

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

尹本丰^{1,2} 张元明^{1*}

¹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; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)作为典型的耐旱藓类, 广泛分布于世界干旱和半干旱荒漠地区, 是古尔班通古特沙漠生物土壤结皮中的优势藓类植物。该沙漠冬季具有稳定的降雪, 初春的积雪融化为植物的生长提供了良好的水热条件。荒漠藓类植物叶片仅具一层细胞, 对外界环境的变化十分敏感, 有关荒漠藓类植物在冬季和早春地表冻融交替过程中如何适应环境剧烈变化的研究鲜见报道。该研究探讨了生长于3种不同微生境(活灌丛、枯死灌丛和裸露地)下的齿肋赤藓, 经由冬季低温冻结到早春融雪复水再到春季中甸自然干燥过程中的生理生化变化特征。结果表明: 不同冻融期、微生境及二者的交互作用能够显著影响齿肋赤藓的渗透调节物质(游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白)含量、丙二醛(MDA)含量、抗氧化酶活性(过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性)。冬季低温冻结期的极端低温和春季中甸的干燥环境使得齿肋赤藓可溶性糖和MDA含量, 以及3种抗氧化酶活性均显著高于早春融雪期, 可溶性蛋白含量显著低于融雪期。同时, 在融雪期灌丛遮阴所形成的“冷岛效应”使得生长于灌丛下的齿肋赤藓植株可溶性糖和MDA含量显著高于枯死灌丛和裸露地。但灌丛的存在也为春季中甸干旱无雨期齿肋赤藓提供了一个相对良好(含水量高)的生活环境, 其下齿肋赤藓的渗透调节物含量和抗氧化酶活性均显著低于其他两个生境。在整个冻融过程中裸露地齿肋赤藓的3种抗氧化酶活性均显著高于灌丛下, 这可能是由于生活于裸露地的苔藓有更强的耐胁迫特性。

关键词 苔藓, 生物土壤结皮, 抗氧化酶, 渗透调节物质, 冻融期

引用格式: 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. doi: 10.17521/cjpe.2015.0050

Impacts of freeze-thaw processes on antioxidant activities and osmolyte contents of *Syntrichia caninervis* under different desert microhabitats

YIN Ben-Feng^{1,2} and ZHANG Yuan-Ming^{1*}

¹Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims *Syntrichia caninervis*, a typical drought-tolerant moss species found worldwide in various semiarid and arid regions, is the dominant species of soil crust mosses in the Gurbantünggüt Desert, which is a temperate northern desert of Central Asia. It appears able to endure frequent and intensive freeze-thaw cycles in the surface soil and maintain physiological functions active even under extreme low temperatures in winter. However, there have been few studies exploring the adaptive strategies of the species during freeze-thaw processes and interpreting well the phenomena. One of the major goals of this study was to investigate physiological regulatory mechanisms of the species when undergoing freezing-thawing periods and relevant antioxidant enzyme activities.

Methods A series of microclimate and soil conditions were continuously monitored in the sampling sites starting from November 2013. The samples of the moss were collected during the early spring of 2014 from February to April and from three microhabitats including the sites under live shrub, under dead shrub and on an open ground. The moss samples were quickly treated in the field for keeping freshness and then brought to laboratory for measurement and analysis. The traits/characteristics that reflect physiological and biochemical activities were measured for analyzing responses of the species to freeze-thaw processes and for comparing the impacts of different habitats, which included water content, concentrations of proline, soluble sugar, soluble protein and malondialde-

hyde (MDA), as well as catalase (CAT), peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD) activities

Important findings The results showed that, during different freeze-thaw periods, microhabitats and their interactions with alternative freeze-thaw processes significantly affect the contents of proline, soluble sugar, soluble protein and MDA in shoots of the species, as well as the enzyme activities of CAT, POD, and SOD. Extreme low temperature and drought caused significantly higher soluble sugar and MDA contents, higher CAT, POD and SOD activities, but lower soluble protein content, in snow covered period (February) and dry period (April) than the snow melting period (March). The existence of live shrub decreased temperature around the bushes during snow melting because of the effect of shade, causing increased contents of soluble sugar and MDA in moss shoots, when compared to those growing in the habitats under dead shrub and on open ground. However, live shrub could provide a moister environment for *S. caninervis* than dead shrub and exposed ground for the duration of desiccation. As the result, the proline content, soluble sugar content and MDA content of the species under the live shrub canopy were the lowest among the three habitats. Furthermore, the mosses lived on the exposed ground showed the highest antioxidant enzyme activities comparing to those under the dead shrub and living shrub. This may suggest that *S. caninervis* grown on exposed grounds has developed rather a specific adaptations for a harsher environment condition than that occurred in other two habitats.

Key words bryophytes, biological soil crusts, antioxidant enzymes, osmoregulation substance, freezing-thawing periods

Citation: 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. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0050

苔藓植物是仅次于被子植物的第二大类高等植物类群, 在沼泽、森林、草地和荒漠区均起着重要的生态作用(Mallón *et al.*, 2007)。作为环境演替的先锋物种, 耐旱苔藓植物在荒漠生态系统中分布广泛, 它们的存在能够在地表构筑一个粗糙的平面, 对荒漠生态系统的维持和稳定(Kidron *et al.*, 2009)、土壤微环境的改善(Harper & Belnap, 2001)具有重要作用。

荒漠苔藓作为典型的抗胁迫变水植物已被广泛关注, 诸多研究表明藓类植物能够适应极端高低温、干燥、强光照等恶劣环境(张静和张元明, 2014)。为适应极端环境, 藓类植物在种群分布、形态特征(郑云普等, 2009; 陶冶和张元明, 2012)、繁殖方式(Herrnstadt & Kidron, 2005; Benassi *et al.*, 2011)、光合活性(张静和张元明, 2011)、渗透调节物质、抗氧化酶(回嵘等, 2012; 陈文佳等, 2013)等方面进化出多样的抗胁迫特性。研究发现齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)叶片表面具有蜡质层, 并在细胞表面富集疣状突起, 在一定程度上能够减弱热气流的影响(许书军, 2007)。另外, 在高温干燥环境下藓类植物能够通过失水降低代谢活性而进入休眠状态, 并积累大量的脯氨酸和可溶性糖来提高细胞渗透压, 维持渗透压平衡(Oliver *et al.*, 1997; Crowe *et al.*, 1998; 徐杰等, 2005; 吴楠等, 2009)。同时, 通过抗氧化酶

