

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2018.30393

党成强, 李宗峰, 陈淼, 高婷, 黄慧敏, 刘锦春, 陶建平. 石生南亚毛灰藓在不同温度和干旱条件下的生理生化特性[J]. 植物科学学报, 2018, 36(3): 393~401

Dang CQ, Li ZF, Chen M, Gao T, Huang HM, Liu JC, Tao JP. Physiological and biochemical characteristics of epilithic moss *Homomallium simlaense* (Mitt.) Broth. Mitt under high temperature and drought stress[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(3): 393~401

石生南亚毛灰藓在不同温度和干旱条件下的生理生化特性

党成强, 李宗峰, 陈淼, 高婷, 黄慧敏, 刘锦春, 陶建平*

(三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与环境资源重点实验室,
西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要: 通过模拟高温和干旱处理, 对喀斯特石漠化生境中南亚毛灰藓(*Homomallium simlaense* (Mitt.) Broth. Mitt)在胁迫条件下生理特征的变化进行了研究。结果表明, 南亚毛灰藓在高温和干旱条件下, 各项生理指标均与相对含水量呈显著正相关; 丙二醛、渗透调节物质和叶绿素含量均随处理时间的增加和含水量的降低而减少, 但植株仍保持较高的可溶性糖含量以维持渗透压的平衡。在极端干旱和高温的条件下, 南亚毛灰藓可通过降低生理活性, 保持一定的可溶性糖含量度过胁迫期, 同时丙二醛含量保持最低状态。高温和干旱处理结束后, 进行复水处理, 植株的渗透调节物质和丙二醛含量显著升高, 光合作用迅速恢复。研究结果表明, 南亚毛灰藓适应干旱和高温的极端条件可能与丙二醛含量有关, 但复水结束后丙二醛含量升高, 胁迫反而增强, 说明南亚毛灰藓对高温和干旱具有一定耐受性, 原因可能与其长期生存于喀斯特的石生环境有关。

关键词: 南亚毛灰藓; 干旱胁迫; 高温胁迫; 生理适应性; 喀斯特

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)03-0393-09

Physiological and biochemical characteristics of epilithic moss *Homomallium simlaense* (Mitt.) Broth. Mitt under high temperature and drought stress

Dang Cheng-Qiang, Li Zong-Feng, Chen Miao, Gao Ting,
Huang Hui-Min, Liu Jin-Chun, Tao Jian-Ping*

(Key Laboratory of Eco-Environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing
Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region,
School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: Desert karst habitats are an important factor restricting the growth of karst plants. High temperature and drought stress caused by extreme climatic events bring new challenges to the adaptation of karst moss plants to environmental changes. In this study, we simulated high temperature and drought stress experiments to investigate the physiological changes and adaptability of epilithic moss (*Homomallium simlaense* (Mitt.) Broth. Mitt) under stress conditions in the karst environment. Results showed that the physiological and biochemical indices of *H. simlaense* exhibited significant positive correlations with the relative water content in plants under high temperature and drought treatment. The MDA, osmotic adjustment substances, and chlorophyll content decreased with decreasing moss water content and with increasing temperature and drought treatment duration. However, *H. simlaense* maintained a

收稿日期: 2017-11-02, 退修日期: 2018-01-12。

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFC0502304)。

This work was supported by a grant from the National Key Research and Development Program (2016YFC0502304).

作者简介: 党成强(1991-), 男, 硕士研究生, 研究方向为群落生态学(E-mail: dangcq@qq.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: taojp@swu.edu.cn)。

higher soluble sugar concentration to maintain the balance of osmotic pressure. In addition, *H. simlaense* also survived extreme drought and high temperature stress by decreasing physiological activity and maintaining soluble sugar content within a certain range. At the same time, the MDA content was at the lowest level. Restoring water after drought, the osmotic adjustment substances and MDA contents were higher than that of plants under continual high temperature and drought stress, and the photosynthetic capacity also recovered rapidly. Results suggested that the adaptation of *H. simlaense* to drought and high temperature may be closely related to increasing MDA content. Thus, *H. simlaense* showed resistance to high temperature and drought stress partly due to its long-term residence in harsh karst environments.

Key words: *Homomallium simlaense*; Drought stress; High temperature stress; Physiological adaptation; Karst

随着全球气候变化加剧,极端气候事件发生频率不断增加^[1,2]。我国东北向西南延伸的干旱带自2000年后干旱天数不断增加^[3-5]。西南喀斯特地区处于干旱带之中,由于喀斯特石漠化程度不断加剧,土壤瘠薄,生境异质性高,该地区的植被不仅面临着严峻的生境压力^[6,7],同时还要适应气候变化带来的干旱胁迫(Drought stress)和高温胁迫(Heat stress)^[8]。喀斯特地区较常见的藓类植物在适应生境和气候方面已形成不同的适应策略,如藓类植物响应干旱和高温胁迫时,会通过配子体形成网状毛细管系统,在降水期增加水分涵养,在干旱期减少蒸发,并通过短暂的休眠度过极端气候环境^[9,10]。在高温干燥的环境下,藓类植物可通过积累脯氨酸和可溶性糖维持渗透压平衡,并大量合成抗氧化酶,清除过多的氧自由基,避免失水对植物造成伤害。同时藓类还能在岩石表面生长成不同的斑块,在岩石缝隙中生长并分泌一些酸性物质逐步溶解岩面增加成土量,富集营养元素,改善微环境,为植物生长提供条件^[11,12]。

