

水分条件对人工培养齿肋赤藓光化学效率及生理特性的影响

许红梅^{1,2} 李 进¹ 张元明^{2*}

¹新疆师范大学生命科学学院, 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室, 乌鲁木齐 830054; 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 齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)是荒漠藓类生物结皮的主要组成物种, 在沙面固定及生物结皮人工恢复中起着十分重要的作用。然而, 人工培养的荒漠藓类植物普遍存在后期维持能力较差的问题。在众多的影响因素中, 水分被认为是限制荒漠齿肋赤藓生长发育的最关键环境因子。该文以室内人工培养的齿肋赤藓为研究对象, 模拟野外降雨条件, 在室内对其进行干旱处理(每6天加水, 模拟夏季少雨、干旱缺水条件)、完全湿润处理(每天加水, 模拟春季融雪或降雨较频繁、水分饱和条件)及中度湿润处理(每3天加水, 模拟介于前两种之间的水分条件) 3种水分梯度处理, 探讨不同的水分条件处理对人工培养的齿肋赤藓光合及生理特性的影响。结果表明: 与中度湿润处理相比, 人工培养的齿肋赤藓的总叶绿素含量在湿润处理和干旱处理两种水分梯度处理下均显著下降, 叶绿素a/b在干旱处理下显著降低, 类胡萝卜素含量在湿润处理下显著下降, 在干旱处理下显著升高; 湿润处理及干旱处理下人工培养的齿肋赤藓的最大光化学效率、实际光化学效率和可溶性蛋白含量均显著低于中度湿润处理, 而可溶性糖含量、脯氨酸含量、过氧化氢酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶活性和丙二醛(MDA)含量大都显著高于中度湿润处理, 尤其是干旱处理。完全湿润处理下齿肋赤藓植株渗透调节物质含量及保护酶活性的升高有效地缓解了高水分含量带来的缺氧及低光照环境对人工培养的齿肋赤藓的损害。干旱处理下的MDA含量显著升高, 说明干旱胁迫处理加剧了人工培养的齿肋赤藓的膜脂过氧化程度, 对其细胞膜的稳定性造成了一定损害。因此, 在人工培养苔藓后期, 干旱和完全湿润处理都不利于苔藓植物的生长, 中度湿润处理则有利。

关键词 水分处理; 齿肋赤藓; 沙培; 光化学效率; 渗透调节物质; 抗氧化酶

引用格式: 许红梅, 李进, 张元明 (2017). 水分条件对人工培养齿肋赤藓光化学效率及生理特性的影响. 植物生态学报, 41, 882–893. doi: 10.17521/cjpe.2015.0403

Effects of water condition on photochemical efficiency and physiological characteristics in artificially cultivated moss *Syntrichia caninervis*

XU Hong-Mei^{1,2}, LI Jin¹, and ZHANG Yuan-Ming^{2*}

¹Key Laboratory of Species Diversity Application and Control in Xinjiang, College of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Ürümqi 830054, China; and ²Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China

Abstract

Aims The desert moss *Syntrichia caninervis* is a dominant species in the moss biocrust of the Gurbantünggüt Desert. It plays an important role in soil stability and artificial biocrust reconstruction in desert ecosystems. Previous studies have demonstrated that although artificial cultivation techniques can promote the micropropagation of *S. caninervis*, the resulting moss performs poorly in maintenance ability. Water availability has been considered as a critical factor to stimulate the physiological activities in moss species. Our objective in this study was to determine the optimum water condition for growth of sand-cultivated shoots of *S. caninervis* in the process of transplanting cultured materials from laboratory to the field.

Methods We used sand-cultivated *S. caninervis* grown from fragmented gametophyte leaves and stems above ground. The experiment was run for 30 days under conditions of three water treatments, including intermittent water supply (watering every three days), fully watered (watering every day), and drought (watering every six days). Fluorescence and physiological indices of shoots, such as photochemical efficiency, pigment content, soluble sugar, free proline, soluble protein, catalase, peroxidase, superoxide dismutase activities and malondialdehyde

收稿日期Received: 2015-11-11 接受日期Accepted: 2017-02-28

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhangym@ms.xjb.ac.cn)

were measured.

Important findings The content of total chlorophyll, chlorophyll a and b in drought and fully watered treatments were significantly lower than in intermittent water supply treatment. Drought reduced the chlorophyll a/b ratio, and fully watered treatment decreased carotenoid content. Drought and fully watered treatments significantly reduced the maximal and actual photochemical efficiency and the soluble protein content, while increased most indices in osmotic adjustment substances and antioxidative enzyme activities, such as soluble sugar content, free proline content, catalase, peroxidase, superoxide dismutase and malonaldehyde content. Our results showed that the sand-cultivated *S. caninervis* accumulated osmotic adjustment substances and strengthened the antioxidative enzyme activities to survive under different water conditions, such as in the fully watered treatment. Compared with the intermittent water supply treatment, drought may lead to more damages in sand-cultivated shoots of *S. caninervis*, with the membrane lipid peroxidation being aggravated. Thus, intermittent water supply results in better development of artificial-cultivated *S. caninervis* than drought and fully watered treatments. This conclusion could provide theoretical basis for water saving management of artificially cultivated bryophyte in wild engraftment.

Key words water treatment; *Syntrichia caninervis*; sand based cultivation; photochemical efficiency; osmotic substances; antioxidative enzymes

Citation: Xu HM, Li J, Zhang YM (2017). Effects of water condition on photochemical efficiency and physiological characteristics in artificially cultivated moss *Syntrichia caninervis*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 882–893. doi: 10.17521/cjpe.2015.0403

苔藓结皮是荒漠生物结皮发育的最高阶段, 多以藓类植物为主。藓类植物虽没有完善的维管束和真正的根, 但通过大量的假根将植物体与土壤颗粒紧密连接捆绑在一起形成藓类结皮, 有效地减少了土壤表面的风蚀和水蚀(Eldridge & Leys, 2003; 杨凯等, 2012)。荒漠藓类植物在极端环境中经过长期进化具备了一定的环境适应策略以避免不利环境条件的伤害, 如, 当环境缺水时荒漠藓类植株个体干燥收缩, 呈休眠状态, 遇水后又能迅速恢复生理活性, 表现出较强的耐旱特性(田桂泉等, 2005b); 同时, 在长期干旱少雨的沙漠环境下, 藓类植物具有较强的无性繁殖能力, 其配子体的任何部位都能再生形成新的植株(陈圆圆等, 2008)。藓类植物的这些功能与特性决定了其在沙漠修复和植被管理中具有重要的生态意义(Stark & McLetchie, 2006)。

自然条件下藓类结皮的形成需要几年甚至数十年的时间(Brotherson *et al.*, 1983)。过度放牧等人类活动以及恶劣的自然环境对藓类结皮造成了极大的破坏, 进一步加速了沙漠化进程(Belnap, 1995)。因此, 藓类结皮的大规模人工培养将有助于荒漠生态系统的可持续发展, 可能是实现荒漠地区沙面固定和荒漠化防治的重要途径。目前关于藓类结皮的人工培养包括室内培养箱或温室大棚中培养(田桂泉, 2005a; Zhao *et al.*, 2014), 以及野外环境下人工促进藓类结皮恢复(Lan *et al.*, 2015), 两种方式均获得了一定成效, 培养出了盖度和密度较高的藓类结