的大量合成清除过多的氧自由基, 进而保护植物免受过度伤害(Sgherri *et al.*, 1994; Herrnstadt & Kidron, 2005; Pintado *et al.*, 2005; 沈蕾等, 2011)。但对荒漠藓类植物如何通过生理生化调节并成功度过冬季的极端低温环境, 还有待于深入研究。

在荒漠干燥少雨环境中, 藓类植物在全年的大部分时间均处于失活休眠状态。然而, 有研究发现, 荒漠苔藓的生长和繁殖主要发生在寒冷和湿润的冬季月份(Herrnstadt & Kidron, 2005; Benassi *et al.*, 2011)。即使已经冷适应的苔藓, 在温度、光照和湿度达到阈值时仍能够被快速激活(Lange, 2003; Kappen & Valladares, 2007; Bjerke 2011; Su *et al.*, 2013)。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, 延长生物结皮光合活性时间, 增加结皮土壤的碳截获量(Su *et al.*, 2013; 尹本丰和张元明, 2014)。因此, 苔藓植物更可能在初冬或初春积雪融化时表现出良好的生长特性。但关于寒冷生态系统不同微生境苔藓的生态学特征还知之甚少(Bjerke *et al.*, 2011)。

已有的研究和我们前期的实验表明, 微生境的不同也会造成藓类植物生存策略的差异。不少野外调查和研究发现, 遮阴下(灌丛或阴坡)苔藓植物的盖度和生长状况好于暴露环境下的苔藓(Pintado *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2007)。灌丛下的低温、低光

照和高含水量与裸露地的高温、高光照和低含水量造成了不同微生境间苔藓形态的变化。为了适应不同微生境, 苔藓植物能够随环境变化而变化, 但是短期微生境变化对苔藓形态的影响并不明显, 而其光合作用与现有生存环境相似(Reynolds & McLetchie, 2011)。Benassi等(2011)的研究发现: 不同生境下苔藓的繁殖方式也存在显著差异, 遮阴下的苔藓植株更趋于有性繁殖。然而, 不同微生境下苔藓植物对冻融过程中温度和水分变化的适应性是否一致尚不得而知。

因此, 本研究选取古尔班通古特沙漠生物结皮中的优势藓类齿肋赤藓为研究对象, 通过比较3个不同时期(冬季冻结期、早春融雪期和春季中旬干旱无雨期)和3种不同微生境(活灌丛、死灌丛、裸露地)(图1, 图2)下齿肋赤藓植株的含水量、渗透调节物质含量、丙二醛含量和抗氧化酶活性的变化特征。试图回答以下科学问题: (1)荒漠藓类植物是怎样通过其生理变化来适应由冬季低温冻结到早春融雪复水再到春季自然干燥过程的? (2)不同微生境下的齿肋赤藓对这种变化的适应性是否存在差异?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

实验地点位于新疆准噶尔盆地中部的古尔班通古特沙漠(44.18°–46.33° N, 80.52°–90.00° E, 海拔300–600 m)。该沙漠面积 $4.88 \times 10^4 \text{ km}^2$, 是中国最大的固定和半固定沙漠。受喜马拉雅山的阻隔作用, 来自印度洋西南季风的水汽不能到达内陆, 致使该沙漠属于典型的温带大陆性气候。沙漠年降水量仅70–150 mm, 年蒸发量达2 606.6 mm, 年平均气温7.3 °C, 冬季平均气温–16.8 °C。与其他沙漠不同, 该沙漠在冬季长期积雪覆盖, 稳定积雪日数一般在100–150天, 平均积雪厚度20–30 cm, 占全年降水的25%以上(Zhang *et al.*, 2007; 周宏飞等, 2010)。

该沙漠春季融雪使得地表土壤含水量显著增加, 荒漠短命植物、类短命植物、一年及多年生草本和隐花植物广泛发育和生长。白梭梭(*Haloxylon persicum*)和梭梭(*Haloxylon ammodendron*)等小半乔木作为古尔班通古特沙漠的建群种, 分别占据了沙垄的上部和中下部。蛇麻黄(*Ephedra distachya*)、淡枝沙拐枣(*Calligonum leucocladium*)等灌木也在沙垄

间广泛分布。同时, 灌木和生物结皮镶嵌分布是荒漠区的主要地表景观。该沙漠生物结皮主要分为藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮3种类型(张元明, 2005)。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中下部和丘间低地, 尤其在蛇麻黄、沙拐枣(*Calligonum* spp.)等灌丛下通常丛聚着发育良好的苔藓结皮。

1.2 研究对象的选择

齿肋赤藓属于丛藓科赤藓属, 具有良好的耐旱性和变水特性, 是古尔班通古特沙漠苔藓结皮的优势种。该种较山墙藓(*Tortula ruralis*)和北方赤藓(*Syntrichia norvegica*)更能适应极端干旱、低海拔和高温环境, 在世界冷沙漠中具有广泛分布(Reynolds & McLetchie, 2011)。在干燥条件下, 其个体通常呈现为黑色或淡棕色, 复水后能快速变为绿色, 并在短时间内恢复光合和生理活性(张静和张元明, 2014)。齿肋赤藓种群的大量存在对沙漠的固定和微环境的改善具有重要作用(张元明等, 2004; 吴楠等, 2009)。

1.3 样方设置和样品采集

实验样地设在古尔班通古特沙漠腹地(45.40° N, 88.00° E), 于2013年11月10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。在样方内分别选择活灌丛(蛇麻黄)、死灌丛(蛇麻黄)和裸露地3种微生境各5块, 大小为1 m × 1 m, 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。在各生境样方附近地表下5 cm土层埋设ECH₂O监测系统(5TM, Li-COR, Lincoln, USA), 对地表土壤含水量、温度进行连续监测, 每15 min记录一次。同时, 在苔藓表面和距地面50 cm处空中分别安置Microlab lite U盘地温计(liter 5016, Fourier, Israel)和LI-6400光量子探头(LI-COR, Lincoln, USA), 对苔藓表面和大气温度、光照强度进行连续监测, 每30 min记录一次。

实验于2014年2至4月进行。采样时间分别为积雪覆盖下(2月冻结期)、积雪融化期(3月)和春季干燥无雨期(4月)。分别于17:00左右采集不同微生境下的齿肋赤藓样品, 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



图1 古尔班通古特沙漠3种不同微生境下生长的齿肋赤藓。A, 裸露地。B, 死灌丛。C, 活灌丛。

Fig. 1 *Syntrichia caninervis* grown under three microhabitats in Gurbantünggüt Desert. A, Exposed ground. B, Dead shrub. C, Live shrub.



