

# 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学研究综述

张元明<sup>1,2</sup>, 曹 同<sup>2,3</sup>, 潘伯荣<sup>1</sup>

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2. 上海师范大学生物系, 上海 200234; 3. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 100015)

**摘要:** 苔藓植物一般生活在阴湿的地方, 但也有不少种类具有极强的耐旱性, 在干旱和半干旱地区也有分布。在干旱和半干旱地区, 影响苔藓植物分布的环境因子包括降水、pH 值、CaCO<sub>3</sub> 含量、植被盖度、有机质含量以及土壤质地等, 其中起重要作用的是降水。在干旱环境下, 苔藓植物作为环境演替过程中主要的先锋植物, 还参与土壤结皮的形成, 在生物防沙、固沙和生态小环境的改善中发挥着不可替代的作用。

**关键词:** 苔藓植物; 生态学研究; 干旱和半干旱地区; 综述

## A Review on the Studies of Bryophyte Ecology in Arid and Semi-arid Areas

ZHANG Yuan-Ming<sup>1,2</sup>, CAO Tong<sup>2,3</sup>, PAN Bo-Rong<sup>1</sup> (1. *Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China*; 2. *Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110015, China*; 3. *Department of Biology, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(7): 1129~1134.

**Abstract:** The common habitat of bryophytes is restricted to dankness, but some bryophytes, such as the species of Pottiaceae, Grimmiaceae, Bryaceae and so on, are able to survive in arid and semi-arid areas with strong ability of drought tolerance. These bryophytes, in this sense, have to tolerate great heat and drought. Arid and semi-arid environments often support a low cover of vascular plants, which provide a niche for non-vascular plants such as mosses, lichens and liverworts. Under the pressure of extreme desiccation, bryophyte species have developed some morphological and ecological characteristics to adapt to arid environments. Generally, there are two life strategies for them to adapt to dry conditions, i. e. drought-avoidance and drought-tolerance. In order to reduce their water loss, they grow in tuft or cushion forms, which enable them to enhance ability of water retention and reduce air movement on their leaf surface. As a result, the evaporation then can be decreased. Their blades curve intensely and attach to stem when environment conditions become dry so that they can avoid great evaporation and prevent themselves from being damaged by exposure to strong sunlight. Additionally, they have white seta on top of blades, through which the plant can reflex strong sunlight. It was confirmed by experiments that certain bryophyte species possessing seta, such as *Grimmia pulvinata*, *Tortula intermedia* and so on, lost less water than other species having no seta on top of blade under similar environment conditions.

Ecologically, a number of environmental factors influence the survival of bryophytes in arid and semi-arid areas. Due to their poikilohydric nature, one of the most critical of these is external water. In absence of water, photosynthesis ceases and the plants become dormant. Apart from influence of water, the distribution of bryophytes in arid and semi-arid areas are related to total annual rainfall, soil pH, calcium carbonate level, plant cover, texture, organic carbon and soil texture. Rainfall is a primary determination

基金项目: 中国科学院知识创新重大资助项目 (KZCX1-10-05; KZCX1-08-03)。

收稿日期: 2000-09-20 万方数据 日期: 2002-01-25

作者简介: 张元明 (1972~), 男, 新疆人, 博士, 副研究员。主要从事干旱区植生态学研究。

of plant cover, which in turn affects light, nutrient availability and therefore the distribution of bryophytes. It also can be inferred from literatures that diversity and density of bryophyte populations are much lower in deserts than that at higher elevations in nearby mountain areas. As the diversity and density of bryophyte populations increase with elevation, the number of species comprising an aggregate is also expected to increase.

Meanwhile, being the pioneer plants, they involve in the process of establishment of soil crust, which has great importance in arid environment. They play an important role in desert ecosystem such as indicating of vegetation type, soil-holding, sand fixation and so on. In arid and semi-arid areas, the surface of desert may become stabilized biologically to give a softer and more permeable layer that acts as a basis for further plant colonization. The first stage is infiltration and covering with a weft of algae. Then the next stages in crust stabilization are made by bryophytes. On this type of stabilized crust, especially where there is some shade from fall sun, the bryophytes of arid regions often can reach their greatest development, with what can be a rich bryophyte flora. Ecologically, such kind of flora is of significant ecological importance in arid areas, especially in those areas where the environment problems become increasingly serious. That is why desert bryophytes, especially those species involved in crust formation, can absorb attentions of bryophyte scientists nowadays.

