

DOI: 10.5846/stxb201508141705

谢敏, 回嵘, 刘立超, 高艳红, 李刚, 王艳莉, 魏文斐. 降雪对荒漠地区藓类结皮中真藓生理生化的影响. 生态学报, 2017, 37(3): - .
Xie M, Hui R, Liu L C, Gao Y H, Li G, Wang Y L, Wei W F. Effects of snowfall on physiological and biochemical characteristics of *Bryum argenteum* distributed in desert moss crusts. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(3): - .

降雪对荒漠地区藓类结皮中真藓生理生化的影响

谢 敏^{1,2}, 回 嵘², 刘立超^{2,*}, 高艳红², 李 刚³, 王艳莉^{1,2}, 魏文斐^{1,2}

1 中国科学院大学, 北京 100049

2 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所沙坡头沙漠研究试验站, 兰州 730000

3 国土资源部退化及未利用土地整治重点实验室, 西安 710075

摘要:生物土壤结皮的生存环境是地球上自养生物生存最为极端的生境之一,真藓是荒漠结皮中最为重要的组分之一。很少有研究涉及冬季降雪对结皮层生物体的影响。以宁夏沙坡头人工植被区内发育良好、长势均匀的真藓结皮为研究对象,系统研究降雪影响下荒漠地区藓类结皮层真藓的光合色素含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、丙二醛(MDA)含量以及脯氨酸含量的变化,并探讨其对降雪的生理生化响应。采用了四个降雪处理,分别是无降雪、0.5倍降雪、1倍降雪、2倍降雪。结果表明:随着降雪量的增加,其光合色素含量和可溶性蛋白含量显著增加;而可溶性糖含量、游离脯氨酸含量以及MDA含量均呈下降趋势。研究结果表明,作为生物土壤结皮重要水源之一的冬季降雪,能够为结皮层生物体提供适宜的水分条件以激发其生理生化活性,对维持荒漠生态系统的稳定性具有重要作用。

关键词:降雪;真藓结皮;光合色素;渗透调节;丙二醛

Effects of snowfall on physiological and biochemical characteristics of *Bryum argenteum* distributed in desert moss crusts

XIE Min^{1,2}, HUI Rong², LIU Lichao^{2,*}, GAO Yanhong², LI Gang³, WANG Yanli^{1,2}, WEI Wenfei^{1,2}

1 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, china

2 Shapotou Desert Research and Experiment Station, Cold and Arid Regions Environment and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

3 Key Laboratory of Degraded and Unused Land Consolidation Engineering, Ministry of Land and Resources of China, Xi'an 710075, China

Abstract: Biological soil crusts (BSCs) endure the most extreme habitats in the world. They grow on the soil surface in desert regions and withstand extreme temperature, drought and intense radiation. BSCs comprise many kinds of microorganisms, such as bacteria, algae, lichen and moss. Water is the main limiting factor in the growth of BSCs, and winter snowfall is likely to be one of their important water resources. However, few studies have explored the effects of snowfall on BSCs until now. In this study, moss crust (*Bryum argenteum*) was sampled from a revegetated area in Shapotou, at the southeastern fringe of the Tengger Desert. The effects of snowfall on the content of photosynthetic pigment, water-soluble sugar, water-soluble protein, proline and malondialdehyde (MDA) in *B. argenteum* were measured. Four snowfall treatments were applied: non-snowfall (control, 0S), half of the ambient conditions (0.5S), ambient snow (S), and double ambient conditions (2S). The 0S samples were each covered with a euphotic plastic disc of 10 cm diameter to exclude all snowfall. The remaining treatments accepted natural snow, then half of the natural snow was removed from 0.5S samples and an additional mass of snow equivalent to natural snowfall was added to the 2S samples. The results show that

基金项目:国家重点基础研究发展计划项目(2013CB429900);国家自然科学基金项目(41371100)

收稿日期:2015-08-14; 网络出版日期:2016-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Lichao@lzb.ac.cn

with an increase in snowfall, the chlorophyll and water-soluble proteins increase significantly, while the water-soluble sugars, proline, and MDA decrease. Snowfall results in an increase in the chlorophyll and water-soluble protein content, hence, leads to a potential promotion of the ability of photosynthesis and metabolism. At the same time, increased snowfall reduces the soluble sugar, proline, and MDA content, thus affecting *B. argenteum*'s osmotic adjustment and membrane lipid peroxidation. This study elucidates the physiological and biochemical activities of *B. argenteum* under snowfall, and has academic and practical significance in maintaining the stability of desert ecosystem.