皮, 其假根具有捆绑沙粒的作用(许书军, 2007), 但培养后期藓株较野外藓株颜色浅, 人工培养藓株主要表现为嫩黄绿色, 而野外藓株主要呈现深绿色, 且人工培养藓株在生物量及株高方面都不及野外藓株(Xiao *et al.*, 2011)。野外藓类结皮恢复耗时较长, 同时两种条件培养下的藓类结皮后期均出现衰退现象(田桂泉, 2005a)。如何改进藓类结皮的生长条件, 增强其后期的生存能力, 从而为人工培养荒漠藓类植物最终应用于野外的土壤生态恢复工作提供理论依据。干旱区水分是限制维管植物生长的最为关键的因子(Xu *et al.*, 2007), 对于藓类结皮的生长恢复也起着至关重要的作用。野外人工藓类结皮层面积和盖度与水分条件显著相关, 会随着降雨量增加而拓展, 反之减小(贾艳等, 2012)。在野外藓类结皮恢复研究中发现, 与营养基质和光照条件相比, 水分条件是首要的限制因子, 良好的水分条件或较高的空气湿度能够有效地促进藓类植物的定植生长, 产生更多原丝体(Duckett *et al.*, 2004; Kidron *et al.*, 2009)。苔藓植物本身对水分变化也十分敏感(Wu *et al.*, 2015), 遇到干旱时, 在形态结构方面, 荒漠藓类可通过增加细胞壁厚度、调整叶片形态及疣密度、叶片芒尖长度等来减少水分散失(郑云普等, 2009; 陶冶和张元明, 2012), 在生理上能通过积累脯氨酸、可溶性糖等物质来提高细胞渗透压, 稳定细胞内大分子物质功能(张显强等, 2004), 以及合成大量的保护酶, 如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶

(POD)等, 防御过多的活性氧和其他过氧化物自由基对细胞膜系统的伤害(Wood *et al.*, 2000; 张静和张元明, 2014), 从而保护植物细胞的活性, 因此我们推测水分变化会显著影响人工培育苔藓的光合生理活性, 从而影响植物的生长过程。

本研究选取古尔班通古特沙漠生物结皮优势藓类齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)为实验对象, 研究3种不同的水分条件处理对室内人工培养齿肋赤藓光合活性、渗透调节物质(游离脯氨酸、可溶性蛋白、可溶性糖)含量和抗氧化酶活性等方面的影响, 研究人工培养藓类结皮后期不同水分条件下的生理特征, 确定人工培养齿肋赤藓培养后期管理的最佳水分处理条件, 为人工培养藓类结皮在野外成功定植提供一定的理论基础。

1 材料和方法

1.1 样品及培养基质的采集

2014年11月末, 选择古尔班通古特沙漠南缘典型丘间低地(44.67° N, 88.17° E), 采集长势良好的齿肋赤藓植株。采集前用装有蒸馏水的喷壶将结皮表面喷湿, 以确保采集样品的完整性。利用自制的圆形PVC管(内径6 cm, 高3.5 cm)随机采集远离灌丛的齿肋赤藓斑块10份, 并及时运回实验室自然风干, 同时将藓斑块中的植物残渣、土块、石子等剔除。在丘间低地无结皮发育区, 采集2–10 cm土壤层沙土, 带回实验室自然风干, 研磨过筛(2 mm)用作齿肋赤藓的沙质培养基质。

1.2 试验设计

1.2.1 齿肋赤藓的人工培养

实验采用茎叶碎片撒播法接种, 将齿肋赤藓植株地上茎叶部分统一用植物式样粉碎机(型号: FZ102)粉碎备用。称取60 g沙土, 均匀撒在培养皿内。将准备好的接种样品均匀撒于沙土表面(每皿干质量0.2 g), 在碎片表面再均匀覆一层2 mm厚的沙土; 用小型喷壶缓慢均匀地将少量蒸馏水(13 mL)喷洒在培养皿沙土表面, 用封口膜将培养皿密封后放入人工气候箱(PQX-400, 上海海向仪器设备厂)中培养。培养条件统一设置为: 温度15°C/10 °C (白天/夜晚), 光照强度12 000 lx, 光照周期14 h/10 h (光/暗)。

1.2.2 水分处理

沙漠水分来源主要依靠降水, 而降水的分配具

有明显的季节差异, 如古尔班通古特沙漠降雨多集中在早春夏末, 早春融雪及夏季降雨后土壤水分短暂时间内处于一个过饱和的状态且面临一定的水分胁迫, 其他季节干旱。研究区降水主要以0–5 mm的小雨量为主, 占该沙漠总降雨频次的89.8%, 平均降雨间隔在6天左右(王亚婷和唐立松, 2009)。为研究不同水分处理对室内人工培养的齿肋赤藓光合生理及生化特性的影响, 本试验通过设置不同的水分施加频次来模拟水分胁迫的程度。实验中选取15个培养48天且其长势较一致的齿肋赤藓培养皿, 每天施加一定水量(模拟研究区自然条件春季融雪或降雨频繁季节时, 水分条件充足, 苔藓往往处于水分过剩的状态, 即为完全湿润处理)、每3天加水(中度湿润处理, 野外藓结皮培养3–4天加水藓结皮发育良好(Zhao *et al.*, 2014))、每6天加水, 藓株遭遇干旱缺水, 因此本文以每6天加水一次作为干旱处理) 3种水分梯度处理, 加水时间统一为10:00, 每次水量为2 mm降雨(相当于13 mL), 降雨量大小设置参照我们前期研究, 在古尔班通古特沙漠, 小于2 mm的降雨为无效降雨, 当降雨量 ≥ 2 mm时苔藓植株表现为碳的净吸收(Wu *et al.*, 2015)。同时, 考虑到人工苔藓的生长需要较长时间, 整个处理时间为48天。

模拟降雨量的计算公式为:

$$V_{\text{蒸馏水}} = \frac{1}{4} \times \pi d^2 \times h_{\text{降雨量}}$$

式中: $V_{\text{蒸馏水}}$ 为所添加的蒸馏水的体积(mL); d 为培养皿的内径(cm); $h_{\text{降雨量}}$ 为模拟降雨量(cm)。

1.2.3 培养齿肋赤藓光化学效率的测定

处理48天后, 利用便携式调制叶绿素荧光仪(PAM 2500, Walz, Heinz, Germany)进行人工培养齿肋赤藓叶绿素荧光特性的测定。测定前先对样品进行30 min充分暗适应后, 每个培养皿内随机选取3株藓株于波长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), 最大荧光(F_m)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, 脉冲时间为0.8 s。在光照强度为 $250 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光照下测定稳态荧光(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'), 样品重复数为5个。根据以上参数可以计算光系统II (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(Φ_{PSII}) = $F_m' - F_t/F_m'$ (张静和张元明, 2011)。

1.2.4 取样

待藓株的光化学效率测定完毕, 先用镊子从每个培养皿中随机分离出一定数量的齿肋赤藓单株, 并用刀片小心地切除其假根, 并用自来水缓慢地冲洗干净, 避免夹杂沙粒的影响。每一样品称取0.25 g (鲜质量)用于植物组织含水量、光合色素含量、可溶性糖、游离脯氨酸和丙二醛含量的测定, 称取0.15 g样品(鲜质量)用于抗氧化酶含量的测定。

1.2.5 植物组织含水量测定

将称量过鲜质量的齿肋赤藓样品置于烘箱内, 105 °C下杀青, 然后将烘箱温度降至80 °C, 烘至恒质量后称取其干质量。

$$\text{组织含水量(占干质量\%)} = (m_F - m_D) / m_F \times 100\%$$

式中: m_F 为样品鲜质量(g); m_D 为样品干质量(g)。

1.2.6 光合色素含量的测定

光合色素含量的测定参照包维楷和冷俐(2005)的方法, 95%的乙醇提取比色测定法, 以95%的乙醇为空白对照, 在665、649、470 nm下测定样品的吸光度。各色素含量的计算公式如下:

$$\text{叶绿素a含量: } \rho_{\text{chl-a}} = 13.95A_{665\text{ nm}} - 6.88A_{649\text{ nm}}$$

$$\text{叶绿素b含量: } \rho_{\text{chl-b}} = 24.96A_{649\text{ nm}} - 7.32A_{665\text{ nm}}$$

$$\text{类胡萝卜素含量: } \rho_{\text{caro}} = (1000 A_{470\text{ nm}} - 2.05\rho_{\text{chl-a}} - 114.8\rho_{\text{chl-b}}) / 245$$

$$\text{色素含量} = \rho \times V / 1000 / m$$

式中: ρ 为色素浓度($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$); V 为提取液体积(L); m 为样品干质量(g)。