图2 古尔班通古特沙漠三种不同微生境下齿肋赤藓植株。

A, 裸露地。B, 死灌丛。C, 活灌丛。

Fig. 2 *Syntrichia caninervis* shoots collected from three microhabitats in Gurbantünggüt Desert. A, Exposed ground. B, Dead shrub. C, Live shrub.

速切取苔藓(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(0.001 g精度天平), 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测定和分析(Robinson *et al.*, 2005)。

1.4 生理生化指标的测定

1.4.1 植株含水量

将取回的齿肋赤藓植株样品, 首先称取鲜质量, 然后105 °C烘干15 min, 调至80 °C烘干至恒质量。用电子天平称量(0.001 g精度天平), 根据Munné-Bosch等(2003)方法计算其相对含水量。

1.4.2 渗透调节物含量的测定

本研究所测定的渗透调节物主要包括可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸3种, 分别用蒽酮法、考马

斯亮蓝法和酸性茚三酮法进行测定, 其吸光度值由Lamda35紫外分光光度计(PE, Waltham, USA)测定(Gonzalez & Pignata; 1994; Monreal *et al.*, 2007; Lassouane *et al.*, 2013)。

1.4.3 丙二醛含量和抗氧化酶活性的测定

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种抗氧化酶活性的测定分别采用TBA法、羟胺法、愈创木酚法和可见光法进行测定(Choudhury & Panda, 2005; Sun *et al.*, 2009; Wu *et al.*, 2012)。

1.5 土壤理化性质的测定

在每个样方内, 用高度为5 cm的环刀取0–5 cm土层土壤带回实验室风干磨碎过2 mm筛。用重铬酸钾容量法-外加热法测量土壤有机碳, 高氯酸-硫酸消化法测定全氮、酸溶-钼锑抗比色法测定全磷、酸溶-火焰光度法测定全钾。pH和电导率用pHS-3C精密pH计和DDS-307电导率仪(上海雷磁仪器厂)测定(水土稀释质量比5:1)。采用残渣烘干-质量法测定土壤总盐含量(尹本丰和张元明, 2014)。

1.6 数据处理

使用SPSS 19.0软件, 对不同微生境下齿肋赤藓的各项指标进行描述统计分析。用一般线性模型(GLM)对不同冻融期和微生境是否对苔藓各项指标存在交互作用进行分析。同时对不同处理间的数据进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和多重比较(LSD), 不同时期进行Repeated measure ANOVA分析。用Pearson相关系数检验不同时期和微生境下齿肋赤藓的含水量、温度与游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白、MDA等含量和POD、SOD及CAT活性之间的相关性, 并用Origin 8.0软件对数据做图。

2 结果和分析

2.1 不同微生境环境因子差异分析

结果表明, 不同微生境下土壤的养分存在显著差异, 活灌丛与死灌丛的土壤有机碳、全氮、全钾含量显著高于裸露地土壤, 死灌丛土壤的全磷含量显著高于裸露地(表1)。活灌丛下土壤的pH较其他两个生境更趋向于碱性, 但其电导率之间无显著差异。同时, 在积雪冻结期活灌丛下地表温度较死灌丛和裸露地平均高1.7–2.3 °C。而在积雪融化期和春季中旬干旱无雨期灌丛下平均日均温较其他两生境低1.9–5.0 °C。

2.2 苔藓植株含水量

由图3可知, 积雪融水和灌丛的存在均能在一定程度上增加齿肋赤藓的植株含水量。3月积雪的融化使得齿肋赤藓植株含水量显著高于冬季冻结期的

2月和春季干旱无雨期的4月。同时, 不同时期活灌丛下齿肋赤藓植株含水量均显著高于死灌丛和裸露地, 死灌丛和裸露地之间植株含水量差异不显著。

2.3 渗透调节物质

2.3.1 脯氨酸

不同时期和不同微生境对齿肋赤藓脯氨酸含量均有显著影响, 且二者存在显著的交互作用(表2)。春季中旬干燥无雨期的齿肋赤藓脯氨酸含量显著高于积雪融化期和冬季低温冻结期。在春季中旬干燥环境下, 齿肋赤藓脯氨酸含量表现为裸露地>死灌丛>活灌丛下, 而在积雪期和积雪融化期, 各微生境之间差异不显著(图4A)。

2.3.2 可溶性糖

由表2和图4B可以看出, 积雪融化期的可溶性糖含量显著低于其他两个时期, 春季中旬干旱无雨

表1 不同微生境下土壤理化性质的比较(平均值±标准偏差)
Table 1 Comparison of soil physical and chemical properties among different microhabitats (mean ± SD)

项目 Item	活灌丛 Alive shrub	死灌丛 Dead shrub	裸露地 Exposed area
有机碳 Organic matter (g·kg ⁻¹)	3.721 ± 0.318 ^a	3.898 ± 0.737 ^a	2.300 ± 0.574 ^b
全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	0.475 ± 0.073 ^a	0.495 ± 0.048 ^a	0.301 ± 0.047 ^b
全磷 Total phosphorus (g·kg ⁻¹)	0.400 ± 0.014 ^{ab}	0.445 ± 0.013 ^a	0.394 ± 0.059 ^b
全钾 Total potassium (g·kg ⁻¹)	13.119 ± 0.249 ^a	12.977 ± 0.127 ^a	12.194 ± 0.136 ^b
总盐 Total salt (g·kg ⁻¹)	0.576 ± 0.018 ^a	0.567 ± 0.079 ^a	0.514 ± 0.045 ^a
pH值 pH value	7.936 ± 0.031 ^a	7.672 ± 0.036 ^b	7.652 ± 0.262 ^b
电导率 Electrical conductivity (μs·cm ⁻¹)	0.131 ± 0.009 ^a	0.129 ± 0.008 ^a	0.125 ± 0.016 ^a
冻结期温度(日均温) Temperature in freezing periods (°C)	-9.36	-11.09	-11.67
融雪期温度(日均温) Temperature in snow melting periods (°C)	-2.18	2.81	2.82
春季中旬干旱无雨期温度(日均温) Temperature in dry environment (°C)	9.76	11.64	11.64

不同字母表示3种微生境间差异显著($p < 0.05$)。
Different letters indicate statistically significant differences ($p < 0.05$) among three microhabitats.