Key Words: snowfall; *Bryum argenteum*; photosynthetic pigments; osmotic adjustment; malondialdehyde (MDA)

生物土壤结皮 (biological soil crusts, BSCs) 是由隐花植物如蓝藻、绿藻、苔藓、地衣和其他土壤生物体与土壤表层颗粒物胶结而形成的复合体^[1-2]。作为荒漠生态系统工程师, BSCs 在防风固沙、防治土壤侵蚀、改变水分状况中扮演着重要角色^[3-5]。生物土壤结皮的生存环境是地球上自养生物生存最为极端的生境之一, 忍受极端温度、干旱胁迫和强辐射是大多数结皮生物生存的必要条件^[6]。藓类植物是生物土壤结皮的重要组成部分, 代表了生物结皮演替的最高阶段, 在荒漠生态系统中发挥着更为重要的作用^[7]。藓类植物是一种结构简单的高等植物, 分布于干旱半干旱环境中, 没有真正的根和完善的维管束组织, 但能够产生大量的假根, 并将其附着于沙丘上以达到固沙的目的, 通过表面营养体来吸收利用不同类型的水分。它具有良好的指示作用, 能对外界高寒、高温、干旱、弱光、辐射等环境胁迫做出适应性的生理生化响应^[8-10]。国内外有关结皮层藓类植物对环境胁迫的生理生化响应的研究, 主要集中在结皮层藓类植物的光合作用及相关色素、叶绿素荧光特性、渗透调节物质(可溶性糖、游离脯氨酸)、细胞膜抗氧化酶系统等方面^[11-16]。这些研究很大程度上弥补了结皮层生物体生理特性研究的空白, 为今后的相关研究提供了理论依据。

水分是生物土壤结皮发育的重要限制因子, 而冬季降雪可能是结皮中藓类植物的重要水分来源之一。藓类植物属于典型的变水植物, 冬季降雪能够引起其体内水分的变化, 并可能会引起其生理生化特性的变化。国内外作了降雪低温对结皮层生物体光合和呼吸作用方面的研究。早期的研究认为, 地衣能够在极低温度下维持净光合速率, 甚至当叶状体温度降低至 -11.5°C 和 -22°C 时候, 地中海地区的一些地衣也能够产生净光合速率^[17]。也有研究表明, 降雪和低温能够延长生物土壤结皮光合活性时间^[18]。李刚等探讨了降雪对藓类结皮光合和呼吸作用的影响, 认为降雪具有湿润和保温作用, 能够为藓类结皮提供适宜的水分和温度条件, 降雪量与净光合速率和呼吸速率呈正相关。而降雪也可能对真藓结皮的生理产生影响, 但目前关于降雪对结皮层生物体生理生化特性影响的研究相对较少^[19]。本文以沙坡头人工植被区的真藓结皮为研究对象, 研究降雪影响下结皮层真藓植物的光合色素含量、渗透调节物质、可溶性蛋白含量及丙二醛(MDA)含量的变化特征, 为研究藓类植物对降雪的生理响应机制提供理论依据和数据支撑, 对维持荒漠生态系统的稳定性具有重要作用。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区设在中国科学院沙坡头沙漠试验研究站包兰铁路以北的人工固沙植被区($37^{\circ}32' - 37^{\circ}26' \text{N}$, $105^{\circ}02' - 104^{\circ}30' \text{E}$)。该地区位于腾格里沙漠东南缘, 属于阿拉善高原荒漠向荒漠草原的过渡区, 海拔 1339 m, 多年平均气温 9.6°C , 1 月平均温度 -6.9°C , 年均降雨量 186.2 mm。人工植被区的主要固沙灌木、半灌木为柠条 (*Caragana korshinskii*)、花棒 (*Hedysarum scoparium*) 和油蒿 (*Artemisia ordosica*), 草本植物主要有小画眉草 (*Eragrostis poaeoides*)、雾冰藜 (*Bassia dasyphylla*) 等。自 1956 年始建植被区定居的结皮生物种类也很丰富, 包括苔藓、蓝藻、绿藻、地衣等。其中盖度较大且发育较好的主要有苔藓结皮和藻类结皮, 在固定沙丘上以藻类结皮为主, 丘间低地或者水分环境相对较好的地方多以藓类结皮为优势。

