

DOI: 10.20103/j.stxb.202304160775

乔羽, 赵允格, 高丽倩, 井海梦, 张珺雨. 斑块面积对干燥-复水条件下藓类植物生理活性的影响. 生态学报, 2024, 44(5): 2081-2088.

Qiao Y, Zhao Y G, Gao L Q, Jing H M, Zhang J Y. Effects of patch sizes of moss dominated biocrusts on the physiological activity of mosses under repeated de-rehydration conditions. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(5): 2081-2088.

斑块面积对干燥-复水条件下藓类植物生理活性的影响

乔羽^{1,2}, 赵允格^{2,*}, 高丽倩², 井海梦^{1,2}, 张珺雨^{1,2}

1 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100

2 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要: 干扰会导致生物结皮斑块破碎并退化。为明确生物结皮斑块破碎诱发生物结皮退化机理, 以黄土丘陵区土生对齿藓 (*Didymodon vinealis*) 结皮为研究对象, 研究了干燥-复水条件下, 单株和直径 1 cm、2 cm、3 cm、4 cm、5 cm 的藓结皮斑块内土生对齿藓的干燥速率、渗透调节物质、丙二醛和光合色素含量等的变化, 以期揭示干扰后生物结皮退化的生物学机理。结果表明 (1) 除单株外, 干燥速率随斑块面积减小而增加, 直径 1 cm 斑块内藓的干燥速率是直径 5 cm 的 2 倍。(2) 反复干燥-复水 25 天后, 直径小于 5 cm 的斑块内藓的可溶性糖、可溶性蛋白和叶绿素含量低于直径 5 cm 斑块内藓的含量, 丙二醛含量随斑块面积变化无明显规律。(3) 干燥速率与斑块面积、可溶性糖、可溶性蛋白及叶绿素含量均呈极显著负相关。以上结果表明, 藓结皮斑块面积通过影响斑块内藓类植物干燥速率进而影响其渗透调节和光合作用能力。藓结皮斑块面积减小, 藓类植物干燥速率增大, 生理活性降低, 是藓结皮斑块破碎诱发其退化的原因。研究从藓类植物生理的角度, 阐明了干扰后藓类植物衰亡的生理学原因, 为生物结皮的保护和管理提供了科学依据。

关键词: 藓结皮; 斑块面积; 干燥速率; 光合色素; 渗透调节

Effects of patch sizes of moss dominated biocrusts on the physiological activity of mosses under repeated de-rehydration conditions

QIAO Yu^{1,2}, ZHAO Yunge^{2,*}, GAO Liqian², JING Haimeng^{1,2}, ZHANG Junyu^{1,2}

1 College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: Disturbance usually causes fragmentation and degradation of biological soil crusts (biocrusts). To clarify the mechanism of biocrust degradation caused by disturbance-induced fragmentation, we selected the moss (*Didymodon vinealis*) dominated biocrusts (moss crusts hereafter) from the hilly-gully region of the Loess Plateau as the object of study. The dehydration rates and contents of osmoregulatory substances, malondialdehyde and photosynthetic pigment in the individual mosses and mosses of the moss crust patches with different sizes, which measured in the diameters of 1 cm, 2 cm, 3 cm, 4 cm, and 5 cm, were measured under 25 rounds repeated de-rehydration conditions, so as to reveal the biological mechanism of biocrusts degradation after disturbance. The results showed that (1) the dehydration rate of mosses increased with the decrease of patch sizes of moss crusts. The dehydration rate of mosses in the patch with diameter of 1 cm was twice of that with diameter of 5 cm. (2) The contents of soluble sugars, soluble proteins, and chlorophyll of mosses in

基金项目: 国家重点研发计划课题项目 (2022YFF1300802); 国家自然科学基金项目 (41830758); 中央高校基本科研业务费专项资金项目 (2452020237)

收稿日期: 2023-04-16; **网络出版日期:** 2023-12-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zyunge@ms.iswc.ac.cn

the patches with diameter less than 5 cm were lower than those with diameter of 5 cm patches, and the content of malondialdehyde had no significant change with different moss crust patches sizes after 25 days of repeated de-rehydration. (3) Dehydration rate of mosses was extremely significantly negatively correlated to sizes of moss crust patches, the contents of soluble sugars, soluble proteins, and chlorophyll. The results of the study showed that the sizes of moss crust patches affected the dehydration rate of mosses in the patches and then affected their osmotic regulation and photosynthetic capacity. The dehydration rate of mosses increased as the size of moss crust patches decreased, which damaged to physiological activities of mosses and might be the cause of degeneration induced by fragmentation of moss crust patches. This study explains the physiological causes of mosses degradation after disturbance from the perspective of mosses physiology, which provides scientific basis for the protection and management of biocrusts.

