第 25 卷第 6 期
2005 年 6 月

生 态 学 报
ACTA ECOLOGICA SINICA

Vol. 25, No. 6
Jun., 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

徐 杰[1,2], 白学良[1*], 田桂泉[1], 姚一萍[3], 高天云[3]

(1. 内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021; 2. 内蒙古师范大学生命科学与技术学院, 呼和浩特 010020;
3. 内蒙古农业科学院测试研究中心, 呼和浩特 010031)

摘要: 通过对生长在干旱-半干旱地区的藓类体内的氨基酸组成及含量变化、营养元素含量变化和可溶性糖含量变化及藓类结皮土壤相应营养元素含量变化的分析, 以揭示藓类的营养组成特征及对环境的适应性机制。研究样地选择在内蒙古鄂尔多斯高原的典型草原区和宁夏腾格里沙漠南缘的草原化荒漠区。通过实验, 从藓类植物体内检测出 17 种氨基酸, 表明其体内的氨基酸组成大部分与高等植物相同, 其中天门冬氨酸、谷氨酸、丙氨酸、亮氨酸和精氨酸的含量最高, 约占总氨基酸的 50%。脯氨酸含量在所有氨基酸中处于较低水平, 平均只占氨基酸总量的 3.12%。草原化荒漠区与典型草原区分布真藓平均总氨基酸含量均大于土生对齿藓, 两地区间真藓有 10 种氨基酸(包括脯氨酸)含量有显著性均数差异($p<0.05$), 而土生对齿藓只有脯氨酸有显著性差异($p<0.05$)。赖氨酸、精氨酸含量在两个地区各种藓类体内有相对稳定的含量, 没有显著差异, 而脯氨酸的含量在同一地区没有显著的差异, 但在不同地区却有显著性差异。藓类体内营养元素显著高于结皮层土壤, 表明苔藓植物有很强的元素富集能力, 其中 N 含量最高, P 含量最低。不同种类植物体内营养元素 Ca、Mg、K 的含量存在差异, 表明藓类植物对金属营养元素有很强的选择吸收能力。元素相对利用能力(植物/土壤), K 最大, P 最小, Ca、Mg 因种类不同存在差异。N/P 比率在草原化荒漠区分别为真藓 10.25, 刺叶赤藓 13.59, 土生对齿藓 15.78; 在典型草原区分别为真藓 11.91, 土生对齿藓 10.55, 盐土藓 11.37, 可知 N、P 在干旱区不是藓类植物生长的限制因子。元素之间的相关分析表明 N 和 P, Ca 和 Mg 明显相关($p<0.05$), 而 K 和 Ca、Mg 之间则显著负相关($p<0.01$), 表明 K 和 Ca、Mg 之间存在制约关系。可溶性糖和脯氨酸含量分析表明, 随降雨量增加二者含量明显呈现递减趋势, 说明脯氨酸、可溶性糖的含量与苔藓植物的抗旱性有一定的关系。

关键词: 生物结皮层; 藓类植物; 营养元素; 氨基酸; 脯氨酸; 可溶性糖

文章编号: 1000-0933(2005)06-1247-09 **中图分类号**: Q948, S154.4 **文献标识码**: A

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

XU Jie[1,2], BAI Xue-Liang[1*], TIAN Gui-Quan[1], YAO Yi-Ping[3], GAO Tian-Yun[3] (1. *Faculty of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot* 010021, *China*; 2. *Faculty of Life Science and Technology, Inner Mongolia Normal University, Hohhot* 010020; 3. *Inner Mongolia Academy of Agricultural Science, Hohhot* 010031, *China*). ***Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1247～1255.**

Abstract: The research of mosses usually focuses on how they adjust themselves to the arid environment and on how the nutrients vary within the mosses. The study takes moss crust soils and mosses which grow in arid and semi-arid regions as research materials to explore the mechanism by researching upon the component changes of amino acid of mosses growing in different regions, upon their nutritive elements and soluble sugar changes and upon moss crust soil nutritive elements. Two of research regions are selected, one is in the typical steppe region in Erdos Plateau, Inner Mongolia. The other is in the steppe

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30060021, 30360024); 中国科学院沙坡头沙漠试验开放站基金资助项目(200014)

收稿日期: 2004-04-04; **修订日期**: 2004-10-06

作者简介: 徐 杰(1969～), 男, 内蒙古呼和浩特人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学研究。E-mail: xujiehs303@sina.com

* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: bxliangmoss@yahoo.com.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30060021, 30360024); Shapoto Desert Experimental Research Station, Chinese Academy of Sciences (No. 200014)

Received date: 2004-04-04; **Accepted date**: 2004-10-06

Biography: XU Jie, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant ecology. E-mail: xujiehs303@sina.com

desert in southern edge of Tengger Desert, Ningxia Hui Autonomous Region.