藓类结皮作为生物土壤结皮层的优势成分,发挥着重要作用,而在腾格里沙漠东南缘包兰铁路以北的结皮发育良好的地区,真藓结皮是最为常见的优势种,它对于环境因子的变化所做出的响应尤为明显,所以本试验选取沙坡头区优势藓类结皮中真藓为研究对象用来研究冬季降雪对结皮层真藓植物生理生化的影响。

1.2 供试材料

供试材料为研究区内发育良好、长势均匀的真藓结皮(*B. argenteum*)。于 2013 年 9 月末采集样品,采集样品前用蒸馏水将结皮表面湿润,目的是在采样时能够保持结皮的完好性,待蒸馏水渗入后,利用 PVC 管(直径 10cm,高 5cm)进行采样,样品风干待用。

1.3 试验处理

在 2014 年 2 月的一次降雪期间(9 小时内降雪量达 2.3mm),将采集的真藓结皮土壤样品放置在空旷平地,作 4 个降雪处理,分别为无降雪(0S)、0.5 倍降雪(0.5S)、1 倍降雪(S)、2 倍降雪(2S),将无降雪处理作为对照,每个处理 3 个重复。

无降雪处理的样品用直径为 10cm 的透光塑料圆盘遮盖;其余不同处理的样品均接受自然降雪,将 0.5 倍降雪处理样品去除一半的降雪量。此外,使用直径为 10cm 的透光塑料圆盘接受自然降雪,然后向 2 倍降雪处理的样品添加 1 份透光塑料圆盘所接受的降雪量。经降雪处理后的结皮,待雪层融化后,将结皮取下带到实验室内并放置于-84℃冰箱备用。

1.4 测定方法

1.4.1 光合色素的测定

光合色素含量的测定采用兰书斌等(2009)^[20]的比色法,以 95%的乙醇为空白对照,在 665nm、649nm、470nm 处测定真藓样品的吸光度。

1.4.2 可溶性糖含量的测定

可溶性糖含量的测定采用李合生等(2004)^[21]的蒽酮比色法,以葡萄糖溶液作为空白对照,用紫外可见分光光度计在 625 nm 处测真藓样品的吸光度。

1.4.3 可溶性蛋白含量的测定

可溶性蛋白质含量的测定采用李合生等(2004)^[21]的考马斯亮蓝 G-250 法,以牛血清白蛋白为标准蛋白溶液,在 595nm 处测定真藓样品的吸光度。

1.4.4 丙二醛(MDA)含量的测定

MDA 含量的测定采用李合生等(2004)^[21]的硫代巴比妥酸(TBA)比色法,用紫外可见分光光度计测定 532 nm 和 600 nm 处真藓样品的吸光度。

1.4.5 脯氨酸含量的测定

脯氨酸含量的测定采用李合生(2004)^[21]的酸性茚三酮法,以纯水为对照,在 520nm 下测定真藓样品的吸光度。

1.5 数据分析

同一测定参数不同降雪处理数据采用 SPSS 19.0 统计分析软件中的单因素方差分析进行差异显著性检验;采用 Origin 8.0 作图,分析不同降雪处理后藓结皮层光合色素含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、MDA 含量以及脯氨酸含量的变化趋势。

2 结果与分析

2.1 降雪影响下光合色素的变化特征

真藓光合色素的含量随降雪量的变化趋势较为一致,随降雪量的增加呈上升趋势(如图 1 所示)。在无降雪时,叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素以及类胡萝卜素含量最低,在降雪量达到两倍正常降雪量时,色素含量达到最大值,分别比无降雪处理时高出 122.93%、133.11%、126.47%、58.53%,并且二者之间存在显著性差异