**Key words:** bryophyte; ecology; arid and semi-arid areas; research review

文章编号:1000-0933(2002)07-1129-06 中图分类号:Q949.35 文献标识码:A

苔藓植物是植物界中的一大类群,是种数仅次于种子植物的高等植物,在自然界中起着十分重要的作用。它们在植被类型的指示和演替、水土保持和防止水土流失中起着十分重要的作用。同时,由于苔藓植物对环境因子的变化极其敏感,故又是环境的指示植物。作为环境演替过程中主要的先锋植物,苔藓植物又参与土壤结皮的形成,在生物防沙、固沙和生态小环境的改善中发挥着不可替代的作用<sup>[1]</sup>。它们一般生活在阴湿的地方,但也有不少种类具有极强的耐旱性,如丛藓科、真藓科等某些种类能长期忍受干燥和阳光直射,能生活在裸露的岩石和沙丘上,充分显示出其在荒漠生态系统中独特的生物多样性特点和发挥的重要作用<sup>[2]</sup>。

国外有关干旱和半干旱地区苔藓植物生态学研究开展得较早,已经从定性研究阶段进入定量研究阶段,从苔藓植物对干旱环境的形态适应、水分生理等研究领域进入到数量化分析苔藓植物的分布格局同环境关系的研究领域,只是到了近些年有减弱的趋势。而国内在该领域的研究工作尚处于空白状态。因此,应该大力加强干旱和半干旱地区苔藓植物生态学的研究工作。

## 1 苔藓植物对干旱环境的适应性

### 1.1 干旱环境下苔藓植物的水分状况及耐旱性

干旱和半干旱地区的一个共同的特征就是环境因子的变化幅度较大<sup>[3]</sup>,环境条件恶劣,各种环境因子之间作用十分复杂。在恶劣的环境下,植物体忍耐干旱是指保持温度变化平衡的能力,以此来避免植物体由于干旱而造成的损伤。一般而言,对于变水植物来说,其植物体器官在干旱期间控制失水的能力很小或没有,而且没有针对失水的形态结构上的适应,但是它们具有忍耐生理性失水的能力,同时具有长期忍耐干旱的组织,这些组织能够在水分条件恢复时有能力继续发挥作用<sup>[1]</sup>。在干旱、半干旱地区,苔藓植物不仅生长在水分条件良好的山区,同时还能在自然条件恶劣的山前荒漠带生长,在维管植物个体之间的空地,甚至在没有维管植物生长的裸地上,地衣和苔藓植物都占有着一定的生态位<sup>[4,5]</sup>。

苔藓植物的水分含量依种类不同而不同,从低于植物体干重的 50% 到高于干重的 2000% 不等<sup>[6]</sup>。一般而言,苔藓植物具有较强的耐旱性,特别是生理耐旱<sup>[7]</sup>。从生理生态的角度而言,苔藓植物与维管植物的主要差别在于,苔藓植物属于变水植物<sup>[8]</sup>,其变水特征决定了其含水量随环境的变化而变化,植物体内含水量的变化直接影响着许多生理代谢过程。当环境干旱时,它们迅速失水而呈干燥状态;当环境变

湿时,它们可迅速吸水而恢复正常的生理代谢活动。以丛本藓(*Anoetangium compactum*)为例,将在黑暗并干燥的条件下收藏 19 年后的此种植物放置在适于其生长的环境下,它仍具有生活力<sup>[9]</sup>。对于苔藓植物来说,当水分条件恢复时,其配子体能最大限度地进行光合作用以迅速有效地吸收水分<sup>[10]</sup>。因此,苔藓植物在失水状态下忍耐干旱的时间越长,其进行光合作用和生长的时间就越短<sup>[11]</sup>。苔藓植物的生长与其处于良好水分条件的时间长短有密切的关系<sup>[11,12]</sup>。由于干旱常常伴随着高温,耐旱的苔藓植物也通常可以忍耐高温。例如曲柄藓(*Campylopus flexuosus*)、角齿藓(*Ceratodon purpureus*)和扭口藓(*Barbula gracilis*)在 100℃ 条件下处理 30min 后可以继续生存,其生长状况与对照材料相比没有显著的差异<sup>[11]</sup>。苔藓植物所具有的耐旱能力是由于它们的一些特殊的生理特征所致。一般认为苔藓植物在干旱的环境中具有两种生存对策以适应干旱:一是避免干旱;二是忍耐干旱<sup>[13]</sup>。如耐旱种土生墙藓(*Tortula ruralis*)除具有小的液泡以外,对干旱所造成的膜系统的损害具有很强的修复能力,可将受损的膜系统渐渐的全部修复。而非耐旱种的修复能力十分有限。因此,具有修复受损膜系统的能力被推测是耐旱苔藓植物的特征<sup>[14]</sup>。苔藓植物的耐旱特征也与其细胞具有低的水势有关。耐旱的苔藓植物种类(即使耐旱性较差的种类)所能忍耐的低水势比相应的维管植物要低,而且通常与干旱环境的基质水势保持一致,因而一旦环境变湿润,植物与环境之间所建立的明显的水势梯度可以加速水分的运动<sup>[6]</sup>。

