

喀斯特石漠结皮细尖鳞叶藓的吸水机制及耐旱适应性

张显强^{1,2}, 张来¹, 何跃军¹, 冯晓英³, 孙敏^{1,*}

(1. 西南大学生命科学学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715; 2. 贵州警官职业学院, 贵阳 550005;

3. 西南大学资源环境学院, 重庆 400715)

摘要:生物结皮是由隐花植物和相关土壤微小生物与表层土壤颗粒胶结而形成的复合体, 与维管束植物覆盖一样, 它是干旱区地表的重要覆盖类型。苔藓是荒漠植被演替过程中常见的一类先锋植物, 同时也是生物结皮中生物量最大的2个类群之一。研究了结皮细尖鳞叶藓的吸水机制和耐旱适应性。结果表明: 细尖鳞叶藓最大吸水量和持水率分别达到干重的9.74倍和700%以上, 动力学总吸水过程的表观 K_m 值和 V_{max} 值分别为 $21.67\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{DW}\cdot\text{min}^{-1}$, 外吸水过程为 28.91 g 和 $8.56\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{DW}\cdot\text{min}^{-1}$, 内吸水过程为 43.18 g 和 $1.76\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{DW}\cdot\text{min}^{-1}$ 。可溶性糖含量从 $142.6\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{DW}$ (CK)上升到 $344.3\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{DW}$, 增长近2.4倍, 而游离脯氨酸积累微弱。抗氧化酶SOD活性变化不明显, 在 $0.04\text{ U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{FW}$ 上下浮动; POD活性在PEG6000胁迫浓度在20%之前呈大幅度上升状态, 以后趋于缓和, 30%时达最高的 $131\text{ U}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{FW}$, 增加近2倍; CAT活性的变化情况与POD变化趋势相同, 但变化量较小。膜脂过氧化指标MDA先略有升高又逐步回落, 说明细尖鳞叶藓抗氧化酶系统利用提高POD和CAT活性清除SOD在清除超氧阴离子自由基过程中产生的 H_2O_2 。因此, 在喀斯特石漠化缺少土壤、极度干旱且保水能力弱的环境区域, 结皮藓类植物以其特有的吸水特征、持水功能和抗旱机制等生态功能在石漠化治理、退化生态系统的恢复中具有十分重要的作用。

关键词:喀斯特石漠化; 结皮; 细尖鳞叶藓; 吸水机制; 耐旱适应性

Water uptake mechanism and desiccation-tolerant adaptation of *Taxiphyllum aomoriense* crust in karst rocky desertification

ZHANG Xianqiang^{1,2}, ZHANG Lai¹, HE Yuejun¹, FENG Xiaoying³, SUN Min^{1,*}

1 School of Life Science, Southwest University, Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region(MOE) Chongqing 400715, China

2 Guizhou Police Officer Vocational College, Guiyang 550005, China

3 School of Resource and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: Biological soil crusts(BSC) are complex organic integrities of cyanobacteria, green algae, lichens and mosses, fungi as well as soil microorganism, cementing with surface soil fine particles by their exude mucilaginous material. They are common cryptogamic communities in various arid and semi-arid regions of the world. Mosses are not only a common pioneer plant in the process of vegetation succession but also one of two groups with the highest biomass in the biological soil crusts. As pioneer plants, mosses are indispensable in the process of establishing the biological soil crusts, which play an important role in desert ecosystems, namely indicating vegetation type, holding soil, fixing sand, and preventing from erosion by water or wind. With regards to BSCs, up to now, it not only becomes one of international key scientific issues for earth surface processes in arid regions, but also cross highlight between geographical and biological knowledge. The mechanism of water absorption and adaptability of tolerant to drought of *Taxiphyllum aomoriense* were studied in this paper. The results indicated that the maximal water holding rate and amount of water uptake of the mosses were 9.74 times and 7 times higher than the dry mosses, respectively. According to the dynamic curve, K_m value, V_{max} value, inter water absorption and outer water absorption were 21.67 g and $10.42\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{DW}\cdot\text{min}^{-1}$, 28.91 g and $8.56\text{ g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{DW}\cdot\text{min}^{-1}$,

基金项目:三峡库区生态环境教育部重点实验室开放基金资助项目(EF200609)

收稿日期:2009-11-14; **修订日期:**2010-01-20

*通讯作者 Corresponding author. E-mail: jwczsm@swu.edu.cn

and 43.18 g and 1.76 g·g⁻¹·DW·min⁻¹, respectively. The concentration of soluble sugar was increased from 142.6 mg·g⁻¹·DW to 344.3 mg·g⁻¹·DW, which was 2.4 times higher than the control. However, the concentration of free proline was increased slightly. The activity of the antioxidant enzymes superoxide dismutase (SOD) did not change significantly, fluctuating over 0.04U·g⁻¹·FW; and under the PEG6000 concentration stress that peroxidase (POD) was increased significantly until 20% of the state, after easing, and finally up to 131 U·g⁻¹·min⁻¹·FW, an increase of nearly 2 times content; the catalase (CAT) of the changes alike POD in tendency, but with less variation. Indicators of membrane lipid peroxidation MDA content first increased slightly and gradually fell down. The explanation that the systematic use of antioxidant enzymes to improve POD and CAT activity synergy SOD superoxide anion radical and to remove generated of H₂O₂ under superoxide anion radical action in cells of *T. aomoriense*. Therefore, the results indicated that the moss crusts were able to absorb and reserve water, and desiccation-tolerant adaptation. Besides, moss crusts had great effect on pedogenesis, which was very important to control rock desertification in karst regions.