($P < 0.01$)。方差分析也表明真藓色素含量在不同处理之间均存在显著性差异(组内组间 $P < 0.01$)。

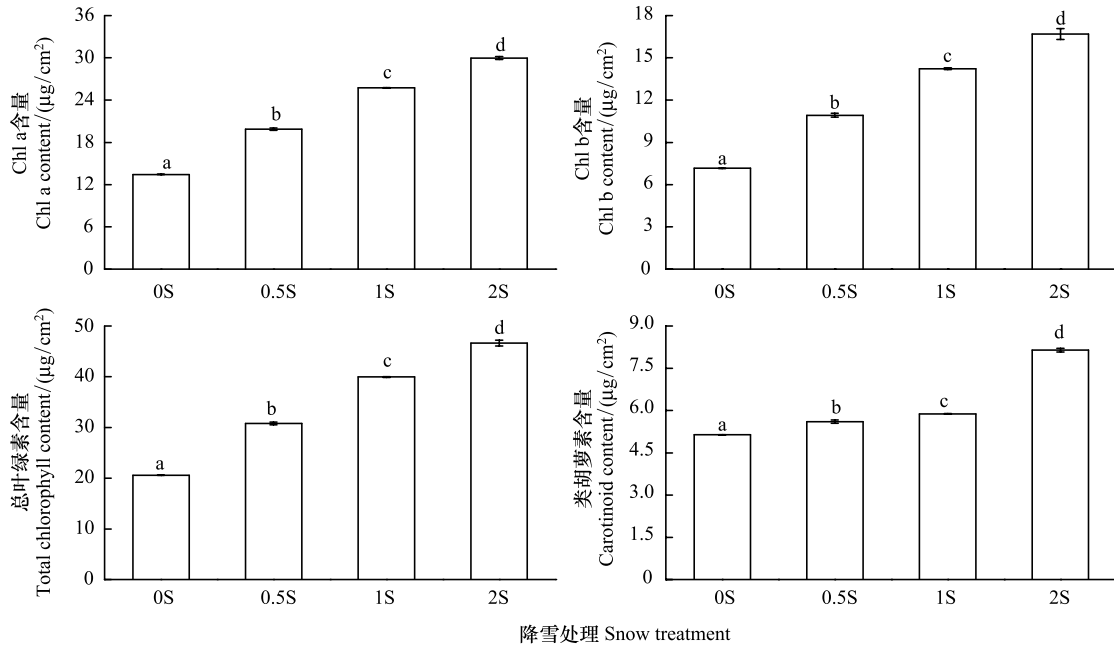


图1 降雪对真藓结皮光合色素含量的影响

Fig.1 The effects of snow on photosynthetic pigments concentration of *B. argenteum*

* 数据为平均值±标准误差 (n = 3), 不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 降雪影响下真藓渗透调节物质的变化特征

真藓可溶性糖含量随着降雪量的增加而呈下降趋势,0.5倍降雪处理与对照相比,可溶性糖含量降低了4.52%,差异显著($P = 0.049 < 0.05$);1倍降雪和2倍降雪与对照相比,可溶性糖含量分别降低了14.43%和27.29%,两组均表现为极显著差异($P < 0.01$)。真藓游离脯氨酸含量变化随降雪量的增加也呈现降低趋势,由图2可看出脯氨酸的降幅较可溶性糖大,0.5倍降雪处理、1倍降雪处理、2倍降雪处理与对照相比,脯氨酸含量分别降低了8.31%、31.96%、43.47%,三组比较均表现为差异极显著($P < 0.01$)。