由于喀斯特地区特殊的岩溶漏斗结构,虽然亚热带地区夏季雨量充沛,但在喀斯特石漠化地区仍然存在着和高温相伴的临时干旱。南亚毛灰藓(*Homomallium simlaense* (Mitt.) Broth. Mitt)是该地区常见的石生藓类。研究表明,在不同的石漠化生境中,南亚毛灰藓可以分布成不同大小的斑块以应对喀斯特的干旱环境^[13]。因此,研究南亚毛灰藓如何通过生理机制的改变从而适应高温和干旱的生境,将有助于揭示藓类植物响应石漠化极端生境的适应对策及其生态作用。本文通过模拟高温和干

旱胁迫对喀斯特石生南亚毛灰藓的生理化特性进行研究,旨在阐明不同温度和干旱条件下,石生南亚毛灰藓生理机制的变化规律以及如何通过生理机制的调节以适应环境变化。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料南亚毛灰藓采自重庆市沙坪坝区中梁山海石公园(29°41'35.9"N, 106°24'30.7"E)。该植物为喀斯特地区常见藓类植物,主要以平铺的方式生长在裸露的岩石上,能在岩石表面形成不同的斑块,可通过积累落叶等有机物改善微环境。

1.2 实验方法

1.2.1 材料培养

于西南大学生态实验基地,选择郁闭度约为0.6的地段铺砖,浇水保持砖面充分湿润。将从野外采集且长势良好的南亚毛灰藓放置于砖面上,喷洒1/10 Hoagland培养液。待植物正常生长60 d后,选取长势相似的配子体,切取面积近似的斑块,分别放入24个35 cm×25 cm的锡箔纸盒,以3个锡箔纸盒为一组,重复8组。在培养室内以光照强度3000 lx,昼夜周期12 h/12 h(6:00~18:00),室温(约24°C)条件下恢复培养1星期,然后进行温度和水分处理。

1.2.2 实验处理

取4组植物材料分别进行常温(24.6°C,对照组)、30°C、40°C、50°C的温度处理。4组材料于处理1、2、4 h后取样。

另取4组植物材料进行干旱处理:第1组材料不补充水分(0处理);第2、3、4组分别使植株

保持饱和吸水量的 5%、15%、30% 进行补水处理, 并以 1.2.1 中的光照和温度条件培养 15 d, 并于处理的第 5、10、15 d 补水前取样。补水计算公式为: $M_{\text{水}} = (M_{\text{s}} - 1) \times D\% \times M_{\text{T}}$ 。

式中, $M_{\text{水}}$ 为南亚毛灰藓施加的水分, M_{s} 为 1 g 干重植物材料的饱和含水量, $D\%$ 为施加饱和含水量的百分比, M_{T} 为每个锡箔纸盒中植物总干重质量。

待高温和干旱胁迫完成后, 以植物饱和吸水量的 40% 进行复水处理, 于 1 h 后再次进行取样。每次取样时用刀片快速割取植株茎叶尖部, 每个重复各称取 200 mg 鲜样装入密封袋后置于液氮中保存、备用。

1.2.3 生理指标测定

采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量; 考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量; 酸性茚三酮法进行脯氨酸含量的测定; TBA 法测定丙二醛 (MDA) 含量; 采用 80% 的丙酮研磨法提取叶绿素^[14]。

将南亚毛灰藓鲜样称量后记为 M_1 , 然后于 80℃ 下烘干 24 h, 称量恒重记为 M_2 。

$$\text{相对含水量} = (M_1 - M_2) / M_1 \times 100\% \quad [15]$$

1.2.5 数据处理

使用 SPSS 22.0 软件对生理生化指标进行正态检验(使用 K-S 检验方法)和统计分析, 对实验处理前、后的指标进行重复测量方差分析 (Repeated measure ANOVA)。服从正态分布的数据, 进一步利用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和

LSD 多重比较分析不同时间点和不同处理间各指标的差异。采用 Pearson 相关系数法检验不同处理下南亚毛灰藓的相对含水量、丙二醛、游离脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白、叶绿素之间的相关性。统计显著水平设为 $P = 0.05$ 。采用 Origin 9.0 软件作图。