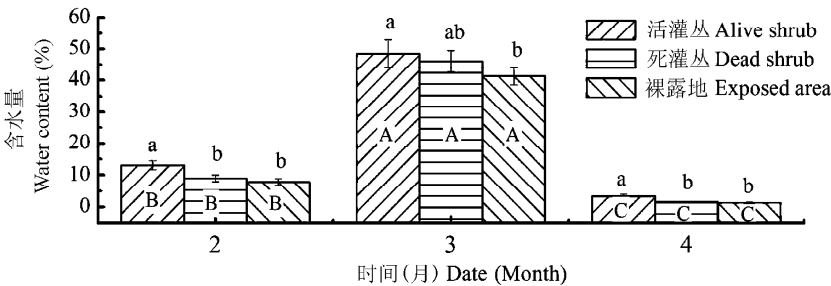


图3 冻融期不同微生境下齿肋赤藓植株含水量的比较(平均值±标准偏差)。不同小写字母和大写字母分别表示不同微生境下和不同冻融期齿肋赤藓植株含水量差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Comparison of water content in *Syntrichia caninervis* shoots from different microhabitats and freezing-thawing periods (mean ± SD). Different lowercase and capital letters denote statistically significant differences in water content ($p < 0.05$) between microhabitats and periods, respectively.

表2 不同冻融期不同微生境下齿肋赤藓生化特征重复测量结果的方差分析
Table 2 Repeated measures ANOVA on the effects of microhabitats and Freezing-thawing periods on physiological and biochemical characteristics in *Syntrichia caninervis*

因子 Factor	脯氨酸含量 Proline content	可溶性糖含量 Soluble sugar content	可溶性蛋白含量 Soluble proteins content	丙二醛含量 MDA content	超氧化物歧化酶活性 SOD activity	过氧化物酶活性 POD activity	过氧化氢酶活性 CAT activity
微生境 Microhabitats	37.695**	1.841	41.663**	5.488*	122.556**	45.145**	22.239**
冻融期 Freezing-thawing periods	266.579**	919.016**	325.679**	1153.946**	494.308**	152.878**	105.681**
微生境×冻融期 Microhabitats × freezing-thawing periods	40.255**	27.920**	3.475*	7.710**	50.115**	15.406**	3.869*

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

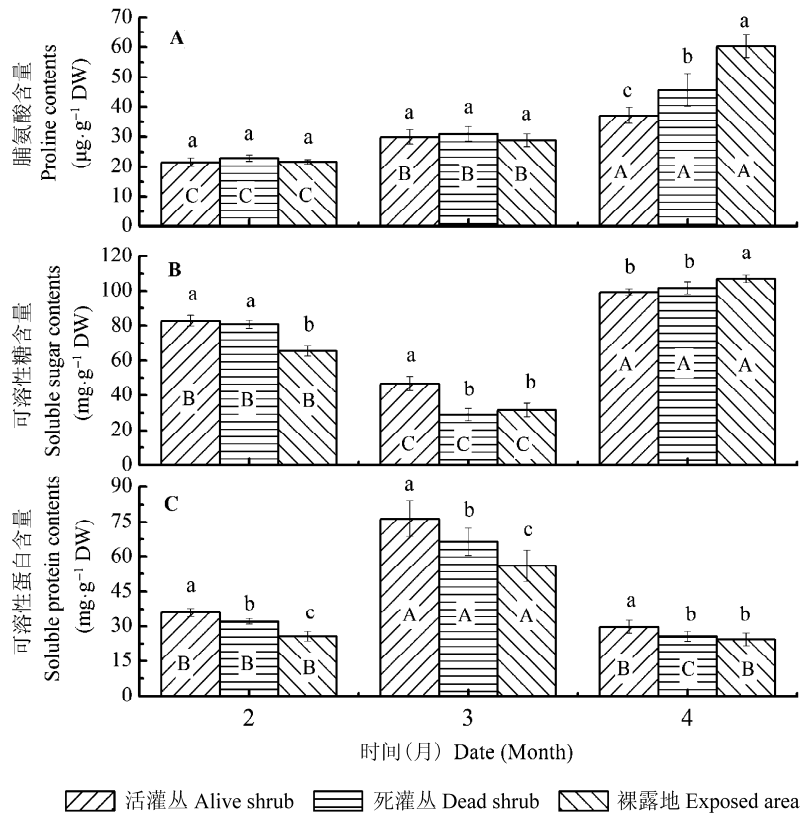


图4 冻融期不同微生境下齿肋赤藓脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的比较(平均值±标准偏差)。不同小写字母和大写字母分别表示不同微生境下和不同冻融期齿肋赤藓渗透调节物质含量差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Comparison of the contents of compatible solutes (osmoprotectants) in *Syntrichia caninervis* shoots from different microhabitats and freezing-thawing periods (mean ± SD). Different lowercase and capital letters denote statistically significant differences in solutes ($p < 0.05$) between microhabitats and periods, respectively.

期拥有最高的可溶性糖含量。同时,不同微生境下齿肋赤藓可溶性糖含量在不同时期表现出不同的差异。在积雪期和积雪融化期,灌丛下齿肋赤藓可溶性糖含量显著高于裸露地,而在春季中旬干旱无雨期表现出相反的结果。

2.3.3 可溶性蛋白

积雪融化期的3种不同微生境下齿肋赤藓可溶性蛋白含量均显著高于冬季低温冻结期和春季中旬干旱无雨期(图4C)。在3个不同时期、不同微生境下

齿肋赤藓的可溶性蛋白含量表现出相似的变化趋势,均为活灌丛下>死灌丛>裸露地。

2.4 丙二醛

由表2和图5可以看出,积雪覆盖下的齿肋赤藓植株MDA含量显著高于春季中旬干旱无雨期,积雪融化期植株MDA含量最低。微生境对齿肋赤藓MDA含量的影响因不同时期而存在差异。在积雪融化期活灌丛下齿肋赤藓植株MDA含量显著高于裸露地,而在春季中旬干旱无雨期活灌丛下齿肋赤藓