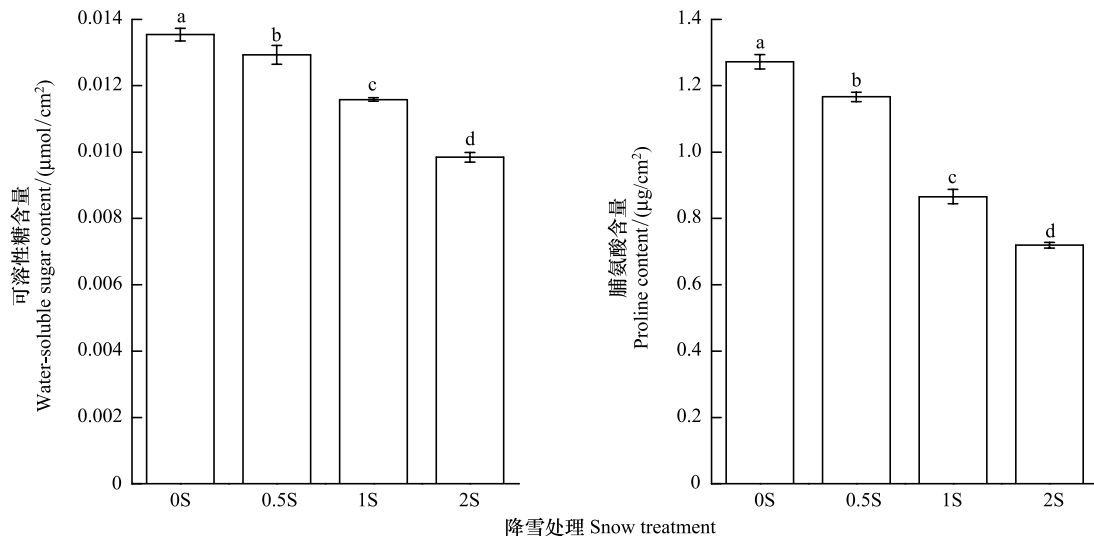


图2 降雪对真藓结皮可溶性糖和脯氨酸含量的影响

Fig.2 The effects of snow on soluble sugar content and proline content of *B. argenteum*

2.3 降雪影响下可溶性蛋白含量的变化特征

真藓可溶性蛋白的含量随着降雪量的增加而显著增加。与对照相比,0.5 倍降雪处理、1 倍降雪处理、2 倍降雪处理的真藓可溶性蛋白的含量分别增加了 6.65%、29.75%、41.34%。且方差分析表明,各处理组与对照组相比具有显著差异,而且各处理组间差异显著($P<0.05$)。

2.4 降雪影响下 MDA 含量的变化特征

真藓 MDA 含量随着降雪量的增加而降低,与对照相比,0.5 倍降雪处理、1 倍降雪处理、2 倍降雪处理的真藓 MDA 含量分别降低了 2.95%、6.54%、12.58%。且方差分析表明:0.5 倍降雪与对照组相比,差异不显著($P>0.05$);1 倍降雪处理与对照相比差异显著($P<0.05$);两倍降雪处理与对照相比差异极显著($P<0.01$);1 倍降雪与 0.5 倍降雪处理间却表现为差异不显著($P>0.05$)。