2 结果与分析

2.1 南亚毛灰藓的相对含水量

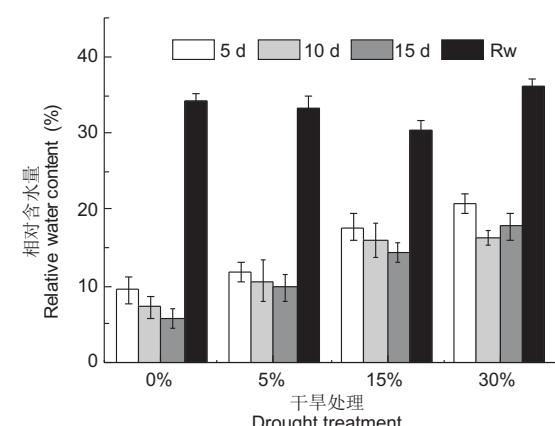
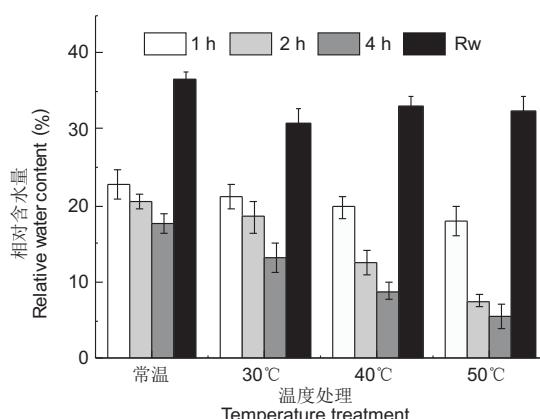
研究结果显示, 随着温度升高和处理时间的延长, 南亚毛灰藓茎叶含水量逐渐下降(图 1)。在不补充水分的条件下, 持续干旱 15 d 后, 南亚毛灰藓的相对含水量保持在 5% ~ 7%。

2.2 生理生化指标的变化特征

2.2.1 脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白的测定

研究结果表明, 温度处理组中, 不同时间点间南亚毛灰藓的脯氨酸含量具有极显著差异 ($P < 0.001$), 且随着温度处理时间的增加呈降低的趋势。干旱处理组中, 不同时间点和不同处理下脯氨酸含量均存在显著差异, 且不同时间点和不同处理二者存在显著的交互作用。脯氨酸含量在对照组(不补水)处理中保持一定的水平, 但会随含水量的增加而升高(表 1, 图 2)。

在 2 种处理下, 南亚毛灰藓可溶性糖含量在不同处理、不同时间点以及时间与处理交互作用三方面都存在极显著差异 ($P < 0.01$)。在 50℃ 度处理和不补水的干旱处理中可溶性糖含量均低于其他处



1、2、4 h 表示分别在 1、2、4 h 时取样; 5、10、15 d 表示分别在 5、10、15 d 时取样; Rw 为复水后进行取样。下同。
1, 2, 4 h indicate sampling after 1, 2, and 4 hours; 5, 10, 15 d indicate sampling after 5, 10, and 15 days; Rw is sampling after re-watering. Same below.

图 1 不同温度和干旱条件下南亚毛灰藓的相对含水量

Fig. 1 Relative water content in *Homomallium simlaense* shoots under different temperature and drought conditions

理,且随含水量的增加可溶性糖含量也显著升高(表1,图2)。

在温度处理组中,南亚毛灰藓可溶性蛋白的含量在不同处理和不同时间点都具有显著差异($P < 0.05$)。干旱条件下,可溶性蛋白在不同时间点以及时间与处理的交互作用上均差异显著。在干旱条件下不补水处理的可溶性蛋白含量低于其他处理组。而对温度和干旱处理组进行复水处理后,植株可溶性蛋白含量则显著升高(表1,图2)。

2.2.2 丙二醛的测定

研究结果显示,温度处理组中,南亚毛灰藓MDA含量在不同处理、不同时间点以及时间与处理交互作用中都具有极显著差异($P < 0.01$)。干旱处理下,MDA含量只在不同时间点间具有显著差异。不补水条件下,随温度和干旱处理时间增加,植株MDA含量显著降低。表明南亚毛灰藓对高温和干旱胁迫具有较强的适应性(表1,图3)。

2.2.3 叶绿素含量的测定

研究结果显示,温度处理组中,南亚毛灰藓叶绿素含量只在不同时间点上具有极显著差异($P < 0.001$),而在干旱处理组中则在不同时间、不同处理以及时间与处理交互作用3方面都具有显著差异。叶绿素含量随处理温度的升高而快速降低,而在不同干旱处理间则随含水量的增加而升高。但经复水处理后叶绿素含量显著上升,表明

胁迫对南亚毛灰藓的光合系统没有造成严重伤害(表1,图4)。

2.3 生理指标的相关分析

高温和干旱处理后,南亚毛灰藓生理指标的相关性分析结果表明,含水量与脯氨酸含量之间存在显著正相关;与可溶性蛋白、可溶性糖、MDA、叶绿素含量呈正相关,说明南亚毛灰藓体内的水分变化对其生理指标的变化具有重要影响(表2)。

3 讨论

水分可以直接影响藓类植物的形态结构^[16]、光合生长^[17]和组织代谢水平^[18-20],是制约喀斯特地区植物生长的主要因子之一。研究表明,藓类在受到胁迫时生理生化特征的变化要比形态特征更加明显,生理反应更为迅速^[21]。喀斯特地区夏季的高温和干旱是影响土壤水分和植物含水量变化的重要因素。对于变水植物(Poikilohydric plants)苔藓来说,体内的含水量在一定程度上可以反映植物的生理活性^[22,23]。藓类植物相比维管植物对低水势的耐受程度更高,同时藓类植物受到高温和干旱胁迫时可通过调节细胞内渗透调节物质的浓度将细胞渗透压维持在一定范围^[24],能与干旱环境中基质的水势保持一致,并能够在长期失水的状态下维持其光合作用和糖类含量^[25],进而减缓植物组织及细胞结构的过度损伤^[15,26]。

