

# 毛尖紫萼藓 (*Grimmia pilifera* P. Beauv) PSII 光化学效率对脱水和复水的响应

衣艳君, 刘家尧\*

(青岛农业大学生命科学院, 山东青岛 266109)

**摘要:**利用快速叶绿素荧光动力学技术研究了毛尖紫萼藓脱水和复水过程中叶绿素荧光变化,结果显示在脱水过程中毛尖紫萼藓 PSII 的最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ )、光合机构电子传递的量子产额 ( $ET_o/ABS$ )、捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过  $Q_A$  的其它电子受体的概率 ( $ET_o/TR_o$ )、单位叶面积的反应中心的数量 ( $RC/CS_o$ ) 以及 PS II 受体库 ( $Area$ ) 对叶片含水量的响应等均存在相对含水量阈值。在阈值范围内脱水,对以上荧光参数影响不大,低于阈值后,各荧光参数值迅速下降,直至 PSII 反应中心完全关闭以及光化学过程结束。再复水后,毛尖紫萼藓光合机构的最大捕光效率、实际光化学效率、PSII 反应中心受体侧的电子传递链以及反应中心均能得到快速而有效的恢复。表明一定时间内脱水不会对毛尖紫萼藓的光合器官造成严重伤害,光合系统仍维持在可恢复状态。

**关键词:**毛尖紫萼藓;叶绿素荧光;脱水;复水

文章编号:1000-0933(2007)12-5238-07 中图分类号:Q948 文献标识码:A

## Photochemical analysis of PSII in response to dehydration and rehydration in moss *Grimmia pilifera* P. Beauv

YI Yan-Jun, LIU Jia-Yao\*

College of Sciences, Qingdao Agricultural University, Shandong 266109, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5238 ~ 5244.

**Abstract:** Chlorophyll-fluorescence was measured by a handy PEA fluorometer in moss *Grimmia pilifera* P. Beauv in response to dehydration and rehydration following 8 day desiccation, and the result indicates that a threshold of relative water content (RWC) exists in moss *Grimmia pilifera* P. Beauv in terms of all the analyzed values of  $F_v/F_m$ ,  $ET_o/ABS$ ,  $ET_o/TR_o$ ,  $Area$  and  $RC/CS_o$  during dehydration. A little change of chlorophyll-fluorescence was observed during dehydration above the RWC threshold, but a dramatic decrease occurred when the RWC became lower than the threshold. Upon rehydration after 8 day dehydration, the values of  $F_v/F_m$ ,  $ET_o/ABS$ ,  $ET_o/TR_o$ ,  $Area$  and  $RC/CS_o$  recovered very rapidly, indicating that the photosynthetic apparatus of the moss *Grimmia pilifera* P. Beauv was not badly damaged by the dehydration in the condition, and the damage was reversible.

**Key Words:** *Grimmia pilifera* P. Beauv.; chlorophyll fluorescence; dehydration and rehydration

基金项目:山东省自然科学基金资助项目(Y2005D08)

收稿日期:2006-11-21; 修订日期:2007-03-30

作者简介:衣艳君(1963~),女,山东蓬莱人,博士,教授,主要从事苔藓植物资源及其生理生态研究. E-mail: yijun1@yahoo.com.cn

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liujy07@yahoo.com.cn

致谢:本文得到山东农业大学生命科学院高辉远教授的帮助,谨此致谢!