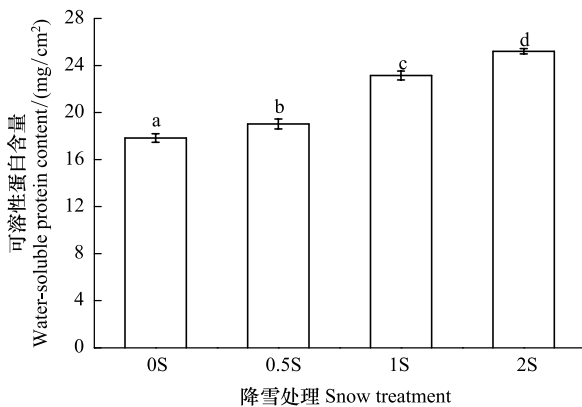


图 3 降雪对真藓结皮可溶性蛋白含量的影响

Fig.3 The effects of snow on soluble protein content of *B. argenteum*

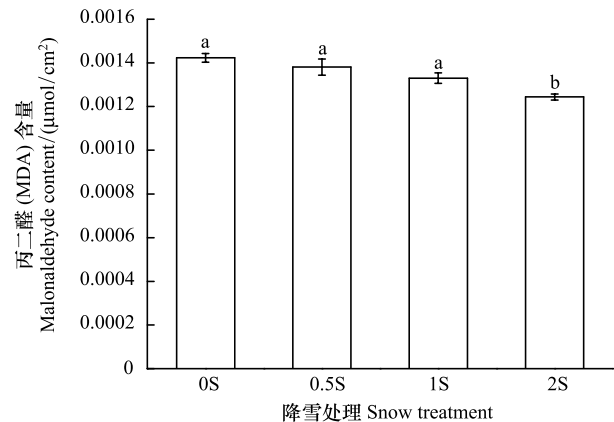


图 4 降雪对真藓结皮丙二醛(MDA)含量的影响

Fig.4 The effects of snow on malonaldehyde content of *B. argenteum*

3 讨论

生物土壤结皮是荒漠景观重要组成部分,冬季降雪对结皮层生物体生理生化的影响经常受到忽视,我们的研究表明,冬季降雪会引起结皮层生物体光合色素含量、渗透调节物质含量、脯氨酸含量以及 MDA 含量等的改变以提高环境的适应能力。

叶绿素含量的高低反应了结皮生物体光合作用能力的强弱,一般认为,结皮层生物体的光合速率与其叶绿素含量呈线性关系^[22-23]。换言之,叶绿素含量与光合速率密切相关,叶绿素含量越高,藓类植物的光捕获能力越强。叶绿素 a 是光能的捕获者,也是叶绿体膜内光传导者;叶绿素 b 也是光能捕获者^[24]。李亚敏研究了 Cd-Cu 复合胁迫对 2 种藓类植物生理特性的影响,其中两种藓类的叶绿素含量都随着重金属浓度的升高而降低,呈明显抑制效应,光合作用受到破坏^[25]。回嵘等研究了 UV-B 辐射对真藓结皮生理特性的影响,结果表明辐射也会引起叶绿素含量的降低^[9]。魏美丽研究了脱水过程中齿肋赤藓光合色素含量及叶绿体结构的变化,结果表明,脱水时叶绿素含量快速升高后再降低,湿水后叶绿素含量又升高^[26]。这说明相对重金属与辐射胁迫而言,水分胁迫对光合色素的影响是可恢复的。本文研究表明,叶绿素 a、叶绿素 b 的含量均表现出随降雪增加呈现上升的趋势。这是因为在冬季无降雪时,植物受低温胁迫影响表现为低光合能力。降雪过后,积雪融化能够为藓类植物提供所需的水分,使得真藓植株含水量迅速增加,光合色素含量随之增加。从图 1 可以看出叶绿素 a 的增幅较叶绿素 b 大,这说明降雪不仅能够提升真藓的光捕获能力,也有增强其光传导能力。总之,在不考虑其他因素影响时,一定的降雪范围内,随降雪量增多,光合色素含量也越多,光就越容易为植物所利用,真藓植物光合作用能力就越强。

藓类植物不仅可以通过外部形态调节,还可通过渗透物质调节来适应外部环境变化。渗透调节物质包括可溶性糖、脯氨酸、可溶性蛋白。当藓类植物受到环境胁迫失水时,通常会通过渗透调节作用来增加含水量,可溶性糖对渗透调节有着不可替代的作用;脯氨酸通常以游离态的形式存在于植物体内,也是重要的渗透调节物质之一。张显强等认为鳞叶藓可溶性糖含量随着干旱强度变大而显著升高,而游离脯氨酸含量的升高幅度较微弱,说明在干旱环境下对鳞叶藓起调节作用的物质主要是可溶性糖而脯氨酸几乎无影响^[27]。冬季无降雪时,藓类植物由于受低温和干旱胁迫影响表现为高的可溶性糖与脯氨酸含量,以及低的可溶性蛋白含量,通过降低代谢活性以适应低温环境,而冬季降雪则对藓类植物的生理代谢过程具有改善作用。本研究中,降雪量小的时候可溶性糖与脯氨酸含量高,无降雪条件下可溶性糖与脯氨酸含量最高,然后随降雪量增加呈显著下降趋势。这是因为冬季降雪是荒漠地区的主要水分来源之一,能够为真藓提供其生理生化活性所需的水分,随着水分含量的增加,二者含量均会有所下降。这与陈文佳等的水分含量多时会降低可溶性糖与脯氨酸含量的研究结果相一致^[28]。可溶性蛋白与植物新陈代谢息息相关,含量越高新陈代谢能力越强。卜楠等研究了不同水分条件下沙漠豆生理指标的变化,结果表明在干旱胁迫下,可溶性蛋白先下降后上升但低于含水量较高的对照^[29]。而本研究结果表明随降雪量增加,可溶性蛋白呈显著上升趋势。降雪量增加,积雪融化所提供的水分量就会增多,进而激发真藓的生理活性,比如可溶性蛋白含量升高,即结皮层真藓植物的新陈代谢能力有所提升。