苔藓植物的耐旱性与环境有关。长期生长在湿润环境下的种类耐旱性较弱,而长期生长在干旱环境下的种类具强的耐旱性。干旱的环境促进植物耐旱能力的提高是由于植物长期适应的结果。

## 1.2 苔藓植物对干旱环境的形态适应

干旱和半干旱地区,苔藓植物经过长期对干燥环境的适应,不仅在生理上形成了许多耐旱特征,同时形成了一些特殊的形态结构以适应其面临的不断干旱的环境、减少水分的散失。这些特征有:① 植物体呈垫状丛生。这样的生长型可以提高毛细管系统的持水力、减小空气在叶片表面的运动,因而减少了水分的蒸发<sup>[6]</sup>。如旱藓(*Indusiella thianschanica*)植物体矮小,茎直立,高不超过 1cm<sup>[15]</sup>,在强光照下大大减少了水分的散失。② 叶片干燥时强烈卷缩。如旱藓和墙藓的叶片常内卷和背卷而减少水分蒸发<sup>[15]</sup>。除此以外,有些种类在叶片卷缩时还能将其叶片紧紧地裹在茎上,这样不仅防止了叶片水分的蒸发,同时还保护茎不受强光损伤<sup>[16]</sup>。③ 叶片具毛状尖。这些毛状尖可以通过反射入射的光照而减少水分蒸发,同时防止过强的辐射对苔藓植物引起的伤害<sup>[6]</sup>。实验表明,具毛状叶尖的紫萼藓(*Grimmia pulvinata*)和墙藓(*Tortula intermedia*)比不具毛尖的同种植物垫丛少失去 30% 的水分<sup>[17]</sup>。④ 叶片细胞壁具疣状突起。如丛藓科(Pottiaceae)和大帽藓科(Encalyptaceae)的植物,叶片上的疣状突起可以反射太阳辐射,因此有助于维持植物体处于低温状态并减小蒸发。同时它们也有利于水分传导,使水分尽快被细胞吸收<sup>[15,18]</sup>。有些种类,如绿色流苏藓(*Crossidium chloronotos*)和斜叶芦苔藓(*Aloina obliquifolia*)的叶腹面还具有特殊的结构——绿色丝状体,其细胞质浓厚,而且能随环境的潮湿而伸展,同时在干旱的条件下担负光合作用的功能。这是此类植物在干旱环境中能正常生长发育的特殊构造之一<sup>[19]</sup>。

## 2 干旱和半干旱环境中影响苔藓植物分布的环境因子

### 2.1 干旱环境中水分条件对苔藓植物分布的影响

由于苔藓植物特殊的生理生态学特性,在外界环境因子中起主要作用的是水分条件。当水分条件恶劣时,它们便停止光合作用而转入休眠阶段。它们的生活史特征、种群和生态学特性或多或少地依赖于对水利用的有效性<sup>[20]</sup>。地衣植物能改善土壤结构从而提高土壤的蓄水能力<sup>[21]</sup>。随后,苔藓植物在较稳定的土壤层上进行生长。但是,有些苔藓植物如 *Barbula crinita* 能够在风蚀很严重的沙土上生长,在只有几毫米的降雨之后,它能够迅速地伸展叶片吸收水分,进行生长<sup>[4,16]</sup>。小气候影响苔藓植物分布最典型的例子是 *Tortula pagorum*。该种生长于荒漠树种 *Callitris* 和 *Alectryon* 的树基部和树皮上。这种小生境具有很好的遮阴度,在雨后能通过树皮上的许多小“通道”获得更多的水分。同样,苔类植物 *Asterella drummondii* 在干旱地区的岩石下十分常见。在这种环境下,它能更好地吸收水分和减少蒸发<sup>[5]</sup>。