1.2.7 渗透调节物质和抗氧化酶活性的测定

可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量分别用蒽酮法、考马斯亮蓝法和酸性茚三酮法进行测定(Gonzalez & Pignata, 1994; 尹本丰和张元明, 2015); 过氧化氢酶(CAT)、POD、SOD活性和丙二醛(MDA)含量分别采用紫外分光光度法、愈创木酚法、羟胺法和硫代巴比妥酸(TBA)法进行测定(Sun *et al.*, 2009; 尹本丰和张元明, 2015)。

1.3 数据处理

实验中每个水分条件处理设置5个重复, 实验结果均测定5次, 取平均值。各生理生化指标含量测定均以齿肋赤藓干质量表示。使用SPSS 19.0软件, 对所获得的不同水分条件处理下的人工培养齿肋赤藓植株的各项指标进行数据正态性检验(K-S检验)。对同一测试指标各水分条件处理下的数据进行单因素方差分析和多重比较(LSD), Origin 8.0软件作图。

2 结果和分析

2.1 不同水分条件处理对人工培养齿肋赤藓植株含水量的影响

人工培养的齿肋赤藓植株含水量随加水频次的增加呈显著上升的趋势(图1)。每6天的加水处理下, 人工培养的齿肋赤藓植株平均含水量占藓株干质量的50%左右, 藓株处于干旱缺水状态; 每3天的加水处理下藓株平均含水量占藓株干质量的80%左右, 处于中等含水量状态; 而每天的加水处理下, 藓株平均含水量占藓株干质量的110%左右, 处于饱和含水量状态。

2.2 不同水分条件处理对人工培养的齿肋赤藓光合色素含量的影响

在不同的水分条件处理下, 人工培养的齿肋赤藓的叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素、类胡萝卜素含量以及叶绿素a/b的变化具有一定差异(表1)。随着加水频次的增加, 即水分含量的增加, 叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量及叶绿素a/b呈现出先升高后降低的变化趋势, 在中度湿润处理下, 叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量最高, 在完全湿润处理下, 三者含量较低, 但叶绿素a含量及叶绿素a/b仍高于干旱处理, 且叶绿素a/b在湿润处理下显著高于干旱处理($p < 0.05$); 随着水分含量的增加, 类胡萝卜素含量逐渐降低。

2.3 不同水分条件处理对人工培养的齿肋赤藓PSII光化学效率的影响

由图2可知, 人工培养的齿肋赤藓PSII的光化

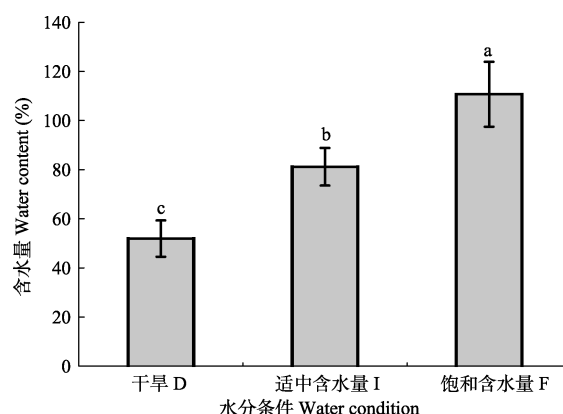


图1 人工培养齿肋赤藓植株含水量对不同水分处理的响应(平均值±标准偏差)。不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Responses of water content in artificially cultivated *Syntrichia caninervis* to different water treatments (mean \pm SD). D, drought treatment; I, intermediate water supply; F, fully watered. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

表1 人工培养齿肋赤藓光合色素含量对不同水分处理的响应(平均值±标准偏差)

Table 1 Responses of photosynthetic pigment content in artificially cultivated *Syntrichia caninervis* to different water treatments (mean ± SD)

处理 Treatment	叶绿素a Chlorophyll a (mg·g ⁻¹ fresh mass)	叶绿素b Chlorophyll b (mg·g ⁻¹ fresh mass)	总叶绿素 Total chlorophyll (mg·g ⁻¹ fresh mass)	类胡萝卜素 Carotenoid (mg·g ⁻¹ fresh mass)	叶绿素a/b Chlorophyll a/b
干旱处理 Drought treatment	0.19 ± 0.02 ^b	0.37 ± 0.02 ^a	0.56 ± 0.03 ^b	0.03 ± 0.01 ^a	0.51 ± 0.18 ^b
中度湿润处理 Intermediate water supply treatment	0.49 ± 0.03 ^a	0.42 ± 0.45 ^a	0.91 ± 0.03 ^a	0.02 ± 0.00 ^b	1.28 ± 0.25 ^a
完全湿润处理 Fully watered treatment	0.21 ± 0.03 ^b	0.20 ± 0.05 ^b	0.41 ± 0.06 ^c	0.01 ± 0.00 ^c	1.25 ± 0.28 ^a

同列不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences within the same columns ($p < 0.05$).

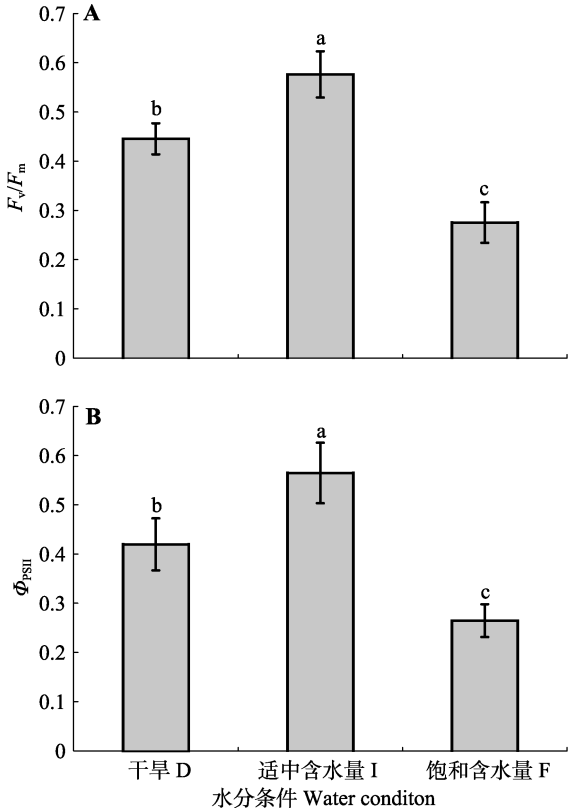


图2 人工培养齿肋赤藓光系统II (PSII)的最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII})对不同水分处理的响应(平均值±标准偏差)。不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Responses of maximal photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) and actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) in artificially cultivated *Syntrichia caninervis* to different water treatments (mean ± SD). D, drought treatment; I, intermediate water supply; F, fully watered. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

学效率在不同的水分条件处理下发生了显著变化。在中度湿润处理时, F_v/F_m 值最高(图2A), 显著高于干旱处理及完全湿润处理($p < 0.05$), 随着水分含量的增加, F_v/F_m 呈现出先升高后降低的趋势, 在完全湿润处理时, F_v/F_m 值最低; Φ_{PSII} 的变化趋势和 F_v/F_m 一致(图2B)。