An experimental analysis reveals that seventeen types of amino acids found in mosses plants were mostly similar to the components in higher plants, aspartic acid (Asp), glutamic acid (Glu), leucine (Leu) and arginine (Arg) were large in amount, accounting for 50%. The lowest content has been determined for cystine and the highest for Glu. The amount of proline (Pro) was also low, averaging 3.12%. *Bryum argenteum* distributed in steppe desert region had a significant difference ($p<0.05$) in the amount of ten types of amino acids (including proline) with comparison of those distributed in steppe, while only Pro in *Didymodon vinealis* had significant difference ($p<0.05$). *B. argenteum* distributed in steppe desert region had a significant difference ($p<0.05$) in the amount of seven types of amino acids with the comparison of *D. vinealis* in the same region and fourteen types in steppe, and all of this indicated that the contents of amino acids in *B. argenteum* were more likely to vary than those in *D. vinealis* with the change of environmental factors. The amount of lysine (Lys) and Arg in various species of mosses in different regions was at the same and relatively stable level, but the amount of Pro was similar within one region and differed greatly in different regions. The average of total amount of amino acids in *B. argenteum* was higher than that in *D. vinealis*. An analysis of nutritive elements of moss plants and crust soils showed that mosses had a strong ability to concentrate nutritive elements with the highest N and lowest P in amount, and the amount of nutritive elements of Ca, Mg and K varied in different mosses, which showed that mosses had a strong ability of choosing and absorbing. Ca was more easily concentrated owing to its higher ability of the cation exchange. Plant/soil accumulation ratios are an important tool in understanding the relative availability of elements to plants. The lowest accumulation ratio has been calculated for P and the highest, for K, whereas Ca and Mg varied in different mosses, and in most mosses in this experiment, accumulation for Mg was higher than accumulation for Ca. It showed that the relative availability of Mg was higher than Ca in mosses in arid and semi-arid regions where soil is of great Ca concentration. Favorable ratios for vascular plants are considered to lie between 10 and 14, while ratios>16 indicate P-limited growth conditions in community level. N:P-ratios is 10.25 in *B. Argenteum* in our experiment in steppe desert, *Syntrichia caninervis* 13.59, *D. vinealis* 15.78, and N:P-ratios is 11.91 in *B. Argenteum* in typical steppe, *D. vinealis* 15.78, *Pterygoneurum subsessile* 11.37. N and P were not the N-limited and P-limited factors in mosses growing. The relative element analysis displayed that the correlated relation between N and P was a significant correlation and the correlated relation between Ca and Mg was significant too ($p<0.05$). The relation between K and Ca, Mg was a negative correlation ($p<0.01$), which showed that the relation of K to Ca and that of K to Mg were restrictedly related. An analysis of soluble sugar and Pro showed that with the increase of rain, the amount of the both apparently tended to decrease, which had something to do with the resistance to draught.

Key words: biotic crusts; moss; nutritive elements; amino acid; proline; soluble sugar

近年来,生物土壤结皮的生态学研究逐渐成为荒漠化地区生态研究的热点问题[1~3],这些研究对人们进一步了解沙漠生态系统中生物土壤结皮层的生态功能机制具有重要的科学价值和广泛的实践意义。生物土壤结皮的形成是大气降尘和生物综合作用的结果。结皮层的形成对防风固沙、防止水土流失及土壤养分积累具有重要作用,其主要生物组成是蓝藻、藻类、地衣和苔藓植物,其中苔藓植物对结皮层的形成和维持起着不可替代的生态作用[3]。国外对生物土壤结皮层的研究已较为深入,从物种组成、生理生态功能机制等方面发表了系列研究论文,研究表明苔藓植物具有从低浓度环境富集 Ca、K、Mg、Na 等营养元素的能力[4],有生物结皮的土壤比没有结皮层土壤的 N 含量增加了 200%以上[5~8],并且蓝藻、地衣固定的 N,有 70%立即释放到周围环境中,被维管植物、苔藓、真菌和其它微生物所利用[9]。生物土壤结皮适应广幅的 pH 范围,荒漠地区的碱性土壤比酸性土壤每单位面积表面固定更多的 N,在 pH 高于 7 的土壤,苔藓和其它微生物的阳离子交换能力显著的增高[9]。苔藓植物氨基酸分析表明,其组成与维管植物大部分相同[10],但氨基酸在水分限制的干旱生境下的适应性变化,体内可溶性糖相应的适应性变化,却研究甚少。近年来,对位于草原化荒漠区的腾格里沙漠沙坡头地区生物结皮层的物种组成、繁殖和生长特性、藓类植物的盖度、生物量、固沙量、吸水量等数量指标在不同年代固定沙丘结皮层的动态变化进行了深入研究[11~13,3]。在此基础上,对藓类结皮层营养元素的富集和氨基酸含量在不同生态环境下的变化进行进一步研究,旨在通过对干旱、半干旱地区藓类植物体内的氨基酸组成及含量、营养物质的含量和可溶性糖含量的分析,比较干旱、半干旱区生物结皮层藓类植物体内基本营养成分的组成变化、相互关系及对不同生境的适应性反应,深入揭示生物结皮层在形成和维持过程中藓类植物对微环境的适应性机制,对探讨利用藓类植物强大的无性繁殖体系人工促进结皮层形成的理论和实验依据,具有重要的科学和实践意义。

1　研究区域概况

研究地区位于腾格里沙漠东南缘的宁夏回族自治区中卫县沙坡头和红卫站区，地理坐标位于北纬 37°27′，东经 104°57′。本区域属于温带草原化荒漠区，具有寒冷、干燥、多风的气候特征。年平均降水量 186.2mm，多集中于 7～9 月份。年蒸发量约 3000mm，年平均相对湿度仅 43%，环境条件十分恶劣。本区域天然植被以花棒（*Hedysarum scoparium*）和沙米（*Agriophyllum squarrosum*）等为主，盖度约 1%。人工固沙区沙坡头样地海拔约 1210～1250m，自然固沙区红卫样地海拔高度约 1510～1550m。各固沙年代维管植物盖度变化在 25%～36%之间，主要以柠条（*Caragana korshinskii*）、花棒、中间锦鸡儿（*Caragana intermedia*）、油蒿（*Artemisia ordosica*）、雾冰藜（*Bassia dasyphylla*）等为主。土壤生物结皮在本区域发育很好，盖度变化在 5.6%～21.5%之间，真藓（*Bryum argenteum*）、土生对齿藓（*Didymodon vinealis*）、刺叶赤藓（*Syntrichia caninervis*）为优势种[3]。取样分别在 1956、1964、1981 年和自然固定沙丘的土壤生物结皮上。对照样地选择在鄂尔多斯高原典型草原区准格尔旗皇甫川流域的贺家湾水土保持实验区、大饭铺、十二连城的沙地，年平均降雨接近 400mm，年平均相对湿度 54%，年蒸发量约 2082mm。贺家湾样地天然植被发育良好，人工林以油松（*Pinus tabulaeformis*）、杜松（*Juniperus rigida*）为主，在人工林树阴和开阔草地上发育着以真藓、土生对齿藓为优势种的藓类结皮；大饭铺样地为黄土坡地，有大量土生对齿藓、卷背藓（*Hilpertia velenovskyi*）分布；十二连城为沙化严重的退化草地和弃耕地，有大量的真藓、盐土藓（*Pterygoneurum subsessile*）分布。