**Foundation item:** The project was financially supported by Natural Science Foundation of Shandong Province (No. Y2005D08)

**Received date:** 2006-11-21; **Accepted date:** 2007-03-30

**Biography:** YI Yan-Jun, Ph. D., Professor, mainly engaged in the resources, physiology and ecology of Bryophytes. E-mail: yijun1@yahoo.com.cn

苔藓植物是植物界的重要门类,以矮小的身躯和广泛的适应性为特征。许多苔藓植物有着特殊的生理生态适应机制,可以在高寒、高温、干旱和弱光等其它陆生植物难以生存的环境中生长繁衍。

20 世纪 70 年代起国外已开始对耐旱藓类的干旱生理响应和抗旱机理进行研究<sup>[1~6]</sup>,甚至已深入到寻找抗旱基因水平<sup>[7~9]</sup>。特别是山墙藓 *Tortula ruralis* 研究的最为详尽,已成为研究耐旱藓类生理生态和抗旱机理的模式植物<sup>[2,7,10~16]</sup>。研究指出,山墙藓是通过一定的保护机制和再水化诱导的恢复系统来耐受干旱胁迫的,耐旱的山墙藓在其重湿润过程中会启动修复机制<sup>[1,2,10~11]</sup>,如今已建立了山墙藓的基因表达标记物(EST)数据库<sup>[9]</sup>,为发现与重要表型有关的新基因如抗旱基因<sup>[13~16]</sup>打下了基础。

苔藓植物因其个体非常矮小,植株对水分变化反应快,研究方法上存在一定的难度,国内至今很少有耐旱藓类的生理生态方面的研究。20 世纪 80 年代以来,人们发现叶绿素荧光对各种胁迫因子十分敏感,越来越多地将其作为鉴定植物抗逆性的理想指标和技术<sup>[2,17~21]</sup>。快速叶绿素荧光诱导曲线包含了 PS II 光化学反应的大量信息,根据这些信息可以推测 PS II 复合体所处的生理状态<sup>[17,21~24]</sup>。国外一些学者利用叶绿素荧光仪,分别研究了不同种的藓类<sup>[3,25]</sup>和苔类<sup>[26,27]</sup>在脱水和复水过程中叶绿素荧光的变化,结果表明叶绿素荧光仪的高分辨率、测定快捷和对植物材料的不破坏性,为研究苔藓植物的光合作用变化提供了有力的工具<sup>[2~3,18,25~27]</sup>。

国外大多数工作是用在美洲、非洲和欧洲分布广泛的山墙藓作为研究材料,但该种藓类在我国分布较少,在我国干旱半干旱地区广泛分布着耐旱藓类,因而选择我国分布广泛的耐旱藓类作为研究材料具有更为重要的意义。毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera* P. Beauv.)为广泛分布于我国南北各省的耐旱藓类,生长在裸露的岩石表面,生长过程中常常受到干旱的胁迫。本文通过脱水和复水过程中毛尖紫萼藓的叶绿素荧光变化,探讨了毛尖紫萼藓对干旱的生理响应,以期为我国耐旱藓类抗旱的生理生态机理研究、寻找本土耐旱藓类并进一步分离耐旱相关基因、改善生态环境提供资料。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

毛尖紫萼藓采于南京紫金山天文台裸露的岩石表面(引证标本:衣艳君 200306028)。野外选择长势正常均匀的藓丛,连同少量基质一起采集放入透明塑料袋,密封后带回室内用于实验。

### 1.2 测定方法

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线用便携式植物效率分析仪(Handy-PEA, Hansatech, 英国)测定。激发光强为最大光强的 50% (约  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),暗适应时间为 15min,记录时间 1s,测定在约 25℃ 室温下进行。所有数据均重复 5 次。各种荧光参数均由 Handy PEA 软件直接从测定的荧光诱导动力学曲线获得。

#### 1.2.1 脱水过程中叶绿素荧光参数的测定

采集的毛尖紫萼藓在人工气候室内恢复生长 2d,使其生长趋于一致,然后从枝条顶端约 1cm 处均匀剪下,平铺于培养皿中,在人工气候室内脱水处理,培养箱内温度为 25℃,相对湿度约 60%,每隔 2h 取出部分,放入用于荧光测定的暗适应夹内,暗适应 15min 后,测定记录样品的叶绿素荧光参数,总测定时间为 30h。

