛、移除全部双穗麻黄灌丛及自然对照, 测定齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)植株脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量, 以及丙二醛(MDA)含量和超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT) 3种抗氧化酶活性, 并测定原位光化学效率, 探讨初冬灌丛丧失对荒漠藓类植物越冬的影响。结果表明, 在积雪期3种处理下齿肋赤藓的游离脯氨酸和可溶性糖含量之间差异并不显著, 但去灌丛后其MDA含量、POD、SOD和CAT 3种抗氧化酶活性均显著高于自然灌丛下齿肋赤藓的相关生理指标。即使是在融雪期, 去灌丛下齿肋赤藓的可溶性糖含量及POD和CAT活性仍显著高于自然灌丛, 而可溶性蛋白明显较低, 这可能是由于灌丛的丧失造成的温度波动加剧了冬季低温对藓类植物的伤害。灌丛的部分移除(50%)对齿肋赤藓的生理生化特性影响不显著, 就积雪融化期叶绿素荧光活性持续时间而言, 与自然灌丛和移除50%灌丛相比, 完全移除灌丛的齿肋赤藓植株叶绿素荧光活性持续时间显著缩短。这可能是由于灌丛移除导致其UV-B辐射增加及“湿岛效应”消失所致, UV-B辐射的增加加剧了对植物的伤害, 而春季融雪期保水能力的下降也是其叶绿素荧光活性时间缩短的重要原因。

关键词 古尔班通古特沙漠; 齿肋赤藓; 生物土壤结皮; 积雪

引用格式: 尹本丰, 张元明, 娄安如 (2016). 灌丛移除对荒漠齿肋赤藓越冬过程中生理生化特性的影响. 植物生态学报, 40, 723–734. doi: 10.17521/cjpe.2015.0441

Impacts of the removal of vascular plants on physiological and biochemical characteristics of *Syntrichia caninervis* during winter season in a temperate desert

YIN Ben-Feng^{1,2}, ZHANG Yuan-Ming², and LOU An-Ru^{1*}

¹State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; and ²Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China

Abstract

Aims Patchily distributed biological soil crusts and shrubs is one of the main vegetation cover types in Gurbantünggüt desert. The existence of shrubs in desert areas serves not only as a shelter for small animals, but also a good living condition for cryptogams and some herbs. *Syntrichia caninervis*, a dominant moss species in Gurbantünggüt desert, is patchily distributed under shrub canopy and open spaces between vascular plants. To our knowledge, the impacts of the removal of shrub canopy on physiological and biochemical characteristics of *S. caninervis* during the winter is still unknown.

Methods We simulated grazing of animals on *Ephedra distachya* at various rates (shrubs left intact, 50% shrubs removed, and shrubs removed completely) by cutting different percent of above-ground shoots of *E. distachya*. The shoot water content, chlorophyll fluorescence, proline content, soluble sugar content, soluble protein content, malonyldialdehyde (MDA) content, peroxidase (POD) and superoxide dismutase (SOD) activity were compared.

Important findings The results show that, as for proline and soluble sugar contents of tested *S. caninervis*, there were no significant differences among three treatments of shrub canopy. However, the MDA content, and the activities of POD, SOD, CAT were significantly higher than nature shrubs in snow cover periods. During

收稿日期Received: 2015-12-04 接受日期Accepted: 2016-05-09

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: louanru@bnu.edu.cn)

snow-melting periods, soil moisture and temperature did not served as limiting factors on the growth of *S. caninervis*. The soluble sugar content, and the activities of POD, CAT with shrub removal were significantly higher than shrubs left intact. This may indicate that the decline of the function of maintaining constant soil temperature due to shrub canopy increased the damage of temperature on moss plants. In addition, as for physiological and biochemical characteristics, there were no significant differences between two treatments of 50% shrub canopy and shrub canopy left intact. In snow covered periods and snow melting periods, the MDA content, the activities of POD, SOD and CAT of *S. caninervis* under shrub canopy removed completely were significantly higher than that of 50% shrub canopy and shrub canopy left intact, except for soluble protein content. The duration of chlorophyll fluorescence activity of *S. caninervis* growing in habitats with shrubs removed completely was significantly shorter than that of *S. caninervis* growing in habitats of 50% shrub canopy and shrub canopy left intact. This result indicated that the removal of shrubs may increase the UV-B radiation and weaken the “moisture island effects” developed by the existence of shrub canopy.

Key words Gurbantünggüt desert; *Syntrichia caninervis*; biological soil crusts; snow cover

Citation: Yin BF, Zhang YM, Lou AR (2016). Impacts of the removal of vascular plants on physiological and biochemical characteristics of *Syntrichia caninervis* during winter season in a temperate desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 723–734. doi: 10.17521/cjpe.2015.0441

荒漠藓类植物作为荒漠重要地被在干旱半干旱地区广泛分布(Belnap *et al.*, 1994), 它能够与荒漠微生物、藻类、地衣等通过分泌物等相互凝结形成有利于地表稳定的生物土壤结皮(张元明, 2005; 李新荣等, 2009; 王雪芹等, 2004)。除稳定地表外, 生物土壤结皮在地表水文过程(秦宁强和赵允格, 2011; 高丽倩等, 2013)、土壤微环境改善(Harper & Belnap, 2001)、生态系统维持与稳定、荒漠植被演替过程中均具有重要作用(Cornelissen *et al.*, 2007; Kidron *et al.*, 2009)。

荒漠藓类植物为适应荒漠极端环境(如水分匮乏、高低温、强辐射等)进化出了多样的适应特性(张静和张元明, 2014)。诸多研究者对藓类植物的形态特征(Nasrulhaq-Boyce *et al.*, 2011; 陶冶和张元明, 2012; Wu *et al.*, 2014)、生理生化机制(Martin & Churchill, 1982; Khandelwal *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2011)及繁殖特性(Herrnstadt & Kidron, 2005; Benassi *et al.*, 2011)进行了较为系统的研究。荒漠藓类植物能够通过主动失复水来维持与环境的平衡, 陶冶和张元明(2012)发现荒漠藓类植物能够利用毛尖、疣状突起等调控水分变化和减弱强辐射, 藓类植物毛尖的存在增加了结皮的粗糙度, 较无毛尖结皮增加10.26%的凝结水量。同时, 在逆境环境下荒漠藓类植物还能够通过积累脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质来增加细胞渗透压, 维持胞内渗透压平衡(Crowe *et al.*, 1998; 张静和张元明, 2014)。极端的低温和高温等均会诱使植物产生大量的活性氧, 加剧