Key Words: moss crust; patch size; dehydration rate; photosynthetic pigments; osmotic adjustment

生物土壤结皮(生物结皮)是藻类、苔藓、地衣及土壤微生物与土壤颗粒复合形成的复杂有机体,占干旱半干旱地区的 70%^[1-2]。其中,结皮生物,如藓类、藻类的生长及其生物固氮作用增加了土壤有机质和氮含量,显著增强土壤抗侵蚀性,影响土壤水分状况,维持和提高了干旱半干旱生态系统生物的多样性,对于干旱半干旱生态系统稳定性具有重要意义^[3-8]。

干扰显著影响生物结皮结构和功能,其中放牧作为一种重要的生产活动,亦是影响生物结皮结构和功能的重要因素。研究发现,放牧会显著降低生物结皮盖度、组成及生物量,导致生物结皮的退化^[9-12]。如 Anderson 在美国尤他州研究表明,放牧后生物结皮中藓类、地衣和藻类的盖度分别是原来的 1/10、1/3 和 1/2,地衣和苔藓的种类减少 50%^[13]。此外,重度放牧导致生物结皮斑块破碎化,斑块面积减小^[14-15]。目前,关于放牧后生物结皮退化的主要原因,有研究认为是放牧过程中牲畜踩踏导致土壤物理结构和化学性质发生变化,生物结皮生长发育环境受到影响^[16]。如放牧践踏导致土壤中粗沙比例增加了 3%,钙含量下降 21.5%,土壤有机质和 pH 值发生变化^[15,17]。也有研究认为,放牧过程中牲畜直接践踏,使得生物结皮斑块破碎,生物结皮斑块随风蚀或水蚀流失,导致生物结皮退化^[16]。藓结皮作为生物结皮的高级演替阶段,常因放牧干扰导致其盖度、物种多样性和生物量的降低。而干扰后结皮中藓类植物的生理活性与其盖度、物种多样性和生物量等密切相关。但目前鲜有研究从干扰后藓类植物生理的角度分析其退化的原因。

藓类植物垫状丛生,有利于提高毛细管系统的持水力^[18]。干扰导致其斑块面积减小,可能会影响结皮层藓类植物生物体的群落效应。如有研究表明,藓结皮斑块面积与水分蒸发速率有关,蒸发率随斑块面积的增大而减小^[19]。凝结水是蒸发的逆过程,虽然较蒸发或降雨少,却是干旱半干旱地区生态系统中植物、小型动物、微生物和生物土壤结皮等重要水分来源^[20-21]。研究表明,在干旱沙漠地区,凝结水含量占降雨总量的 33%—37%^[22],在我国黄土高原半干旱地区以凝结水为主的非降水性陆面水分占陆面总水分的 15%^[23]。生物结皮的存在显著提升了表层土壤的吸湿凝结水,其凝结水含量比裸沙高 66.7%。不同类型生物结皮中,藓结皮的水汽吸附能力最好^[24]。在干旱半干旱地区夏秋季凝结水频发,夜间产生的吸湿凝结水附着在藓类植物体表面,日出后,吸湿凝结水直接暴露于空气中蒸发,凝结水的存在能够延长清晨低水分条件下生物土壤结皮的光合时间^[25-26]。研究表明,在干湿交替过程中,藓类植株水分含量变化会影响其生理活性^[12,27]。在干旱半干旱区,干扰后生物结皮斑块面积的变化是否会影响斑块内藓株表面凝结水干燥过程,以及不同斑块面积内凝结水的水分变化如何影响旱区藓类植物生理活性仍是一个有待解决的问题。

土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)是黄土丘陵区高级阶段生物结皮重要组成物种,也是世界广布种之一,广泛分布于干旱、半干旱地区以及高寒生态系统^[2,28]。为此,本文以土生对齿藓结皮为研究对象,通过野外采样,在室内模拟旱区凝结水特征培养不同斑块面积的藓结皮,测定不同面积斑块内土生对齿藓的干燥速率、可溶性糖、可溶性蛋白、丙二醛和叶绿素含量,明确不同藓结皮斑块面积中土生对齿藓干燥速率和生理状况,以期揭示干扰对藓类植物生理活性的影响,为干旱半干旱地区生物结皮的管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验样品采集于延安市吴起县王洼子乡(37°11'N,107°50'E)的退耕草地,该地区属于温带大陆性季风气候,多年平均气温8.7℃,年日照时数2300—2400 h,1月与7月的月平均气温分别为-5.5℃和22.2℃,≥10℃积温为3282℃,多年平均降水456 mm,其中6—9月平均降水量占全年降水量的60%—70%。经过多年退耕还林(草)该区内生物结皮发育良好,覆盖度为70%以上,藓结皮是该区生物结皮高级阶段的主要类型。其中,常见的藓类植物主要有土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)、扭口藓(*Barbula nguiculata*)、短叶对齿藓(*Didymodon tectorum*)、真藓(*Bryum argenteum*)等。采样区内维管束植物优势种为长芒草(*Stipa bungeana*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、早熟禾(*Poa annua*)等。