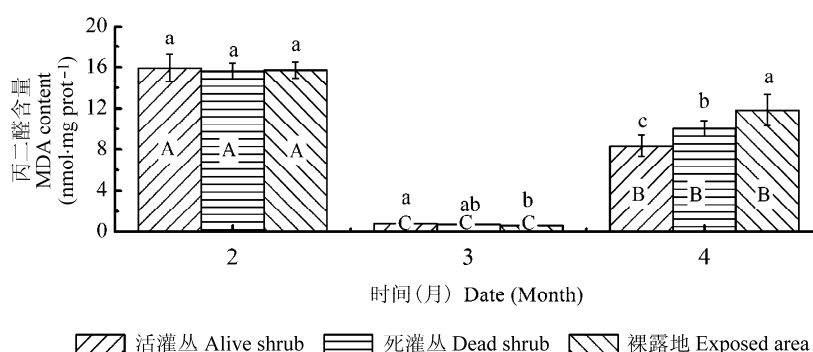


图5 冻融期不同微生境下齿肋赤藓丙二醛(MDA)含量的比较(平均值±标准偏差)。不同小写字母和大写字母分别表示不同微生境下和不同冻融期齿肋赤藓MDA含量差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Comparison of the content of malonyldialdehyde (MDA) in *Syntrichia caninervis* shoots from different microhabitats and freezing-thawing periods (mean \pm SD). Different lowercase and capital letters denote statistically significant differences in MDA ($p < 0.05$) between microhabitats and periods, respectively.

植株MDA含量却显著低于裸露地和死灌丛。

2.5 抗氧化酶

不同微生境和积雪期及二者的交互作用均对齿肋赤藓体内3种抗氧化酶活性有显著影响(表2)。与MDA含量对应,在积雪融化期3种抗氧化酶活性均显著低于其他两个时期。由图6可以看出,不同微生境下齿肋赤藓植株的3种抗氧化酶在不同时期均表现出相似的趋势。除积雪融化期的SOD活性在3种微生境间差异不显著外,其余各时期3种抗氧化酶活性均表现为灌丛下显著低于裸露地。

2.6 生理生化指标与含水量和温度的相关性分析

不同微生境下齿肋赤藓生理生化特征在不同时期与环境因子表现出不同的相关性。在冬季低温冻结期可溶性糖和可溶性蛋白含量与温度和含水量表现出极显著的正相关,而3种抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性却表现出与温度和含水量极显著的负相关。在积雪融化期,可溶性糖、可溶性蛋白和MDA含量与温度表现出显著的负相关,POD和CAT与温度表现为正相关。可溶性蛋白含量与含水量呈显著正相关,而POD与含水量呈现极显著负相关。在春季中甸干旱无雨期,除可溶性蛋白含量与含水量呈极显著正相关外,脯氨酸、可溶性蛋白和MDA含量及SOD、POD和CAT 3种抗氧化酶活性均与植株含水量呈极显著负相关;各生理特征与温度之间的相关性与其与含水量之间的相关性相反。

3 讨论

在温带荒漠冬、春季节,温度和水分能够间接

或直接的影响植物的生理生化过程(张静和张元明, 2014)。研究发现,与荒漠藓类的形态特征随周围环境的变化相比,其生理特征变化更为明显,反应更为迅速(Reynolds & McLetchie, 2011)。本实验发现:不同时期3种微生境的温度和水分等环境因子均存在显著差异,随着不同时期水热条件的变化,齿肋赤藓的含水量、可溶性糖、游离脯氨酸、可溶性蛋白、MDA等含量以及CAT、POD、SOD等抗氧化酶活性均发生显著变化。

3.1 冻融期水热变化对齿肋赤藓渗透调节物含量和抗氧化酶活性的影响

水分是干旱半干旱荒漠生态系统植物生长的主要限制因素,对于变水植物齿肋赤藓,水分能够在一定程度上反映植物的活性程度(Brown & Ernest, 2002; Huxman *et al.*, 2004; Benassi *et al.*, 2011)。而在冬春季的冻融期,水分的变化常常是受温度变化驱使的。研究发现,在冻融过程中温度和水分会发生剧烈变化,在温度和水分胁迫下,藓类植物能够通过失复水和调节体内渗透调节物质浓度来维持细胞渗透压(Nagao *et al.*, 2006; Lenne *et al.*, 2010),同时通过抗氧化酶的合成来清除体内多余的活性氧和超氧化物阴离子自由基(Zhang & Kirkham, 1994; Meloni *et al.*, 2003),进而减少其对植物组织的过度损伤,稳定和维持细胞内大分子物质的结构与功能。此外,在极地的研究也发现在极端低温状态下,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),这也可能是在冬季低温冻结期齿肋赤藓植株含水量相对较低的重要原因。

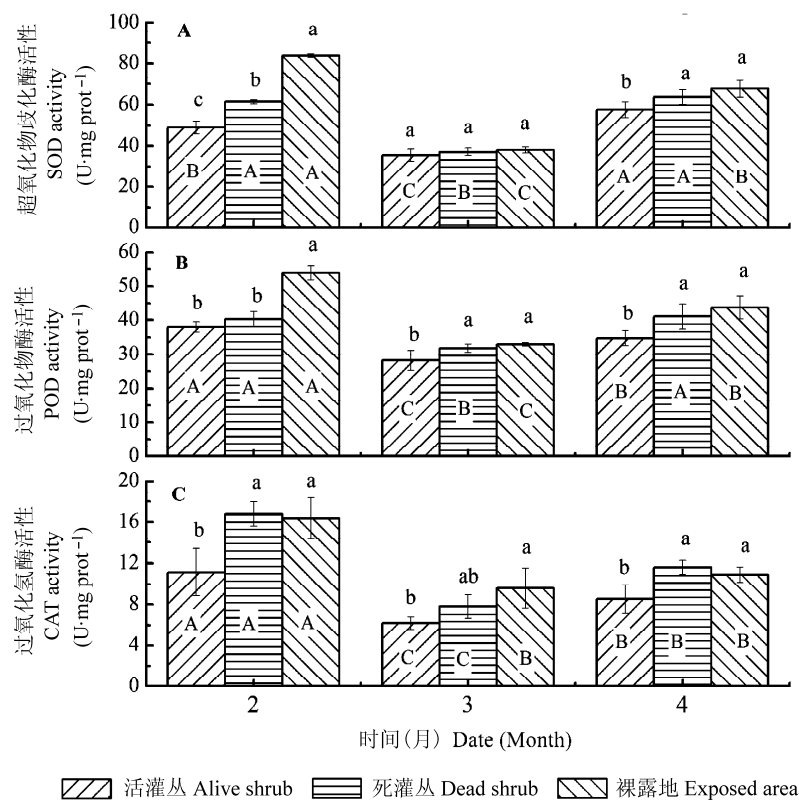


图6 冻融期不同微生境下齿肋赤藓过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性的比较(平均值±标准偏差)。不同小写字母和大写字母分别表示不同微生境下和不同冻融期齿肋赤藓抗氧化酶活性差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 6 Comparisons of the activities of peroxidase (POD), superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) in *Syntrichia caninervis* shoots from different microhabitats and freezing-thawing periods (mean \pm SD). Different lowercase and capital letters denote statistically significant differences in enzyme activities ($p < 0.05$) between microhabitats and periods, respectively.