细胞膜脂过氧化, 而超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶的大量合成利于消除过多的活性氧, 减少活性氧对植物的伤害(Shen *et al.*, 2011)。

诸多野外调查及我们前期的研究均发现, 灌丛下的藓类植物盖度和生长状况均好于灌丛间(Pintado *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2007; 尹本丰和张元明, 2014)。灌丛的存在除通过自身生理代谢外, 还能够通过降风滞尘、拦截掉落物以及遮阴保湿来改善灌丛下的地表微环境。研究发现, 灌丛下的土壤黏土粉尘、有机碳、全氮、全磷、土壤电导率和土壤含水量等均显著高于灌丛间, 这些营养又反过来促进了植物根系的生长, 而根系的生长又促进了灌丛“肥岛”和“湿岛”的发育(赵哈林等, 2011; 王淮亮等, 2013; 尹本丰等, 2015)。灌丛“肥岛”及“湿岛”的形成成为生物土壤结皮和草本植物的生长提供了良好的条件。研究表明, 从灌丛中心向外延伸, 土壤种子库密度、草本植物密度、盖度、生物量均呈现明显的递减趋势(赵哈林等, 2007, 2011)。而过度的放牧则会导致营养的流失, 造成原有生态环境的破坏(裴世芳等, 2004)。

在古尔班通古特沙漠, 灌丛与生物土壤结皮镶嵌分布是该沙漠的主要地表覆被类型之一, 荒漠灌丛的存在使其他动植物和微生物的生存、生活有了天然的微生境差异。对于具有较强生态可塑性的荒漠藓类植物, 微环境的差异势必对其生存和生活产生一定的影响。然而, 近些年随着矿业、牧业等的

进入, 啮齿类动物如大沙鼠也开始迅速繁殖, 这对地表灌木也造成了很大程度的伤害。尤其是近些年连续的干旱也使得地表短命、类短命及一年生草本数量减少, 在初冬季节以梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、双穗麻黄(*Ephedra distachya*)等为主的小乔木、灌丛等成为啮齿动物主要的摄食和存储对象。与其他沙漠不同, 古尔班通古特沙漠冬季具有丰富的积雪, 而稳定的积雪具有保湿和保温作用。然而在初冬时期灌丛丧失是否会影响隐花植物(如苔藓、地衣、藻类等)的越冬及生长还不得而知。本研究通过初冬模拟放牧及鼠害(移除50%灌丛、全部移除灌丛), 探讨初冬灌丛丧失程度的变化是否会对荒漠藓类植物的越冬产生影响。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

实验地点选择在中国第二大沙漠古尔班通古特沙漠(44.18°–46.33° N, 80.52°–90.00° E, 海拔300–600 m)。沙漠面积 $4.88 \times 10^4 \text{ km}^2$, 是中国最大的固定和半固定沙漠。沙漠年降水量为70–160 mm, 年蒸发量达2 600 mm, 年平均气温7.26 °C, 大于10 °C的年积温为3 000–3 500 °C。与其他沙漠不同, 该沙漠在冬季有稳定的积雪期, 稳定积雪日数一般在100–150天, 平均积雪厚度达20 cm (Zhang *et al.*, 2007; 周宏飞等, 2009)。白梭梭(*Haloxylon persicum*)和梭梭等小半乔木是古尔班通古特沙漠的主要建群种, 盖度低于30%。而春季的积雪融化使得地表土壤含水量显著增加, 为荒漠短命植物、类短命植物及一年生草本植物的萌发和生长提供了充裕的水分, 使地表植被盖度迅速增加。同时, 灌木和生物土壤结皮镶嵌分布是荒漠区的主要地表景观。该沙漠生物土壤结皮主要分为藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮3种类型。其中, 藻结皮多分布在沙垄中上部, 地衣和苔藓结皮多分布在沙垄中下部和丘间低地, 尤其在双穗麻黄、淡枝沙拐枣(*Calligonum leucocladum*)等灌丛下通常分布着发育良好的苔藓结皮(张元明, 2005)。

1.2 样方设置与样品采集

实验样地设置在古尔班通古特沙漠腹地(45.24 N, 87.60 E), 于2013年11月17日, 在研究区选择苔藓结皮发育良好的丘间低地, 设置30 m × 30 m的样方。在样方内分别选择灌丛下有发育良好齿肋赤藓的完整双穗麻黄灌丛15块(对其中5块用枝剪将地上

灌丛部分全部剪除, 5块均匀移除50%灌丛(使透光率减半), 5块保留完整灌丛), 大小为1 m × 1 m, 各代表5个重复, 各小样方之间相距2–5 m。并在各小样方上进行标记, 以便在积雪覆盖下能准确找到待测位点。在灌丛和暴露环境下的苔藓表面分别安置Microlab lite U盘地温计liter 5016 (Fourtec, Rosh Haayin, Israel)和LI-6400光量子(LI-COR, Nebraska, USA), 对苔藓表面的温度和光照强度进行检测。同时, 在距地面50 cm处空中另安置LI-6400光量子对自然光照强度进行连续监测, 所有检测仪器均是每30 min记录一次。

实验于2014年温度最低时期1月和积雪融化期3月进行。于17:00左右采集不同处理的齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)样品, 迅速置于装有冰袋的保温箱内。由于齿肋赤藓随环境变化其生理生化特性变化较快(Wu *et al.*, 2014), 为尽可能保持样品原状, 在日落后的低温状态下, 借助辅助光源, 在室外用刀片快速切取齿肋赤藓(随用随取)茎叶鲜样。样品过筛3次后(去除夹杂的沙粒), 为每一指标称取150 mg (鲜质量, 精度0.001 g), 用锡箔纸包裹并系上棉线, 置于液氮罐中快速冷冻保存, 随后带回实验室进行后续生理生化指标测定和分析(Robinson *et al.*, 2005; 尹本丰和张元明, 2015)。