2.4 不同水分条件处理对人工培养齿肋赤藓渗透调节物质含量的影响

由图3可知, 在中度湿润处理时, 人工培养齿

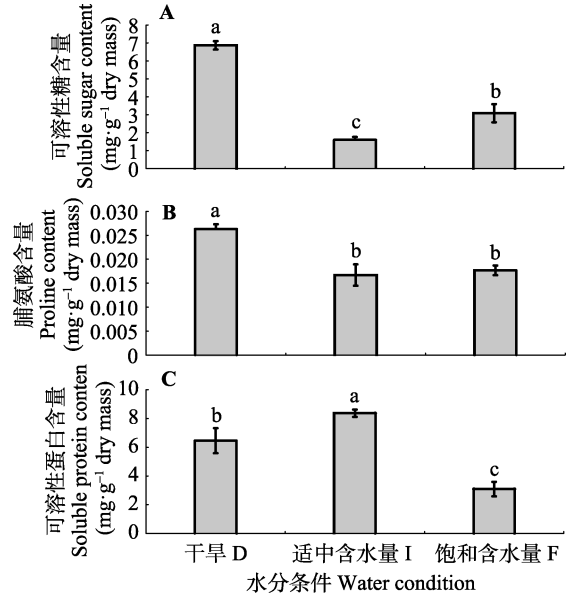


图3 人工培养齿肋赤藓渗透调节物质含量对不同水分处理的响应(平均值±标准偏差)。不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Responses of osmolyte content in artificially cultivated *Syntrichia caninervis* to different water treatments (mean ± SD). D, drought treatment; I, intermediate water supply; F, fully watered. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

肋赤藓的可溶性糖及脯氨酸含量最低, 随着水分含量的增加, 两者含量呈现先降低后缓慢升高的趋势, 干旱处理下, 两者含量最高, 显著高于中度湿润处理和完全湿润处理($p < 0.05$)(图3A、3B); 相反, 人工培养齿肋赤藓的可溶性蛋白含量在中度湿润处理时含量最高, 随着水分含量的增加, 其含量呈现先升高后迅速降低的趋势, 完全湿润处理时, 其含量最低(图3C)。

2.5 不同水分条件处理对人工培养齿肋赤藓抗氧化酶活性的影响

植物在受到逆境胁迫时, 抗氧化酶类(CAT、POD、SOD)能有效地清除活性氧, 保证细胞正常的生理功能, 维持其对逆境胁迫的抗性。由图4可知, 人工培养齿肋赤藓的3种抗氧化酶(CAT、POD、SOD)

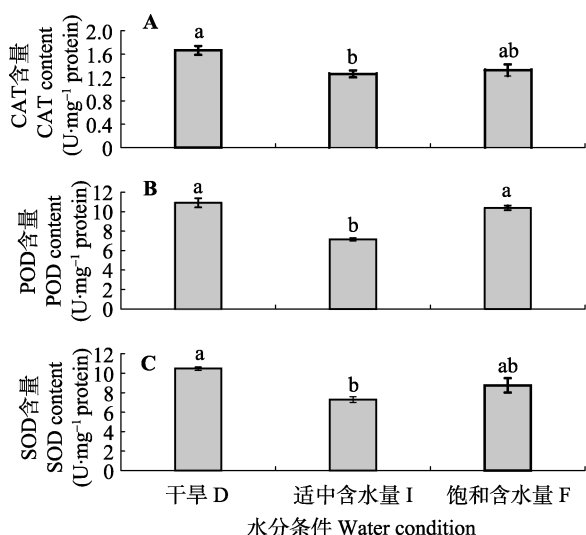


图4 人工培养齿肋赤藓抗氧化酶活性对不同水分处理的响应(平均值±标准偏差)。CAT, 过氧化氢酶; POD, 过氧化物酶; SOD, 超氧化物歧化酶。不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 4 Responses of antioxidant enzyme activities in artificially cultivated *Syntrichia caninervis* to different water treatments (mean \pm SD). D, drought treatment; I, intermediate water supply; F, fully watered. CAT, catalase; POD, peroxidase; SOD, superoxide dismutase. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

活性在3种不同的水分条件处理下表现出一定的差异。随着水分含量的增加, 人工培养齿肋赤藓的抗氧化酶(CAT、POD、SOD)活性呈现先降低后升高的变化趋势, 在中度湿润处理时, 3种抗氧化酶活性均最低, 干旱处理下, 3种酶活性均最高; CAT及SOD活性在完全湿润的处理下虽高于中度湿润处理, 但差异不显著($p > 0.05$)(图4A、4C); POD活性在干旱处理及完全湿润处理下无显著差异($p > 0.05$), 但均显著高于中度湿润处理($p < 0.05$)(图4B)。

2.6 不同水分条件处理对人工培养齿肋赤藓MDA含量的影响

不同水分处理下人工培养齿肋赤藓MDA含量变化显著(图5)。干旱处理下, 其含量最高, 随着水分含量的增加, 其含量呈现出先降低后缓慢升高的趋势, 干旱处理时, 其含量最高, 显著高于中度湿润处理及完全湿润处理($p < 0.05$)。

3 讨论

3.1 人工培养齿肋赤藓植株含水量对不同水分条件处理的响应

水分是荒漠生态系统植物生长的主要限制因子, 作为典型的变水植物, 齿肋赤藓植株无真正的

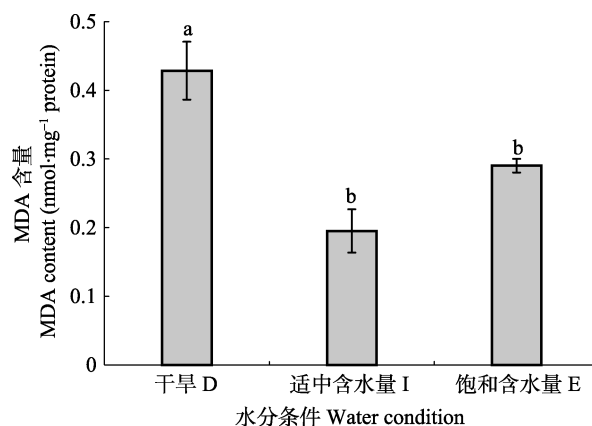


图5 人工培养齿肋赤藓的丙二醛(MDA)含量对不同水分处理的响应(平均值±标准偏差)。不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Response of malondialdehyde (MDA) content in artificially cultivated *Syntrichia caninervis* to different water treatments (mean \pm SD). D, drought treatment; I, intermediate water supply; F, fully watered. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

根、茎、叶结构, 植株含水量极易随外界环境的变化而变化(Brown & Ernest, 2002; 郑云普等, 2009; Benassi *et al.*, 2011)。研究表明野外原生齿肋赤藓在不同水分条件(如降雨、积雪融化等)下, 植株含水量会发生显著变化, 即随着降雨量的增加或降雪后藓株含水量会显著升高(张静和张元明, 2014; 尹本丰和张元明, 2015)。而野外取材经室内培养后所得人工培养齿肋赤藓也如原生齿肋赤藓一样对水分具有较高的利用效率, 能够快速有效地吸收水分, 但干旱和完全湿润处理的植株叶片表现出一定的紧皱发黄现象, 说明这两种加水处理不利于藓株的生长。

3.2 人工培养齿肋赤藓光合色素含量对不同水分条件处理的响应

光合色素反应植物对环境光资源的利用情况, 其中叶绿素在光合作用中起核心作用, 其含量与光合速率紧密相关, 既可反映植物叶片光合作用功能的强弱, 也可用以表征逆境胁迫下植物组织器官的受损状况(魏美丽和张元明, 2009)。本研究中干旱处理(每3天加水)下叶绿素a及叶绿素b含量均下降, 叶绿素a含量下降显著, 这与Bu等(2015)在研究影响毛乌素沙地藓结皮野外定植发育的关键因素得出每隔2天加水处理高于每天加水及每6天加水处理藓结皮的叶绿素a含量结果一致。叶绿素a更多地结合在光系统反应中心上, 其功能主要是将汇聚的光能转变为化学能进行光化学反应, 而叶绿素b是光能捕获者, 主要负责收集光能(Rodriguez & Redman,