2　研究内容和方法

2.1　野外取样及实验室分离

采样于 2002 年 7 月至 2003 年 7 月中旬完成。样品分别采自草原化荒漠区腾格里沙漠东南缘自然固定沙丘和不同固定年代的人工固定沙丘，对照样采自鄂尔多斯高原典型草原区皇甫川贺家湾、大饭铺、十二连城的退化沙地的生物土壤结皮层。具体采样方法是在不同样地选取发育良好的藓类结皮层，用环刀割取 0～3cm 深、10cm×10cm 面积的结皮层，每个样品选取 10 个小样方，装入密封塑料样袋，带回实验室，在解剖镜下分种捡出藓类植物 8～10 克，作为待测植物样品。样品少于 2g 的稀有种（rare species）仅作氨基酸分析。

2.2　结皮土壤和各种藓类植物实验室化学分析

取待测藓类结皮层土样，去掉藓类植物及杂物，测定以下各项理化指标[14]：水溶性交换离子 K^+、Na^+ 含量（火焰光度法）和 Ca^{2+}、Mg^{2+} 含量（EDTA 络合滴定法）、全氮（凯氏定氮法）、全磷（氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法）。取待测藓类植物样品，测定以下各项指标[14]：氨基酸，参照谷物籽粒氨基酸测定前处理（NY/T56-1987），日立 835-50 型氨基酸自动分析仪测定；全氮，硫酸＋双氧水消煮，凯氏定氮法，B324 定氮仪测定；全磷，干灰化、酸解，钒钼黄比色法，721 型分光光度计测定；全钾，干灰化、酸解，火焰光度法，6400 型火焰光度计测定；全钠，干灰化、酸解，原子吸收分光光度法，WFX-1F2B2 型原子吸收分光光度计测定；钙、镁含量的测定方法及测定仪器同全钠的测定。可溶性糖，常规蒽酮定糖法测定。以上分析实验在内蒙古农业科学院测试研究中心（国家质量认证机构）完成。数据处理过程选用 SPSS 12 统计分析软件。

3　结果分析与结论

3.1　不同样地苔藓植物体内氨基酸含量的比较分析

从表 1 可以看出，藓类植物体内检测出的 17 种氨基酸与高等维管植物相同。与荒漠区 64 种牧草氨基酸含量相比[15]，草原化荒漠区自然固定沙丘藓类植物氨基酸总量处在相对较高的水平，表明旱生藓类植物具有较高的营养价值。自然固定沙丘不同藓类植物氨基酸总量有一定的差异，表现在厚肋流苏藓（新拟名）*Crossidium crassinerve*[16]＞卷背藓（新拟名）*Hilpertia velenovskyi*[16]＞真藓 *Bryum argenteum*＞盐土藓 *Pterygoneurum subsessile*＞芦荟藓 *Aloina rigida*＞土生对齿藓 *Didymodon. vinealis*，但各种氨基酸所占总氨基酸比例没有显著性差异，天门冬氨酸 Asp、谷氨酸 Glu、丙氨酸 Ala、亮氨酸 Leu、精氨酸 Arg 5 种氨基酸的总量约占总氨基酸的 50%，所有氨基酸中，谷氨酸的含量最高，其次是天门冬氨酸，两者之和占氨基酸总量的 25%以上，蛋氨酸（Met）、半胱氨酸（Cys）含量最低。已有的研究表明[10]，苔藓植物体内的氨基酸大部分与高等植物相同，其中天门冬氨酸 Asp、谷氨酸 Glu、精氨酸 Arg 含量最高，这与作者的研究结果是一致的。脯氨酸 Pro 含量在所有氨基酸中处于较低的水平，平均只占氨基酸总量的 3.12%，6 种藓类植物脯氨酸含量分别为厚肋流苏藓＞真藓＞卷背藓＞盐土藓＞芦荟藓＞土生对齿藓；人工固定沙丘平均藓类植物总氨基酸含量为真藓＞土生对齿藓，1964 年固定沙丘真藓、土生对齿藓无论是总氨基酸含量还是脯氨酸含量都明显高于其它年代的藓类。这一现象原因有待于进一步研究。

表 2 给出了草原化荒漠区和典型草原区真藓和土生对齿藓的各种氨基酸含量和均数差异，从表中可以看出两个地区分布的真藓有 10 种氨基酸含量有显著的均数差异（$p<0.05$），而土生对齿藓只有脯氨酸有显著的均数差异（$p<0.05$）；值得关注的是脯氨酸的含量在不同地区同种藓类之间都存在显著的均数差异（$p<0.05$）。草原化荒漠区真藓氨基酸总量与典型草原区真藓存在显著的均数差异（$p<0.05$），但草原化荒漠区土生对齿藓氨基酸总量与典型草原区没有显著性的均数差异。总体来说，草原化荒漠区藓类植物的氨基酸总量和脯氨酸含量与典型草原区藓类植物相比都显著增高（见图 1，图 2）。

表 1 不同样点不同藓类植物氨基酸含量变化(%)