1.3 生理生化指标的测定

1.3.1 植株含水量

将取回的齿肋赤藓植株样品, 首先称取鲜质量 M_1 , 然后105 °C烘干15 min, 调至80 °C烘干至恒质量 M_2 。用电子天平称量(精度0.001 g), 计算其相对含水量:

$$\text{相对含水量} = (M_1 - M_2) / M_1 \times 100\%$$

1.3.2 渗透调节物质含量的测定

本研究主要测定了齿肋赤藓中脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白3种植物渗透调节物质的含量, 分别采用酸性茚三酮法、蒽酮法和考马斯亮蓝法进行测定, 其吸光度值由紫外分光光度计Lamda 35 (PE, Waltham, USA)测定(Gonzalez & Pignata, 1994; Monreal *et al.*, 2007; Lassouane *et al.*, 2013)。

1.3.3 丙二醛含量和抗氧化酶活性的测定

分别采用TBA法、羟胺法、愈创木酚法和可见光法对植物体内的丙二醛(MDA)含量和超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD) 及过氧化氢酶(CAT) 3种抗氧化酶活性进行了测定(Choudhury & Panda,

2005; Sun *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2012)。

1.4 原位光化学效率的测定

于2013年11月17日, 在每个小样方的苔藓结皮中插入1个直径为10.2 cm、高2 cm的PVC管, 同时用竹签在离PVC管10 cm处进行标记, 以便积雪覆盖时能够准确找到待测位置, 使用Mini-PAM 2500 (Walz, Herz, Germany)原位测定苔藓植物光合荧光特性。为保证测定时整个PVC管始终保持良好的遮阴状态, 在测定前用自制带孔遮阴盒将整个PVC管扣住遮阴(测量孔也用卡片遮住)。经过30 min充分暗适应后, 于波峰为650 nm、强度为 $0.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的红光下测得初始荧光(F_0); 于强度为 $10\,000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和脉冲光下测得最大荧光(F_m)、脉冲时间为0.8 s; 光照强度为 $250 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 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PSII的最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 和光适应下PSII的实际光化学效率 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_t)/F_m'$ (张静和张元明, 2011; Zhou *et al.*, 2015)。

实验样地从2013年11月开始有陆续降雪, 至12

月中下旬开始出现稳定积雪, 2014年2月底裸露地积雪厚度可达10–15 mm, 灌丛下为13–19 mm。3月初积雪开始融化, 积雪融化由3月15日开始加速, 19日基本融化殆尽。

1.5 数据处理

用Excel对不同处理及时间下齿肋赤藓的各项指标进行整理。用SPSS 19.0软件对数据进行正态性检验(one sample Kolomogorov-Semimov, 即K-S检验)和方差齐性检验, 同时对不同处理的数据进行多元方差分析, 不同时期进行重复测量分析。最后用Origin 8.0软件对数据进行作图。

2 实验结果

2.1 地表微环境

由图1A可以看出从12月中旬到3月上旬实验区域环境温度均低于 0°C , 温度最低点出现在1月中旬, 为 -24.3°C , 在1月底和2月初出现了一段时间的升温现象。同时, 光照强度也随积雪期的不同而存在差异, 冬季的降雪使得透光率显著下降, 而3月积雪的融化使得透光率在短短3天内快速恢复(图1B)。

图1 实验期间地表温度和光照强度的变化。

Fig. 1 Variations of surface temperature and light intensity in different microhabitats during the experiment.

在此期间灌丛下地表温度较暴露环境低0.5–4.0 °C, 平均1.6 °C, 透光率约为暴露环境的60%。

2.2 齿肋赤藓植株含水量

研究结果表明, 在稳定积雪期, 移除灌丛在一定程度上能够增加齿肋赤藓植株的含水量。其中, 移除50%灌丛处理下, 齿肋赤藓植株含水量显著高于自然灌丛下植株的含水量($p < 0.05$), 也高于完全去除灌丛处理的植株, 但差异不显著。在春季融雪期, 各处理条件下齿肋赤藓植株含水量较稳定积雪期有较大幅度的增加, 但不同处理间差异不显著(图2)。

图2 不同处理下齿肋赤藓含水量的变化(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Changes of water content in *Syntrichia caninervis* shoots in different treatments (mean $\pm$ SE). Different small letters indicate significant difference between different treatments ($p < 0.05$).

2.3 叶绿素荧光活性

由于1月份试验区域有10 cm左右的稳定积雪存在, 而且平均气温在-10 °C以下, 荒漠藓类植物为保护自身免受低温伤害而脱水失活, 故在1月份我们没有检测植物活性。从图3可以看出, 尽管3种不同处理下的齿肋赤藓最大光化学效率和实际光化学效率差异不显著, 但它们维持的光合活性时间却存在显著差异, 完全移除灌丛处理下, 齿肋赤藓的叶绿素荧光活性时间明显缩短, 而50%灌丛处理下却表现出较大的活性, 甚至略高于自然灌丛。

2.4 渗透调节物质

由表1可以看出灌丛覆盖比例、积雪时间均会对

图3 积雪融化过程中不同处理齿肋赤藓PSII最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率($Y(II)$)的比较(平均值±标准误差)。

Fig. 3 Changes of maximum potential quantum efficiency of PSII (F_v/F_m) and actual photochemical efficiency ($Y(II)$) in *Syntrichia caninervis* shoots during the snow thawing periods in different treatments (mean $\pm$ SE).