表3 不同微生境下齿肋赤藓生化特征在不同冻融期与温度和含水量之间的相关系数
Table 3 Correlation coefficients among physiological traits in *Syntrichia caninervis* shoots and environmental factors in different microhabitats during the freezing-thawing periods

变量 Variable	脯氨酸含量 Proline content	可溶性糖含量 Soluble sugar content	可溶性蛋白含量 Soluble proteins content	丙二醛含量 MDA content	超氧化物歧化酶活性 SOD activity	过氧化物酶活性 POD activity	过氧化氢酶活性 CAT activity
冬季低温冻结期 Freezing period							
含水量 Water content	-0.191	0.737**	0.861**	-0.051	-0.915**	-0.800**	-0.803**
温度 Temperature	-0.191	0.730**	0.861**	0.052	-0.899**	-0.767**	-0.797**
融雪期 Snow melting period							
含水量 Water content	0.172	0.462	0.515*	0.747**	-0.457	-0.668**	-0.479
温度 Temperature	-0.008	-0.907**	-0.696**	-0.635*	0.437	0.755**	0.644*
春季中旬干旱无雨期 Dry environment							
含水量 Water content	-0.812**	-0.676**	0.747**	-0.764**	-0.696**	-0.758**	-0.830**
温度 Temperature	0.802**	0.601*	-0.688**	0.707**	0.710**	0.767**	0.809**

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

冬季的极端低温环境极易使得植物体内的水分凝结形成冰晶, 并对植物造成严重伤害。而可溶性糖的大量积累能够增加细胞液的浓度, 降低细胞内水势, 使细胞液的冰点下降从而增加植物的抗寒能

力。不少研究发现随着低温处理时间的延长, 植物体内的可溶性糖含量显著增加(沈蕾等, 2011; 朱政等, 2011)。这在本实验中也得到证实, 在冬季低温冻结期植物体内的可溶性糖含量显著高于融雪期,

这说明齿肋赤藓在极端低温环境下能够通过积累大量可溶性糖来保护自身(Bhyan *et al.*, 2012)。同时研究发现, 在积雪融化后的干燥环境下, 藓类植物体内脯氨酸和可溶性糖含量均较其他两个时期显著增加, 这可能是由于地表土壤含水量减少使得藓类植物处于干旱胁迫状态引起的。这也与张静和张元明(2014)在模拟降水对齿肋赤藓生理生化特性时发现的随含水量的减少齿肋赤藓体内可溶性糖和与脯氨酸呈递增趋势的结果相一致。此外, 徐杰等(2005)在不同区域真藓(*Bryum argenteum*)和土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)的研究也表明, 植物体内脯氨酸与可溶性糖含量在降水量相对较少的草原化荒漠区显著高于降水量较多的典型草原。

可溶性蛋白也是植物重要的调节物质之一, 其含量在一定程度上能够反映植物的新陈代谢水平, 含量越高说明植物代谢越旺盛。不少研究发现极端的低温或干旱环境使得植物脱水而活性降低或失活, 新陈代谢降低。石勇等(2012a)的研究发现随着干旱胁迫的增加植物体内的可溶性蛋白含量逐渐减少, 本实验中也发现在积雪融化期齿肋赤藓可溶性蛋白含量显著高于其他两个时期, 这可能与积雪融化期地表土壤含水量极显著高于冬季冻结期和春季中甸的干旱无雨期有关, 积雪的融化使土壤含水量迅速增加, 植物能够利用短暂的积雪融水快速恢复其生理活性。但沙伟等(2010)在对东亚砂藓(*Racomitrium japonicum*)的研究中发现, 随基质含水量的减少其体内可溶性蛋白含量呈增加趋势。

水分的严重匮乏与极端的温度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, 主要表现在植物体内的MDA含量迅速增加(范苏鲁等, 2011)。研究发现随着积雪融水的逐渐消失, 干旱胁迫加剧使得春季中甸干旱无雨期植物体内MDA含量显著高于融雪期。同时春季中甸干旱无雨期的相关分析也表明MDA含量与植株含水量呈显著负相关关系(表3)。石勇等(2012b)在研究土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)时也发现随着干旱的逐渐增加, 植物体内的MDA含量显著增加, 但在真藓中表现出相反的结果。也有研究发现水分胁迫对尖叶提灯藓(*Mnium cuspidatum*)、青藓(*Brachythecium albicans*)、石地藓(*Reboulia hemisphaerica*)的MDA含量影响较小(项俊等,

2010)。这可能说明不同藓类植物在应对水分胁迫时具有不同的响应机制。此外, 在冬季低温冻结期植株的MDA含量显著高于积雪融化期和春季中甸干旱无雨期, 尽管在冬季低温冻结期的植株含水量高于春季中甸干旱无雨期。在水分丰富的积雪融化期, 灌丛下齿肋赤藓的MDA含量却显著高于裸露地, 这也进一步说明冬季的低温对植物造成了严重损伤, 这与沈蕾等(2011)对多蒴灰藓(*Hypnum fertile*)的低温处理结果相似。