Table 1 Changes of amino acid contents in different mosses and different plots

苔藓种类 Species of mosses	分布地点 Distribution place	天门冬氨酸 Asp	苏氨酸 Thr	丝氨酸 Ser	谷氨酸 Glu	甘氨酸 Gly	丙氨酸 Ala	胱氨酸 Cys	缬氨酸 Val	蛋氨酸 Met	异亮氨酸 Ile	亮氨酸 Leu	酪氨酸 Try	苯丙氨酸 Phe	赖氨酸 Lys	组氨酸 HIS	精氨酸 Arg	脯氨酸 Pro	氨基酸总量 TcAa
真藓	自然固定沙丘①	0.93	0.43	0.37	1.34	0.42	0.62	0.12	0.59	0.21	0.42	0.68	0.22	0.42	0.51	0.18	0.72	0.41	8.60
Bryum argenteum	1956	1.09	0.48	0.42	1.53	0.59	0.72	0.11	0.68	0.19	0.46	0.81	0.30	0.50	0.64	0.21	0.59	0.31	9.61
	1964	1.18	0.53	0.44	1.59	0.54	0.75	0.14	0.73	0.23	0.47	0.81	0.40	0.80	0.95	0.24	0.64	0.38	10.79
	1981	0.75	0.32	0.27	0.94	0.30	0.47	0.08	0.45	0.11	0.29	0.49	0.17	0.32	0.42	0.14	0.37	0.20	6.08
	贺家湾②	0.83	0.36	0.30	1.06	0.37	0.51	0.10	0.50	0.11	0.32	0.51	0.18	0.36	0.50	0.15	0.41	0.14	6.70
	大饭铺③	0.80	0.34	0.31	1.05	0.40	0.45	0.10	0.46	0.20	0.31	0.52	0.16	0.35	0.38	0.13	0.41	0.21	6.59
	十二连城④	1.03	0.42	0.36	1.32	0.51	0.57	0.12	0.59	0.17	0.37	0.61	0.20	0.44	0.63	0.19	0.85	0.23	8.62
土生对齿藓 *Didymodon. vinealis*	自然固定沙丘	0.70	0.29	0.26	0.99	0.37	0.48	0.08	0.49	0.18	0.33	0.49	0.17	0.34	0.47	0.16	0.45	0.28	6.53
	1956	0.98	0.42	0.36	1.31	0.47	0.60	0.08	0.55	0.13	0.35	0.64	0.21	0.41	0.54	0.21	0.56	0.37	8.19
	1964	0.93	0.39	0.32	1.20	0.51	0.60	0.08	0.56	0.15	0.38	0.70	0.22	0.43	0.57	0.20	0.47	0.33	8.04
	贺家湾 1	0.60	0.27	0.23	0.75	0.34	0.37	0.10	0.43	0.04	0.27	0.46	0.13	0.33	0.35	0.17	0.80	0.15	5.81
	贺家湾 2	1.01	0.40	0.34	1.23	0.35	0.60	0.09	0.56	0.13	0.35	0.63	0.21	0.41	0.53	0.17	0.78	0.26	8.04
厚肋流苏藓 *Crossidium crassinerve*	自然固定沙丘	1.09	0.53	0.54	1.43	0.61	0.81	0.11	0.66	0.22	0.45	0.91	0.33	0.54	1.12	0.88	0.72	0.41	11.36
	贺家湾	1.06	0.49	0.45	1.49	0.60	0.75	0.12	0.67	0.21	0.43	0.79	0.28	0.53	0.70	0.21	0.68	0.27	9.70
卷背藓 *Hilpertia velenovskyi*	自然固定沙丘	0.93	0.44	0.54	1.35	0.54	0.61	0.07	0.53	0.17	0.33	0.72	0.15	0.37	0.67	0.58	0.50	0.33	8.83
	大饭铺	0.57	0.25	0.24	0.82	0.27	0.37	0.08	0.37	0.07	0.22	0.37	0.11	0.28	0.40	0.10	0.26	0.13	4.93
盐土藓 *Pterygoneurum subsessile*	自然固定沙丘	0.72	0.35	0.29	1.01	0.44	0.57	0.10	0.53	0.19	0.35	0.62	0.18	0.39	0.52	0.15	0.42	0.23	7.07
芦荟藓 *Aloina rigida*	自然固定沙丘	0.75	0.33	0.29	1.05	0.38	0.54	0.09	0.51	0.13	0.31	0.55	0.15	0.36	0.51	0.15	0.39	0.21	6.69

①Natural fixed dune plot; ②He jia wan plot; ③Da fan pu plot; ④Shi er lian cheng plot; TcAa Total contents of Amino acid

表 2　不同地区不同藓类植物氨基酸含量(%)的均数差异

Table 2　Mean different of amino acid contents in different mosses and different regions

氨基酸 Amino acid contents(%)	真藓 *Bryum argenteum*		土生对齿藓 *Didymodon. vinealis*		均数差异 Mean different	
	草原化荒漠区 Ⅰ Steppe desert	典型草原区 Ⅱ Typical steppe	草原化荒漠区 Ⅲ Steppe desert	典型草原区 Ⅳ Typical steppe	Ⅰ－Ⅱ	Ⅲ－Ⅳ
ASP	1.07±0.126	0.89±0.125	0.87±0.149	0.77±0.215	0.180	0.103
THR	0.48±0.050	0.36±0.052	0.37±0.068	0.33±0.065	0.120*	0.036
SER	0.41±0.036	0.32±0.032	0.31±0.050	0.28±0.055	0.086*	0.030
GLU	1.49±0.130	1.14±0.153	1.17±0.162	0.99±0.240	0.343*	0.176
GLY	0.52±0.087	0.43±0.073	0.45±0.072	0.37±0.038	0.090	0.083
ALA	0.70±0.068	0.51±0.060	0.56±0.069	0.49±0.115	0.186*	0.073
CYS	0.12±0.015	0.11±0.011	0.08±0.000	0.09±0.010	0.016	－0.010
VAL	0.67±0.070	0.52±0.066	0.53±0.037	0.48±0.066	0.150*	0.046
MET	0.21±0.020	0.16±0.046	0.15±0.025	0.11±0.066	0.050	0.040
ILE	0.45±0.026	0.33±0.032	0.35±0.025	0.31±0.040	0.116*	0.043
LEU	0.77±0.075	0.55±0.055	0.61±0.108	0.55±0.085	0.220*	0.060
TYR	0.31±0.090	0.18±0.020	0.20±0.026	0.17±0.404	0.126*	0.033
PHE	0.57±0.200	0.38±0.049	0.39±0.047	0.37±0.040	0.190	0.023
LYS	0.70±0.226	0.50±0.125	0.53±0.051	0.46±0.094	0.196	0.070
HIS	0.21±0.030	0.16±0.030	0.19±0.026	0.16±0.017	0.053*	0.030
ARG	0.65±0.065	0.56±0.254	0.49±0.058	0.66±0.219	0.093	－0.170
PRO	0.37±0.051	0.23±0.015	0.33±0.045	0.20±0.055	0.140*	0.126*
Total(%)	9.66±1.096	7.33±1.116	7.58±0.918	6.79±1.138	2.330*	0.793