齿肋赤藓的游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白含量产生极显著影响($p < 0.01$), 同时二者的交互作用也会显著影响可溶性糖和可溶性蛋白含量。积雪期和融雪期两个时期齿肋赤藓可溶性蛋白含量均表现为自然灌丛>50%灌丛>完全去灌丛(图4C), 而对于游离脯氨酸和可溶性糖含量却表现出不同的变化趋势(图4A, 4B)。冬季1月份3种灌丛存在方式之间游离脯氨酸和可溶性糖含量差异不显著, 积雪融化期完全去灌丛的齿肋赤藓可溶性糖含量显著高于自然灌丛和50%灌丛下齿肋赤藓的各项指标, 50%灌丛最低。与之相反, 游离脯氨酸含量则表现为完全去灌丛下的植株显著低于自然灌丛和50%灌丛下的植株。

2.5 MDA含量与抗氧化酶活性

齿肋赤藓的MDA含量和3种抗氧化酶活性均受灌丛的存在方式、时间及二者的交互作用的显著影响($p < 0.05$)(表1)。积雪融化期的MDA含量和3种抗氧化酶活性均比稳定积雪覆盖期有显著降低($p < 0.05$)。3种灌丛处理条件下, 齿肋赤藓的MDA和3种抗氧化酶活性基本表现出较为一致的变化趋势, 即

表1 不同灌丛条件下齿肋赤藓生化特征重复测量结果的方差分析

Table 1 Repeated measures ANOVA on the effects of shrub and times on physiological and biochemical characteristics in *Syntrichia caninervis*

生理生化指标 Parameters	脯氨酸 Proline	可溶性糖 Soluble sugar	可溶性蛋白 Soluble proteins	MDA	SOD	POD	CAT
灌丛 Shrub	34.118**	14.481**	20.557**	75.111**	24.882**	35.667**	17.438**
积雪期 Snow periods	8.333*	169.067**	320.743**	738.299**	411.191**	108.391**	252.618**
灌丛×积雪期 Shrub × snow periods	0.399	18.177**	3.443*	78.313**	14.333**	5.259*	6.499*

MDA, 丙二醛; POD, 过氧化物酶; SOD, 超氧化物歧化酶; CAT, 过氧化氢酶。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

MDA, malonyldialdehyde; POD, peroxidase; SOD, superoxide; CAT, catalase. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

图4 不同灌丛处理下齿肋赤藓游离脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的变化特征(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Changes of the content of proline, soluble sugar and soluble protein in *Syntrichia caninervis* shoots in different treatments (mean $\pm$ SE). Different small letters indicate significant difference between different treatments ($p < 0.05$).

完全去灌丛显著高于50%灌丛和自然灌丛,但积雪融化能够部分消除这种差异(图5)。

3 讨论

3.1 灌丛对齿肋赤藓叶绿素荧光活性的影响

除了通过传统的光合色素含量和组成来衡量植物的光合作用外,有研究表明,由植物体发出的叶绿素荧光信号包含有丰富的光合作用信息,已成为探测植物光合功能的重要手段(张静和张元明, 2011)。叶绿素荧光动力学技术能够快速、灵敏、无损伤地探测植物光系统II (PSII)对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面的状况,与“表观”气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更能够反映“内在性”特点(Schreiber *et al.*, 1995),被广泛应用于评价不同生长条件下植物的光合活性。

在不同胁迫条件下植物的叶绿素荧光活性研究表明,一定时间暗适应后的 F_v/F_m 是判断植物是否发生光抑制的重要指标(李伟和曹坤芳, 2006)。它是指植物PSII反应中心将吸收的光能用于光化学原初反应的最大效率,能够反映植物光系统PSII反应中心的活性。同时 $Y(II)$ 能够更直接地反映植物在某一胁迫环境下的部分反应中心关闭情况下的实际光化学效率。研究发现,随着植物遭受干旱、高低温、强辐射等胁迫时间的延长,植物的 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 、电子传递速率(ETR)等均会呈现出一定的下降趋势(Hamerlynck *et al.*, 2002; 杨武, 2005)。这与本实验结果有相似之处,但并不完全相同。本研究发现在春季融雪期,3种处理的最大荧光活性差异并不显著,这说明古尔班通古特沙漠冬季稳定的积雪在一定程度上起到了灌丛的作用,为齿肋赤藓免受强光辐射提供了保护。即冬季的低温和并未对齿肋赤藓的光系统产生严重损伤,破坏光系统的重要因素可能是强辐射。这也与张静和张远明(2011)的研究一致,一定范围内的低温胁迫不会对齿肋赤藓的光系统造成永久伤害,光合能力仍维持在可恢复状态。此外,在极地的研究也发现,在极端低温状态

图5 不同处理下齿肋赤藓丙二醛(MDA)含量及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性的变化(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Changes of the content of malonyldialdehyde (MDA), the activity of peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD) and Catalase (CAT) in *Syntrichia caninervis* shoots in different treatments (mean $\pm$ SE). Different small letters indicate significant difference between different treatments ($p < 0.05$).

下, 苔藓植物能够通过脱水来缓解低温对藓类植物的伤害(Lenne *et al.*, 2010)。尽管移除灌丛在冬季对齿肋赤藓叶绿素荧光活性没有显著影响, 却大大缩短了其叶绿素荧光活性时间。这可能与灌丛去除后其原有的“湿岛”效应消失有关。值得一提的是, 在融雪期的叶绿素荧光活性方面50%灌丛下的齿肋赤藓荧光活性持续时间却略高于自然灌丛, 说明灌丛的部分移除可能有利于齿肋赤藓的生长。这可能与齿肋赤藓接受的光照强度有关, Marschall和Proctor (2004)的研究认为藓类植物并不是先天的阴生植物, 但过强的光照也会对植物造成伤害。

3.2 灌丛对齿肋赤藓渗透调节物质的影响

荒漠藓类植物仅具单层细胞, 对环境变化十分

敏感。诸多研究发现藓类植物能够适应干燥、高低温、强辐射等极端环境, 并能在冻融交替环境下保持生机盎然(Su *et al.*, 2013)。在遭受胁迫时植物能够通过积累大量的可溶性糖、游离脯氨酸等渗透调节物质来维持渗透压平衡, 稳定大分子蛋白质的正常结构和功能(Lenne *et al.*, 2010; Bhyan *et al.*, 2012)。在对多蒴灰藓(*Hypnum fertile*)的研究中发现, 随着低温处理时间的延长, 植物体内的游离脯氨酸和可溶性糖含量显著增加(Shen *et al.*, 2011)。Nagao等(2006)在低温胁迫下用ABA处理小立碗藓(*Physcomitrella patens*)的实验显示, 小立碗藓能够在低温胁迫下通过增加体内可溶性糖含量来增加细胞渗透压, 进而抵御低温胁迫。本实验的研究结果与该