2005)。干旱处理主要影响了叶绿素a的含量,这可能是因为活性氧降低了叶绿素合成酶的活性,阻碍了叶绿素的合成,另一方面加速叶绿素的分解,造成光合色素含量下降,从而降低了人工培养齿肋赤藓的光合效率。相关研究表明,频繁的小于1.25 mm的降雨量会导致野外藓结皮碳收支失衡,光合作效率降低,藓株色素含量随之降低(Reed *et al.*, 2012)。完全湿润处理下(模拟设置的降雨量为2 mm,大于1.25 mm)每天加水,频次过高,水分过剩,阻碍了藓株光合作用的碳交换,由此造成叶绿素含量显著下降。叶绿素a/b值的变化可以反映叶片光合活性的变化,本试验结果得出干旱及完全湿润处理下人工培养齿肋赤藓的叶绿素a/b值的显著降低,说明两种水分条件处理均在一定程度上抑制了人工培养齿肋赤藓的光能转化。类胡萝卜素不仅是光能的捕获者,也具有防护叶绿素伤害的功能(邓馨等, 2000),干旱及完全湿润处理下人工培养齿肋赤藓的类胡萝卜素含量均有所上升,从而在一定程度上缓解了2种水分条件处理对其叶片光合作用的抑制。

3.3 人工培养齿肋赤藓光化学效率对不同水分条件处理的响应

光合生理是植物最重要的生理过程,而叶绿素荧光特性能从内在揭示植物光合生理的表现,其中荧光参数 F_v/F_m 及 Φ_{PSII} 能够反映出PSII光能转化效率,其变化可以直接体现植物受逆境胁迫的状况(Maxwell & Johnson, 2000)。作为PSII的光化学活性的度量, F_v/F_m 指的是PSII的最大光化学效率,即植物叶片经过充分暗适应后PSII最大的或潜在的量子效率指标,可以反映PSII反应中心的活性, Φ_{PSII} 表示PSII反应中心受到环境胁迫时,存在部分反应中心关闭情况下的实际光化学效率。在非胁迫条件下 F_v/F_m 数值通常在0.76–0.83 (Proctor, 2003),本研究结果显示,随着加水频次的增加,人工培养齿肋赤藓的 F_v/F_m 及 Φ_{PSII} 均呈现先升高后降低的趋势,干旱处理下人工培养齿肋赤藓的 F_v/F_m 降至0.45,说明其叶绿体光合活性受到了抑制,叶片光系统电子和质子缓冲库容量变小,直接影响了光合作用的电子传递,最终导致PSII的实际光化学效率 Φ_{PSII} 也显著下降,光合效率降低(吴金芝等, 2015),这与衣艳君和刘家尧(2007)、Beckett等(2000)的研究结果一致。他们在对毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera*)以及波叶仙鹤藓(*Atrichum undulatum*)等进行脱水干旱胁迫时,

发现其 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 均下降。完全湿润处理下,人工培养齿肋赤藓的 F_v/F_m 及 Φ_{PSII} 最低,这与相关原生齿肋赤藓在最适水分条件下其光化学效率最高,随着水分含量的增加,光化学效率逐渐降低的研究结果(张静和张元明, 2011)一致。此外,针对维管植物的相关研究也得到相同的结果,如高水分含量条件下,秋华柳(*Salix variegata*)植株叶片PSII的 F_v/F_m 也表现出一定程度的降低(罗芳丽等, 2007)。由此说明高水分含量条件下所导致的低光及低氧环境会影响植株叶片的气孔开度及CO₂的扩散速率,从而使植株叶片的光化学活性降低(Mielke *et al.*, 2003),但降低程度还与植株生境及所设置的水分含量高低有关(刘泽彬等, 2014)。

3.4 不同水分条件处理对人工培养齿肋赤藓渗透调节物质的影响

渗透调节是植物适应水分胁迫的一种重要机制,包括脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白等,在植物遇到逆境胁迫时能够维持一定的细胞膨压,从而维持植物细胞持续生长、气孔开放和光合作用等生理过程的进行。因此,植物体内渗透调节物质含量的变化与植物受环境的胁迫程度紧密相关,同时也能反映植物的抗逆特性(Pandey *et al.*, 2010)。脯氨酸作为植物蛋白质组分之一,以游离状态广泛存在于植物体内,是植物重要的渗透调节物质(Singh *et al.*, 1972)。研究表明,逆境胁迫下会引起藓株游离脯氨酸含量的增加,以此来保护细胞减轻损害(吴楠等, 2009)。本文研究发现,干旱处理下人工培养齿肋赤藓的游离脯氨酸含量最高,说明干旱处理能够诱导人工培养齿肋赤藓植株体内游离脯氨酸的积累,从而免于藓株细胞因过度缺水失活,也表明人工培养齿肋赤藓对干旱具有一定的适应能力。完全湿润处理下,人工培养齿肋赤藓的游离脯氨酸含量较中度湿润处理有所上升,推测其原因可能是完全湿润处理下人工培养齿肋赤藓的蛋白质合成速率有所下降或受阻,由此导致脯氨酸含量上升。脯氨酸含量的增加可以维持细胞渗透势,保持细胞结构,说明脯氨酸含量增加也是人工培养齿肋赤藓适应高水分含量条件的一种表现。糖类的代谢是植物的基础代谢之一,干旱胁迫下可溶性糖对植物的保护作用已被诸多研究证实,叶片中可溶性糖含量随干旱胁迫的加剧显著增加,且耐旱性越强,增加幅度越大(张显强等, 2004)。本研究结果表明,干旱处理下,人工培

养齿肋赤藓植株体内的可溶性糖含量最高,可溶性糖含量的增加不仅可为植株的生长提供必要的能量,还能调节体内代谢,并且稳定细胞中酶分子活性的构象,提高植物的抗逆适应性(Albrecht *et al.*, 2004),这一结论在本试验中得到证实。完全湿润处理下人工培养齿肋赤藓的可溶性糖含量较中度湿润处理有所上升,但仍低于干旱处理下人工培养齿肋赤藓的可溶性糖含量,可能源于藓株在高水分含量条件下光合作用效率降低带来的糖类的消耗大于产出所致。此外,植物体内蛋白质含量的变化也可反映植物受逆境胁迫的程度(康俊梅等, 2005)。研究表明不同藓类植物的耐旱程度不同,相比土生对齿藓(*Didymodon vinealis*),真藓(*Bryum argenteum*)的耐旱能力较强,在重度干旱胁迫处理下其可溶性蛋白含量仅有小幅下降,说明与土生对赤藓相比,真藓能够忍受更极端的干旱胁迫(石勇等, 2012)。本研究中,干旱处理及完全湿润处理下人工培养齿肋赤藓的可溶性蛋白含量较中度湿润处理均有显著下降,说明水分过少或过多都不利于人工培养齿肋赤藓的生长,阻碍其蛋白质的合成或使原有蛋白质受到破坏从而使得植株体内的蛋白质含量下降。但同时,当植物受到逆境胁迫时,体内的保护酶也会被激活而发挥作用,被激活的保护酶种类越多,活性越强,蛋白质遭受的损害越少,含量下降幅度越小(魏美丽, 2009),干旱处理及完全湿润处理下人工培养齿肋赤藓的可溶性蛋白含量均有下降,但干旱处理仍高于湿润处理下人工培养齿肋赤藓的可溶性蛋白含量,这一方面源于干旱处理下所激活的保护酶含量较多,另一方面也说明人工培养齿肋赤藓具有一定的耐旱性。