#### 1.2.2 复水过程中叶绿素荧光参数的测定

以上材料脱水 8d 后进行复水处理。复水时将材料放入另一铺有滤纸的培养皿内吸足水分,每隔 5min 后取出放入夹内,暗适应 15min 后,测定其叶绿素荧光参数,直至  $F_v/F_m$  不再增加为止。

#### 1.2.3 植物体相对含水量的测定

植物体相对含水量参照李合生<sup>[28]</sup>的方法:

$$\text{相对含水量 } RWC = \frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{饱和状态下藓类的重量} - \text{干重}} \times 100\% \quad (1)$$

## 2 结果及分析

### 2.1 脱水对毛尖紫萼藓叶绿素荧光的影响

#### 2.1.1 脱水过程中毛尖紫萼藓快速叶绿素荧光诱导曲线

图 1 表示脱水过程中毛尖紫萼藓快速叶绿素荧光诱导曲线的变化,可以看出脱水情况下,叶绿素荧光的

强度和诱导曲线的形状都发生了大幅度的变化,反映了该种藓类的光合作用在脱水过程中的复杂变化。根据“JIP-TEST”理论<sup>[21,22]</sup>,对诱导曲线进行了细致深入的分析,得出了大量有价值的参数。

### 2.1.2 脱水过程中毛尖紫萼藓 $F_v/F_m$ 的变化

叶绿素荧光的可变部分( $F_v$ )与最大荧光值( $F_m$ )的比值( $F_v/F_m$ ),反映 PSII 反应中心最大光能转换效率。脱水导致毛尖紫萼藓  $F_v/F_m$  比值下降,其  $F_v/F_m$  随时间变化曲线呈现反“S”形。即在开始脱水的时间,  $F_v/F_m$  变化不大,出现一个平缓的阶段,当脱水时间延长到 12h 后,  $F_v/F_m$  急速下降(图 2)。

脱水时间的长短反映了藓类植物体内含水量的变化。光合机构活性虽然受植株相对含水量的影响,但是两者之间并不是简单的线性关系。从毛尖紫萼藓  $F_v/F_m$  随体内相对含水量的变化(图 2)可以看出,毛尖紫萼藓有相当强的耐脱水能力,在植株相对含水量下降到 35% 之前,  $F_v/F_m$  几乎不随植株相对含水量下降而变化,即植株在相对含水量 35% ~ 100% 之间,  $F_v/F_m$  相对恒定,只是当植株相对含水量下降到 35% 以后,  $F_v/F_m$  急剧下降,直至接近于 0。把  $F_v/F_m$  突然下降的相对含水量称为  $F_v/F_m$  相对含水量变化的阈值,毛尖紫萼藓的相对含水量阈值在 35%,表明毛尖紫萼藓体内相对含水量维持在 35% 以上时,其最大光化学效率不会受到影响,光合器官不会造成伤害。但是植株含水量一旦下降超过这个阈值,其光合作用受到严重影响,影响程度与相对含水量的下降成正相关。

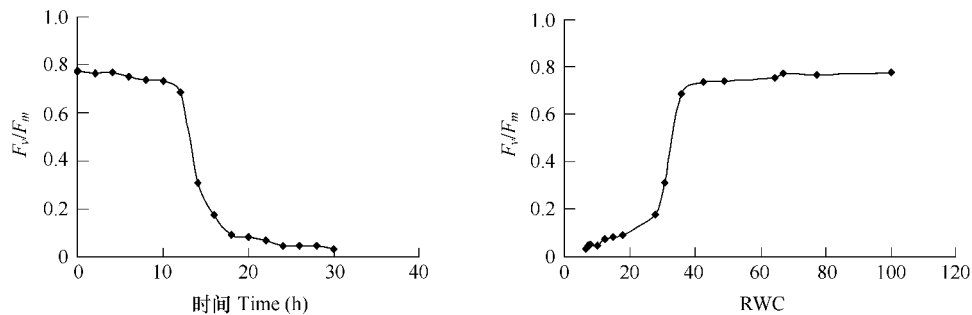


图 2 毛尖紫萼藓的  $F_v/F_m$  随脱水时间和相对含水量的变化

Fig. 2 The time and RWC course of the  $F_v/F_m$  of *Grimmia pilifera* during dehydration