Key Words: karst rocky desertification; crusts; *T. aomoriense*; water uptake mechanism; desiccation-tolerant adaptation

喀斯特石漠化是以脆弱的生态地质环境为基础,以强烈的人类活动为驱动力,以土地生产力退化为本质,以出现类似荒漠景观为标志^[1]。贵州是石漠化最严重的地区,面积已达3.31万km²,且正以平均933 km²/a的速度迅速扩展,每年造成近1.9亿t的泥沙直接注入长江三峡库区,威胁着多达111.6万km²的土地,为此每年造成的直接经济损失达上百亿元,其发展速度及危害超过西北的沙漠化^[2]。石漠化导致严重的缺水和少土,水土流失引发石漠化,石漠化又导致更严重的水土流失和水源涵养能力的极度降低,土壤变薄,造成岩溶地区生态环境的继续恶化。

苔藓植物作为生物结皮层的优势成分和群落演替过程中的主要先锋种,参与了生物结皮的形成过程,在水土保持和群落演替甚至荒漠地区生态环境的改善中也发挥着不可替代的作用^[3]。有研究者探讨了藓类植物水分含量与光合作用速率的关系^[4],高温胁迫条件下两种藓体内游离脯氨酸积累及其与处理时间和处理温度的关系进行了初步的研究^[5-6]。喀斯特地区对苔藓植物的研究仅限于区系、生态分布、生物喀斯特沉积、水分动力学等^[7-10];而对于生长在裸露岩石上的结皮苔藓是否具有特殊的生理生态适应机制?结皮藓类的吸水机制、耐旱适应性方面等生理生化的研究了解甚少。因此,以实验的方法对喀斯特石漠结皮细尖鳞叶藓的吸水机制、耐旱适应性等方面进行研究,以期为喀斯特石漠化的治理开辟一条新的途径和积累基础的资料。

1 研究区概况

贵阳市位于贵州省中部,地理位置为26°11'—26°34'N,106°27'—106°52'E,地处黔中山原盆地,最高海拔1655.9 m,最低999 m,平均海拔1100 m,属亚热带季风湿润气候,年平均温度15.2℃,年平均降水量为1178 mm,年平均日照时数为1214.6 h,相对湿度为85%。具有冬无严寒、夏无酷暑、气候温和、雨量充沛、雨热同季的特点。成土母岩主要是白云质灰岩和钙质白云岩,土壤为石灰土,占全市面积的85%。森林覆盖率为5%—15%,植被覆被率为10%—90%,裸岩率为30%—90%,土地开垦率为10%—70%,石漠化特征表现明显,平均石漠化率为36.79%。地带性植被为中亚热带湿润常绿阔叶林,自然植被主要以壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)、山茶科(Theaceae)为主,次生植被有杨梅(*Myricarubra* (Lour.) S. etz.)、光皮桦(*B. luminifera* H. Winkl.)、柏木(*C. funebris* Endl.)、女贞(*C. lucidum* Ait.)、桃(*P. persica* (L.) Batsch.)、李(*P. salicina* Lindl.)、火棘(*P. fortuneana* (Maxim.) Li)、粗叶悬钩子(*R. alceaefolius* Poir)等。本研究试验地设于贵阳市花溪区,在典型石漠化石灰土区选择母岩、土壤条件一致的无林山坡随机选取5个25 m×25 m的样地,进行植物群落和样品采集。

无林地以五节芒 *Misanthus floridulus* (Labil. l) Warb.、蕨类 *Lygodium japonicum*、过路黄 *L. christinae* Hance、悬钩子 *R. palmatus* Thunb.、葛藤 *Pueraria Lobata*、火棘 *P. fortuneana* (Maxim.) Li、金樱子 *R. lavigata* Michx.、荩草 *Arthraxon hispidus*、白茅 *Imperata cylindrica* (L.) Beauv. var. *major* (Nees) C. E. hubb.、野菊

Dendranthema indicum(L.) Des Moul.、一年蓬 *Erigeron annuus*(L.) ers.、拔葜 *S. china* L. 等草本植物为主,植被覆盖度在 20%—30% 之间。

2 研究方法

2.1 样本的采集与处理

在随机选取的 5 个 25 m×25 m 的样地内,在 10 cm×10 cm 的小样方内采集裸露石灰岩表面的细尖鳞叶藓 (*Taxiphyllum aomoriense* (Besch.) Iwats.) 结皮 30 份装入塑料袋,并记录结皮层的生境和盖度。随机选取生长较为整齐的苔藓,除去泥土和残渣,放在铺有两层湿滤纸的 60 cm×80 cm 的搪瓷盘中,放入光强为 60 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 温度(25±1)℃, 光暗周期 12h:12h 的光照培养箱中培养。

2.2 吸水进程实验

参照文献^[10] B. 斯拉维克方法。称取 5 g, 平整放在盛有 300 mL 蒸馏水的 23 cm×15 cm 搪瓷盘中进行吸水实验。吸水时间分别为 0.5、1、5、10、20、40 min 和 60 min, 定时取出, 称重, 减去样品鲜重后得总吸水量。迅速用吸水纸将样品表面水分吸干, 称重, 减去样品鲜重后得内吸水量。以总吸水量减去内吸水量得外吸水量。在作水分吸收动力学实验时, 通过控制水的加入量分别为 10、15、20、25、50、100、150、200 mL, 固定吸水时间为 30 s。上述实验均重复 3 次。

2.3 最大持水量测定^[11]