3.5 不同水分条件处理对人工培养齿肋赤藓抗氧化酶活性及MDA含量的影响

当植物受到逆境胁迫时,植物细胞内活性氧自由基产生和清除的平衡遭到破坏,使活性氧大量富集,它们对植物细胞具有损伤作用,而植物细胞的抗氧化酶系统(CAT、POD、SOD)在消除或降低氧自由基带来的损伤中发挥着重要作用。CAT主要清除过氧化氢自由基,POD主要清除过氧化物自由基,SOD主要清除超氧自由基(Cho & Seo, 2005; Meloni *et al.*, 2003),诸多学者针对逆境胁迫条件下苔藓植物抗氧化酶系统方面已开展了多项研究,但是有关干旱胁迫下苔藓植物体内抗氧化酶类活性的变化并

不一致,有结果表明,随着干旱胁迫的加剧,土生对齿藓CAT活性无显著变化,POD活性则呈先上升后下降的趋势,SOD活性也无显著变化;杨武(2008)研究发现,多蒴灰藓(*Hypnum fertile*)抗氧化酶活性随含水量的下降均呈持续上升的变化趋势。本研究表明,人工培养齿肋赤藓当水分含量较低,即处于干旱处理时其CAT、POD、SOD活性显著较高,随着水分含量的增加,人工培养齿肋赤藓的抗氧化酶(CAT、POD、SOD)活性均呈现先降低后缓慢升高的趋势,湿润处理条件下人工培养齿肋赤藓的抗氧化酶(CAT、POD、SOD)活性较高,但仍低于干旱处理下其抗氧化酶活性。这一结果与杨武(2008)的研究结果较为一致。这可能说明面对干旱胁迫,不同的藓类植物中清除其体内活性氧自由基中各抗氧化酶所起的作用不同,土生对赤藓的抗氧化酶中主要是POD发挥主要作用,CAT和SOD起辅助作用,而多蒴灰藓和本研究中的人工培养齿肋赤藓的3种抗氧化酶均发挥有效作用以缓解逆境胁迫对藓株细胞膜系统造成的氧化损伤。针对野外生境中齿肋赤藓的研究也表明,当降雨量增加时,其抗氧化酶活性会随之递减(张静和张元明, 2014),且降雨量过大时,藓株体内产生的大量活性氧自由基更会加剧齿肋赤藓的膜脂过氧化程度,对藓株造成一定的损害,这可能是由于高水分条件下所导致的低氧及低光照环境引起植物细胞活性氧自由基的大量积累而对植物产生毒害作用,植物自身的抗氧化酶类由此发挥作用以减轻活性氧积累对植物的伤害(Islam & Macdonald, 2004)。

MDA作为细胞膜发生膜脂过氧化作用的产物,其浓度的高低表示细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱(Oliver *et al.*, 2000),是胁迫重要的生理指标。该研究表明,干旱处理下人工培养齿肋赤藓的MDA含量最高,随着水分含量的增加,人工培养齿肋赤藓植株的MDA含量逐渐降低,干旱处理下,水分含量短缺,无法满足人工培养齿肋赤藓正常生长过程中对水分的需求,致使细胞膜处于渗透胁迫,引发细胞质膜过氧化反应,使得人工培养齿肋赤藓植株体内MDA含量显著高于中度湿润处理及完全湿润处理。杜晓等(2012)对金发藓(*Polytrichum commune*)和湿地甸灯藓(*Plagiomnium acutum*)的脱水胁迫实验也证实,随着脱水时间的增加两种藓植株的MDA含量显著升高。研究认为,

MDA质量摩尔浓度与植物抗旱性密切相关,但MDA大量增加时,体内细胞受到较严重的破坏(郭郁频等, 2014)。本试验干旱处理对人工培养齿肋赤藓造成了重度干旱胁迫,致使其体内活性氧自由基大量积累,尽管其抗氧化酶活性显著升高,可能本试验胁迫处理直接,没有设置过渡梯度,致使抗氧化酶一时无法及时有效地发挥作用,引发膜脂过氧化反应,膜脂遭到活性氧攻击后严重受损,膜透性增大,造成MDA的积累。完全湿润处理下,人工培养齿肋赤藓的MDA含量显著高于中度湿润处理,这可能是由于高水分含量条件下的缺氧环境确实对细胞膜正常代谢活动造成一定威胁,但由此激发藓株自身抗氧化酶很快发挥作用,有效地减少了膜脂过氧化作用造成的MDA的大量积累。综上所述,由藓类植物和土壤相互作用形成的藓结皮与生境、光照、生物组成及水分等多种因素具有复杂的因果关系(曹同等, 1997; 赵允格和许明祥, 2010; Reynolds & McLetchie, 2011),而相关室内人工培养和野外恢复藓类植物促进藓结皮层形成试验研究都表明水分条件是最关键的限制因素,对水分的需求远远大于对光照以及营养基质等的需求(Kidron *et al.*, 2010; Stark *et al.*, 2011),在藓类植物人工培养的初期都表现出较快的生长和繁殖速度,这不是光合作用的结果,而是消耗繁殖体内储存的营养物质的结果,达到一定的生长限度后将进入稳定或衰退状态,此时给予良好的水分条件将有助于植株有效地进行光合作用,进一步维持生长,这在本研究中也得到了证实。在本研究中,干旱处理及完全湿润下人工培养齿肋赤藓的总叶绿素含量及光化学效率均显著较低,同时导致人工培养齿肋赤藓体内膜脂过氧化程度升高,同时引发其体内脯氨酸及可溶性糖大量积累,以及抗氧化酶活性的显著上升,这些都有效地保护了其细胞免遭干旱胁迫的过度损害。与干旱处理相比,完全湿润处理下人工培养齿肋赤藓的细胞膜趋于稳定,但其叶绿素含量及光化学效率都显著较低,不利于人工培养齿肋赤藓的生长。而中度湿润处理下,人工培养齿肋赤藓表现出较优的光合生理活性,说明此水分条件人工培养齿肋赤藓能够较好地生长。我们认为,人工培养齿肋赤藓对于不同的水分条件处理虽然表现出了一定的适应性,但水分胁迫也对其生长有一定的抑制作用,中度湿润处理下,人工培养齿肋赤藓能保持较好的生长态势,因此可

以考虑在人工培养藓植物后期采用每3天的加水处理方式,在有效地利用水资源的基础上,缓解人工培养藓株后期的衰退现象,为人工培养藓类植物野外定植的节约型水分管理模式提供理论依据,从而加速人工培养荒漠藓类应用到野外发挥防风固沙生态功能的进程。

基金项目 国家重点基础研究发展计划(2014CB954202)、国家自然科学基金(41571256)和新疆研究生科研创新基金(XJGRI2014123)。

致谢 由衷地感谢中国科学院新疆生态与地理研究所张静博士、吴林博士、尹本丰硕士以及新疆师范大学本科生田曼在样品采集和数据分析过程中给予的帮助。

参考文献

- Albrecht G, Mustroph A, Fox TC (2004). Sugar and fructan accumulation during metabolic adjustment between respiration and fermentation under low oxygen conditions in wheat roots. *Physiologia Plantarum*, 120, 93–105.
- Bao WK, Len L (2005). Determination methods for photosynthetic pigment content of bryophyte with special relation of extracting solvents. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2, 235–237. (in Chinese with English abstract) [包维楷, 冷俐 (2005). 苔藓植物光合色素含量测定方法——以暖地大叶藓为例. 应用与环境生物学报, 2, 235–237.]
- Beckett RP, Csintalan Z, Tuba Z (2000). ABA treatment increases both the desiccation tolerance of photosynthesis, and nonphotochemical quenching in the moss *Atrichum undulatum*. *Plant Ecology*, 151, 65–71.
- Belnap J (1995). Surface disturbances: Their role in accelerating desertification. *Environmental Monitoring and Assessment*, 37, 39–57.
- Benassi M, Stark LR, Brinda JC, McLetchie 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.
- Brotherson JD, Rushforth SR, Johansen JR (1983). Effects of long-term grazing on cryptogam crust cover in Navajo National Monument, Ariz. *Journal of Range Management*, 579–581.
- Brown JH, Ernest SKM (2002). Rain and rodents: Complex dynamics of desert consumers although water is the primary limiting resource in desert ecosystems, the relationship between rodent population dynamics and precipitation complex and nonlinear. *BioScience*, 52, 979–987.
- Bu C, Zhang K, Zhang C, Wu S (2015). Key factors influencing