平均数±标准偏差 mean±sd(n=10)；T 检验 T-test；* 差异显著(p<0.05) The mean difference is significent at the 0.05 level

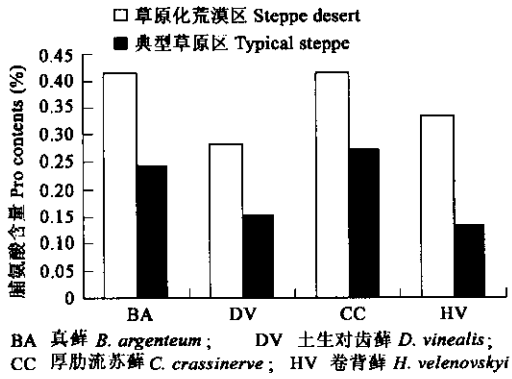

图 1　草原化荒漠区和典型草原区生物结皮层藓类植物脯氨酸含量(%)比较

Fig. 1　Compare changes of mosses Pro contents(%) in the steppe desert and typical steppe regions

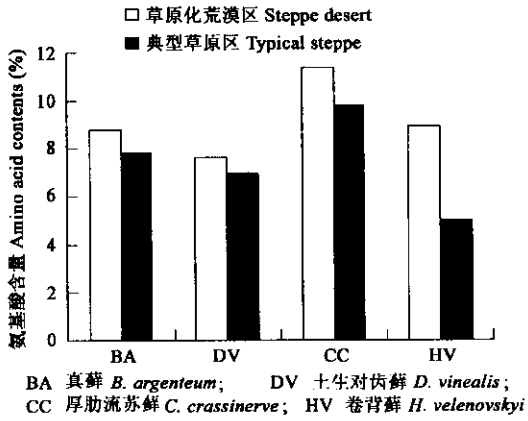

图 2　草原化荒漠区和典型草原区生物结皮层藓类植物氨基酸含量(%)比较

Fig. 2　Compare changes of mosses Amino acid contents(%) in the steppe desert and typical steppe regions

3.2　藓类植物体内脯氨酸含量和可溶性糖含量与样地年均降雨量的关系

从典型草原区,草原化荒漠区样地的真藓和土生对齿藓体内脯氨酸含量变化上可以看出(图 3,图中降雨量数据为当地气象部门所提供的 30a(1971～2000 年)降雨量的平均值),脯氨酸含量与样地所在地的年均降雨量密切相关,即随着降雨量的减少,藓类植物体内脯氨酸含量显著增加。这个现象也表现在其它藓类植物上(图 1)。研究发现真藓和土生对齿藓体内可溶性糖含量在年均降雨量不同的草原化荒漠区和典型草原区也显著的不同,降雨量小的草原化荒漠区,其体内的可溶性糖含量明显高于降雨量相对较大的典型草原区(图 3)。

3.3　不同样地不同藓类植物体内营养元素含量的比较分析

自然固定沙丘 5 种藓类植物体内营养元素含量非常接近(图 4),只有盐土藓体内的 Ca 含量与其它藓类稍有差异。从图 4 中看出,由于生境差异很小,各种藓类对营养元素的累积趋势相同,总体上顺序是:N>Ca>K>Mg>P>Na。而在人工固定沙

丘则真藓表现为 N>K >Ca>Mg>P>Na，刺叶赤藓表现为 N>Ca >K>Mg>P>Na，土生对齿藓表现为 N>Ca>Mg >K >P>Na，显然各种藓类对营养元素有很强的选择性吸收能力。N 素富集水平最高，与藓类植物从大气降雨、降尘和土壤基质中的吸收密切相关，有研究表明，生物土壤结皮常常作为 N 输入的一个重要资源[17,18]，生物结皮存在的土壤比没有结皮的土壤增加 200%以上的 N 含量，并且 70%由蓝藻、地衣固定的 N 立即释放到周围环境中，被维管植物、苔藓、真菌和其它微生物利用，而且生物土壤结皮适应广幅的 pH 范围，荒漠地区的碱性土壤比酸性土壤每单位面积表面固定更多的 N[9]，因此为藓类植物的 N 富集提供了丰富的 N 源。Ca、K 是藓类植物生长所必须的大量营养元素，可促进其原丝体的发育，所以这两种元素极易富集到新鲜的藓类植物体内，而且 Ca 相对 K 而言，更容易富集，是因为 Ca 具有更高的阳离子交换能力[19]。

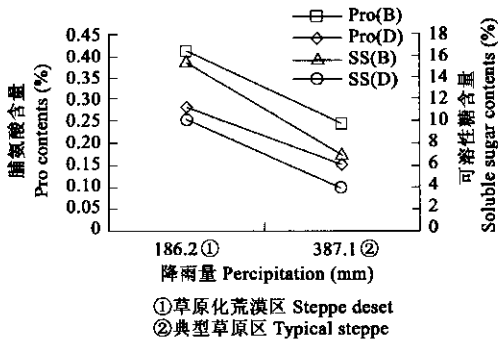

图 3 不同地区年均降雨量对藓类植物脯氨酸和可溶性糖含量变化的影响

Fig. 3 Changes of mosses Pro contents (%) and soluble sugar contents (%) with mean percipitation in different regions

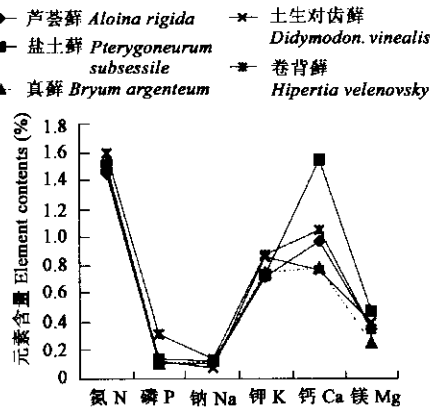

图 4 自然固定沙丘不同藓类植物营养元素含量(%)