收集 0.5 m×0.5 m 原状苔藓层, 当场称其鲜重, 带回室内后, 浸水 24 h 后称湿重, 最后在 65 ℃ 下将苔藓烘干, 称干重, 鲜重减去干重为苔藓层的天然持水量, 浸水 24 h 后的重量减去干重为苔藓层最大持水量。计算样品最大持水率(*P*)和单位林地面积苔藓最大持水量(*M WHC*, mL)。计算公式如下:

$$P = \left[\frac{m_2}{m_1} \times \frac{m_3}{m_0} - 1 \right] \times 100\%$$

2.4 耐旱生理指标的测定

将在光照培养箱培养 15 d 的苔藓放入用 Hoagland 营养液配制浓度分别为 0(CK)、5%、10%、15%、20%、25% 和 30% 的 PEG6000 溶液中培养 14 d 后进行各指标测定, 重复 3 次, 取平均值。分光光度法测定叶绿素含量。磺基水杨酸法测定游离脯氨酸含量。蒽酮比色法测定可溶性糖含量。硫代巴比妥酸(TBA)法测定丙二醛(MDA)含量。氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性, 以抑制 NBT 光化还原的 50% 为 1 个酶活力单位(U)。愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性, 以 $\Delta \text{OD}_{470} \text{ 1min}$ 增加 1 为 1 个酶活力单位(U)。 KMnO_4 滴定法测定过氧化氢酶(CAT)活性。以上方法均参照文献^[12] 进行。

2.5 数据处理用

SPSS11.5 和 Excel2003 软件进行数据处理。

3 结果分析

3.1 石漠结皮细尖鳞叶藓吸水机制和持水性能

3.1.1 细尖鳞叶藓吸水量与吸水时间的关系

在正常生长状态下, 不同苔藓的吸水量是不同的, 吸水达到饱和时所需的时间也不同。由图 1 可以看出, 3 条曲线均为饱和曲线; 5 g 苔藓总共需吸收 38.02 g 水方可达到饱和, 吸水量为其干重的 9.74 倍; 其中, 外吸水 30.20 g, 内吸水 8.77 g, 分别占总吸水量的 79.06% 和 20.94%, 分别为其干重的 7.74 倍和 2.24 倍。同时, 外吸水量大于内吸水量, 是其 3.44 倍。从图 1 还可看出, 内吸水在 20 min 已基本达到饱和, 而总吸水量和外吸水量则需 40 min 才达到饱和状态。苔藓大量吸水和

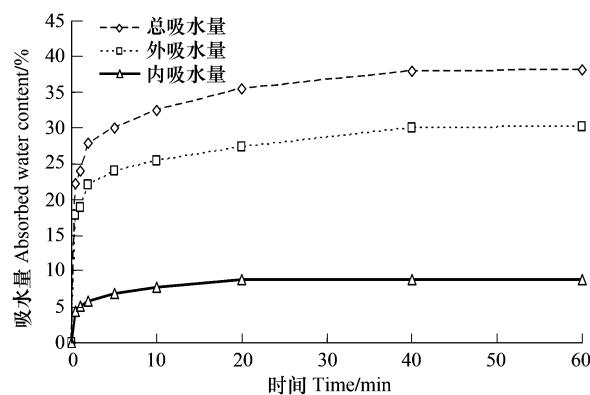


图 1 细尖鳞叶藓水分吸收进程

Fig. 1 Process of water absorption of *T. aomoriense*

极短的吸水饱和时间无疑是对于干旱环境的极度适应,这对于石漠化的治理具有极其重要的作用。

3.1.2 细尖鳞叶藓吸水动力学

通过控制水分加入量,进行细尖鳞叶藓瞬时水分吸收的研究(图2)。结果表明,植物水分吸收动力学曲线是S型饱和曲线,它是由两个水分吸收系统完成的,外吸水(吸附水)过程和内吸水过程。当外界水分在25 g以下时,植物水分吸收速度与水分加入量呈正比;当外界水分增加到25 g以上后,植物水分吸收速度逐渐趋于达到最大值。该动力学曲线完全符合Michaelis-Menten方程,该曲线可表达为 $V = V_{\max} \cdot S / (S + K_m)$ 的形式,其中, V 、 S 、 V_{\max} 、 K_m 分别代表吸收速度、外界水量、最大吸水速度、Michaelis-Menten常数。根据Lineweaver-Burk双倒数作图法,X轴截距为 $-1/K_m$,Y轴截距为 $1/V_{\max}$,斜率为 K_m/V_{\max} ,计算得到各种吸水过程的表观 K_m 值和表观 V_{\max} 值。其中,总吸水过程的表观 K_m 值和表观 V_{\max} 值分别为21.67 g、 $10.42 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{DW} \cdot \text{min}^{-1}$ (图3A),外吸水过程的表观 K_m 值和表观 V_{\max} 值分别为28.91 g和 $8.56 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{DW} \cdot \text{min}^{-1}$ (图3B),内吸水过程的表观 K_m 值和表观 V_{\max} 值分别为43.18 g和 $1.76 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{DW} \cdot \text{min}^{-1}$ (图3C)。