- rapid development of potentially dune-stabilizing moss-dominated crusts. *PLOS ONE*, 10, e0134447. doi: 10.1371/journal.pone.0134447.
- Cao T, Gao Q, Fu X, Lu Y (1997). Diversity of bryophytes and their conservation. *Chinese Journal of Ecology*, 16, 47–52. (in Chinese with English abstract) [曹同, 高谦, 付星, 路勇 (1997). 苔藓植物的生物多样性及其保护. 生态学杂志, 16, 47–52.]
- Chen YY, Guo SL, Cao T (2008). A sexual reproduction of moss and its applications. *Chinese Journal of Ecology*, 6, 993–998. (in Chinese with English abstract) [陈圆圆, 郭水良, 曹同 (2008). 藓类植物的无性繁殖及其应用. 生态学杂志, 6, 993–998.]
- Cho UH, Seo NH (2005). Oxidative stress in *Arabidopsis thaliana* exposed to cadmium is due to hydrogen peroxide accumulation. *Plant Science*, 168, 113–120.
- Deng X, Hu ZA, Wang HX, Wen XG, Kuang TY (2000). Effects of dehydration and rehydration on photosynthesis of detached leaves of resurjective plant *Boea hygrometrica*. *Chinese Bulletin of Botany*, 3, 321–323. (in Chinese with English abstract) [邓馨, 胡志昂, 王洪新, 温小刚, 匡廷云 (2000). 脱水和复水对复苏植物牛耳草(*Boea hygrometrica*)离体叶片光合作用的影响. 植物学报, 3, 321–323.]
- Du X, Li J, Tian XR, Li CY (2012). Reactive oxygen species metabolism and membrane lipid peroxidation of *Polytrichum commune* and *Plagiomnium acutum* during fast drying and rehydration. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 11, 2279–2285. (in Chinese with English abstract) [杜晓, 李菁, 田向荣, 李朝阳 (2012). 快速脱水与复水过程中2种藓类植物的活性氧代谢与脂质过氧化特征. 西北植物学报, 11, 2279–2285.]
- Duckett JG, Burch J, Fletcher PW (2004). *In vitro* cultivation of bryophytes: A review of practicalities, problems, progress and promise. *Journal of Bryology*, 26, 3–20.
- Eldridge DJ, Leys JF (2003). Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. *Journal of Arid Environments*, 53, 457–466.
- 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.
- Guo YP, Mi FG, Yan LJ, Ren YX, Lü SJ, Fu BZ (2014). Physiological response to drought stresses and drought resistances evaluation of different *Kentucky bluegrass* varieties. *Acta Prataculturae Sinica*, 23, 220–228. (in Chinese with English abstract) [郭郁频, 米福贵, 闫利军, 任永霞, 吕世杰, 伏兵哲 (2014). 不同早熟禾品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价. 草业学报, 23, 220–228.]
- Islam MA, Macdonald SE (2004). Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. *Trees*, 18, 35–42.
- Jia Y, Bai XL, Shan FB, Bai SW, Zhan HR (2012). Experiment of artificially culturing moss crust and its maintenance mechanism. *Journal of Desert Research*, 32, 54–59. (in Chinese with English abstract) [贾艳, 白学良, 单飞彪, 白少伟, 詹洪瑞 (2012). 藓类结皮层人工培养试验和维持机制研究. 中国沙漠, 32, 54–59.]
- Kang JM, Yang QC, Fan FC (2005). Effects of drought stress on induced protein in the different drought resistance *Alfalfa* leaf. *Acta Agrestia Sinica*, 3, 199–202. (in Chinese with English abstract) [康俊梅, 杨青川, 樊奋成 (2005). 干旱对苜蓿叶片可溶性蛋白的影响. 草地学报, 3, 199–202.]
- Kidron GJ, Vonshak A, Abielovich A (2009). Microbiotic crusts as biomarkers for surface stability and wetness duration in the Negev Desert. *Earth Surface Processes & Landforms*, 34, 1594–1604.
- Kidron GJ, Vonshak A, Dor I, Barinova S, Abielovich A (2010). Properties and spatial distribution of microbiotic crusts in the Negev Desert. *Israel Catena*, 82, 92–101.
- Lan S, Wu L, Zhang D, Hu C (2015). Analysis of environmental factors determining development and succession in biological soil crusts. *Science of the Total Environment*, 538, 492–499.
- Liu ZB, Chen RM, Xiao WF, Guo QS, Wang N (2014). Effect of flooding on growth, photosynthesis and fluorescence characteristics of *Distylium chinense*. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(9), 73–81. (in Chinese with English abstract) [刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 郭泉水, 王娜 (2014). 模拟水淹对中华蚊母树生长及光合特性的影响. 林业科学, 50(9), 73–81.]
- Luo FL, Zeng B, Chen T, Ye XQ, Liu D (2007). Responses to simulated flooding of photosynthesis and growth of riparian plant *Salix variegata* in the Three Gorges Reservoir Region of China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 910–918. (in Chinese with English abstract) [罗芳丽, 曾波, 陈婷, 叶小齐, 刘巅 (2007). 三峡库区岸生植物秋华柳对水淹的光合和生长响应. 植物生态学报, 31, 910–918.]
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659–668.
- 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.
- Mielke MS, Almeida A-AF, Gomes FP, Aguilar MAG, Mangabeira PAO (2003). Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 50, 221–231.
- Oliver MJ, Velten J, Wood AJ (2000). Bryophytes as experimental models for the study of environmental stress