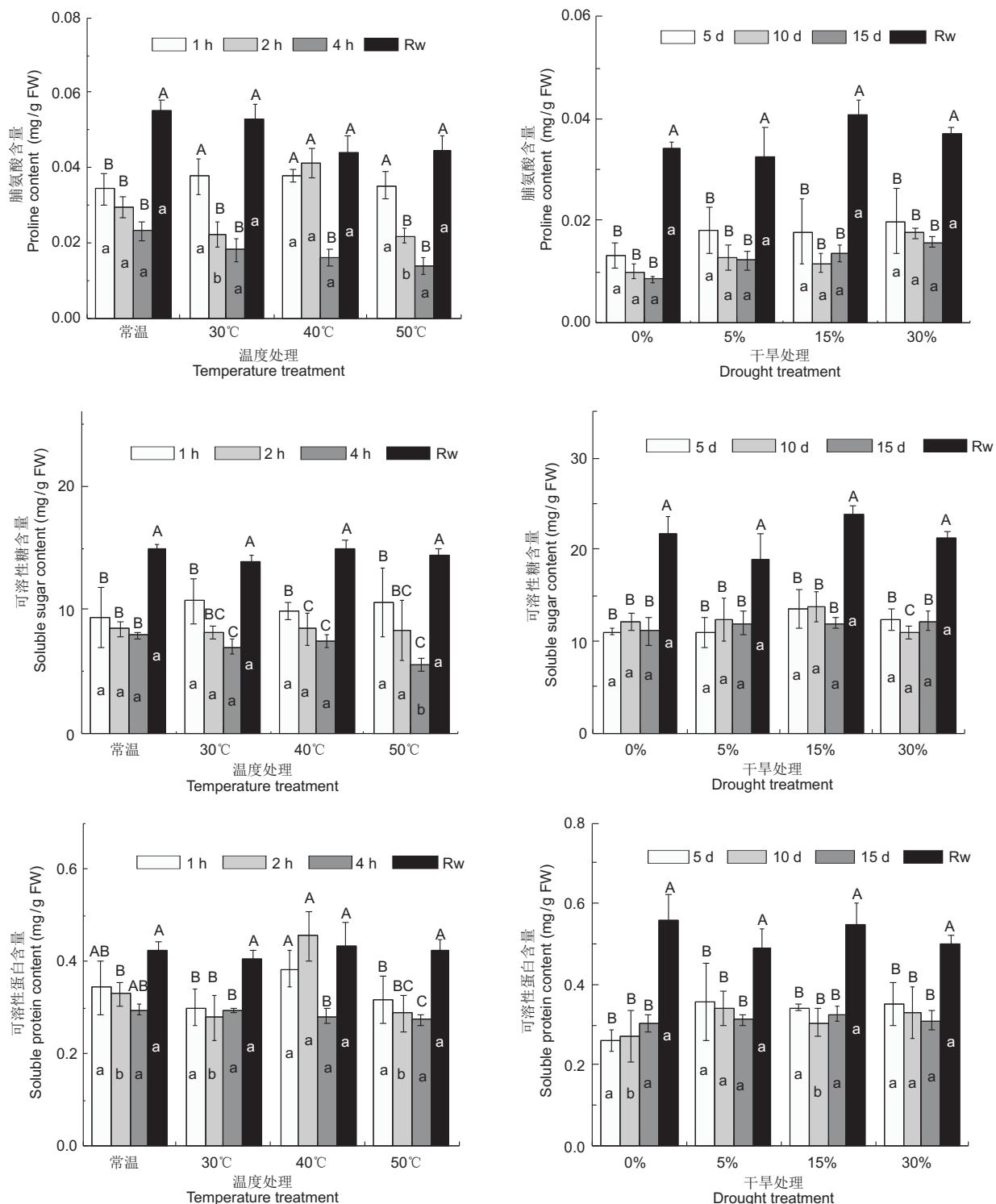
表1 温度和干旱条件下南亚毛灰藓生理特性的重复测量方差分析

Table 1 Repeated measurement ANOVA on the physiological and biochemical characteristics of *H. simlaense* under different temperature and drought conditions

因子 Factor	Pro	Ssu	SPr	MDA	Chl
	P	P	P	P	P
温度处理 Temperature treatment					
Tre	0.063	0.001 **	0.001 **	0.000 **	0.600
Time	0.000 **	0.000 **	0.016 *	0.001 **	0.000 **
Tre × time	0.132	0.003 **	0.159	0.000 **	0.790
干旱处理 Drought treatment					
Tre	0.009 **	0.040 *	0.063	0.522	0.001 **
time	0.000 **	0.000 **	0.000 **	0.001 **	0.000 **
Tre × time	0.001 **	0.009 **	0.000 **	0.116	0.023 *

注: * 和 ** 分别表示在0.05和0.01水平的差异显著性。Pro: 脯氨酸含量; Ssu: 可溶性糖含量; SPr: 可溶性蛋白含量; MDA: 丙二醛含量; Chl: 叶绿素; Tre: 不同处理; Time: 不同时间点; Tre × time: 不同处理 × 不同时间点。下同。

Notes: * and ** indicate significant differences at 0.01 and 0.05 level. Pro: Proline content; Ssu: Soluble sugar content; SPr: Soluble protein content; MDA: Malonaldehyde content; Chl: Chlorophyll content; Tre: Different treatments; Time: Different time points; Tre × time: Different treatment × different time point. Same below.