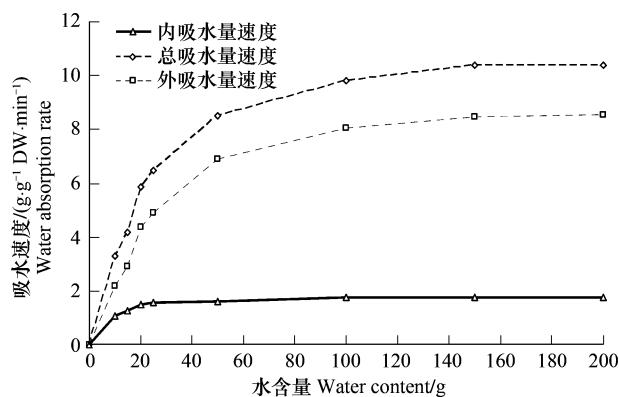


图2 细尖鳞叶藓吸水动力学

Fig. 2 The water absorption procedure of *T. aomoriense*

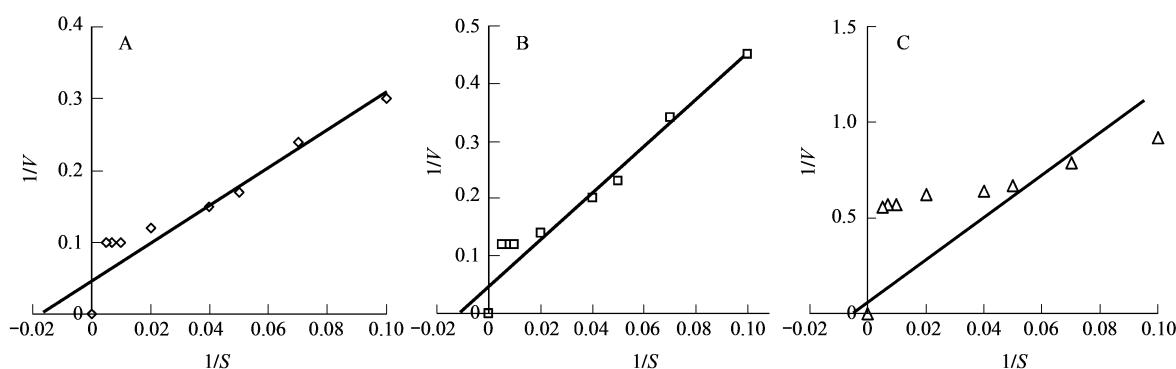


图3 细尖鳞叶藓吸水过程的Lineweaver-Burk图

Fig. 3 The diagram of Lineweaver-Burk of water absorbed process on *T. aomoriense*

A:总吸水过程;B:外吸水过程;C:内吸水过程

采用单因素方差分析,吸水进程试验中外吸水量、内吸水量和总吸水量在不同时间下均存在极显著的差异($F_{1,7,0.05} = 5.59$, $F_{1,7,0.01} = 12.25$);同理,吸水动力学外吸水速度、内吸水速度和总吸水速度也都达到极显著水平(表1)。

表1 不同吸水时间和水量对结皮苔藓吸水量和吸水速度影响的差异显著性比较

Table 1 Comparison of significantly different at effect of absorbed water volume and rate on mosses crust by different absorption water of time and volume

项目 Item		SS	df	MS	F	P
水分吸收进程	外吸水量 External absorbed water content	854.128	7	122.018	78.923	<0.0001
Process of total absorbed water	内吸水量 Inner absorbed water content	457.733	7	65.390	47.912	<0.0001
水分吸收动力学	总吸水量 Total absorbed water content	62.894	7	8.985	62.914	<0.0001
The water absorption procedure	外吸水速度 External water absorption rate	1168.169	7	166.876	315.040	<0.0001
	内吸水速度 Inner water absorption rate	10.99	7	1.570	20.883	<0.0001
	总吸水速度 Total water absorption rate	1394.868	7	199.276	300.631	<0.0001

3.1.3 细尖鳞叶藓的最大持水量

从表2的结果可以看出,苔藓具有极强的持水能力,最大持水率大自身干重的700%以上。在正常状态下(厚度为0.5 cm)的苔藓植物,苔藓干重和吸水重,均与苔藓层厚度成正比。随着苔藓层厚度的增加,持水量也随之增大,但苔藓的最大持水率和天然持水率几乎保持不变,分别围绕724.9%和22.5%上下波动,具有一定的饱和度。

表2 细尖鳞叶藓的最大持水量

Table 2 Maximal water holding capacity of *T. aomoriense*

指标 Index	苔藓层厚度 Thickness of moss/cm					
	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0
苔藓鲜重 Fresh weight of moss/g	194.02	266.58	342.48	418.30	491.83	587.21
苔藓干重 Dry weight of moss/g	158.51	217.62	277.54	342.36	401.23	478.61
苔藓吸水重 Absorbed water content of moss/g	1147.61	1575.57	2016.63	2482.11	2908.52	3468.97
最大持水率 Maximal water holding rate/%	724.0	724.32	726.61	725.0	724.9	724.81
天然持水率 holding rate of natural water/%	22.40	22.45	23.40	22.18	22.58	22.69
最大持水量 Maximal water holding capacity/mL	989.1	1357.95	1739.09	2139.75	2507.29	2990.36

3.2 石漠结皮细尖鳞叶藓耐旱机制

3.2.1 干旱胁迫对细尖鳞叶藓叶绿素水平的影响

图4结果显示,细尖鳞叶藓的叶绿素水平均有不同程度的下降,但下降的幅度有一定的差异。细尖鳞叶藓总叶绿素含量从CK的 $0.765 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$ 下降到30% PEG6000 胁迫处理的 $0.550 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$ 水平,下降幅度为28%。当从外部形态上观察植物体未出现枯萎变黄现象发生,可能与叶绿素含量的下降与光合作用能力暂时下降有关。其次,由于高浓度PEG6000水溶液包围在苔藓的基部,由于随水流动的特性在苔藓植物的光合部位结晶析出,光合作用受到影响,同时呼吸作用也受到抑制。最后就是长期的生态适应过程中,苔藓忍耐逆境的能力有差异。从细尖鳞叶藓叶绿素含量的变化可知,在30% PEG6000高渗透胁迫处理很多高等维管植物难以存活的条件下^[13],苔藓依然能够保持一定的光合作用能力,证明细尖鳞叶藓有极强的耐旱能力。

3.2.2 干旱胁迫对细尖鳞叶藓渗透调节物质积累的影响

由图5可知,随PEG6000胁迫强度的增加,可溶性糖含量增加趋势明显,从 $142.6 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{DW}$ (CK)上升到 $344.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{DW}$ (30%),增长近2.4倍。经SPSS统计软件分析结果表明,糖含量的变化与胁迫强度呈显著的正相关关系,相关系数R为0.951($P < 0.01$)。经单因素方差分析并经F检验,在PEG6000胁迫处理下,F值为25.83($F_{1,7,0.01} = 12.25$),大于 F_α ($P < 0.01$)的水平,差异极显著。