### 2.1.3 脱水过程中毛尖紫萼藓 $ET_o/ABS$ 和 $ET_o/TR_o$ 的变化

$ET_o/ABS$  反映光合机构电子传递的量子产额或 PSII 实际光化学效率,主要受反应中心的最大光化学效率,即最大捕光效率( $TR_o/ABS$ )和反应中心捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过  $Q_A$  的其它电子受体的概率( $ET_o/TR_o$ )的影响。干旱胁迫过程中毛尖紫萼藓 PSII 的实际光化学效率的变化与  $F_v/F_m$  的变化基本相似,阈值也基本相同(35%)。脱水对其  $ET_o/TR_o$  的影响不如对  $ET_o/ABS$  的影响大,阈值较低(17%)(图 3),表明脱水对 PSII 反应中心受体侧的电子传递链影响不大。脱水最先影响藓类光合机构的最大捕光效率,从而影响其实际光化学效率,其次才影响其电子传递链。可能是脱水最先造成捕光色素的降解或是引起天线结构的变化,减少了捕获光能向反应中心的分配,从而保护了光合电子传递链不被过剩光能所破坏,维持了相对较高电子传递速率。在植株相对含水量低于阈值后,藓类的实际光化学效率的下降则是由于捕获光能下降和电子传递速率下降两方面的原因造成的。

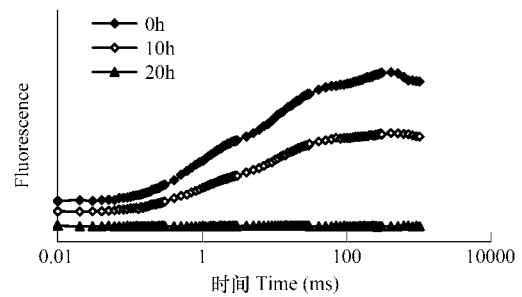
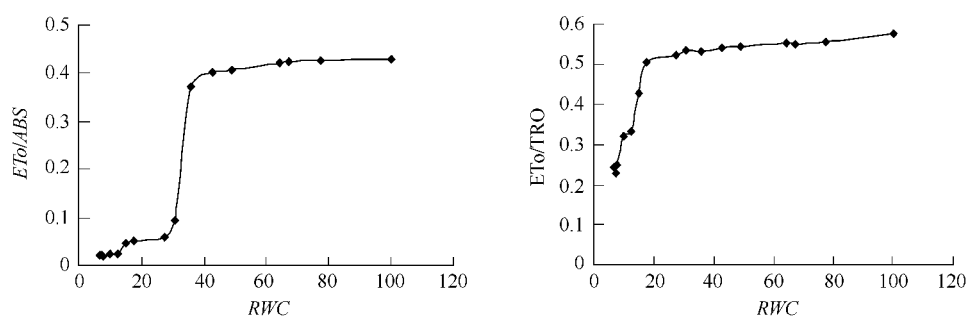