1.2 样品采集

2021年7月,采集研究区内发育良好、长势均匀的土生对齿藓为优势种的生物结皮。采集前用蒸馏水将结皮表面湿润,以便保持结皮的完整性,用直径9 cm的培养皿进行采样。采集后将藓结皮样品在散射光下通风干燥,48 h后运回实验室待用。

1.3 实验设计

为明确干扰后生物结皮斑块面积对干燥-复水条件下藓类植物生理活性的影响,本文设单株和直径为1 cm、2 cm、3 cm、4 cm、5 cm的斑块(形状为圆形),共6个不同处理。为保证后期生理指标的测定所需藓类植物样品质量,按斑块直径由大到小分别设置6—20个重复。将不同直径的藓结皮斑块和单株土生对齿藓置于铺设滤纸的培养皿内,放入光/暗周期14 h(4000 Lux)/10 h、温度25℃、湿度49.5%的培养箱中培养。每天光照开始时,用喷壶模拟黄土高原半干旱区凝结水特征均匀喷洒0.2 mm蒸馏水于不同处理的土生对齿藓表面^[29],确保土生对齿藓叶片湿润并展开,而结皮土壤不湿润。在叶片展开时(斑块内80%土生对齿藓叶片颜色变为绿色或浅绿色且叶片与茎的夹角达到30°)开始计时,干燥过程中每隔30 min,将藓结皮连同培养皿一起称重,直至叶片闭合(斑块内80%土生对齿藓叶片颜色由绿色变为褐色并紧贴茎干)为干燥结束时间^[30],培养开始后连续测定三天,计算不同斑块内土生对齿藓的干燥速率。反复干燥-复水25天后,观察到斑块内90%土生对齿藓开始变黄并接近死亡,停止培养。将不同斑块面积藓结皮中土生对齿藓地上部分剪下,并称量下部土壤和滤纸的重量。剪下的土生对齿藓复水后用滤纸充分吸去表面水分,测定其可溶性糖、可溶性蛋白、丙二醛和叶绿素含量4项生理指标,每项指标重复测定3次。不同直径藓结皮斑块内土生对齿藓的基本特征见表1。

表1 不同直径藓结皮斑块内土生对齿藓基本特征
Table 1 Characteristics of *Didymodon vinealis* in moss crust patches with different diameter

斑块直径/cm Diameter of moss crust patches	样本数/个 Sample number	藓结皮厚度/cm Thickness of moss crust patches	株高/mm Plant height	株密度/(株/cm ²) Plant density
单株 Individual moss	20	—	5.37	—
1	18	0.99	5.23	55.51
2	15	0.98	5.16	56.39
3	12	1.01	5.27	56.33
4	9	1.03	5.31	55.81
5	6	0.97	5.67	55.35

单株处理样本量为取20个直径1 cm藓结皮内土生对齿藓地上部并随机铺于培养皿上,其他处理样本数为藓结皮的斑块个数

1.4 测定指标

(1)株高:每个直径的斑块内随机取30株苔藓,用游标卡尺测定土生对齿藓地上部分高度,单位mm。

(2) 藓株密度:各直径斑块内测定 1/2 斑块面积内土生对齿藓株数,单位株/cm²。

(3) 干燥速率:在温度为 25℃,相对湿度 49.5% 恒温恒湿培养箱内,单位时间内土生对齿藓含水量的变化量。

$$\text{干燥速率 } v(\%/min) = \frac{(m_1 - m_0) - (m_2 - m_0)}{t \times (m_2 - m_0)}$$

式中, m_0 :各斑块剪除土生对齿藓后,其下部土壤和滤纸质量; m_1 :喷水后湿润的土生对齿藓、下部土壤和滤纸质量; m_2 :叶片干燥闭合后土生对齿藓、下部土壤和滤纸质量; t :喷水后土生对齿藓叶片展开到叶片干燥闭合时长。

(4) 可溶性糖含量的测定:采用蒽酮比色法^[31],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 处测土生对齿藓样品的吸光度。

(5) 可溶性蛋白含量的测定:采用考马斯亮蓝 G-250 法^[31],以牛血清白蛋白为标准蛋白溶液,在 595 nm 处测定土生对齿藓样品的吸光度。

(6) 丙二醛含量的测定:采用硫代巴比妥酸(TBA)比色法^[31],用紫外可见分光光度计测定 450 nm、532 nm 和 600 nm 处土生对齿藓样品的吸光度。