### 2.2 干旱环境垂直带高度对苔藓植物分布的影响

干旱和半干旱地区的山体在很小的垂直带范围内往往包括多种植被类型,而这些植被带通常可以通

过占优势的维管植物加以识别。植物群落明显的变化同随海拔升高而增加的年降水量有关<sup>[20]</sup>。在这些地区有很多环境因子影响苔藓植物的生长。可以肯定,荒漠地区苔藓植物种群多样性和种群密度要低于临近的海拔较高的山区<sup>[22]</sup>。但目前还缺乏这方面的数据比较。基于在干旱区的较高海拔地区,雌雄异株种类分布较为分散的特点,Wyatt 等曾提出雌雄同株的种类比异株的种类更具选择优势的假说。同时,该假说还推测在干旱地区雌雄同株的种群数量要高于异株种群<sup>[23]</sup>。雌雄异株种类在较高海拔地区比较容易见到孢子体,而雌雄同株种类孢子体的产生则不受海拔高度的影响<sup>[24]</sup>。孢子体的产生同雌雄同株具有密切的相关性<sup>[24,25]</sup>。Longtong 指出多数苔藓植物产生孢子体是常见的<sup>[26]</sup>。Scott 还观察到干旱荒漠地区苔藓植物产生孢子体的比率要大于生于中生环境下的种类<sup>[16]</sup>。

Scott 认为,在荒漠地区,苔藓植物群落趋向于空间分布的异质性<sup>[16]</sup>。在新墨西哥州南赤华环荒漠,苔藓植物种群之间有着十分明显的界限。它们通常聚集在峡谷地带以最大限度地减少暴露和增大对水分的利用率。在干旱荒漠地区的山体中,随着海拔的升高,年降水量显著增加,这就造成了丰富多样的维管植物群落<sup>[27]</sup>。对于苔藓植物来说,随着海拔的升高,有如下的发展趋势:多样性增加;种群密度增加;侧蒴藓类更为常见;更多的种类是相关出现的。Slack 发现,在美国纽约 Adirondack 山的阔叶林带(490~730m)与针林带(730~1340m)之间,苔藓植物种的多样性变化很小,而在海拔较高的高山带(1460m),则有较大的变化<sup>[28]</sup>。

侧蒴藓类的分布很少受干燥环境的影响,但它们的分布是否受海拔高度的影响却仍然是未知数<sup>[29]</sup>。在 Stark 调查的所有样方中,顶蒴藓类占绝对优势。但在低海拔地区,某些侧蒴藓类如 *Brachythecium* 和 *Fabronia* 等较为常见。而另一些侧蒴藓类如 *Eurhynchium*, *Hedwigia*, *Homomalium*, *Leskeella* 和 *Pseudoleskeella* 等只局限于在高海拔地区分布。而在这些高海拔样方中,只有 *Encalypta* 这类的顶蒴藓类才有分布<sup>[24]</sup>。他同时还发现,在调查样方中,Aytoniaceae 科中叶状体苔类(主要是 *Reboulia* 的一些种类)分布十分广泛,而且主要集中在中海拔地区,只有 *Plagioglasma* 的一些种类分布在低海拔的荒漠地区。

### 2.3 其它环境因子对苔藓植物分布的影响

在所有的环境因子中,每一个因子对物种组成的影响都不是单一的<sup>[30]</sup>。如植物盖度直接影响着光照、养分利用率和地表覆被的水平等;同时它还和湿度、有机质含量和渗透能力有关<sup>[4]</sup>。