不同大写字母表示同一处理中不同时间点间存在显著差异 ($P < 0.05$)，不同小写字母表示同一时间点不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。下同。

Different capital letters indicate significant differences between different time points under the same experimental conditions ($P < 0.05$)，different lowercase letters indicate significant differences between different treatments at the same time point ($P < 0.05$)。Same below.

图2 不同温度和干旱条件下南亚毛灰藓脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的比较

Fig. 2 Comparison of proline, soluble sugar, and soluble protein content in *H. simlaense* shoots under different temperature and drought conditions

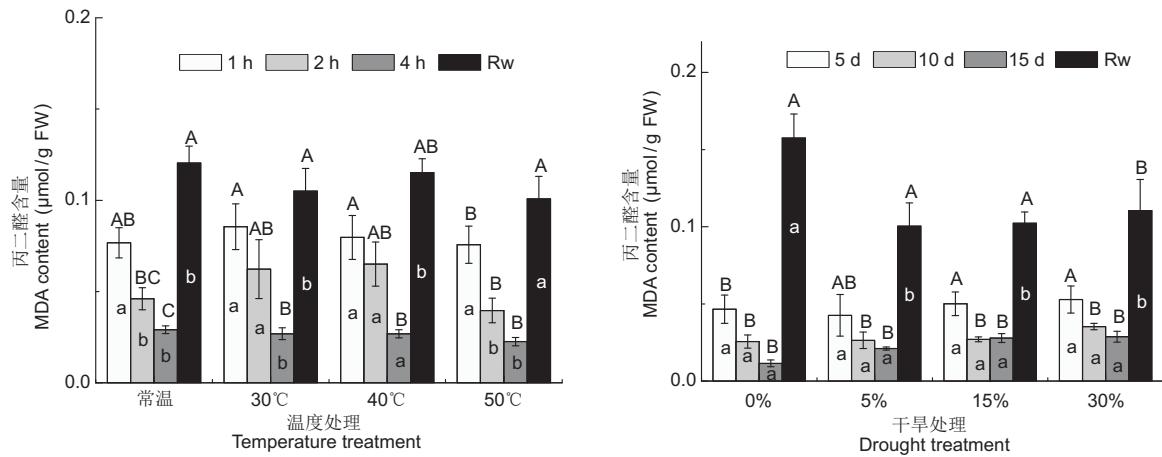


图3 不同温度和干旱条件下南亚毛灰藓 MDA 含量比较
Fig. 3 Comparison of malondialdehyde content in *H. simlaense* shoots under different temperature and drought conditions

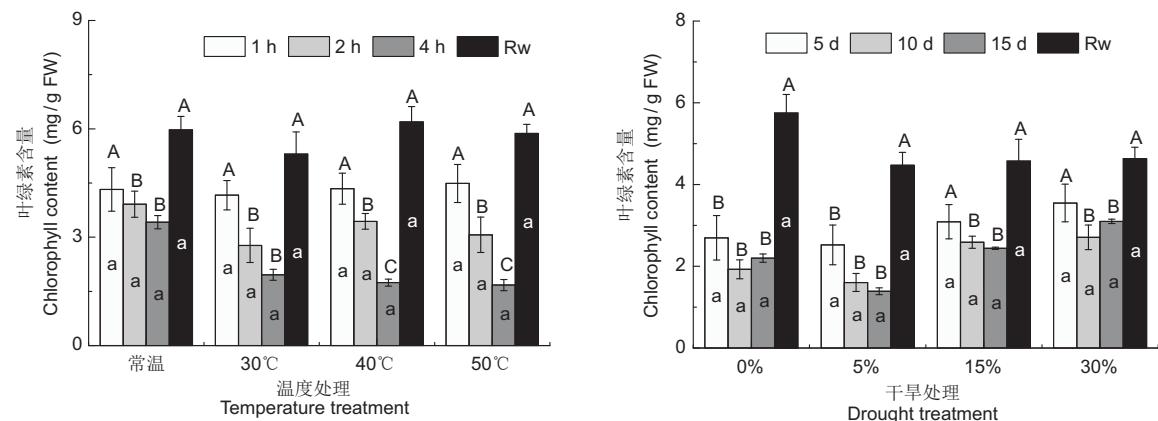


图4 不同温度和干旱处理下南亚毛灰藓叶绿素含量的比较
Fig. 4 Comparison of chlorophyll content in *H. simlaense* shoots under different temperature and drought conditions

表2 不同温度和干旱处理下南亚毛灰藓生理特性与相对含水量间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients among physiological and biochemical characteristics in *H. simlaense* shoots and relative water content in shoots under different temperature and drought conditions

变量 Variables	Pro	Ssu	SPr	MDA	Chl
	P	P	P	P	P
温度处理 Temperature treatment					
Wc	0.983 *	0.826	0.958 *	0.902	0.881
Pro		0.842	0.893	0.899	0.844
Ssu			0.748	0.986 *	0.685
SPr				0.793	0.609
MDA					0.634
干旱处理 Drought treatment					
Wc	0.980 *	0.990 **	0.566	0.993 **	0.676
Pro		0.982 *	0.545	0.993 **	0.535
Ssu			0.662	0.997 **	0.589
SPr				0.608	0.121
MDA					0.584

注: Wc, 植株相对含水量。

Note: Wc, Relative water content in shoots.