Fig. 4 Nutrient elements contents in different mosses in natural fixed dunes

Lewis[20]和 ϕkland[21]认为苔藓植物在一个样地内元素富集的不同与生境、植被梯度有关。Samecka-Cymerman[22]通过温室和野外的施肥实验，充分说明土壤基质对苔藓植物营养元素吸收的影响。Angelone[23]指出在微量元素相对可利用性上，植物/土壤的元素富集率是一个重要的衡量指标，并且发现植物/土壤的元素富集率最高的是 K 元素。Lee[24]在分析南极苔藓植物和土壤可溶性交换离子的比值时发现，最高的是 Ca 和 Mg 元素；Samecka-Cymerman[22]在研究波兰蛇纹岩质重金属污染土壤(pH 低，N、Ca、K、P 低，Mg 高)时发现生长其上的苔藓植物体内元素含量与相应土壤含量比值为 N>Ca>Mg>K>P，P 比值最低。实验分析发现，在草原化荒漠区固定沙丘结皮土壤和典型草原退化沙地(pH 高，N、P 低，Ca 、Mg 高)上生长的真藓、土生对齿藓和盐土藓体内营养元素含量与相应土壤元素含量比值为 K>Mg>Ca>N>P，而生长的刺叶赤藓比值为 K>Ca>Mg>N>P，可见由于藓类种类的不同，对钙、镁的吸收利用能力是有差异的，但对 K 和 P 的吸收利用能力却是一致的，即 K 最高，P 最低(见表 3)。

表 3 草原化荒漠固定沙丘和典型草原退化沙地不同藓类植物和结皮土壤营养元素含量变化

Table 3 Changes of nutrient contents in different mosses and it's soil of crusts in fixed dunes in steppe desert and sandy land in typical steppe (percent in dry matter)

样地 Spots		氮 N(%)			磷 P(%)			钠 Na(%)			钾 K(%)			钙 Ca(%)			镁 Mg(%)		
		苔藓 Moss	土壤 Soil	比率 Ratio	苔藓 Moss	土壤 Soil	比率 Ratio	苔藓 Moss	土壤 Soil	比率 Ratio	苔藓 Moss	土壤 Soil	比率 Ratio	苔藓 Moss	土壤 Soil	比率 Ratio	苔藓 Moss	土壤 Soil	比率 Ratio
Ⅰ	1956a(B)	1.94	0.0752	25.8	0.183	0.0403	4.5	0.087	0.0013	66.9	0.756	0.0029	260.7	0.507	0.0104	48.8	0.499	0.0024	207.9
	1964a(B)	2.12	0.0646	32.8	0.210	0.036	5.8	0.081	0.0017	47.6	0.776	0.0018	431.1	0.480	0.0104	46.2	0.370	0.0054	68.5
	1981a(B)	2.11	0.0313	67.4	0.210	0.0277	7.6	0.110	0.0006	183.3	0.785	0.0015	523.3	0.661	0.0060	110.2	0.497	0.0017	292.4
	1956a(S)	2.31	0.0431	53.6	0.174	0.0326	5.3	0.072	0.0007	102.9	0.451	0.0017	265.3	0.641	0.0056	114.5	0.418	0.0132	31.7
	1956a(D)	1.78	0.0779	22.8	0.128	0.0389	3.3	0.055	0.0008	68.8	0.409	0.0012	340.8	0.645	0.0096	67.2	0.394	0.0039	101.0
	1964a(D)	1.57	0.0548	28.6	0.089	0.0368	2.4	0.060	0.0006	100.0	0.376	0.0012	313.3	0.782	0.0088	88.9	0.392	0.0044	89.1
Ⅱ	HJW(B)	1.60	0.0411	38.9	0.115	0.0369	3.1	0.078	0.0008	97.5	0.735	0.0011	668.2	0.566	0.0044	128.6	0.402	0.0029	138.6
	HJW(D)	1.73	0.0.0811	21.3	0.164	0.0458	3.6	0.075	0.0007	107.1	0.424	0.0013	326.2	1.130	0.0064	176.6	0.463	0.0024	192.9
	SELC(B)	2.24	0.0494	45.3	0.226	0.0371	6.1	0.150	0.0021	71.4	0.600	0.0007	857.1	0.804	0.0068	118.2	0.497	0.0034	146.2
	SELC(P)	1.83	0.0509	36.0	0.161	0.0426	3.8	0.130	0.0015	86.7	0.733	0.0012	610.8	0.913	0.0088	103.8	0.597	0.0034	175.6

* B *Bryum argenteum*；*S* *Syntrichia caninervis*；*D* *Didymodon. vinealis*；*P* *Pterygoneurum subsessile*；Ⅰ 草原化荒漠区 Steppe desert region；Ⅱ 典型草原区 Typical steppe region；HJW 贺家湾样地；SELC 十二连城样地

从表 3 中还可以看到草原化荒漠区藓类植物体内 N/P 比率:真藓平均为 10.25,刺叶赤藓为 13.59,土生对齿藓平均为 15.78;典型草原区藓类植物体内 N/P 比率:真藓平均为 11.91,土生对齿藓平均为 10.55,盐土藓为 11.37。对维管植物来说,最适合的 N/P 比率范围为 10～14[25,26],而在湿地生态系统当 N/P 比率>16 时,被认为 P 成为群落水平植物生长条件的限制因子[27,28]。由此推知,无论在草原化荒漠区固定沙丘土壤结皮上,还是在典型草原区沙地上生长的旱生藓类植物体内的 N、P 营养元素含量不是其生长的限制因子,因此为研究干旱-半干旱区藓类植物的分布环境提供了重要的理论依据。

表 4 给出了不同地区真藓的结皮土壤、植物体内营养元素之间的相关关系,可以看出土壤 N 含量和土壤 P 含量显著相关($p<0.05$),而植物体内 N 含量和 P 含量极显著相关($p<0.01$),植物体内 Ca 、Mg 含量显著相关($p<0.05$)。这种关系已被很多学者所证实[21,22,29]。植物体内 K 含量与植物体内的 Ca 、Mg 含量极显著负相关($p<0.01$),说明 Ca 、Mg 在植物体内高富集明显抑制了 K 的富集。这种相关关系指明了苔藓物种对金属元素吸收的特殊调控作用[22,30]。