图 1 不同脱水时间毛尖紫萼藓快速叶绿素荧光诱导曲线

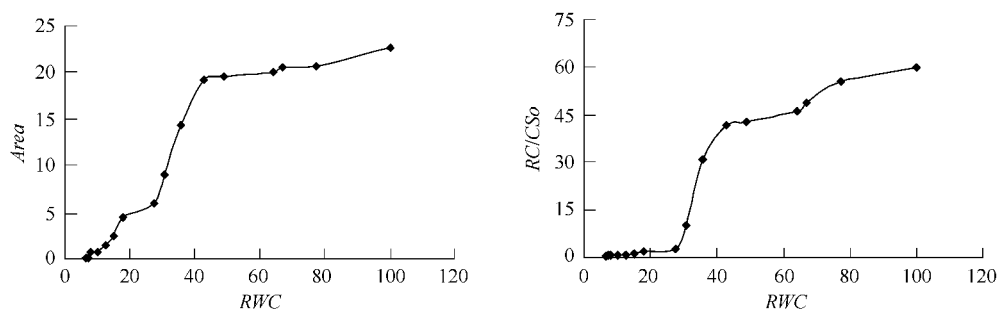
Fig. 1 The rapid fluorescence induction kinetics of *Grimmia pilifera* dehydrated in air for 0, 10h and 20h respectively

每个点为 5 次测定平均值 Each point is mean of 5 independent measurements; 下同 the same below

图3 脱水过程中毛尖紫萼藓  $ETo/ABS$  和  $ETo/TRo$  随相对含水量的变化Fig. 3 The RWC course of the  $ETo/ABS$  and  $ETo/TRo$  of *Grimmia pilifera* during dehydration

#### 2.1.4 脱水过程中毛尖紫萼藓 $Area$ 和 $RC/CSo$ 的变化

$Area$  反映了关闭所有反应中心(即  $Q_A^-$  不再重新氧化时)所需的能量<sup>[17,21]</sup>。电子从  $Q_A^-$  进入电子传递链越多,则到达  $F_m$  所需要的时间就越长, $Area$  的值也越大。 $Area$  与 PSII 受体库的大小密切相关,植物在受到光破坏时,D1 蛋白降解加剧,使电子传递体特别是  $Q_B$  从蛋白复合体上脱落下来,造成受体库的减少,在荧光诱导曲线上表现为  $Area$  的减少<sup>[21]</sup>。 $RC/CSo$  表示材料单位叶面积上反应中心的数量。脱水过程中毛尖紫萼藓  $Area$  (计算时已将其标准化)随相对含水量的变化也存在阈值(图4),阈值与  $ETo/ABS$  的阈值接近。但毛尖紫萼藓的  $RC/CSo$  阈值(48%)高于  $Fv/F_m$  的阈值,在低于阈值后, $RC/CSo$  下降速率也相对较慢,表明反应中心的降解先于捕光能力的下降,有可能是捕光色素的降解晚于中心色素的降解。

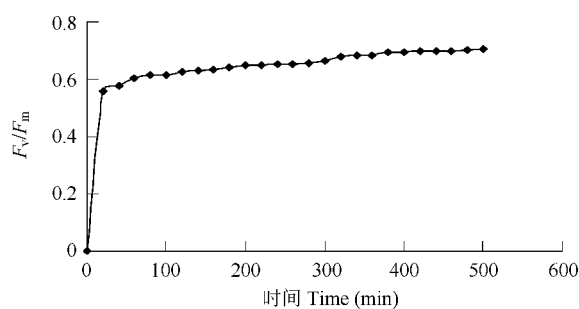
图4 脱水过程中毛尖紫萼藓  $Area$  和  $RC/CSo$  随相对含水量的变化Fig. 4 The RWC course of the  $Area$  and  $RC/CSo$  of *Grimmia pilifera* during dehydration

#### 2.2 复水后毛尖紫萼藓叶绿素荧光变化

将脱水8d后的毛尖紫萼藓放入水中进行复水处理,5min内即可吸水饱和,但是光化学效率等指标直到500min后还在逐渐恢复,显然复水过程中光合功能的恢复不完全取决于植株的含水量。光合功能恢复的程度和快慢反映了毛尖紫萼藓光合机构对长期脱水的抗性及吸水后的恢复能力。

##### 2.2.1 复水后毛尖紫萼藓 $Fv/F_m$ 的恢复

复水时,毛尖紫萼藓的  $Fv/F_m$  明显显示出两个阶段。即开始复水时  $Fv/F_m$  的迅速上升阶段和之后随复水时间的增加而平缓上升,直至基本上不再恢复。由图5可以看出,毛尖紫萼藓在复水的最初阶段吸水20 min