研究表明, 维管植物细胞中游离脯氨酸的含量在逆境胁迫时会成倍增加^[16], 但张显强等^[9]研究发现, 石生细尖鳞叶藓(*Taxiphyllum aomoriense* (Besch.) Iwats.)在受到干旱胁迫时脯氨酸含量变化不明显, 但积累了大量的可溶性糖含量。本研究发现, 南亚毛灰藓脯氨酸和可溶性糖的含量在植物相对含水量较低时会保持一定的含量, 但这些指标会随含水量的增加而不断上升, 从而加剧了胁迫, 这可能是长期生存在高温和干旱的环境下使南亚毛灰藓具有了较强的适应干旱环境的能力。

可溶性蛋白含量在一定程度上可以反映植物新陈代谢的能力。研究表明, 随着胁迫程度的增加植物细胞合成蛋白的能力下降, 正常的调控机制减弱从而导致植物新陈代谢降低, 但研究发现东亚砂藓(*Racomitrium japonicum* Dozy et Molk.)随植物体内含水量的减少其可溶性蛋白含量呈现增加的趋势^[19]。本研究也发现, 在含水量较低时, 南亚毛灰藓可溶性蛋白的含量较低, 原因可能是植物以降低生理活性的方式减缓新陈代谢速率从而保持休眠状态, 待复水后恢复正常的新陈代谢状态。

当植物细胞受到水分缺失和极端温度的胁迫时, 细胞膜过氧化程度将会加剧, 超氧化物阴离子自由基和活性氧含量的增加使细胞膜的通透性增强, 从而加速细胞内离子的丧失, 最终打破植物细胞的动态平衡, 而MDA含量增加是其主要的表现方式^[27]。研究表明, 土生对齿藓(*Didymodon vinealis* (Brid.) Zander)MDA含量可随干旱程度的加剧显著增加, 但真藓(*Bryum argenteum* Hedw.)则会逐渐减少^[18]; 青藓(*Brachythecium pulchellum* Broth. et Par.)和尖叶提灯藓(*Plagiomyrium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop)受到水分胁迫时MDA含量也会降低^[28]。本研究得到了与真藓相似的研究结果, 即在不补充水分的干旱条件下, 植物产生的MDA逐渐减少; 但当受到一定程度的水分胁迫时, MDA含量反而显著升高。这说明南亚毛灰藓在含水量极低时产生较少的MDA, 以减轻细胞组织的损伤, 提高植物对环境的适应能力和耐旱能力。不同的藓类因环境差异, 在应对水分胁迫以及高温、干旱造成的失水时具有不同的生理应对机制。

藓类植物因其原始性可以在不同的生境中生长, 对如何保持其光合结构的完整性形成了一套特

殊的生理协调机制^[29]。研究表明, 蕨类植物的叶绿素含量可随干旱程度的增加而降低, 但复水后可以恢复到正常水平^[30], 与本研究得到相似的结论。原因可能是干旱胁迫使得南亚毛灰藓细胞质膜和细胞器受到伤害, 复水后其代谢产物外渗所致^[31], 也可能是极端高温和干旱条件下植物减缓了生理生化反应, 进入休眠状态以适应极端环境条件。当藓类植物细胞外水分环境较好时, 细胞内水势梯度的迅速建立加速了植物对水分的吸收^[32], 从而快速修复胁迫所造成的伤害, 形成自身应对胁迫的生理适应策略^[33]。

自然环境中, 干旱期常伴有高温气候, 使得南亚毛灰藓快速失水而发生胁迫。本研究中, 南亚毛灰藓在温度和干旱处理下, 各项生理指标都与相对含水量呈显著正相关, 同时2种处理下, 生理指标均随含水量的变化发生相应的变化。在含水量较低的条件下, 植物MDA含量极低, 渗透调节物质、叶绿素含量也随之减少, 但仍保持较高的可溶性糖含量以维持细胞渗透压, 保障细胞结构的完整, 避免造成永久性的伤害。复水后, 虽然叶绿素含量明显升高, 但植物仍受到一定程度的胁迫。因此, 石生南亚毛灰藓适应极端环境可能与MDA含量相关, 喀斯特地区严峻的生态环境造就了南亚毛灰藓较强的抗旱能力和生理适应性。

参考文献:

- [1] Change IPOC. Climate change 2007: synthesis report [J]. *Environ Policy Collect*, 2008, 27(2): 408.
- [2] Stocker TF, Qin DH, Plattner GK, Tignor MMB, Allen SK, et al. Climate Change 2013: The Physical Science Basis [M]. New York: Cambridge University Press, 2010.
- [3] 任正果, 张明军, 王圣杰, 朱小凡, 董蕾, 强芳. 1961–2011年中国南方地区极端降水事件变化 [J]. 地理学报, 2014, 69(5): 640–649.
Ren ZG, Zhang MJ, Wang SJ, Zhu XF, Dong L, Qiang F. Changes in precipitation extremes in South China during 1961–2011 [J]. *Acta Geographica Sinica*, 2014, 69(5): 640–649.
- [4] 王素萍, 张存杰, 李耀辉, 冯建英, 王劲松. 基于标准化降水指数的1960–2011年中国不同时间尺度干旱特征 [J]. 中国沙漠, 2014, 34(3): 827–834.
Wang SP, Zhang CJ, Li YH, Feng JY, Wang JS. Analysis of multi-timescale drought variation based on standardized precipitation index in China during 1960–2011 [J]. *Journal of Desert Research*, 2014, 34(3): 827–834.

- [5] 郑景云, 吴茂炜, 郝志新, 张学珍. 中国东部夏季降水的年代际变化格局——观测与 CESM 控制试验模拟结果的对比 [J]. 地理研究, 2016, 35(1): 14–24.
Zheng JY, Wu MW, Hao ZX, Zhang XZ. Spatial pattern of decadal variation of summer precipitation in Eastern China: comparison of observation and CESM control simulation [J]. *Geographical Research*, 2016, 35(1): 14–24.
- [6] 张俊佩, 张建国, 段爱国, 王军辉. 中国西南喀斯特地区石漠化治理 [J]. 林业科学, 2008, 44(7): 84–89.
Zhang JP, Zhang JG, Duang AG, Wang JH. Ecological control of rocky desertification in karst areas of Southwest China [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(7): 84–89.
- [7] 宋同清, 彭晚霞, 杜虎, 王克林, 曾馥平. 中国西南喀斯特石漠化时空演变特征、发生机制与调控对策 [J]. 生态学报, 2014, 34(18): 5328–5341.
Song TQ, Peng WX, Du H, Wang KL, Zeng FP. Occurrence, spatial-temporal dynamics and regulation strategies of karst rocky desertification in Southwest China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(18): 5328–5341.
- [8] Jones PD, New M, Parker DE, Martin S, Rigor IG. Surface air temperature and its changes over the past 150 years [J]. *Rev Geophys*, 1999, 37(2): 173–199.
- [9] 张显强, 张来, 何跃军, 冯晓英, 孙敏. 喀斯特石漠结皮细尖鳞叶藓的吸水机制及耐旱适应性 [J]. 生态学报, 2010, 30(12): 3108–3116.
Zhang XQ, Zhang L, He YQ, Feng XY, Sun M. Water uptake mechanism and desiccation-tolerant adaptation of *Taxiphyllum aomoriense* crust in karst rocky desertification [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(12): 3108–3116.
- [10] 张天汉, 代玉, 王智慧, 张朝晖. 贵州关岭县喀斯特峰丛石漠区苔藓群落生态特征 [J]. 中国岩溶, 2014, 33(2): 192–200.
Zhang TH, Dai Y, Wang ZH, Zhang CH. Ecological characteristic of bryophyte communities from karst peak cluster rock desertification in Guanling county, Guizhou [J]. *Carsologica Sinica*, 2014, 33(2): 192–200.
- [11] 张天汉, 王智慧, 张朝晖. 贵州思雅河河谷地区喀斯特峰丛石漠苔藓植物群落研究 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(10): 2104–2112.
Zhang TH, Wang ZH, Zhang CH. Distribution of bryophyte communities from karst peak cluster rock desertification in valley of Siya river, Guizhou province [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2013, 33(10): 2104–2112.
- [12] 管炜, 张朝晖. 喀斯特石漠生态系统不同自然演替阶段中苔藓植物多样性特征分析 [J]. 植物科学学报, 2014, 32(6): 577–585.
Guo Y, Zhang CH. Analysis of bryophytes diversity features in various successional stages of a karst rocky desertification ecosystem [J]. *Plant Science Journal*, 2014, 32(6): 577–585.
- [13] 党成强, 黄慧敏, 董蓉, 陈森, 高婷, 陶建平. 重庆中梁山不同石漠化生境中石生南亚毛灰藓斑块的空间分布格局 [J]. 植物学报, 2017, 52(5): 598–607.
Dang CQ, Huang HM, Dong R, Chen M, Gao T, Tao JP. Spatial distribution pattern of epilithic moss *Homomallium simlaense* patches in rocky desertification habitats in Zhongliang mountain, Chongqing, Southwest China [J]. *Bulletin of Botany*, 2017, 52(5): 598–607.
- [14] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [15] 尹本丰, 张元明, 娄安如. 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 [J]. 植物生态学报, 2016, 40(7): 723–734.
Yi BF, Zhang YM, Lou AR. Impacts of the removal of vascular plants on physiological and biochemical characteristics of *Syntrichia caninervis* during winter season in a temperate desert [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(7): 723–734.
- [16] 尹本丰, 张元明. 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 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(5): 517–529.
Yi BF, Zhang YM. Impacts of freeze-thaw processes on antioxidant activities and osmolyte contents of *Syntrichia caninervis* under different desert microhabitats [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(5): 517–529.
- [17] 张显强, 王世杰, 孙敏. 干旱和复水对喀斯特石生反叶扭口藓 (*Barbula reflexa* (Brid.) Brid.) 叶绿素荧光特性的影响——以贵阳市花溪区附近严重石漠化区域为例 [J]. 中国岩溶, 2014, 33(1): 77–81.
Zhang XQ, Wang SJ, Sun M. The drought stress and rehydration influence on chlorophyll fluorescence characteristics of *Barbula reflexa* (Brid.) Brid. in areas of karst rocky desertification: Case study near Huaxi district, Guiyang city [J]. *Carsologica Sinica*, 2014, 33(1): 77–81.
- [18] 石勇, 赵昕, 贾荣亮, 李新荣. 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 [J]. 中国沙漠, 2012, 32(3): 683–690.
Shi Y, Zhao X, Jia RL, Li XR. The reactive oxygen species scavenging mechanism of *Bryum argenteum* and *Didymodon vinealis* in biological soil crusts under gradual drought stress [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(3): 683–690.
- [19] 沙伟, 王欢, 师帅. 旱后复水对东亚砂藓生理生化指标的影响 [J]. 植物科学学报, 2010, 28(2): 246–249.
Sha W, Wang H, Shi S. Effects of rewetting on the physio-biochemical indexes of *Racomitrium japonicum* in long-time drought [J]. *Plant Science Journal*, 2010, 28(2):