(7) 叶绿素含量的测定:采用比色法^[31],以 95% 的乙醇为空白对照,在 665 nm、649 nm 处测定土生对齿藓样品的吸光度。

1.5 数据处理

数据处理和统计分析采用 Excel 2010 和 SPSS 21.0 软件,对不同斑块面积藓结皮中土生对齿藓干燥速率、可溶性糖、可溶性蛋白、丙二醛和叶绿素含量分别进行正态分布检验、方差齐性检验及单因素方差分析,最小显著差异(LSD)法进行多重比较,显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。对土生对齿藓干燥速率和藓株密度、斑块面积及土生对齿藓可溶性糖、可溶性蛋白、丙二醛、叶绿素含量等指标进行 Pearson 双尾相关分析($P < 0.05, 0.01$)。用 Origin Pro2021 进行图形绘制,图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 斑块面积对干燥-复水条件下土生对齿藓干燥速率的影响

不同面积斑块内土生对齿藓干燥速率如图 1 所示。除单株外,土生对齿藓干燥速率随斑块面积增大而减小。具体表现为直径 1 cm 斑块 > 直径 2、3、4 cm 斑块 > 直径 5 cm 斑块和单株土生对齿藓。直径 1 cm 斑块内土生对齿藓干燥速率最大,土生对齿藓植株含水量变化最快,直径为 5 cm 斑块及单株土生对齿藓叶片干燥速率最小,植株含水量变化最慢。其中,直径为 1 cm 斑块内的土生对齿藓干燥速率与单株及直径 2 cm、3 cm、4 cm、5 cm 斑块内的土生对齿藓干燥速率相比,分别升高 1.12 倍、45.17%、41.60%、23.81%、1.07 倍。此外,通过分析土生对齿藓干燥速率与斑块面积和藓株密度的相关关系,结果表明土生对齿藓干燥速率与藓结皮斑块面积显著负相关,与藓株密度无关。藓结皮斑块面积越小,斑块内土生对齿藓干燥速率越大。

2.2 斑块面积对干燥-复水条件下土生对齿藓渗透调节物质的影响

可溶性糖是逆境条件下植物细胞渗透调节物质,可溶性糖含量越高,渗透调节能力增强。不同斑块面积

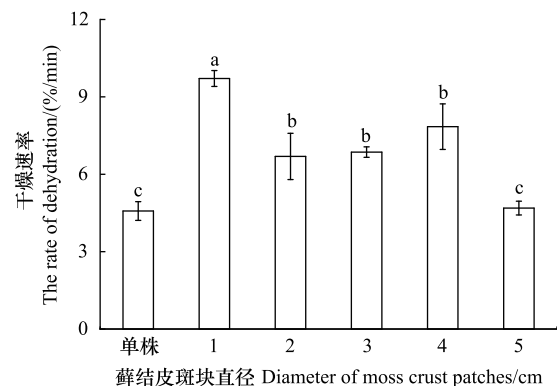


图 1 不同斑块面积藓结皮中土生对齿藓的干燥速率

Fig.1 The dehydration rate of *Didymodon vinealis* in different patch sizes of moss crusts

不同小写字母表示各处理间差异显著($P < 0.05$)

内土生对齿藓可溶性糖含量如图 2 所示。直径 5 cm 斑块和单株的土生对齿藓可溶性糖含量高于直径 1—4 cm 的斑块。与直径 5 cm 斑块相比,直径 1、2、3、4 cm 斑块内的土生对齿藓可溶性糖含量显著降低,分别降低了 45.91%、28.69%、43.61%、35.83%。

可溶性蛋白是指易溶于水的一类蛋白小分子,可溶性蛋白含量上升,有利于增强其细胞保水性。不同斑块面积内土生对齿藓可溶性蛋白含量如图 2 所示。除单株外,随着斑块面积增加,土生对齿藓可溶性蛋白含量增加。可溶性蛋白含量具体表现为单株>直径 3 cm、5 cm 斑块>直径 4 cm 斑块>直径 1 cm、2 cm 斑块。与直径 3 cm、5 cm 斑块内的土生对齿藓可溶性蛋白含量相比,单株土生对齿藓可溶性蛋白含量分别增加了 19.90%和 25.70%。与直径为 5 cm 斑块相比,直径为 1 cm、2 cm、4 cm 斑块内的土生对齿藓可溶性蛋白含量分别降低 55.44%、54.74%、31.10%。