此外,细尖鳞叶藓脯氨酸含量随着胁迫程度的加大而略有积累,从开始的 $0.068 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{DW}$ 上升到10%浓度的 $0.088 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{DW}$,基本达到或接近其最大值,以后基本趋于平衡状态,游离脯氨酸含量随胁迫变化不太明显。经方差分析并经F检验,F值为5.54($F_{1,7,0.05} = 5.59$),小于 F_α ($P < 0.05$)的水平,证明PEG6000胁迫对细尖鳞叶藓游离脯氨酸含量无显著性的影响。所以,细尖鳞叶藓游离脯氨酸含量随胁迫变化较高等维管植物变化相对弱得多,一些高等维管植物在干旱胁迫的情况下积累的脯氨酸可以数十倍地增加。这可能与苔

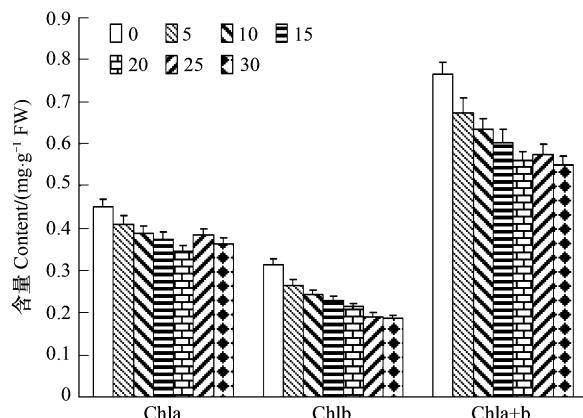


图4 干旱胁迫下PEG6000对细尖鳞叶藓叶绿素含量的影响

Fig. 4 Effect of chlorophyll contents of *T. aomoriense* in PEG6000 drought stress

藓在干旱胁迫的情况下脯氨酸积累仅仅是抵御干旱最微弱的一种方式有关。

3.2.3 干旱胁迫对细尖鳞叶藓膜脂过氧化及保护酶活性的影响

(1) 干旱胁迫对细尖鳞叶藓丙二醛(MDA)含量的影响

植物器官在衰老或逆境条件下所产生过多的自由基会引发植物体内膜脂过氧化作用而对植物产生毒害,其产物MDA含量常作为反映逆境条件下植物受伤害程度的指标之一^[14]。干旱胁迫下造成对植物的伤害就是细胞内产生O₂^{·-}与清除的不平衡所致,从而使膜脂发生过氧化作用或膜脂脱脂作用,形成丙二醛,破坏膜结构,使植物受到伤害。由图6可知,细尖鳞叶藓在整个处理过程中MDA含量变化不大,随着胁迫的加大MDA含量反而略有下降,从CK的2.90 nmol·g⁻¹·FW变化到30% PEG6000时的2.87 nmol·g⁻¹·FW,说明细胞膜没有受到损伤。

(2) 干旱胁迫对细尖鳞叶藓抗氧化酶活性的影响

在许多逆境条件下,植物体内保护酶系统的抗胁迫能力是植物对逆境胁迫响应的关键因素^[15]。SOD、POD和CAT是保护酶系统中重要的抗氧化物酶,其活性的提高表明植物体清除氧自由基和抗氧化保护等能力的增强。

超氧化物岐化酶能够抑制氮蓝四唑(NBT)在光下的还原作用来确定酶活性的大小。在有氧的情况下,核黄素可被光还原,被还原的核黄素在有氧的条件下极易再氧化而产生超氧阴离子自由基(O₂^{·-}),O₂^{·-}可将氮蓝四唑还原成蓝色的甲腙,蓝色物质在560 nm处有最大的光吸收值。而SOD可清除O₂^{·-},从而抑制甲腙的生成,酶活性越高,OD值就愈小;反之愈大。从图6结果可知,细尖鳞叶藓SOD值变化不明显,在0.04U·g⁻¹·FW上下浮动,说明随着胁迫程度的加大,SOD活性没有减弱,依然保持强大的清除超氧阴离子自由基(O₂^{·-})的能力。

POD作为植物体内重要的保护酶之一,可清除植物体内的过多的H₂O₂和其它过氧化物,使植物体内的自由基维持在一个基本水平,从而防止自由基的毒害。从图7可知,细尖鳞叶藓起始的水平比较高,为71U·g⁻¹·min⁻¹·FW,PEG6000胁迫浓度在20%之前呈大幅度上升状态,以后趋于缓和,最后到30%时为131U·g⁻¹·min⁻¹·FW。说明在干旱过程中,细尖鳞叶藓利用提高POD活性清除SOD在清除超氧阴离子自由基(O₂^{·-})过程中产生的H₂O₂。整个过程POD均保持强大的活性,这与石漠化地区石生苔藓生长的环境密切相关。同时,CAT的变化情况与POD变化趋势相同,在20% PEG6000浓度前细尖鳞叶藓活性呈上升状态,从开始的6.51 μmolH₂O₂·g⁻¹·min⁻¹上升到8.30 μmolH₂O₂·g⁻¹·min⁻¹水平。而20% PEG6000以后依然保持上升的状态,与POD一起清除产生的H₂O₂。

4 讨论

在长期的进化过程中许多耐旱苔藓植物形成了一些特殊的形态结构以适应不断干旱的环境,从而减少水分丢失^[16]。本实验中细尖鳞叶藓的最大持水量约为其干重的700%以上;并且在水源充足的情况下,能很快吸水达到饱和,其吸水量能达到干重的9.74倍,表明苔藓能在短暂的降雨过程中,迅速吸收大量水分供机体所需。苔藓植株之间的空隙可形成规模宏大的毛细管传导系统,水分和营养物可从植物体表面直接吸入藓丛,再进入细胞之中。如许多苔藓能通过叶片的卷曲或改变叶片的方向而减少水分蒸发,叶片的毛状叶尖可