为了缓解干旱和极端温度胁迫对细胞的过度损伤, 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)。研究发现: 在水分充足的积雪融化期, 3种抗氧化酶活性均显著低于冬季积雪冻结期和春季中甸干旱无雨期。春季中甸干旱无雨期的相关性分析也表明3种抗氧化酶活性与植株含水量极显著负相关, 在水分相对较好的灌丛下齿肋赤藓3种抗氧化酶活性显著低于其他两个水分相对较差的区域, 这与张静等在研究模拟降水对齿肋赤藓生理生化特性的结果一致, 在干燥状态下齿肋赤藓能够通过增加CAT、POD和SOD 3种抗氧化酶的活性来抵御干旱环境对植物的伤害(张静和张元明, 2014)。与干旱胁迫一样, 在应对极端温度时植物也会合成大量的抗氧化酶来清除多余的氧自由基。已有的研究发现在高温胁迫下植物体内SOD和POD等抗氧化酶活性显著增加(沈蕾等, 2011)。本研究发现尽管冬季冻结期的含水量显著高于春季中甸干旱无雨期, 但极端的低温环境使得其表现为更高的CAT、POD和SOD等抗氧化酶活性, 这说明藓类植物在应对极端低温时也会通过合成大量的抗氧化酶来抵御极端低温对植物体的伤害。

3.2 微生境对齿肋赤藓渗透调节物含量和抗氧化酶活力的影响

植物的生存环境可以分为大环境和小环境, 大环境影响生物的生存和分布, 而小环境直接影响到生物的生活, 所以微生境间的差异也势必对荒漠藓类植物的生理生化特征产生一定程度的影响。研究发现在积雪融化期灌丛下的可溶性糖含量显著高于其他两个生境, 这可能是由于积雪融化期灌丛形成的“冷岛效应”使活灌丛温度明显低于裸露地和死灌丛(Nagao *et al.*, 2006; 张亚峰等, 2013)。同时, 相关

分析也表明,在水分为非胁迫条件下可溶性糖含量与温度呈极显著负相关而与植株含水量无关。随着积雪融水的逐渐消失,在春季中旬的干旱无雨期,含水量相对较多的灌丛下齿肋赤藓的可溶性糖含量和脯氨酸含量显著低于死灌丛和裸露地,且在3种不同微生境下与含水量存在显著负相关,这与之前在对初冬降雪前后齿肋赤藓生理特性响应的研究结果一致(尹本丰和张元明, 2014)。

本研究发现齿肋赤藓植株体内可溶性蛋白含量与植物含水量呈显著正相关关系(表3),随含水量的增加,植物可溶性蛋白含量越多,植物活性越高。灌丛的遮阴减少了地表水分的快速蒸发,加之灌丛对积雪的阻挡和堆积作用,使得灌丛下含水量显著高于其他生境(范连连等, 2012)。所以生活于灌丛下的齿肋赤藓较其他生境的苔藓拥有更多水分和更长时间的水分持续时间。这也可能是灌丛下齿肋赤藓可溶性蛋白含量显著高于其他微生境的重要原因。

尽管冻融期的不同阶段是齿肋赤藓生理特征变化的主要驱动力,但不同微生境间的差异也会直接影响到齿肋赤藓的生存状况。研究发现在含水量丰富的积雪融化期,灌丛下齿肋赤藓的MDA含量显著高于裸露地,而在春季中旬的干旱无雨期表现出相反的结果。这说明灌丛的存在在不同时期对藓类植物存在不同的影响,尽管在融雪期灌丛的存在对水分起到了一定的富集和延缓蒸发效应,但与裸露地相比,其形成的低温区却在一定程度上加重了齿肋赤藓的冻害。相反,在春季中旬的干旱无雨期灌丛所形成的低温效应引起的水分蒸发减缓,对齿肋赤藓应对水分的胁迫起到了积极作用。总之,从整个冻融期来看,灌丛的存在对齿肋赤藓的生长具有一定的促进作用。

有意义的是,纵观整个冻融期,3种微生境下齿肋赤藓的渗透调节物含量和MDA含量,在冻融期的不同阶段均表现出不同趋势,但其3种抗氧化酶活性却一致表现为灌丛下显著低于裸露地。这可能是由于裸露地的齿肋赤藓表现出更高的生理耐受性(Reynolds & McLetchie, 2011),这也与Stark等(2010)的研究认为的活灌丛下齿肋赤藓较裸露地齿肋赤藓抗旱性稍差相一致。但在不同生境、不同水热组合条件下,齿肋赤藓与抗逆相关的基因表达是否存在差异还需进一步研究。