- 246–249.
- [20] 吴玉环, 程佳强, 冯虎元, 安黎哲, 高谦, 程国栋. 耐旱藓类的抗旱生理及其机理研究 [J]. 中国沙漠, 2004, 24(1): 23–29.
Wu YH, Cheng JQ, Feng HY, An LZ, Gao Q, Chen GD. Advances of research on desiccation-tolerant moss [J]. *Journal of Desert Research*, 2004, 24(1): 23–29.
- [21] Reynolds LA, Mcletchie DN. Short distances between extreme microhabitats do not result in ecotypes in *Syntrichia caninervis* [J]. *J Bryol*, 2011, 33(2): 148–153.
- [22] Brown JH, Ernest SKM. 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 [J]. *BioScience*, 2002, 52(11): 979–987.
- [23] Huxman TE, Smith MD, Fay PA, Knapp AK, Shaw MR, et al. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency [J]. *Nature*, 2004, 429(6992): 651–654.
- [24] Nagao M, Oku K, Minami A, Mizuno K, Sakurai M, et al. Accumulation of theanderose in association with development of freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens* [J]. *Phytochemistry*, 2006, 67(7): 702–709.
- [25] Oliver MJ, Wood AJ, O’Mahony P. How some plants recover from vegetative desiccation: A repair based strategy [J]. *Acta Physiol Plant*, 1997, 19(4): 419–425.
- [26] Santarius KA. The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost, desiccation and heat resistance [J]. *Planta*, 1973, 113(2): 105–114.
- [27] 范苏鲁, 苑兆和, 冯立娟, 王晓慧, 丁雪梅, 甄红丽. 干旱胁迫对大丽花生理生化指标的影响 [J]. 应用生态学报, 2011, 22(3): 651–657.
Fan SL, Yuan ZH, Feng LJ, Wang XH, Ding XM, Zhen HL. Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(3): 651–657.
- [28] 项俊, 赵芳, 方元平, 陈娟. 水分和钙胁迫对苔藓植物生理生化指标的影响 [J]. 环境科学与技术, 2010, 33(12): 70–74.
Xiang J, Zhao F, Fang YP, Chen J. Effects of calcium and water stress on physiological and biochemical indexes of bryophytes [J]. *Environmental Science & Technology*, 2010, 33(12): 70–74.
- [29] Tuba Z, Protor CF, Csintalan Z. Ecophysiological responses of homoiochlorophyllous and poikilochlorophyllous desiccation tolerant plants: a comparison and an ecological perspective [J]. *Plant Growth Regul*, 1998, 24(3): 211–217.
- [30] Csintalan Z, Takács Z, Proctor MCF, Nagy Z, Tuba Z. Early morning photosynthesis of the moss *Tortula ruralis* following summer dew fall in a Hungarian temperate dry sandy grassland [J]. *Plant Ecol*, 2000, 151(1): 51–54.
- [31] Saxena DK, Harinder. Uses of bryophytes [J]. *Resonance*, 2004, 9(6): 56–65.
- [32] 李朝阳, 田向荣, 陈军, 李菁. 脱水与复水过程中湿地匍灯藓的生理生化响应 [J]. 广西植物, 2009, 29(1): 139–142.
Li CY, Tian XR, Chen J, Li J. Physiological response of *Plagiomnium acutum* during desiccation and rehydration process [J]. *Guizhou Botany*, 2009, 29(1): 139–142.
- [33] 衣艳君, 刘家尧. 毛尖紫萼藓 (*Grimmia pilifera* P. Beauv) PS II 光化学效率对脱水和复水的响应 [J]. 生态学报, 2007, 27(12): 5238–5244.
Yi YJ, Li JR. Photochemical analysis of PS II in response to dehydration and rehydration in moss *Grimmia pilifera* P. Beauv [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5238–5244.

(责任编辑: 周媛)