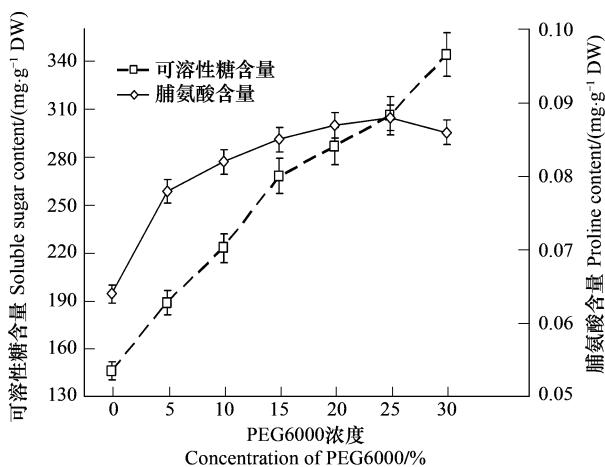


图5 干旱胁迫下PEG6000对细尖鳞叶藓可溶性糖和游离脯氨酸含量的影响

Fig. 5 Effect of soluble sugar and dissociation proline contents of *T. aomoriense* in PEG6000 drought stress

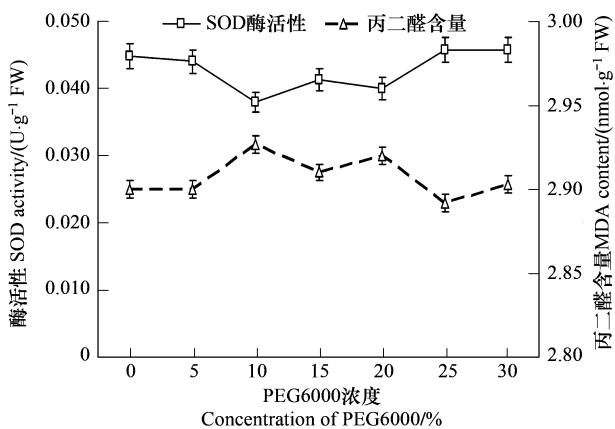


图6 干旱胁迫 PEG6000 对细尖鳞叶藓丙二醛含量和 SOD 活性的影响

Fig. 6 Effect of MDA content and SOD activity of *T. aomoriense* in PEG6000 drought stress

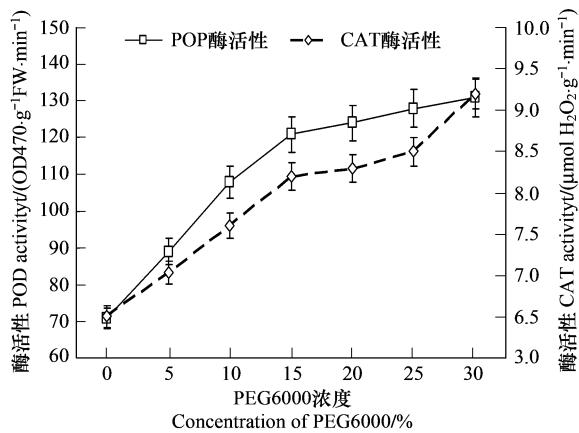


图7 干旱胁迫 PEG6000 对细尖鳞叶藓 POD 和 CAT 活性的影响

Fig. 7 Effect of POD and CAT activity of *T. aomoriense* in PEG6000 drought stress

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的伤害^[17]。此外,叶片上的疣和突起可以反射太阳辐射,也有利于水分的传导,使水分尽快被植物的细胞所吸收。细尖鳞叶藓的吸水过程可分为内吸水和外吸水。内吸水是吸收进入植物体内的水分,存在于细胞内及植物体内空隙中,可被植物体代谢所直接利用;外吸水是靠毛细管系统吸入并固定于藓类各器官表面、器官之间空隙的水分,只有进入植物体内以后,才能为植物所利用。图1结果显示,外吸水量远比内吸水量大得多,所需时间也较短,约为10 min,而后10 min的吸水主要是内吸水。由此可以推测,植物体代谢所需的水分较少,其水分吸收是一个较缓慢的过程;但由外吸水过程固着于植物体表面的水分则较多,主要起蓄水作用。吸水动力学中, $K_{m\text{外}} = 28.91 \text{ g}$, $K_{m\text{内}} = 43.18 \text{ g}$, $K_{m\text{外}} < K_{m\text{内}}$,说明植物外吸水能力比内吸水能力强得多,即对水的亲和力大得多。植物代谢所需的水分(内吸水)来源于吸附于植物表面的水分(外吸水),证明了外吸水不属于生理用水,其主要作用在于贮存和保持一定的水分含量,以适应随后的季节性干旱,这与吴海辉等人研究结果相似^[10]。