在干旱和半干旱的环境中,影响地表植被分布的因素包括生物的和非生物的因素。其中一个稳定的底土层是地衣生长所必需的先决条件<sup>[30]</sup>。因此,在不稳定的沙土或粘土上几乎见不到它们<sup>[5]</sup>。土壤与环境因子之间相互关系是十分复杂的,尤其是要同时反映诸如小地形、坡度和土壤稳定性等因子的变化时,就显得更加困难。目前对干旱地区上述因子之间相互关系还缺乏定量的研究。即使有这方面的研究也只是集中在石生地衣群落和森林生态系统中的苔藓和地衣植物<sup>[30~32]</sup>。例如,在澳大利亚东部干旱和半干旱地区,地面生苔藓植物和地衣植物生态学与生物地理学研究表明,降水量和降水分布、土壤  $\text{CaCO}_3$  和钠离子含量等是影响苔藓和地衣分布的主要环境因子<sup>[33~36]</sup>。应用典范对应分析方法,Eldridge 定量的研究了澳大利亚东部半干旱地区的苔藓植物和地衣植物的分布与环境变量之间的关系。研究表明,苔藓植物的分布同年降水量、土壤 pH 值、 $\text{CaCO}_3$  含量、植被盖度、有机质含量以及土壤质地等环境因子相关;地衣植物的分布同年降水量、土壤 pH 值、 $\text{CaCO}_3$  含量、植被盖度、地表侵蚀、有机质含量以及地表覆盖物等环境因子相关。其中,降水是影响苔藓植物和地衣植物分布的最主要的因子<sup>[4]</sup>。

### 3 荒漠地区苔藓植物在土壤结皮中的作用

世界范围内的荒漠土壤都或多或少地存在着结皮现象。导致结皮的产生有物理、化学和生物的因素。其中,生物结皮在荒漠地区最具生态意义。

#### 3.1 苔藓植物参与土壤结皮的机理

苔藓植物作为整体在群落演替的过程中起着十分重要的作用。这些小型植物是许多初生演替阶段的先锋种,它们通常群集在开阔、贫瘠、且多是维管植物无法生存的地方。苔藓植物和地衣一旦定居以后,由于加速了生物风化数据,累积风尘物质包括植物的一些必要元素(如 K、P 和 S)而提高了土壤的形成速度。同时由于有机质的积累、微生物的侵入,使基质中养分的可利用性提高<sup>[37,38]</sup>。当有机层达到足够厚度时,草

本和木本植物便可侵入。

尤其在荒漠地区的沙地和流动沙地上,苔藓植物能参与土壤结皮的过程,显示出其在干旱和半干旱荒漠地区重要的生态价值。干旱和半干旱荒漠地区即便是树木和灌丛很稀疏,它们的根系却十分发达,有时能延伸至 50m 以上。在土壤结皮形成的最早阶段,首先由藻类(主要是蓝绿藻)在沙漠中树木、灌丛和草本植物的根际以及根毛区开始生长,形成早期的藻类——根系结皮,但这种结皮十分脆弱。随后有地衣植物开始生长,有许多地衣种类能够固氮,为下一阶段苔藓植物的定居奠定良好的基础;或者不经过地衣阶段,苔藓植物也可以直接在藻类结皮的基础上进行生长<sup>[4,5,16]</sup>。当藻类和地衣植物改善沙土结构从而提高其蓄水能力后,苔藓植物便在其上进行生长<sup>[21]</sup>。

### 3.2 苔藓植物在参与土壤结皮过程中的生活方式

在荒漠沙地最炎热、干旱的季节(同时也是沙丘流动性最强的时候),苔藓植物便匍匐于沙面生长,由于这时有花植物均已凋谢或死亡,苔藓植物便成为固定沙丘的主要贡献者。它们连续不断地在沙丘表面形成腐殖土壤,或多或少地形成了永久性固定沙丘,同时也为永久性维管植被的生长创造了条件<sup>[16]</sup>。苔藓植物在沙地上生长要面临沙丘的移动、高太阳辐射与巨大的蒸发和由此造成的干旱等问题<sup>[16]</sup>。其中最难解决的是沙丘的流动问题,因为苔藓植物会被流动的沙丘所掩埋。Moor 研究表明,生长于澳大利亚海岸沙丘上的苔藓植物,如 *Barbula torquata* 和 *Tortula princeps* 能够在被沙丘掩埋达 4cm 的情况下穿透沙层继续生长,同时这些种类也是内陆干旱和半干旱荒漠地区的主要苔藓植物<sup>[39]</sup>。有些苔藓植物如 *Barbula crinita* 能够在风蚀很严重的沙土上生长,在只有几毫米的降雨之后,它能够迅速地伸展叶片吸收水分进行生长<sup>[4,16]</sup>。在土壤结皮过程中,苔藓植物发挥的主要作用是产生大量的假根,并将其附着于沙丘上,从而达到固定沙丘的目的<sup>[16]</sup>。但是由于藻类、地衣和苔藓植物形体细小且生长速率慢,因此只起到改善沙地小环境和固定流动沙丘的作用,真正能够在流动沙地上进行正常生长的只有维管植物。