表 4　不同地区真藓植物及真藓结皮营养元素相关分析

Table 4　Statistically significant relations (Pearson correlations) between nutrient element characteristics within *Bryum argenteum* and the soil crusts in different plots

	N(m)	N(S)	P(m)	P(s)	Na(m)	Na(s)	K(m)	K(s)	Ca(m)	Ca(s)	Mg(m)	Mg(s)
N(m)	1											
N(S)	−0.198	1										
P(m)	0.984**	−0.150	1									
P(s)	−0.380	0.794*	−0.300	1								
Na(m)	0.252	−0.373	0.282	−0.024	1							
Na(s)	−0.248	0.267	−0.263	−0.057	−0.175	1						
K(m)	0.005	−0.142	−0.125	−0.620	−0.500	0.385	1					
K(s)	−0.293	0.335	−0.301	−0.073	−0.140	0.656	0.529	1				
Ca(m)	−0.160	−0.028	−0.016	0.458	0.566	−0.248	−0.933**	−0.358	1			
Ca(s)	−0.284	0.717	−0.210	0.355	−0.361	0.701	0.112	0.731	−0.40	1		
Mg(m)	0.166	0.098	0.313	0.439	0.258	−0.575	−0.876**	−0.540	0.807*	−0.096	1	
Mg(s)	−0.379	−0.012	−0.482	0.094	−0.536	−0.138	0.251	−0.390	−0.380	−0.363	−0.324	1

N(m)　苔藓植物 N 含量 Stands for the N content in moss;N(s)　苔藓结皮土壤的 N 含量 Stands for N content in moss crust soil;其它类同 Others are the same　** 相关性极显著($p<0.01$)Correlation is significent at the 0.01 level (2-tailed); * 相关性显著($p<0.05$) Correlation is significent at the 0.05 level (2-tailed)

4　讨论

脯氨酸被认为是许多植物重要的渗透调节物质之一[31],而且积累脯氨酸的多少可作为植物抗胁迫大小的指标[32];而可溶性糖被普遍认为在干旱胁迫时可作为渗透调节物质而维持细胞的膨压,因而可溶性糖被认为是对干旱忍耐的适应物质[33]。从实验结果来看藓类植物体内脯氨酸和可溶性糖含量都对干旱胁迫产生应激反映,但是这两种物质是否是决定旱生藓类抵抗干旱的主要功能物质,目前还没有更深入的研究。旱生苔藓植物对干旱胁迫的忍受能力是多方面因素综合作用的结果,无论对群体的群落特征还是个体的形态解剖特征研究[34～36],都会发现其有独特的结构适应干旱的环境条件,因此这是决定旱生苔藓耐旱生存的重要条件;其次苔藓植物是典型的变水植物,它适应水分强烈变化的环境,对脱水及再水化过程的修复作用有着一套特殊的生理适应机制,已经有很多学者做了相关研究[37,38];同时苔藓植物干旱胁迫下体内的氨基酸组成及含量变化、营养元素的高富集能力以及可溶性糖的增加都为其耐旱生存创造了自身条件;再有苔藓植物多样的繁殖生物学特性[12,13],也为苔藓植物在逆境条件下的定居和生长创造了有利条件。所有这些条件的综合考虑,才能更好的理解苔藓植物的耐旱适应机制。

References:

[1] Yang X H, Zhang K B, Zhao Y J. Microbiotic soil crust——a research forefront in desertification-prone areas. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(3):474～480.

[2] Li X R, Wang X P, Zhang J G. Microbiotic soil crust and its effect on vegetation and habitat on artificially stabilized desert dunes in Tengger Desert, North China. *Biol. Fertil. Soils*, 2002, **35**: 147～154.

[3] Xu J, Bai X L, Yang Ch, *et al*. Study on diversity and binding-sand effect of moss on biotic crusts of fixed dunes. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003, **27**(4): 545～551.

[4] Geesey G, Jang L. Extracellular polymers for metal binding. In: Ehrlich H L, Brierley C L eds. *Microbial mineral recovery*. New York:

McGrraw-Hill, 1990. 223～247.

[5] Shields L M, Durrell L W. Algae in relation to soil fertility. *Botanical Review*, 1964, **30**:92～128.

[6] Rogers S L, Burns R G. Changes in aggregate stability, nutrient status, indigenous microbial populations, and seedling emergence, following inoculation of soil with *Nostoc muscorum*. *Biology and Fertility of Soils*, 1994, **18**:209～215.

[7] DeFalco L A. Influence of cryptobiotic crusts on winter annuals and foraging movements of the desert tortoise. In: *Department of Biology*. Colorado State University, Fort Collins, CO., 1995. 48.

[8] Harper K T. The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. *Journal of Arid Enivironment*, 2001, **47**: 347～357.

[9] Belnap J, Prasse R, Harper K T. Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In:Belnap J, Lange O L eds. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, vol 150. Berlin:Springer-Verlag, 2001. 281～300.

[10] Shi D J. Physiology and biochemistry of bryophytes. In: Wu P C ed. *Bryological Biology*. Beijing: Science Press, 1998. 102～121.

[11] Wang S D, Bai X L, Yong S P. Preliminary research on bryoflora in Shapotou area. *Journal of Desert Research*, 2001, **21**(3):244～249.

[12] Zhang P, Bai X L, Xu J, *et al*. Study on characteristic of reproductive biology in fixed dune soil crust of Shapotou region. *Journal of Desert Research*, 2002, **22**(6):553～558.

[13] Bai X L, Wang Y, Xu J, *et al*. Characteristics of reproduction and growth of mosses in the soil crust of fixed dunes in Shapotou area. *Journal of Desert Research*, 2003, **23**(2):171～173.

[14] Lu R K ed. *Agricultural chemical analysis method of soil*. Beijing: China Agriculture Science and Technology Press, 2000.