当植物面临水分、温度胁迫时,细胞膜系统会受到破坏,主要表现为 MDA 含量的增加。MDA 是生物膜质过氧化强度和酶系统受伤害程度的重要指标,MDA 积累越多,组织受伤害越重。国春晖研究了 3 种藓类植物旱后复水过程中生理特性,研究表明随着干旱胁迫加剧,3 种藓类 MDA 含量均迅速增多,复水后,山墙藓在急剧下降后直接趋于平稳,它具有较强的保水能力^[30]。在冬季无降雪时,真藓植物由于受低温干旱胁迫的影响,在体内积累了大量的 MDA,而积雪融化会使胁迫得到缓解。本研究中,随降雪量的增加,MDA 含量也呈现为急剧下降的趋势,说明真藓在此过程中也有较强的保水能力。这可能是因为降雪量增加为植株提供更多水分,会使得真藓植物处于复水状态,干旱胁迫减缓,膜脂过氧化过程减弱,MDA 含量就会降低。

综上所述,降雪对真藓的生理生化活性具有一定的促进作用。冬季降雪是荒漠地区水分的重要来源之一,且降雪覆盖具有一定的保温效应,为真藓在冬季严寒条件下提供适宜的水分条件和温度条件。冬季降雪通过缓解干旱胁迫改善了真藓的生理特性,促进了其光合作用,而且冬季低温也起到了一定的促进作用。降雪提高了低温下真藓的叶绿素含量和可溶性蛋白含量,进而促进其光合作用能力与新陈代谢能力。与此同时,降低了可溶性糖含量、脯氨酸含量以及 MDA 含量,进而影响其渗透调节作用以及膜脂过氧化程度。本项研究为探讨藓类植物对降雪的生理响应机制提供理论依据和数据支撑,对维持荒漠生态系统的稳定性具有重要意义。

参考文献 (References):

- [1] 李新荣, 张元明, 赵允格. 生物土壤结皮研究:进展、前沿与展望. 地球科学进展, 2009, 24(1): 11-24.
- [2] 张元明. 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, 2005, 50(1): 42-47.
- [3] Bowker M A, Johnson N C, Belnap J, Koch G W. Short-term monitoring of arid land lichen cover and biomass using photography and fatty acids. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(6): 869-878.
- [4] Eldridge D J, Zaady E, Shachak M. Infiltration through three contrasting biological soil crusts in patterned landscapes in the Negev, Israel. *Catena*, 2000, 40(3): 323-336.
- [5] Belnap J. The world at your feet: desert biological soil crusts. *Frontiers in Ecology Environment*, 2003, 1(5): 181-189.
- [6] 李新荣. 荒漠生物土壤结皮生态与水文学研究. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- [7] 牛玉璐, 曹永胜. 生物结皮及其在荒漠治理中的作用. *生物学教学*, 2005, 30(10): 5-6.
- [8] 吴玉环, 黄国宏, 高谦, 曹同. 苔藓植物对环境变化的响应及适应性研究进展. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 943-946.
- [9] 回嵘, 李新荣, 贾荣亮, 赵昕, 刘艳梅, 陈翠云. 增强 UV-B 辐射对真藓结皮生理特性的影响. *生态学杂志*, 2012, 31(1): 38-43.
- [10] 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. *生态学报*, 2010, 30(12): 3108-3116.