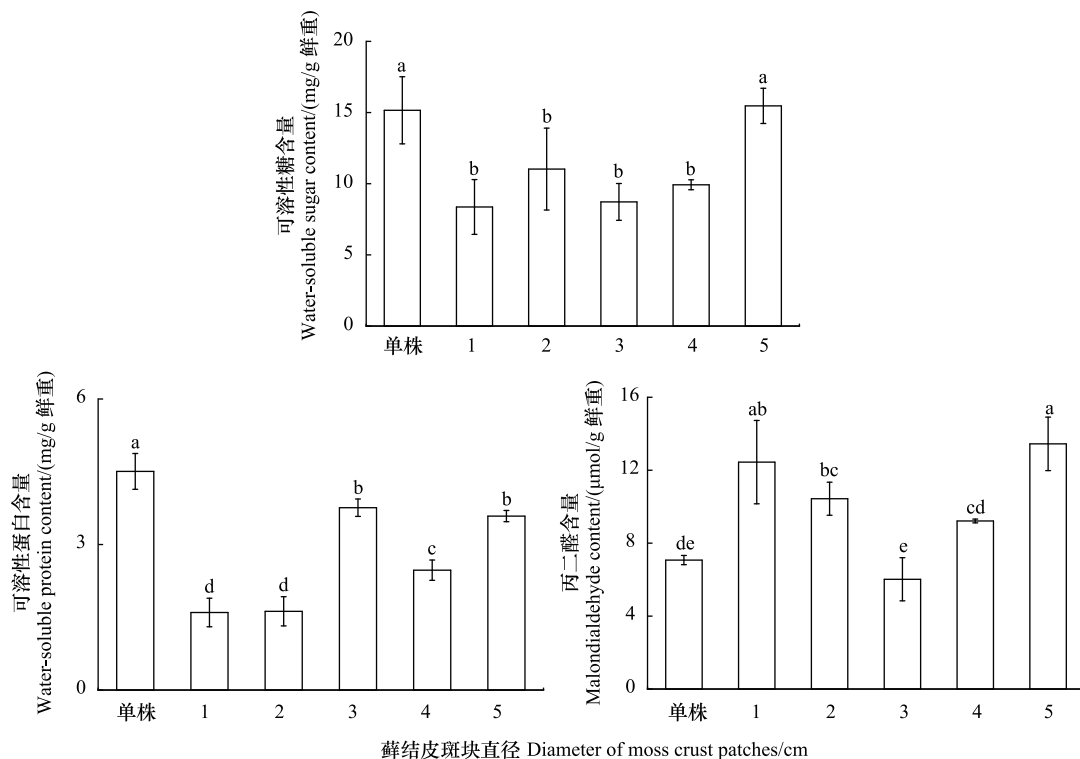


图 2 不同斑块面积藓结皮中土生对齿藓在反复干燥-复水 25 天后可溶性糖、可溶性蛋白和丙二醛含量

Fig.2 The contents of soluble sugars, soluble proteins and malonaldehyde of *Didymodon vinealis* in different patch sizes of moss crusts after repeated de-rehydration for 25 days

测定样品重量为鲜重,且各处理间土生对齿藓组织含水量相同

2.3 斑块面积对干燥-复水条件下土生对齿藓丙二醛含量的影响

不同斑块面积内土生对齿藓丙二醛含量如图 2 所示。除单株土生对齿藓外,随斑块面积的增加,土生对齿藓丙二醛含量先减少后增加。直径 5 cm 斑块内土生对齿藓丙二醛含量与单株、直径 2 cm、3 cm、4 cm 斑块内土生对齿藓丙二醛含量差异显著,分别增加了 90.10%、28.83%、1.23 倍、45.87%。单株土生对齿藓丙二醛含量与直径 1 cm、2 cm 斑块相比,分别降低 43.17%和 32.23%。

2.4 斑块面积对干燥-复水条件下土生对齿藓光合色素的影响

叶绿素含量变化可以作为藓类植物在干旱条件下存活并从失水中恢复生机的能力评价指标^[18]。不同斑块面积内土生对齿藓叶绿素含量结果表明,随斑块面积的增加,土生对齿藓叶绿素 a、b 及总叶绿素含量变化均表现为先减小后增加(图 3)。直径为 3 cm 斑块内土生对齿藓叶绿素 a、b 及总叶绿素含量最低,分别为 0.24 mg/g、0.14 mg/g 和 0.38 mg/g。直径为 5 cm 斑块内土生对齿藓叶绿素 a、b 及总叶绿素含量最高,分别为

0.47 mg/g、0.24 mg/g 和 0.71 mg/g。

与直径 5 cm 斑块相比,单株和直径 1—4 cm 斑块内的土生对齿藓的总叶绿素含量分别降低 23.94%、39.44%、32.39%、46.48%、40.84%,差异显著。斑块直径小于 5 cm 时,单株叶绿素含量最高,相比于直径 1 cm、3 cm、4 cm 斑块分别增加了 20.92%、30.61%、23.38%。