### 3.3 苔藓植物参与土壤结皮过程中的环境因子

在这个过程中水分条件无疑是影响苔藓植物生长的最主要的因素。但其它环境因子如光照、微地形等也有着十分主要的作用。往往在沙丘形成的背阴处,苔藓植物生长十分繁茂。地表的裂缝和降水过后的小冲沟能够聚集和保持多余的养分和水分,在这些地方往往聚集着生长良好的苔藓植物<sup>[16]</sup>。

苔藓结皮是干旱和半干旱地区(尤其在沙漠地区)土壤表面由于苔藓植物的生长而形成的土壤层块,它对土壤理化性质的改变和维持土壤肥力起着重要作用。在这个过程中,苔藓植物不是最初的沙丘定居者,但却是固沙的主要贡献者,故它又是沙土固定的首要标志。在荒漠地区的沙地和流动沙地上,苔藓植物能参与土壤结皮的过程,显示出其在干旱和半干旱荒漠地区重要的生态价值,尤其在荒漠化问题日益严峻的今天,这种生态价值便显得更加重要。因此,苔藓植物参与土壤结皮的过程及其机理的研究无疑将会成为今后荒漠地区苔藓植物生态学研究的重点。

### 参考文献

- [1] Vitt D H. Patterns of growth of the drought tolerant moss, *Racomitrium microcarpon*, over a three year period. *Lindbergia*, 1989, **15**(6): 181~187.
- [2] Chen B J (editor in chief) (陈邦杰主编). *Genera Muscorum Sinicorum* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1963. 27~30.
- [3] Tongway D J. Small-scale patch heterogeneity in semi-arid landscape. *Pacific Conservation Biology*, 1994, **1**(2): 201~208.
- [4] Eldridge D J, Tozer M E. Environmental factors relating to the distribution of terricolous bryophytes and lichens semi-arid eastern Australia. *The Bryologist*, 1997, **100**(1): 28~39.
- [5] Eldridge D J, Tozer M E. Distribution and floristics of bryophytes associated with soil crust in arid and semi-arid New South Wales. *Australian Journal of Botany*, 1996, **44**(2): 223~247.
- [6] Wu P C (editor in chief) (吴鹏程主编). *Bryological Biology: Introduction and Divers Branches* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1963. 138.
- [7] Lee J, Lee R. Desiccation injure in mosses. I. Intraspecific differences in the effect of moisture stress on photosynthesis. *New Phytol.*, 1971, **70**(5): 1061~1068.