基金项目 国家重点基础研究发展计划(2014CB9-

54202)和国家自然科学基金(U1203301、41401117和41401296)。

致谢 感谢中国科学院新疆生态与地理研究所吴楠博士、吴林博士在论文写作修改过程中的指导和帮助。

参考文献

- 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.
- 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.
- Bjerke JW (2011). Winter climate change: Ice encapsulation at mild subfreezing temperatures kills freeze-tolerant lichens. *Environmental and Experimental Botany*, 72, 404–408.
- Bjerke JW, Bokhorst S, Zielke M, Callaghan TV, Bowles FW, Phoenix GK (2011). Contrasting sensitivity to extreme winter warming events of dominant sub-Arctic heathland bryophyte and lichen species. *Journal of Ecology*, 99, 1481–1488.
- 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 is complex and nonlinear. *BioScience*, 52, 979–987.
- Chen WJ, Zhang N, Hang LL, Wang Y, Ji MC (2013). Influence of shading during the processes of drought stress and re-watering on the physiological and biochemical characteristics of *Haplocladium microphyllum*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 57–62. (in Chinese with English abstract) [陈文佳, 张楠, 杭璐璐, 王媛, 季梦成 (2013). 干旱胁迫与复水过程中遮光对细叶小羽藓的生理生化影响. 应用生态学报, 24, 57–62.]
- 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.
- Crowe JH, Carpenter JF, Crowe LM (1998). The role of vitrification in anhydrobiosis. *Annual Review of Physiology*, 60, 73–103.
- Fan LL, Ma J, Wu LF, Xu GQ, Li Y, Tang LS (2012). Response of the herbaceous layer to snow variability at the south margin of the Gurbantonggut desert of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 126–135. (in Chinese with English abstract) [范连连, 马健, 吴林峰, 徐贵青, 李彦, 唐立松 (2012). 古尔班通古特沙漠南缘草本层对积雪变化的响应. 植物生态学报, 36, 126–135.]
- 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.]
- 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.
- 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 XR, Jia RL, Zhao X, Liu YM, Chen CY (2012). Effects of enhanced UV-B radiation on physiological characteristics of *Bryum argenteum*. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 38–43. (in Chinese with English abstract) [回嵘, 李新荣, 贾荣亮, 赵昕, 刘艳梅, 陈翠云 (2012). 增强 UV-B 辐射对真藓结皮生理特性的影响. *生态学杂志*, 31, 38–43.]
- Huxman TE, Smith MD, Fay PA, Knapp AK, Shaw MR, Loik ME, Smith SD, Tissue DT, Zak JC, Weltzin JF (2004). Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 429, 651–654.
- Kappen L, Valladares F (2007). Opportunistic growth and desiccation tolerance: The ecological success of poikilohydrous autotrophs. *Functional Plant Ecology*, 2, 7–67.
- 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.
- Lange OL (2003). Photosynthetic productivity of the epilithic lichen *Lecanora muralis*: Long-term field monitoring of CO₂ exchange and its physiological interpretation: III. Diel, seasonal, and annual carbon budgets. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198, 277–292.
- 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.
- Mallón R, Barros P, Luzardo A, González ML (2007). Encapsulation of moss buds: An efficient method for the *in vitro* conservation and regeneration of the endangered moss *Splachnum ampullaceum*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 88, 41–49.
- 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.
- Munné-Bosch S, Jubany-Marí T, Alegre L (2003). Enhanced photo- and antioxidative protection, and hydrogen peroxide accumulation in drought-stressed *Cistus clusii* and *Cistus albidus* plants. *Tree Physiology*, 23, 1–12.
- Nagao M, Oku K, Minami A, Mizuno K, Sakurai M, Arakawa K, Fujikawa S, Takezawa D (2006). Accumulation of theandrose in association with development of freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens*. *Phytochemistry*, 67, 702–709.
- Oliver MJ, Wood AJ, O'Mahony P (1997). How some plants recover from vegetative desiccation: A repair based strategy. *Acta Physiologiae Plantarum*, 19, 419–425.
- 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.
- Reynolds LA, McLetchie DN (2011). Short distances between extreme microhabitats do not result in ecotypes in *Syntrichia caninervis*. *Journal of Bryology*, 33, 148–153.
- 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.
- Sgherri CLM, Loggini B, Puliga S, Navari-Izzo F (1994). Antioxidant system in *Sporobolus stapfianus*: Changes in response to desiccation and rehydration. *Phytochemistry*, 35, 561–565.
- Sha W, Wang H, Shi S (2010). Effects of rewetting on the physio-biochemical indexes of *Racomitrium japonicum* in long-time drought. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 28, 246–249. (in Chinese with English abstract) [沙伟, 王欢, 师帅 (2010). 旱后复水对东亚砂藓生理生化指标的影响. *武汉植物学研究*, 28, 246–249.]
- Shen L, Guo SL, Yang W, 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. (in English with Chinese abstract) [沈蕾, 郭水良, 杨武, 曹同, Glime JM (2011). 多蒴灰藓(苔藓植物门: 藓纲)对短期极端温度的生理响应. *植物研究*, 31, 40–48.]
- Shi Y, Yang XJ, Zhao X, Li XR (2012a). Responses of signal transduction substances of *Didymodon vinealis* and *Bryum*

- argenteum* in biological soil crust to gradual drought stress. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 1136–1142. (in Chinese with English abstract) [石勇, 杨小菊, 赵昕, 李新荣 (2012a). 逐渐干旱胁迫下生物土壤结皮中土生对齿藓和真藓信号转导物质的响应. *生态学杂志*, 31, 1136–1142.]
- Shi Y, Zhao X, Jia RL, Li XR (2012b). 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 (2012b). 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.]
- Stark LR, McLetchie DN, Eppley SM (2010). Sex ratios and the shy male hypothesis in the moss *Bryum argenteum* (Bryaceae). *The Bryologist*, 113, 788–797.
- Su YG, Wu L, Zhou ZB, Liu YB, Zhang YM (2013). Carbon flux in deserts depends on soil cover type: A case study in the Gurbantunggut desert, North China. *Soil Biology and 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.]
- Wu HL, Wu XL, Li ZH, Duan LS, Zhang MC (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, 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) [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.]
- 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.
- Xiang J, Zhao F, Fang YP, Chen J (2010). Effects of calcium and water stress on physiological and biochemical indexes of bryophytes. *Environmental Science & Technology*, 33, 70–74. (in Chinese with English abstract) [项俊, 赵芳, 方元平, 陈娟 (2010). 水分和钙胁迫对苔藓植物生理生化指标的影响. *环境科学与技术*, 33, 70–74.]
- Xu J, Bai XL, Tian GQ, Yao YP, Gao TY (2005). Study on moss, the content of amino acid, the feature of nutritive elements and its resistance to draught in the biotic crusts in arid and semi-arid regions. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 1247–1255. (in Chinese with English abstract) [徐杰, 白学良, 田桂泉, 姚一萍, 高天云 (2005). 干旱半干旱地区生物结皮层藓类植物氨基酸和营养物质组成特征及适应性分析. *生态学报*, 25, 1247–1255.]
- 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旱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.]
- 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.]
- 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 JX, Kirkham MB (1994). Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species. *Plant and Cell Physiology*, 35, 785–791.
- 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.
- Zhang YM, Pan HX, Pan BR (2004). Distribution characteristics of biological soil crust on sand dune surface in Gurbantunggut Desert, Xinjiang. *Journal of Soil and Water Conservation*, 18(4), 61–64. (in Chinese with English abstract) [张元明, 潘惠霞, 潘伯荣 (2004). 古尔班通古特沙漠不同地貌部位生物结皮的选择性分布. 水土保持学报, 18(4), 61–64.]
- 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.]
- Zhou HF, Zhou BJ, Dai Q (2010). Observational analysis of rime condensation on plants over the Gurbantunggut desert in China. *Advances in Water Science*, 21, 56–62. (in Chinese with English abstract) [周宏飞, 周宝佳, 代琼 (2010). 古尔班通古特沙漠植物雾凇凝结特征. 水科学进展, 21, 56–62.]
- Zhu Z, Jiang JY, Jiang CJ, Li W (2011). Effects of low temperature stress on SOD activity, soluble protein content and soluble sugar content in *Camellia sinensis* leaves. *Journal of Anhui Agricultural University*, 38, 24–26. (in Chinese with English abstract) [朱政, 蒋家月, 江昌俊, 李雯 (2011). 低温胁迫对茶树叶片SOD、可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响. 安徽农业大学学报, 38, 24–26.]

责任编辑: 邓建明 责任编辑: 李 敏