- tolerance: *Tortula ruralis* and desiccation-tolerance in mosses. *Plant Ecology*, 151, 73–84.
- Pandey V, Ranjan S, Deeba F, Pandey AK, Singh R, Shirke PA, Pathre UV (2010). Desiccation-induced physiological and biochemical changes in resurrection plant, *Selaginella bryopteris*. *Journal of Plant Physiology*, 167, 1351–1359.
- Proctor MC (2003). Experiments on the effect of different intensities of desiccation on bryophyte survival, using chlorophyll fluorescence as an index of recovery. *Journal of Bryology*, 25, 201–210.
- Reed SC, Coe KK, Sparks JP, Housman DC, Zelikova TJ, Belnap J (2012). Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nature Climate Change*, 2, 752–755.
- Reynolds LA, McLetchie DN (2011). Short distances between extreme microhabitats do not result in ecotypes in *Syntrichia caninervis*. *Journal of Bryology*, 33, 148–153.
- Rodriguez R, Redman R (2005). Balancing the generation and elimination of reactive oxygen species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 3175–3176.
- Shi Y, Zhao X, Jia RL, Li XR (2012). The reactive oxygen species scavenging mechanism of *Bryum argenteum* and *Didymodon vinealis* in biological soil crusts under gradual drought stress. *Journal of Desert Research*, 32, 683–690. (in Chinese with English abstract) [石勇, 赵昕, 贾荣亮, 李新荣 (2012). 逐渐干旱胁迫下生物土壤结皮中真藓和土生对齿藓的活性氧清除机制. 中国沙漠, 32, 683–690.]
- Singh T, Aspinall D, Paleg L (1972). Proline accumulation and varietal adaptability to drought in barley: A potential metabolic measure of drought resistance. *Nature*, 236, 188–190.
- Stark LR, Brinda JC, McLetchie DN (2011). Effects of increased summer precipitation and N deposition on Mojave Desert populations of the biological crust moss *Syntrichia caninervis*. *Journal of Arid Environments*, 75, 457–463.
- Stark LR, McLetchie DN (2006). Gender-specific heat-shock tolerance of hydrated leaves in the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Physiologia Plantarum*, 126, 187–195.
- 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). Effect of leaf hair points on dew deposition and 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.]
- Tian GQ, Bai XL, Xu J, Wang XD (2005a). Experimental studies on natural regeneration and artificial cultures of moss crusts on fixed dunes in the Tengger Desert. *Acta Phytocologica Sinica*, 29, 164–169. (in Chinese with English abstract) [田桂泉, 白学良, 徐杰, 王先道 (2005a). 腾格里沙漠固定沙丘藓类植物结皮层的自然恢复及人工培养试验研究. 植物生态学报, 29, 164–169.]
- Tian GQ, Bai XL, Xu J, Zhang JS (2005b). Morphological and structural properties as well as adaptation of mosses in microbiotic soil crusts on fixed dunes. *Journal of Desert Research*, 25, 249–255. (in Chinese with English abstract) [田桂泉, 白学良, 徐杰, 张建升 (2005b). 固定沙丘生物结皮层藓类植物形态结构及其适应性研究. 中国沙漠, 25, 249–255.]
- Wang YT, Tang LS (2009). Responses of different life-form plants in Gurbantunggut Desert to small rainfall events. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 1028–1034. (in Chinese with English abstract) [王亚婷, 唐立松 (2009). 古尔班通古特沙漠不同生活型植物对小雨量降雨的响应. 生态学杂志, 28, 1028–1034.]
- Wei ML (2009). *The Effect of Dehydration on Chloroplast Ultrastructure and Physiological and Biochemical Traits of Syntrichia caninervis*. Master degree dissertation, Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi. (in Chinese with English abstract) [魏美丽 (2009). 脱水对齿肋赤藓叶片亚显微结构及生理生化指标的影响. 硕士学位论文, 中国科学院生态与地理研究所, 乌鲁木齐.]
- Wei ML, Zhang YM (2009). *Microscopic and submicroscopic structure of leaf cells of Syntrichia caninervis* Mitt. in biological soil crusts. *Journal of Desert Research*, 29, 493–497. (in Chinese with English abstract) [魏美丽, 张元明 (2009). 生物结皮中齿肋赤藓叶片细胞显微与亚显微结构特征. 中国沙漠, 29, 493–497.]
- Wood AJ, Oliver MJ, Cove DJ (2000). Bryophytes as model systems. *The Bryologist*, 103, 128–133.
- Wu JZ, Wang ZM, Li YJ, Feng WS, Tian WZ, Gao HT (2015). Flag leaf chlorophyll fluorescence characteristics and its response to drought stress in different cultivars of winter wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 35, 699–706. (in Chinese with English abstract) [吴金芝, 王志敏, 李友军, 冯伟森, 田文忠, 高海涛 (2015). 不同冬小麦品种旗叶叶绿素荧光特性及其对干旱胁迫的响应. 麦类作物学报, 35, 699–706.]
- Wu L, Zhang Y, Zhang J, Downing A (2015). Precipitation intensity is the primary driver of moss crust-derived CO₂ exchange: Implications for soil C balance in a temperate desert of northwestern China. *European Journal of Soil Biology*, 67, 27–34.
- Wu N, Wei ML, Zhang YM (2009). Membrane permeability of *Syntrichia caninervis* in response to dehydration and rehydration in biological soil crust. *Progress in Nature*

- Science*, 19, 942–951. (in Chinese with English abstract) [吴楠, 魏美丽, 张元明 (2009). 生物土壤结皮中刺叶赤藓质膜透性对脱水复水过程的响应. 自然科学进展, 19, 942–951.]
- Xiao B, Wang QH, Zhao Y, Shao M (2011). Artificial culture of biological soil crusts and its effects on overland flow and infiltration under simulated rainfall. *Applied Soil Ecology*, 48, 11–17.
- Xu H, Li Y, Xu G, Zou T (2007). Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation. *Plant, Cell & Environment*, 30, 399–409.
- Xu SJ (2007). *Reproduction Characteristics of the Typical Desert Moss and Mechanisms of Physiological and Biochemical Tolerance to Environmental Dehydration and Thermistress*. PhD dissertation, Shanghai Jiaotong University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [许书军 (2007). 典型荒漠苔藓人工繁殖特征与抗御干热环境胁迫的生理生化机制研究. 博士学位论文, 上海交通大学, 上海.]
- Yang K, Zhao YG, Ma XX (2012). Water stability of biological soil crusts in hilly regions of Loess Plateau, Northwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 173–177. (in Chinese with English abstract) [杨凯, 赵允格, 马昕昕 (2012). 黄土丘陵区生物土壤结皮层水稳性. 应用生态学报, 23, 173–177.]
- Yang W (2008). *On Morphological and Physiological Adaptations of Mosses to Environments*. Master degree dissertation, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang. (in Chinese with English abstract) [杨武 (2008). 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.]
- Yi YJ, Liu JY (2007). Photochemical analysis of PSII in response to dehydration and rehydration in moss *Grimmia pilifer* P.Beauv. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 5238–5244. (in Chinese with English abstract) [衣艳君, 刘家尧 (2007). 毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera* P. Beauv) PSII光化学效率对脱水和复水的响应. 生态学报, 27, 5238–5244.]
- 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.]
- 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). Influence of simulated rainfall on the physiological characteristics of *Syntrichia caninervis*. *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 XQ, Luo ZQ, Tang JG, Lu WY, Yi Y (2004). Effect of high temperature and drought stress on free proline content and soluble sugar content of *Taxiphyllum taxirameum*. *Guihaia*, 24, 570–573. (in Chinese with English abstract) [张显强, 罗在柒, 唐金刚, 卢文芸, 乙引 (2004). 高温和干旱对鳞叶藓游离脯氨酸和可溶性糖含量的影响. 广西植物, 24, 570–573.]
- Zhao Y, Zhu Q, Li P, Zhao L, Wang L, Zheng X, Ma H (2014). Effects of artificially cultivated biological soil crusts on soil nutrients and biological activities in the Loess Plateau. *Journal of Arid Land*, 6, 742–752.
- Zhao YG, Xu MX (2010). Response of biocrusts' photosynthesis to environmental factors: A possible explanation of the spatial distribution of biocrusts in the Hilly Loess Plateau region of China. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 4668–4675. (in Chinese with English abstract) [赵允格, 许明祥 (2010). 生物结皮光合作用对光温水的响应及其对结皮空间分布格局的解译——以黄土丘陵区为例. 生态学报, 30, 4668–4675.]
- Zheng YP, Zhao JC, Zhang BC, Zhang YM (2009). Morphological and structural adaptation and characteristics of protonemal development of *Syntrichia caninervis* in the mosses crust layer. *Journal of Desert Research*, 29, 878–884. (in Chinese with English abstract) [郑云普, 赵建成, 张丙昌, 张元明 (2009). 荒漠藓类结皮层中齿肋赤藓形态结构适应性及其原丝体发育特征. 中国沙漠, 29, 878–884.]

责任编辑: 邓建明 责任编辑: 李 敏



扫码向作者提问

doi: 10.17521/cjpe.2015.0403