[15] Zheng Y G, Ma Q Z. Analysis and studies on amino acid composition from 64 sorts of herbage in the Desert district in Alashan league Inner Mongolia. *Jounral of Inner Mongolia Collage of Agriculture & Animal Husbandry*, 1988, **9**(1):107～112.

[16] Zander R H. Genera of the Pottiaceae: Mosses of harsh environments. *Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences*, 1993, **32**: 253～300.

[17] Evans R D, Belnap J. Long-term consequences of disturbance on nitrogen dynamics in an arid ecosystem. *Ecology*, 1999, **80**:150～160.

[18] Belnap J. Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts. In: Belnap J, Lange O L eds. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*, Vol 150. Berlin: Springer-Verlag, 2001. 241～261.

[19] Li X M, Zhao J L, Sun L G. Transfering feature of geochemical elements on the vertical section of moss in Antarctic. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(7):1079～1083.

[20] Lewis S R I. Summer and winter concentrations of sodium, potassium and calcium in some maritime *Antarctic cryptogams*. *J. Ecol.*, 1978, **66**:891～909.

[21] Ø kland T, Ø kland H, Steinnes E. Element concentrations in boreal forest moss *Hylocomium splendens*: variation related to gradients in vegetation and local environmental factors. *Plant and Soil*, 1999, **209**: 71～83.

[22] Samecka-Cymerman A, Kempers A J, Winter B. Metal and macroelement concentration and effect of nutrient addition in terrestrial bryophytes growing on serpentine msssifs in Lower Silesia, Poland. *Environment Geology*, 2002, **43**: 79～86.

[23] Angelone M, Vaselli O, Bini C, *et al*. Pedogeochemical evolution and trace elements availability to plants inophiolitic soils. *Sci. Total Environ.*, 1993, **129**: 291～309.

[24] Lee B D, Graham R C, Laurent T E, *et al*. Spatial distributions of soil chemical conditions in a serpentinitic wetland and surrounding landscape. *Soil Sci.*, 2001, **65**: 1183～1196.

[25] Van den Driessche R. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Bot. Rev.*, 1974, **40**:347～394.

[26] Ingestad T. Nitrogen stress in birch seedlings Ⅱ. N, K, P, Ca, and Mg nutrition. *Physiol. Plant*, 1979, **45**:149～157.

[27] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the natuer of nutrient limitation. *J. Appl. Ecol.*, 1996, **33**:1441～1450.

[28] Verhoeven J T A, Koerselman W, Meuleman A F M. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Tree*, 1996, **11**:494～497.

[29] Jauhiainen J, Vasand H, Silvola J. Nutrient concentration in *Sphagna* at increased N-deposition rates and raised atmospheric CO_2 concentrations. *Plant Ecology*, 1998, **138**: 149～160.

[30] Ater M, Lefebvre C, Gruber W, *et al*. A phytogeochemical survey of the flora of ultramafic and adjacent normal soil in North Morocco. *Plant Soil*, 2000, **218**: 127～135.

[31] Stewart G R, Lee T A. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta*, 1974, **120**: 279～289.

[32] Tang Zh Ch. The proline accumulation and possible physiological role in plants under stress. *Plant Physiol. Commun.*, 1984, **1**: 15～26.

[33] Chen Y. Roles of carbohydrates in desiccation tolerance and memberane behavior in maturing seed. *Crop Sci.*, 1990, **30**: 971～975.

[34] Tung Ch K. Notes on some xerphytic mosses in China. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Intericris Mongolicae Tol.*, 1963, **5**(2): 73～85.

[35] Tucker E B, Costerton J W, Bewley J D. The ultrastructure of the moss Tortula ruralis on recovery from desiccation. *Canadian J. Bot.*, 1975, **53**:94～101.

[36] Moore C J, Luft S E, Hallum N R. Fine structure and physiology of the desiccation-tolerant mosses, Barbula torquata and Triquetrella papillata (Mook F. and Wils.) Broth., during desiccation and rehydration. *Bot. Gazatte*, 1982, **143**: 358～367.

[37] Oliver M J, Wood A J. Desiccation tolerance in mosses. In: Koval T ed. Stress-Inducible Processes in Higher Eukaryotic Cells. New York: Plenum Press, 1997. 1～26.

[38] Proctor M C F. The bryophyte paradox: tolerance of desiccation, evasion of drought. *Plant Ecology*, 2000, **151**:41～49.

参考文献:

[1] **杨晓晖,张克斌,赵云杰. 生物土壤结皮——荒漠化地区研究的热点问题. 生态学报**,2001, **21**(3): 474～480.

[3] **徐杰,白学良,杨持,等. 固定沙丘结皮层藓类植物多样性及固沙作用研究. 植物生态学报**,2003,**27**(4):545～ 551.

[10] **施定基. 苔藓植物的生理和生化. 见:吴鹏程主编. 苔藓植物生物学. 北京:科学出版社**,1998. 102～121.

[11] **王世冬,白学良,雍世鹏. 沙坡头地区藓类植物区系初步研究. 中国沙漠**,2001,**21**(3):244～249.

[12] **张萍,白学良,徐杰,等. 沙坡头固定沙丘结皮层藓类植物繁殖生物学特性研究. 中国沙漠**,2002, **22**(6): 553～558.

[13] **白学良,王瑶,徐杰,等. 沙坡头地区固定沙丘结皮层藓类植物的繁殖和生长特性研究. 中国沙漠**,**23**(2):171～173.

[14] **鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京:中国农业科技出版社**,2000.

[15] **郑玉桂,马青枝. 内蒙古阿拉善荒漠区** 64 **种牧草氨基酸成分的分析研究. 内蒙古农牧学院学报**, 1988, **9**(1):107～112.

[19] **李小梅,赵俊琳,孙立广. 南极地区苔藓剖面中地球化学元素的营养运营特征. 生态学报**,2001, **21**(7):1079～1083.

[32] **汤章成. 胁迫下植物体内脯氨酸的累积及其可能的生理作用. 植物生理学通讯**, 1984, **1**: 15～26.

[34] **仝治国. 中国几种旱生藓类的新分布. 内蒙古大学学报(自然科学版)**, 1963, **5**(2): 73～85.