植物类群越低等,耐旱机制越原始,随着陆生植物复杂性的增加,耐受快速脱水的能力下降。苔藓忍耐干旱的能力与其原生境类型有关,来源于较干旱微生境的种类在长期失水中能较好地维持和恢复光合作用和糖类含量,细胞具有低水势的特点。耐旱的苔藓植物种所能忍耐的低水势比相应的维管束植物要低,而且通常与干旱环境的基质之水势保持一致,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,使植物迅速地吸收水分^[18]。耐旱藓类植物体内可溶性糖含量较高,也是能耐干旱的原因之一^[19],这与本实验结果相符,可溶性糖的含量随着胁迫强度的增加含量极具上升从而降低了细胞的渗透势,减少由于干旱而导致的细胞脱水,这与在干旱环境下生长在岩石表面的结皮苔藓逃避干旱,提高耐旱能力具有极高的适应性。脯氨酸是植物蛋白质的组分之一,并以游离状态广泛地存在于植物体中。正常条件下,高等维管植物体中游离脯氨酸的含量并不多,约在0.2—0.7 g·g⁻¹干重范围内,占总游离氨基酸的百分之几,但在逆境条件下(干旱、盐渍、冷冻等)植物体内游离脯氨酸可增加10—100倍,达到占游离氨基酸的40%以上,尤其干旱胁迫脯氨酸积累最多^[20]。脯氨酸与抗逆性的关系在高等植物中可能并不十分简单,这主要在于植物抗逆性的途径是多种多样的,不同植物不同条件下不一定通过同一途径来抵抗外界的不良环境。但是,关于脯氨酸的表现一直有争议,Singh提出在大麦中,脯氨酸的积累与抗性成正相关,而曹仪植以小麦为实验研究对象,提出了相反的观点^[21-22];任文伟等对不同地理种群羊草在PEG胁迫下脯氨酸含量进行比较研究,认为羊草的抗旱性与脯氨酸的积累特性及其生境有着密切的关系^[23]。本实验中脯氨酸的积累较微弱,产生这种变化的原因,可能是由于环境的差异,也可能是本身所固有的内在机制所决定的,这一问题有待于深入

研究。

植物体内 SOD、POD 和 CAT 是活性氧清除系统中重要的一类保护酶,逆境胁迫下保护酶活性的提高是植物受胁迫自我保护的一种适应性反应,在一定程度上可以减轻细胞受毒害程度。MDA 是植物在受到伤害时细胞膜发生膜脂过氧化作用而形成的最终分解产物。MDA 可与细胞内的蛋白质、核酸等大分子发生反应,使蛋白质和核酸变性,还可使纤维素分子间的共价键松弛,对细胞进一步造成伤害。本研究中,干旱胁迫导致 MDA 含量先略有增加然后又逐渐下降,说明未发生膜脂过氧化;SOD 表现出与 MDA 相反的趋势,随着胁迫程度的加大,SOD 活性没有减弱,依然保持强大的清除超氧阴离子自由基(O_2^-)的能力,这与在干旱的胁迫下苔藓从一个暂不适应到逐步适应的过程,这对生长在石漠化地区岩石表面的苔藓耐旱能力的提高具有积极地适应性。同时,随胁迫增强 CAT 酶和 POD 酶活性随之升高,POD 在胁迫浓度为 20% 之前呈大幅度上升状态,以后趋于缓和,与刘应迪研究高温胁迫下 POD 变化趋势相似^[24],CAT 的变化情况与 POD 变化趋势相同,与 POD 一起清除由 SOD 在清除超氧阴离子自由基产生的 H_2O_2 。说明在干旱过程中,细尖鳞叶藓利用提高 SOD 活性清除超氧阴离子自由基(O_2^-),提高 POD 和 CAT 活性清除 SOD 在清除超氧阴离子自由基产生的 H_2O_2 。CAT 酶和 POD 酶活性的升高表明细尖鳞叶藓抗氧化胁迫能力增强,这也从侧面证实野生细尖鳞叶藓具备优良的生理抗性基础。

在一定的干旱胁迫作用下,生长在喀斯特石漠化地区裸露石头上的结皮苔藓凭借特殊的吸水机制和强大的保水效率来应付喀斯特石漠化地区的临时性干旱;通过增加游离脯氨酸和可溶性糖含量来缓解干旱胁迫造成的伤害;同时,MDA 含量呈现“先上升后下降”的趋势,而保护性酶 SOD、POD、CAT 活性持续增强,极大缓减了干旱逆境导致的膜脂过氧化水平加重。因此,在长期的系统进化过程中,形成具有适合干旱变化的光合作用机制和代谢机制,通过形态上的变化来降低水分的散失,通过生理上的调整来应付环境的恶劣变化,这对于在石漠化地区揭示苔藓植物的抗逆机制,利用苔藓植物的先锋拓荒作用治理石漠化生态环境以及对退化生态系统进行人工恢复治理具有重要价值。

References:

- [1] Wang S J, Liu Q M, Zhang D F. Karst rocky desertification in southwestern China: geomorphology, land use, and impact and rehabilitation. *Land Degradation & Development*, 2004,15(1):115-121.
- [2] LI M X. Stone desertification status quo and its developing trend in southwest China karst area. *Central South Forest Inventory and Planning*, 2006, 25(3): 19-22.
- [3] Zheng Y P, Zhao J C, Zhang B C, Li L, Zhang Y M. Advances on ecological studies of algae and mosses in biological soil Crust. *Chinese Bulletin of Botany*, 2009,44(3):371-378.
- [4] Liu Y D, Zhu J Y, Chen J, Cao T. Relationships of water content to photosynthesis, respiration and water potential in three species of mosses. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001,19(2):135-142.
- [5] Liu Y D, Li H P, Xiao D L. The accumulation of free proline in mosses under high temperature stress. *Journal of Jishou University(Natural Science Edition)*, 2001,22(1):1-3.
- [6] Zhang X Q, Luo Z Q, Tang J G, Lu W Y, Yi Y. Effect of high temperature and drought stress on free proline content and soluble sugar content of *Taxiphyllum taxirameum*. *Guizhou Science*, 2004,24(6): 570-573.
- [7] Li B, Zhang Z H. Species diversity of mosses crust and the effect in karst rocky desertification control. *Carsologica Sinica*, 2009,28(1):55-60.
- [8] Zhang Z H. Bryoflora and some speleothems of karst caves in Guizhou, S. W. China. *Proceedings of 12th International Congress of Speleology, Vol. 3: Biospeleology*. Switzerland: JPM Publications SA 1997:297-300.
- [9] Zhang Z H, Chen J K. Floristic characteristics of aquatic bryophytes and their biokarst deposition types at waterfalls in central Guizhou, China. *Carsologica Sinica*, 2007,26(2):170-177.
- [10] Wu H H, Yi Y, Xie A L, Long J. Study on water uptake of *Grythrodontium leptothallum*. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2003, 21 (2): 46-48.
- [11] Zhang Y D, Liu S R, Luo C W, Zhang G B, Ma J M. Water holding capacity of ground covers and soils in different land uses and land covers in subalpine region of Western Sichuan, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2009,29(2):627-635.