文献报道一致,即积雪覆盖期3种灌丛处理下,齿肋赤藓的可溶性糖含量显著高于积雪融化期。这也与毛尖紫萼藓、东亚砂藓随着低温胁迫的解除其可溶性糖含量开始降低(李孝凯, 2014)的研究结果一致。但Rütten和Santarius (1993)在研究寒地提灯藓(*Plagiomnium affine*)和匍灯藓(*Plagiomnium undulatum*)的抗冻性时却发现,植物的抗冻性与其枝条的蔗糖含量不具相关性。这说明不同藓类植物在应对干旱和低温胁迫时采取的策略可能存在一定的差异。

在本研究中发现冬季积雪覆盖期3种处理下齿肋赤藓的可溶性糖和游离脯氨酸差异不显著,而在积雪融化期却表现出有异于水份和温度胁迫的现象。完全移除灌丛处理下,齿肋赤藓可溶性糖含量显著高于自然灌丛和50%灌丛处理,而此时的灌丛存在“低温效应”,灌丛下温度明显低于无灌丛。但低温对齿肋赤藓的可溶性糖含量的升高的影响就体现在自然灌丛与50%灌丛之间,与无灌丛覆盖相反。这可能是由于积雪的融化使得原本其灌丛效应消失,UV-B辐射增强所致。这与美丽胡枝子(*Lespedeza formosa*)在低剂量的UV-B辐射下可溶性糖含量升高,但在高剂量UV-B辐射下可溶性糖含量浓度逐渐降低的结果(朱建国, 2012)相一致。有研究发现光照强度对植物渗透调节物质的含量有显著影响,无遮阴下植物的可溶性糖含量显著高于遮阴条件(李志刚等, 2009)。

作为植物重要的调节物质之一,可溶性蛋白的含量能够在一定程度上反映植物的新陈代谢水平,其含量越高说明植物代谢越旺盛。不少研究发现极端温度或干旱等环境会使得植物脱水而活性降低或失活,进而使新陈代谢降低(Lenne *et al.*, 2010; 尹本丰和张元明, 2015)。本研究发现积雪融化期齿肋赤藓的可溶性蛋白含量显著高于积雪覆盖期,这说明积雪融化期温度的升高加之水分的充足为齿肋赤藓的生长提供了良好的条件,这也与Su等(2013)发现初冬和早春的积雪融化和低温能够激活藓类植物的光合活性(尹本丰和张元明, 2014),延长生物土壤结皮光合活性时间,增加结皮土壤的碳截获量(Su *et al.*, 2013)的结果相一致。而灌丛的移除则会导致其可溶性蛋白含量的显著降低,这说明移除灌丛不利于齿肋赤藓植物的生存。这可能是由于灌丛对温度的维持功能被削弱,使藓类植物处于更为剧烈的温度变化之下。此外,UV-B辐射的增强和湿岛效应

的消失在一定程度上也降低了藓类植物的代谢活性(Hui *et al.*, 2014)。

3.3 灌丛对齿肋赤藓抗氧化酶活性的影响

细胞膜是植物与外界环境交流的媒介,也是接收外界环境因素的最主要受体,细胞膜的完整性直接关系到细胞能否进行正常生理功能。水分的缺失、极端温度与UV-B辐射均会造成细胞膜脂的过氧化程度加剧,使得细胞产生大量的活性氧和超氧化物阴离子自由基,进而对细胞质膜的组成和完整性造成严重伤害,主要表现在MDA含量的增加(范苏鲁等, 2011)。这在本研究中也得以证实,我们发现冬季积雪期齿肋赤藓的MDA含量显著高于积雪融化期。这与之前的冬季低温对齿肋赤藓产生严重伤害的研究结果(尹本丰和张元明, 2015)一致。此外,灌丛的移除致使齿肋赤藓MDA含量显著高于50%灌丛和自然灌丛,而50%灌丛与自然灌丛之间差异不显著,说明完全移除灌丛处理会加剧环境胁迫对齿肋赤藓的伤害,这可能与灌丛对温度的维持有关(张亚峰等, 2013)。

为抵御环境胁迫对植物细胞的过度损伤,植物细胞能够通过合成大量的CAT、POD和SOD等抗氧化酶来清除多余的活性氧和超氧化物阴离子自由基(Zhang & Kirkham, 1994; Meloni *et al.*, 2003)。张静和张元明(2011)通过模拟不同降水来研究齿肋赤藓对于水分胁迫的响应发现,0 mm降水下齿肋赤藓体内的抗氧化酶活性显著高于2–15 mm降水。同时,杨再强等(2012)在对番茄低温处理时也发现,随着温度的降低及处理时间的延长,番茄的 F_v/F_m 、 q_p 及ETR均显著下降,MDA含量及SOD、POD、CAT等抗氧化酶的活性均有不同程度的升高。UV-B辐射增强可引起抗氧化酶的大量合成(姚晓芹和刘庆, 2006; 古今等, 2008)。本研究结果也显示,齿肋赤藓在冬季积雪期的抗氧化酶活性均显著高于积雪融化期。此外,灌丛去除后齿肋赤藓的MDA含量及3种抗氧化酶活性均显著高于自然灌丛下。这可能是由于灌丛移除后,齿肋赤藓失去部分遮阴庇护。在Mojave沙漠的研究也发现,将活灌丛下的苔藓移栽到裸露地,苔藓的盖度和新生芽密度均会减少(Cole *et al.*, 2010)。但也有研究发现随着UV-B辐射的增强和辐射时间的延长,植物抗氧化酶活性减弱(Hui *et al.*, 2015)。这说明不同物种间抗氧化酶对UV-B辐射的响应存在差异。而且不同实验UV-B辐射的强度和

持续时间也存在差异, 这可能也是造成不同实验结果存在差异的一个重要原因。

土壤贫瘠、水分匮乏、光照强、温差大是干旱半干旱地区的主要环境特征, 研究发现在此恶劣条件下, 植物能够通过提供遮阴、提高水分或养分获取来促进其他个体的生长和生存(张炜平和王根轩, 2010)。同时, 其下的隐花植物也能够通过菌根为其他植物提供和传输养分(Zhuang *et al.*, 2015), 从而达到互利共生的目的。在本研究中也证实, 荒漠灌丛及冬季的降雪均对荒漠藓类植物具有一定的保护作用, 初冬灌丛部分去除并不会对荒漠藓类植物的生存产生重大影响, 但灌丛的全部去除将对藓类植物的生长构成严重威胁。但随着灌丛去除时间的延长及灌丛的恢复, 荒漠藓类植物将如何发育, 还有待进一步深入研究。