- [11] Liu Y D, Cao T, Glime J M. The changes of membrane permeability of mosses under high temperature stress. *Bryologist*, 2003, 106(1): 53-60.
- [12] Zhang J, Zhang Y M, Downing A, Wu N, Zhang B C. Photosynthetic and cytological recovery on remoistening *Syntrichia caninervis* Mitt., a desiccation-tolerant moss from Northwestern China. *Photosynthetica*, 2011, 49(1): 13-20.
- [13] Liu L C, Li S Z, Duan Z H, Wang T, Zhang Z S, Li X R. Effects of microbiotic crusts on dew deposition in the restored vegetation area at Shapotou, northwest China. *Journal of Hydrology*, 2006, 328(1/2): 331-337.
- [14] Khandelwal A, Cho S, Marella H, Sakata Y, Perroud PF, Quatrano RS. Role of ABA and ABI3 in desiccation tolerance. *Science*, 2010, 327(5965): 546-546.
- [15] 回嵘, 李新荣, 赵锐明, 赵昕. UV-B 辐射对生物结皮层藓类植物生理生化指标的影响. *干旱区地理*, 2014, 37(6): 1222-1231.
- [16] 尹本丰, 张元明. 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*, 2014, 38(9): 978-989.
- [17] Kappen L, Lange O L. Die Kalteresistenz einiger Makrolichenen. *Flora*, 1972, 161: 1-29.
- [18] Su YG, Wu L, Zhou ZB, Liu YB, Zhang YM. Carbon flux in deserts depends on soil cover type: a case study in the Gurbantunggute Desert, North China. *Soil Biology & Biochemistry*, 2013, 58: 332-340.
- [19] 李刚, 刘立超, 高艳红, 赵杰才, 杨昊天. 降雪对生物土壤结皮层光合及呼吸作用的影响. *中国沙漠*, 2014, 34(4): 998-1006.
- [20] 兰书斌, 刘永定, 胡春香. 不同有机溶剂萃取生物结皮中叶绿素 a 效率的比较研究. *中国沙漠*, 2009, 29(3): 524-528.
- [21] 李合生, 孙群, 赵世杰. *植物生理生化原理和实验技术*. 北京: 高等教育出版社, 2004: 260-261.
- [22] Tuba Z, Lichtenthaler H K, Csintalan Z, Nagy Z, Szenté K. Loss of chlorophylls, cessation of photosynthetic CO₂ assimilation and respiration in the poikilochlorophyllous plant *Xerophyta scabrida* during desiccation. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96(3): 383-388.
- [23] Palmqvist K. Carbon economy in lichens. *New Phytologist*, 2000, 148: 11-36.
- [24] 包维楷, 冷俐. 相同环境下 3 种藓类植物光合色素含量的比较. *植物资源与环境学报*, 2005, 14(3): 53-54.
- [25] 李亚敏, 肖红利. 2 种藓类植物对 Cd-Cu 复合胁迫的生理响应. *江苏农业科学*, 2011, 39(4): 441-443.
- [26] 魏美丽, 张元明. 脱水对生物结皮中齿肋赤藓光合色素含量和叶绿体结构的影响. *中国沙漠*, 2010, 30(6): 1311-1318.
- [27] 张显强, 罗在柴, 唐金刚, 卢文芸, 乙引. 高温和干旱胁迫对鳞叶藓游离脯氨酸和可溶性糖含量的影响. *广西植物*, 2014, 34(6): 570-573.
- [28] 陈文佳, 张楠, 杭璐璐, 王媛, 季梦成. 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*, 2013, 24(1): 57-62.
- [29] 卜楠, 俞丽蓉, 马万里, 王铁娟, 周鸿升, 毕建瓴, 孙克. 不同水分条件下沙漠豆生理指标的变化. *中国水土保持科学*, 2012, 10(6): 77-81.
- [30] 国春晖, 沙伟, 李孝凯. 干旱胁迫对三种藓类植物生理特性的影响. *北方园艺*, 2014, (9): 78-82.