- [ 8 ] Kallio P and Karenlampi L. Photosynthesis in mosses and lichens. In: Cooper J P ed. *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*. New York: Cambridge University Press, 1975. 393~423.
- [ 9 ] Richardson D A S. *The Biology of Mosses*. Oxford, London: Blackwell Scientific Publications, 1981.
- [ 10 ] Oechel W C, Lawrence W T. Physiological ecology of North American plant communities. In: Chabot B F and Mooney H A eds. *Taiga*. New York: Chapman and Hall, 1985. 66~94.
- [ 11 ] Proctor M C F. An experiment on intermittent desiccation with *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. *J. Bryol*, 1972, **7**(1): 181~186.
- [ 12 ] Callaghan T V, Collins N J and Callaghan C H. Photosynthesis, growth and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. *Oikos*, 1978, **31**(1): 73~88.
- [ 13 ] Vitt D H. Adaptive modes of the moss sporophyte. *The Bryologist*, 1981, **84**(2): 166~186.
- [ 14 ] Bewley J D. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1979, **30**: 195~238.
- [ 15 ] Tong Z G (全治国). New distribution of some xeromorphic mosses in China. *Journal of Inner Mongolia University*(Natural Science) (in Chinese)(*内蒙古大学学报(自然科学版)*), 1963, **2**: 73~82.
- [ 16 ] Scott G A M. Desert bryophytes. In: Smith, A. J. E. ed. *Bryophyte Ecology*. London: Chapman and Hall, 1982. 105~122.
- [ 17 ] Proctor M C F. Physiological ecology: Water relation, light and temperature response, carbon balance. In: Smith A J E ed. *Bryophyte Ecology*. London: Chapman and Hall, 1980. 333~382.
- [ 18 ] Cornelissen J H. Distribution and ecology of epiphytic bryophytes and lichens in dry evergreen forest of Guyana. *Journal of Tropical Ecology*, 1989, **5**: 131~150.
- [ 19 ] Zhao J C (赵建成). A preliminary study on the morphological characters and geographical distribution of *Crossidium chloronotos* (Brid.) Limpr. *Arid Zone Research* (in Chinese)(*干旱区研究*), 1993, **10**(1): 49~52.
- [ 20 ] Stark L K. Bisexuality as an adaption in desert mosses. *Amer. Midl. Naturalist*, 1983, **110**(3): 445~448.
- [ 21 ] West N E. Structure and function of microphytic soil crusts in wildland ecosystems of arid and semi-arid regions. *Advances in Ecological Research*, 1990, **20**(1): 179~223.
- [ 22 ] Nash T H, White S L and Marsh J E. Lichens and moss distribution and biomass in desert ecosystem. *The Bryologist*, 1977, **80**: 470~479.
- [ 23 ] Wyatt R. Population ecology of Bryophytes. *Journ. Hattori Bot. Lab.*, 1982, **52**: 179~198.
- [ 24 ] Stark L K, Castetter R C. A gradient analysis of bryophyte population in desert Mountain range. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 1987, **45**: 186~197.
- [ 25 ] Rohrer J R. Sporophyte production and sexuality of mosses in two Northern Michigan habitats. *The Bryologist*, 1982, **85**: 394~400.
- [ 26 ] Longton R E. Reproduction bryology and evolutionary potential in bryophytes. *Journ. Hattori Bot. Lab.*, 1976, **41**: 205~223.
- [ 27 ] Lowe C H & Brown D E. Introduction. In: Brown D E ed. *Botanic communities of the American Southwest—United States and Mexico Desert*, 1982, **4**: 8~16.
- [ 28 ] Slack N G. Species diversity and community structure in bryophytes: New York state studies. *New York State Mus. Bull.*, 1977, **428**: I ~ V, 1~70.
- [ 29 ] McCleary J A. Distribution studies of Arizona mosses. *Amer. Midl. Naturalist*, 1962, **67**: 68~78.
- [ 30 ] John E, Dale M R T. Environmental correlates of species distribution in a saxicolous lichen community. *Journal of Vegetation Science*, 1990, **1**: 385~392.
- [ 31 ] Palmer M W. Pattern in corticolous bryophyte communities in the north Carolina Piedmont: do mosses see the forest or the trees? *The Bryologist*, 1986, **85**: 59~65.
- [ 32 ] Wolf J H D. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio*, 1994, **112**: 15~28.
- [ 33 ] Rogers R W. Distribution of the lichen *Chondropsis semivirdis* in relation to its heat and drought resistance. *New Phytologist*, 1971, **70**: 1069~1077.
- [ 34 ] Rogers R W. Soil surface lichens in arid and sub-arid south-eastern Australia. III. The relationship between distribution and environment. *Australian Journal of Botany*, 1972, **20**: 301~316.
- [ 35 ] Downing A J. Distribution of bryophytes on limestones in eastern Australia. *The Bryologist*, 1992, **95**: 5~14.
- [ 36 ] Downing A J, Selkirk P M. Bryophytes on the calcareous soils of Munho National Park, and arid area of southern central Australia. *Great Basin Naturalist*, 1993, **53**: 13~23.
- [ 37 ] Smith E P. Niche breadth, resource availability, and inference. *Ecology*, 1982, **63**: 1675~1681.
- [ 38 ] Syers J K, Iskandar I K. Pedogenetic significance of lichens. In: Ahmadijian V and Hale M E eds. *The Lichens*. New York: Academic Press, 1973. 225~248.
- [ 39 ] Moore C J. Factors determining the spatial distribution of some coastal sand dune mosses. Ph.D. dissertation, Monash University, Melbourne, 1980.