基金项目 国家自然科学基金(31570375、U12033-01、41401117和41401296)、国家重点基础研究发展计划(2014CB954202)和高等学校博士学科点专项科研基金(20120003130003)。

参考文献

- Belnap J, Harper KT, Warren SD (1994). Surface disturbance of cryptobiotic soil crusts: Nitrogenase activity, chlorophyll content, and chlorophyll degradation. *Arid Land Research and Management*, 8, 1–8.
- Benassi M, Stark LR, Brinda JC, Brinda JC, Mclethie DN, Bonine M, Mishler BD (2011). Plant size, sex expression and sexual reproduction along an elevation gradient in a desert moss. *The Bryologist*, 114, 277–288.
- Bhyan SB, Minami A, Kaneko Y, Suzuki S, Arakawa K, Sakata Y, Takezawa D (2012). Cold acclimation in the moss *Physcomitrella patens* involves abscisic acid-dependent signaling. *Journal of Plant Physiology*, 169, 137–145.
- Choudhury S, Panda SK (2005). Toxic effects, oxidative stress and ultrastructural changes in moss *Taxithelium nepalense* (Schwaegr.) Broth. under chromium and lead phytotoxicity. *Water, Air, and Soil Pollution*, 167, 73–90.
- Cole C, Stark LR, Bonine ML, Mclethie DN (2010). Transplant survivorship of bryophyte soil crusts in the Mojave Desert. *Restoration Ecology*, 18, 198–205.
- Cornelissen JH, Lang SI, Soudzilovskaia NA, During HJ (2007). Comparative cryptogam ecology: A review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. *Annals of Botany*, 99, 987–1001.
- Crowe JH, Carpenter JF, Crowe LM (1998). The role of vitrification in anhydrobiosis. *Annual Review of Physiology*, 60, 73–103.
- Fan SL, Yuan ZH, Feng LJ, Wang XH, Ding XM, Zhen HL (2011). Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 651–657. (in Chinese with English abstract) [范苏鲁, 苑兆和, 冯立娟, 王晓慧, 丁雪梅, 甄红丽 (2011). 干旱胁迫对大丽花生理生化指标的影响. *应用生态学报*, 22, 651–657.]
- Gao LQ, Zhao YG, Qin NQ, Zhang GX (2013). Effects of biological soil crust on soil erodibility in Hilly Loess Plateau Region of Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 105–112. (in Chinese with English abstract) [高丽倩, 赵允格, 秦宁强, 张国秀 (2013). 黄土丘陵区生物结皮对土壤可蚀性的影响. *应用生态学报*, 24, 105–112.]
- Gonzalez CM, Pignata ML (1994). The influence of air pollution on soluble proteins, chlorophyll degradation, MDA, sulphur and heavy metals in a transplanted lichen. *Chemistry and Ecology*, 9, 105–113.
- Gu J, Chen ZY, Zi XN, Luo LQ (2008). Response mechanism of plant enzymatic system to UV-B radiation. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 1269–1274. (in Chinese with English abstract) [古今, 陈宗瑜, 瞿先能, 罗丽琼 (2008). 植物酶系统对UV-B辐射的响应机制. *生态学杂志*, 25, 1269–1274.]
- Hamerlynck EP, Csintalan Z, Nagy Z, Tuba Z, Goodin D, Henebry G (2002). Ecophysiological consequences of contrasting microenvironments on the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis*. *Oecologia*, 131, 498–505.
- Harper KT, Belnap J (2001). The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. *Journal of Arid Environments*, 47, 347–357.
- Herrnstadt I, Kidron GJ (2005). Reproductive strategies of Bryum dunense in three microhabitats in the Negev Desert. *The Bryologist*, 108, 101–109.
- Hui R, Li X, Zhao R, Liu L, Gao Y, Wei Y (2015). UV-B radiation suppresses chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigment and antioxidant systems of two key species in soil crusts from the Tengger Desert, China. *Journal of Arid Environments*, 113, 6–15.
- Hui R, Li XR, Jia RL, Liu LC, Zhao RM, Zhao X, Wei YP (2014). Photosynthesis of two moss crusts from the Tengger Desert with contrasting sensitivity to supplementary UV-B radiation. *Photosynthetica*, 52, 36–49.
- Khandelwal A, Cho S, Marella H, Sakata Y, Perroud PF, Quatrano RS (2010). Role of ABA and ABI3 in desiccation tolerance. *Science*, 327, 546–546.
- Kidron GJ, Vonshak A, Abeliovich A (2009). Microbiotic crusts as biomarkers for surface stability and wetness duration in the Negev Desert. *Earth Surface Processes and Landforms*, 34, 1594–1604.
- Lassouane N, Aïd F, Lutts S (2013). Water stress impact on young seedling growth of *Acacia arabica*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35, 2157–2169.