2.5 干燥速率与土生对齿藓生理特性的相关性分析

对干燥-复水条件下土生对齿藓渗透调节物质、丙二醛、叶绿素含量与土生对齿藓干燥速率进行相关性分析,结果显示(表 2)土生对齿藓 4 个生理指标中可溶性糖、可溶性蛋白和叶绿素含量与干燥速率极显著负相关,丙二醛含量与干燥速率无关。结合干燥速率与斑块面积显著负相关的结果,表明斑块面积通过影响干燥速率从而影响了可溶性糖、可溶性蛋白和总的叶绿素含量。

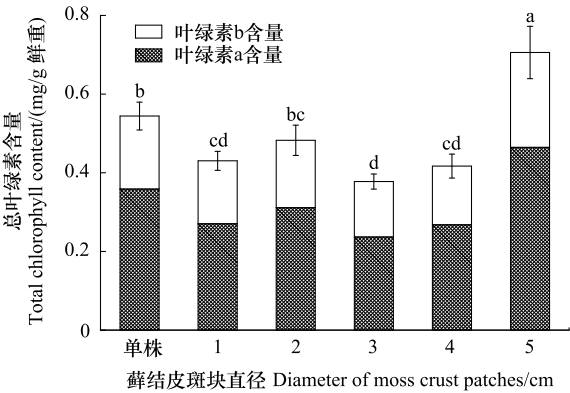


图 3 不同斑块面积藓结皮中土生对齿藓在反复干燥-复水 25 天后叶绿素含量

Fig.3 The chlorophyll contents of *Didymodon vinealis* in different patch sizes of moss crusts after repeated de-rehydration for 25 days

表 2 土生对齿藓生理特性与干燥速率的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between physiological characteristics of *Didymodon vinealis* and dehydration rate

	可溶性糖含量 Water-soluble sugar content/(mg/g)	可溶性蛋白含量 Water-soluble protein content/(mg/g)	丙二醛含量 Malondialdehyde content/ (μmol/g)	总叶绿素含量 Total chlorophyll content/ (mg/g)
干燥速率 The rate of dehydration/(%/min)	-0.753 **	-0.722 **	0.120	-0.613 **

* $P<0.05$; ** $P<0.01$

3 讨论

多项研究表明干扰后生物结皮斑块面积减小并退化^[14–15],其面积变化可能影响旱区结皮生物表面凝结水的蒸散速率,进而影响斑块内结皮生物的生理活性。为此,本研究通过模拟夏秋季凝结水特征,研究了藓结皮斑块面积对藓类植物生理状况的影响,发现斑块面积显著影响藓类植物干燥速率,与前人研究一致^[19]。本文结果进一步证实干燥速率的差异,最终影响了藓类植物生理活性,具体表现为斑块面积减小,藓类植物渗透调节物质含量和叶绿素含量的降低,表明藓类植物的生理活性受到损害,而这种损害程度与干燥速率有关,斑块越小,干燥越快,影响了藓类植物生理活性,最终诱发其衰亡。

可溶性糖、可溶性蛋白是表征藓类植物渗透物质调节能力的重要指标。本研究中,直径小于 5 cm 斑块内土生对齿藓可溶性糖含量低于直径 5 cm 斑块及单株处理。可见,斑块面积较大时,藓类植物可以通过提高体内可溶性糖含量来抵御干旱胁迫,这也与其失水后光合色素含量表现一致。土生对齿藓可溶性蛋白含量表现为单株>直径 5 cm 斑块>直径 1—4 cm 斑块,这与前人研究一致^[31],大斑块可以为藓类植物提供更好的水分条件,导致藓类植物的活性恢复,新陈代谢加强,可溶性蛋白含量升高。结合表 2 相关分析,可溶性糖、可溶性蛋白与干燥速率极显著负相关。即斑块面积减小导致土生对齿藓干燥速率增加,受水分胁迫增加,可溶性糖、可溶性蛋白含量降低,导致土生对齿藓细胞渗透调节降低。而单株可溶性蛋白含量高于直径 5 cm 斑块,这可能是由于单株土生对齿藓较难直立,导致其植株铺放于培养皿中,与含水滤纸接触面积增加,复水过程中水分吸收增加^[32],有利于维持其生理活性。

丙二醛是用来衡量质膜氧化的程度指标之一。本研究中,与直径 5 cm 斑块相比,单株、直径 2 cm、3 cm、

4 cm 斑块内的土生对齿藓丙二醛含量降低,直径 1 cm 斑块的土生对齿藓丙二醛含量无显著变化。这可能与直径小于 5 cm 斑块土生对齿藓干燥速率变化引起植物体内的过氧化物酶活性的改变有关,体内酶保护增加,自由基降低,细胞损伤降低^[33-34]。此外,胁迫产生的丙二醛会被处于代谢恢复状态的植物逐渐代谢掉^[33],单株土生对齿藓可溶性蛋白含量高于直径 5 cm 斑块,细胞保水能力较强,因此,单株土生对齿藓丙二醛含量低于直径 5 cm 斑块。本研究仅选择物质膜氧化次级代谢产物丙二醛作为衡量指标,而在植物受胁迫过程中体内保护酶对自由基的作用也会引起物质膜氧化程度的差异。斑块面积对藓类物质膜氧化影响是否如此,有待进一步研究干燥过程中藓类植物的活性氧代谢与脂质过氧化特征。