- [12] Li H S, Sun Q, Zhao S J. Principle and Technology of Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000;164-194.
- [13] Wu Y H, Cheng J Q, Feng H Y, An L Z, Gao Q, Cheng G D. Advances of research on desiccation-tolerant moss. Journal of Desert Research, 2004,24(1):23-29.
- [14] Liu J X. Physiological and ecological responses of maize seedlings to cadmium stress. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(3): 265-268.
- [15] Liu P, Yang Y A. Effects of molybdenum and boron on membrane lipid peroxidation and endogenous protective systems of soybean leaves. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(5): 461-466.
- [16] Giordano S, Colacino C, Esposito A. Morphological adaptation to water uptake and transport in the poikilohydric moss *Tortula ruralis*. Giornale Botanico Italiano, 1993, 127: 1123-1132.
- [17] Hamerlynck E P, Tuba Z, Csintalan Z. Diurnal variation in photochemical dynamics and surface reflectance of the desiccation-tolerant moss *Tortula ruralis*. Plant Ecology, 2000,151(1): 55-63.
- [18] Santarius K A. Apoplastic water fractions and osmotic water potentials at full turgidity of some Bryidae. Planta, 1994, 193:32-37.
- [19] Santarius K A. The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost, desiccation and heat resistance. Planta, 1973, 113:105-114.
- [20] Stewart G R, Lee J A. The role of proline accumulation in halophytes plants. Planta,1974,120(3):279-289.
- [21] Singh T N, Aspinall D, Paleg L G. Proline accumulation and varical adaptability to drought in barley: a potential metabolic measure of drought resistance. Nature: New Biology. England: Macmillan Journals Ltd,1972, 236:188-190.
- [22] Cao Y Z, Lu Z S. The accumulation of free proline and the role of ABA in water-stressed plants. Acta Phytophysiologica Sinica, 1985,11(1):9-16.
- [23] Ren W W, Qian J, Zhen S Z. Comparative study of *Leymus chinensis*'s water content and free proline of different geographic populations under the force of different consistency PEG. Acta Ecologica Sinica, 2000 ,20(2):349-352.
- [24] Liu Y D, Cao T, Xiang F, Peng C H. Effect of high temperature stress on the activity of peroxidase of two species of mosses. Guihaia, 2001,21 (3): 255-258.

参考文献:

- [2] 李梦先. 我国西南岩溶地区石漠化发展趋势. 中南林业调查规划, 2006, 25(3) : 19-22.
- [3] 郑云普,赵建成,张丙昌,李琳,张元明. 荒漠生物结皮中藻类和苔藓植物研究进展. 植物学报,2009,44(3) :371-378.
- [4] 刘应迪,朱杰英,陈军,曹同. 3 种藓类植物水分含量与光合作用、呼吸作用和水势的关系. 武汉植物学研究, 2001,19(2):135-142.
- [5] 刘应迪,李和平,肖冬林. 高温胁迫下藓类植物游离脯氨酸含量的变化. 吉首大学学报(自然科学版), 2001,22(1):1-3.
- [6] 张显强,罗在柒,唐金刚,卢文芸,乙引. 高温和干旱胁迫对鳞叶苔游离脯氨酸和可溶性糖含量的影响. 广西植物,2004,24(6): 570-573.
- [7] 李冰,张朝晖. 喀斯特石漠结皮层藓类物种多样性及在石漠化治理中的作用研究. 中国岩溶, 2009 ,28(1):55-60.
- [9] 张朝晖,陈家宽. 黔中瀑布水生苔藓植物区系及其生物喀斯特沉积生态类型研究. 中国岩溶,2007,26(2):170-177.
- [10] 吴海辉,乙引,谢爱林,龙建. 细叶赤齿藓(*Grythrodontium leptothallum*)水分吸收特征. 贵州师范大学学报(自然科学版), 2003, 21 (2): 46-48.
- [11] 张远东,刘世荣,罗传文,张国斌,马姜明. 川西亚高山林区不同土地利用与土地覆盖的地被物及土壤持水特征. 生态学报,2009,29(2) : 627-635.
- [12] 李合生,孙群,赵世杰. 植物生理生化实验原理和技术. 北京:高等教育出版社, 2000: 164-194.
- [13] 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. 中国沙漠,2004,24(1):23-29.
- [14] 刘建新. 镉胁迫下玉米幼苗生理生态的变化. 生态学杂志, 2005 , 24(3): 265-268.
- [15] 刘鹏,杨玉爱. 钼、硼对大豆叶片膜脂过氧化及体内保护系统的影响. 植物学报, 2000 , 42(5) : 461-466.
- [22] 曹仪植,吕忠恕. 水分胁迫下植物体内游离脯氨酸的累积及ABA 在其中的作用. 植物生理学报, 1985,11(1):9-16.
- [23] 任文伟,钱吉,郑师章. 同地理种群羊草在聚乙二醇胁迫下含水量和游离脯氨酸含量的比较. 生态学报,2000,20(2):349-352.
- [24] 刘应迪,曹同,向芬,彭春晖. 高温胁迫下两种藓类植物过氧化物酶活性的变化. 广西植物,2001,21 (3): 255-258.