- Lenne T, Bryant G, Hocart CH, Huang CX, Ball MC (2010). Freeze avoidance: A dehydrating moss gathers no ice. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1731–1741.
- Li W, Cao KF (2006). Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in seedlings of *Terminthia paniculata* grown under different light level. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26, 266–275. (in Chinese with English abstract) [李伟, 曹坤芳 (2006). 干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 西北植物学报, 26, 266–275.]
- Li XK (2014). The study of physiological adaptability of *Grimmia pilifera* and *Racomitrium japonicum* under low temperature stress. Master degree dissertation, Qiqihar University, Qiqihar, Heilongjiang. (in Chinese with English abstract) [李孝凯 (2014). 毛尖紫萼藓、东亚砂藓对低温胁迫的生理适应性研究. 硕士学位论文, 齐齐哈尔大学, 黑龙江齐齐哈尔.]
- Li XR, Zhang YM, Zhao YG (2009). A study of biological soil crusts: Recent development, trend and prospect. *Advances in Earth Science*, 24(1), 11–24. (in Chinese with English abstract) [李新荣, 张元明, 赵允格 (2009). 生物土壤结皮研究: 进展, 前沿与展望. 地球科学进展, 24(1), 11–24.]
- Li ZG, Hou FJ, An Y (2009). Effect of different light intensities on growth and development of three kinds of forages. *Chinese Journal of Grassland*, 31(3), 55–61. (in Chinese with English abstract) [李志刚, 侯扶江, 安渊 (2009). 不同光照强度对三种牧草生长发育的影响. 中国草地学报, 31(3), 55–61.]
- Marschall M, Proctor MCF (2004). Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Annals of Botany*, 94, 593–603.
- Martin CE, Churchill SP (1982). Chlorophyll concentrations and a/b ratios in mosses collected from exposed and shaded habitats in Kansas. *Journal of Bryology*, 12, 297–304.
- Meloni DA, Oliva MA, Martinez CA, Cambraia J (2003). Photosynthesis and activity of superoxide dismutase, peroxidase and glutathione reductase in cotton under salt stress. *Environmental and Experimental Botany*, 49, 69–76.
- Monreal J, Jiménez E, Remesal E, Morillo-Velarde R, García-Mauriño S, Echevarría C (2007). Proline content of sugar beet storage roots: Response to water deficit and nitrogen fertilization at field conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 60, 257–267.
- Nagao M, Oku K, Minami A, Mizuno K, Sakurai M, Arakawa K, Fujikawa S, Takezawa D (2006). Accumulation of the-androse in association with development of freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens*. *Phytochemistry*, 67, 702–709.
- Nasrulhaq-Boyce A, Mohamed H, Lim A, Barakbah SS, Yong KT, Nor DM (2011). Comparative morphological and photosynthetic studies on three Malaysian species of *Pogonatum* from habitats of varying light irradiances. *Journal of Bryology*, 33(1), 35–41.
- Pei SF, Fu H, Chen YM, Li JB (2005). Influence of *Z. xanthoxylum* shrubs on soil fertility in enclosure and grazing conditions. *Journal of Desert Research*, 24, 763–767. (in Chinese with English abstract) [裴世芳, 傅华, 陈亚明, 李景斌 (2005). 放牧和围封下霸王灌丛对土壤肥力的影响. 中国沙漠, 24, 763–767.]
- Pintado A, Sancho LG, Green T, Blanquer JM, Lázaro R (2005). Functional ecology of the biological soil crust in semiarid SE Spain: Sun and shade populations of *Diploschistes diacapsis* (Ach.) Lumbsch. *The Lichenologist*, 37, 425–432.
- Qin NQ, Zhao YG (2011). Responses of biological soil crust to and its relief effect on raindrop kinetic energy. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22, 2259–2264. (in Chinese with English abstract) [秦宁强, 赵允格 (2011). 生物土壤结皮对雨滴动能的响应及削减作用. 应用生态学报, 22, 2259–2264.]
- Robinson SA, Turnbull JD, Lovelock CE (2005). Impact of changes in natural ultraviolet radiation on pigment composition, physiological and morphological characteristics of the Antarctic moss, *Grimmia antarctici*. *Global Change Biology*, 11, 476–489.
- Rütten D, Santarius KA (1993). Seasonal variation in frost tolerance and sugar content of two *Plagiomnium* species. *Bryologist*, 564–568.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1995). Chlorophyll fluorescence as a non-destructive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin. 49–70.
- Shen L, Guo SL, Wu Y, Cao T, Glime JM (2011). Physiological responses of *Hypnum fertile* Sendtn. (Musci: Hypnaceae) to short-term extreme temperature stress. *Bulletin of Botanical Research*, 31, 40–48.
- Su YG, Wu L, Zhou Z, Liu Y, Zhang Y (2013). Carbon flux in deserts depends on soil cover type: A case study in the Gurbantunggute desert, North China. *Soil Biology & Biochemistry*, 58, 332–340.
- Sun SQ, He M, Cao T, Zhang YC, Han W (2009). Response mechanisms of antioxidants in bryophyte (*Hypnum plumaeforme*) under the stress of single or combined Pb and/or Ni. *Environmental Monitoring and Assessment*, 149, 291–302.
- Tao Y, Zhang YM (2012). Effects of leaf hair points on dew deposition and rainfall evaporation rates in moss crusts dominated by *Syntrichia caninervis*, Gurbantunggut desert, northwestern China. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 7–16. (in Chinese with English abstract) [陶冶, 张元明 (2012). 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, 32, 7–16.]
- Wang HL, Gao JL, Yuan WJ, Li YB, Gao Y (2013). Spatially heterogeneous characteristics of surface soil particles around nebkhas in the Gobi Desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 464–473. (in Chinese with English abstract) [王淮亮, 高君亮, 原伟杰, 李玉宝, 高永 (2013). 戈壁灌丛堆周边地表土壤颗粒的空间异质特征. 植物生态学报, 37, 464–473.]
- Wang XQ, Zhang YM, Zhang WM, Han ZW (2004). Wind tunnel experiment of biological soil crust effect on wind erodibility of sand surface in Gurbantunggut desert, Xinjiang. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 26, 632–638. (in Chinese with English abstract) [王雪芹, 张元明, 张伟民, 韩致文 (2004). 古尔班通古特沙漠生物结皮对地表风蚀作用影响的风洞实验. 冰川冻土, 26, 632–638.]
- Wu H, Wu X, Li Z, Duan L, Zhang M (2012). Physiological evaluation of drought stress tolerance and recovery in cauliflower (*Brassica oleracea* L.) seedlings treated with methyl jasmonate and coronatine. *Journal of Plant Growth Regulation*, 31, 113–123.
- Wu N, Zhang YM, Downing A, Aanderud ZT, Tao Y, Williams S (2014). Rapid adjustment of leaf angle explains how the desert moss, *Syntrichia caninervis*, copes with multiple resource limitations during rehydration. *Functional Plant Biology*, 41, 168–177.
- Yang W (2005). On morphological and physiological adaptations of mosses to environments. Master degree dissertation, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang. (in Chinese with English abstract) [杨武 (2005). 藓类植物适应环境的形态结构及生理学机制. 硕士学位论文, 浙江师范大学, 浙江金华.]
- Yang ZQ, Zhang B, Zhang JB, Peng XD, Zhang TH, Zhang J (2012). Effects of low temperature stresses on photosynthetic characteristics and activity of antioxidant enzymes of tomatoes. *Journal of Nature Disasters*, 21, 168–174. (in Chinese with English abstract) [杨再强, 张波, 张继波, 彭晓丹, 张婷华, 张静 (2012). 低温胁迫对番茄光合特性及抗氧化酶活性的影响. 自然灾害学报, 21, 168–174.]
- Yao XQ, Liu Q (2006). Responses of enzymes in terrestrial plants to enhanced UV-B radiation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 939–942. (in Chinese with English abstract) [姚晓芹, 刘庆 (2006). 陆生植物体内酶系统对UV-B辐射增强的响应. 应用生态学报, 17, 939–942.]
- Yin BF, Zhang YM (2014). Physiological and biochemical response of *Syntrichia caninervis* at a snowfall event in different desert habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 978–989. (in Chinese with English abstract) [尹本丰, 张元明 (2014). 荒漠区不同微生境下齿肋赤藓对一次降雪的生理生化响应. 植物生态学报, 38, 978–989.]
- Yin BF, Zhang YM (2015). Impacts of freeze-thaw processes on antioxidant activities and osmolyte contents of *Syntrichia caninervis* under different desert microhabitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 517–529. (in Chinese with English abstract) [尹本丰, 张元明 (2015). 冻融过程对荒漠区不同微生境下齿肋赤藓渗透调节物含量和抗氧化酶活力的影响. 植物生态学报, 39, 517–529.]
- Yin BF, Zhang YM, Tao Y (2015). Rime dispersal pattern under *Haloxylon persicum* canopy and its effect on soil moisture content in early winter. *Journal of Desert Research*, 35, 951–958. (in Chinese with English abstract) [尹本丰, 张元明, 陶冶 (2015). 白梭梭(*Haloxylon persicum*)灌丛下雾凇的散布格局及其对土壤含水量的影响. 中国沙漠, 35, 951–958.]
- Zhang J, Zhang YM (2011). Effects of freezing and thawing on chlorophyll fluorescence of *Syntrichia caninervis* in biological soil crusts. *Journal of Desert Research*, 31, 1479–1487. (in Chinese with English abstract) [张静, 张元明 (2011). 冻融过程对生物结皮中齿肋赤藓叶绿素荧光特性的影响. 中国沙漠, 31, 1479–1487.]
- Zhang J, Zhang YM (2014). The influence of simulated rainfall on the physiological and biochemical characteristics of *Syntrichia caninervis* Mitt. in biological soil crusts. *Journal of Desert Research*, 34, 433–440. (in Chinese with English abstract) [张静, 张元明 (2014). 模拟降雨对齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)生理特性的影响. 中国沙漠, 34, 433–440.]
- Zhang JX, Kirkham M (1994). Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. *Plant and Cell Physiology*, 35, 785–791.
- Zhang WP, Wang GX (2010). Positive interactions in plant communities. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5371–5380. (in Chinese with English abstract) [张炜平, 王根轩 (2010). 植物邻体间的正相互作用. 生态学报, 30, 5371–5380.]
- Zhang YF, Wang XP, Hu R, Pan YX (2013). Effects of shrubs and precipitation on spatial-temporal variation of soil temperature at the microhabitats induced by desert shrubs. *Journal of Desert Research*, 33, 536–542. (in Chinese with English abstract) [张亚峰, 王新平, 虎瑞, 潘颜霞 (2013). 荒漠灌丛微生境土壤温度的时空变异特征——灌丛与降水的影响. 中国沙漠, 33, 536–542.]
- Zhang YM (2005). Microstructure and development characters in early stage of biological soil crust of desert. *Chinese Science Bulletin*, 50, 42–47. (in Chinese) [张元明 (2005). 荒漠地表生物土壤结皮的微结构及其早期发育特征. 科学通报, 50, 42–47.]
- Zhang YM, Chen J, Wang L, Wang XQ, Gu ZH (2007). The spatial distribution patterns of biological soil crusts in the