植物体内叶绿素含量的高低反映其光合能力的强弱。研究中直径 1—4 cm 斑块的土生对齿藓干燥速率高于直径 5 cm 斑块的土生对齿藓,结合表 2 分析,因直径小于 5 cm 的水分损失较快,受干旱胁迫较大,且随着反复地干燥-复水,导致土生对齿藓植株光合色素的积累降低,光合能力减弱,诱发藓类植物的衰亡,与前人研究一致^[27, 35-36]。

值得指出的是,当藓类植物由群落变成单株的时候,植株通常会倒伏于地面,试验条件下是倒伏于培养皿中,扩大了藓株与地表(试验条件下滤纸)的接触面积,增加了藓株保持水分的时间,使得其干燥速率降低。因此,单株土生对齿藓生理活性对干燥-复水的响应呈现与小面积斑块不同的规律,可能是藓结皮受到干扰后维持种群的一种机制,需要后续研究。此外,本研究仅以黄土丘陵区常见土生对齿藓为研究对象,其他藓类植物或者生物结皮中其他结皮生物的生理活性与斑块面积之间是否具有相同的规律,仍要进一步研究。

4 结论

相同水分条件下,藓结皮斑块破碎导致斑块内土生对齿藓干燥速率增加,降低了藓类植物生理活性。斑块面积越小,土生对齿藓干燥速率越大,导致斑块内土生对齿藓可溶性糖、可溶性蛋白和叶绿素含量降低,影响其渗透调节、细胞代谢和光合作用能力。单株藓常倒伏,增大植株与水分接触面积,使得藓株的生理活性超过小斑块。未来生物结皮的管理应注意干扰后生物结皮斑块面积对其内部结皮生物的影响,生物结皮大斑块有利于维持斑块内结皮生物的生理活性,进而维持其生态功能。

参考文献(References):

- [1] Weber B, Belnap J, Büdel B, Antoninka A J, Barger N N, Chaudhary V B, Darrouzet N A, Eldridge D J, Faist Akasha M, Ferrenberg S, Havrilla C A, Huber S E, Malam I O, Maestre F T, Reed S C, Rodriguez C E, Tucker C, Young K E, Zhang Y M, Zhao Y G, Zhou X B, Bowker M A. What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2022, 97(5): 1768-1785.
- [2] Rodriguez-Caballero E, Belnap J, Büdel B, Crutzen P J, Andreae M O, Pöschl U, Weber B. Dryland photoautotrophic soil surface communities endangered by global change. *Nature Geoscience*, 2018, 11(3): 185-189.
- [3] Zhao Y, Xu M, Belnap J. Potential nitrogen fixation activity of different aged biological soil crusts from rehabilitated grasslands of the hilly Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(10): 1186-1191.
- [4] 高丽倩, 赵允格, 许明祥, 孙会, 杨巧云. 生物土壤结皮演替对土壤生态化学计量特征的影响. *生态学报*, 2018, 38(2): 678-688.
- [5] Zhao Y G, Xu M X. Runoff and soil loss from revegetated grasslands in the hilly loess plateau region, China: influence of biocrust patches and plant canopies. *Journal of Hydrologic Engineering*, 2013, 18(4): 387-393.
- [6] 肖波, 赵允格, 邵明安. 黄土高原侵蚀区生物结皮的人工培育及其水土保持效应. *草地学报*, 2008, 16(1): 28-33.
- [7] 王闪闪, 赵允格, 明姣, 张子辉, 郭雅丽. 黄土丘陵区生物结皮群落组成与水分入渗的关系. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1819-1826.
- [8] Belnap J, Wilcox B P, Van Scoyoc M W, Phillips S L. Successional stage of biological soil crusts: an accurate indicator of ecohydrological condition. *Ecohydrology*, 2013, 6(3): 474-482.
- [9] Belnap J, Gardner J. Soil microstructure in soils of the Colorado Plateau: the role of the *Cyanobacterium Microcoleus vaginatus*. *Great Basin Naturalist*, 1993, 53(1): 40-47.
- [10] Eldridge D J, Leys J F. Exploring some relationships between biological soil crusts, soil aggregation and wind erosion. *Journal of Arid Environments*, 2003, 53(4): 457-466.

- [11] Belnap J, Eldridge D. Disturbance and recovery of biological soil crusts. Belnap J, Lange O L. *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2001: 363-383.
- [12] 韩炳宏, 牛得草, 袁晓波, 任运涛, 石明明, 吴让, 傅华. 围封与放牧措施下生物土壤结皮发育及其微生物土壤养分特征. *草地学报*, 2016, 24(6): 1218-1225.
- [13] Anderson D C, Harper K T, Rushforth S R. Recovery of cryptogamic soil crusts from grazing on *Utah* winter ranges. *Journal of Range Management*, 1982, 35(3): 355-359.
- [14] 乔羽, 赵允格, 马昕昕, 马宁, 李雯, 孙会, 王鹏. 放牧强度对黄土丘陵沟壑区生物土壤结皮分布格局的影响. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2022, 50(8): 122-130.
- [15] 王雪芹, 张元明, 蒋进, 杨维康, 陈明, 张继凯, 陈均杰, 宋春武. 放牧对古尔班通古特沙漠南部沙垄地表性质的影响. *地理学报*, 2007, 62(7): 698-706.
- [16] 梁少民, 吴楠, 王红玲, 聂华丽, 张元明. 干扰对生物土壤结皮及其理化性质的影响. *干旱区地理*, 2005, 28(6): 818-823.
- [17] 吴楠, 张元明, 潘惠霞. 古尔班通古特沙漠地衣结皮对放牧踩踏干扰的小尺度响应. *干旱区研究*, 2012, 29(6): 1032-1038.
- [18] 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.
- [19] Ji X H, Zhang Y M, Tao Y, Zhou X B. Size effects on water characteristic of moss crust in the Gurbantunggut Desert, northwestern China. *Vegetation an International Journal of Plant Research*, 2014, 27(2): 77-88.
- [20] Stone E C. Dew as an ecological factor: II. the effect of artificial dew on the survival of *Pinus ponderosa* and associated species. *Ecology*, 1957, 38(3): 414-422.
- [21] Zhang J, Zhang Y M, Downing A, Cheng J H, Zhou X B, Zhang B C. The influence of biological soil crusts on dew deposition in Gurbantunggut Desert, Northwestern China. *Journal of Hydrology*, 2009, 379(3/4): 220-228.
- [22] 冯天骄, 张智起, 张立旭, 徐炜, 贺金生. 干旱半干旱区生态系统凝结水的影响因素及其作用研究进展. *生态学报*, 2021, 41(2): 456-468.
- [23] 张强, 王胜, 问晓梅, 南玉合, 曾剑. 黄土高原陆面水分的凝结现象及收支特征试验研究. *气象学报*, 2012, 70(1): 128-135.
- [24] 李胜龙, 肖波, 孙福海. 黄土高原干旱半干旱区生物结皮覆盖土壤水汽吸附与凝结特征. *农业工程学报*, 2020, 36(15): 111-119.
- [25] Lange O L, Belnap J, Reichenberger H. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern *Utah*, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology*, 1998, 12(2): 195-202.
- [26] 成龙, 贾晓红, 吴波, 李元寿, 赵雪彬, 周虹. 高寒沙区生物土壤结皮对吸湿凝结水的影响. *生态学报*, 2018, 38(14): 5037-5046.
- [27] Bu C F, Wang C, Yang Y S, Zhang L, Bowker M A. Physiological responses of artificial moss biocrusts to dehydration-rehydration process and heat stress on the Loess Plateau, China. *Journal of Arid Land*, 2017, 9(3): 419-431.
- [28] 郭玥微, 赵允格, 钱煦坤, 万杨卓群, 王闪闪. 黄土高原三种耐干藓营养繁殖的季节差异及机理. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1738-1746.
- [29] 王胜, 张强. 黄土高原半干旱区露水形成的大气物理特征研究. *物理学报*, 2011, 60(5): 846-853.
- [30] 杨晓莉, 赵允格, 郭雅丽, 梁银丽. 黄土丘陵区两种丛藓科植物展叶时长及关键影响因子. *应用生态学报*, 2022, 33(7): 1747-1754.
- [31] 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): 915-921.
- [32] 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.
- [33] 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. *中国沙漠*, 2012, 32(3): 683-690.
- [34] 张署军, 尹本丰, 张庆, 陆永兴, 臧永新, 沙亚古丽·及格尔, 殷进飞, 张元明, 买买提明·苏来曼. 荒漠藓类植物齿肋赤藓对4年积雪深度变化的生理生化响应. *生态学报*, 2023, 43(2): 838-848.
- [35] Reed S C, Coe K K, Sparks J P, Housman D C, Zelikova T J, Belnap J. Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nature Climate Change*, 2012, 2(10): 752-755.
- [36] 张静, 张元明. 模拟降雨对齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)生理特性的影响. *中国沙漠*, 2014, 34(2): 433-440.