- Gurbantunggut Desert, Northern Xinjiang, China. *Journal of Arid Environments*, 68, 599–610.
- Zhao HL, Guo YR, Zhou RL (2011). Effects of shrub on development of soil crust and its mechanism in sandy grassland. *Journal of Desert Research*, 31, 1105–1111. (in Chinese with English abstract) [赵哈林, 郭轶瑞, 周瑞莲 (2011). 灌丛对沙质草地土壤结皮形成发育的影响及其作用机制. *中国沙漠*, 31, 1105–1111.]
- Zhao HL, Su YZ, Zhang H, Zhao LY, Zhou RL (2007). Multiple effects of shrub on soil properties and understory vegetation in Horqin sand land, Inner Mongolia. *Journal of Desert Research*, 27, 385–390. (in Chinese with English abstract) [赵哈林, 苏永中, 张华, 赵丽娅, 周瑞莲 (2007). 灌丛对流动沙地土壤特性和草本植物的影响. *中国沙漠*, 27, 385–390.]
- Zhou HF, Li Y, Tang Y, Zhou BJ, Xu HW (2009). The characteristics of the snow-cover and snow melt water storage in Gurbantunggut desert. *Arid Zone Research*, 26, 312–317. (in Chinese with English abstract) [周宏飞, 李彦, 汤英, 周宝佳, 徐宏伟 (2009). 古尔班通古特沙漠的积雪及雪融水储存特征. *干旱区研究*, 26, 312–317.]
- Zhou XB, Zhang YM, Yin BF (2015). Divergence in physiological responses between cyanobacterial and lichen crusts to a gradient of simulated nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 1–14.
- Zhu JG (2012). Physiological response of *Lespedeza formosa* under enhanced UV-B radiation and drought stress. Master degree dissertation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi. (in Chinese with English abstract) [朱建国 (2012). 美丽胡枝子对增强UV-B辐射和干旱胁迫的生理响应. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌.]
- Zhuang WW, Serpe M, Zhang YM (2015). The effect of lichen-dominated biological soil crusts on growth and physiological characteristics of three plant species in a temperate desert of northwest China. *Plant Biology*, 17, 1165–1175.

责任编辑: 邓建明 责任编辑: 李 敏

植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布

微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览