图5 脱水8d后复水毛尖紫萼藓  $Fv/F_m$  的恢复Fig. 5 The recovering of  $Fv/F_m$  during rehydration after 8 day dehydration of *Grimmia pilifera*

内其  $F_v/F_m$  可迅速上升到 0.558, 为初始  $F_v/F_m$  的 72.2%。复水后的植物体放入人工气候室内培养, 仍能长出新生枝。可见在一定时间范围内的脱水, 虽然毛尖紫萼藓光系统 II 的反应中心完全关闭以及光化学过程的结束, 但并没有对其光合器官造成永久伤害, 光合系统仍维持在可恢复状态。一旦环境中有了水分, 可以迅速地吸收水分, 恢复正常的生理代谢活动。

### 2.2.2 复水过程中毛尖紫萼藓其它荧光参数的恢复

复水过程中毛尖紫萼藓  $F_v/F_m$ 、 $ET_o/ABS$ 、 $ET_o/TR_o$ 、 $Area$  以及  $RC/CS_o$  的恢复状况见表 1。可以看出复水后毛尖紫萼藓光合机构 PS II 的受体侧的电子受体库 ( $Area$ ) 恢复最快, 400min 就已经完全恢复到脱水前的水平, 500min 后  $Area$  甚至超过了原来的水平, 表明复水过程中毛尖紫萼藓增强电子传递能力, 增加了 PSII 的受体库的大小; 其次是光合机构的最大捕光能力恢复较快, 500min 后可恢复到初始状态的 93.3%。 $ET_o/ABS$ 、 $ET_o/TR_o$  和  $RC/CS_o$  的恢复与  $F_v/F_m$  的恢复速度差别不大, 表明复水后毛尖紫萼藓光合机构的最大捕光效率、实际光化学效率、PSII 反应中心受体侧的电子传递链以及反应中心均能得到快

速而有效的恢复。光合机构的捕光能力恢复较快, 其相对应的反应中心的恢复速率也较快, 使得毛尖紫萼藓能充分利用光能, 减少过剩光能的积累, 从而保护光合机构。

### 3 讨论

苔藓植物是典型的变水植物, 无真正的根系统以及多为单层细胞的叶片等形态学特征使其极易失去水分。紫萼藓属为典型的耐旱藓类, 早在 1921 年, Malta 就注意到干燥状态下存放在标本馆中 70a 的垫丛紫萼藓仍然保持繁殖和生长的能力<sup>[10]</sup>。Csintalan 等<sup>[3]</sup>也证明垫丛紫萼藓具有较强的耐旱能力。紫萼藓属植物多生于裸露、阳光直射的岩石表面, 生长过程中经常受到干旱胁迫, 甚至必需忍耐快速的脱水胁迫, 在长期的进化过程中形成了一系列适应干旱环境的特征。植物体通常成密集垫状、丛状或毯状的藓丛, 提高了毛细管系统的持水力, 减小了空气在叶片表面的运动, 从而减少了水分的蒸发; 叶片干燥时的强烈卷缩和具有毛状的叶尖, 既可反射阳光的照射, 避免过强的辐射对植物的伤害, 又减少了水分的蒸发。实验表明, 具毛状叶尖的垫丛紫萼藓 *Grimmia pulvinata* 和 *Tortula intermedia* 比不具毛尖的苔藓植物垫丛少失去 30% 的水分<sup>[29]</sup>。从结构上看, 紫萼藓属植物叶细胞小, 细胞壁厚, 常具细密疣或波状加厚也有利于减少水分的丧失。

实验表明, 脱水过程中毛尖紫萼藓的  $F_v/F_m$ 、 $ET_o/ABS$ 、 $ET_o/ER_o$ 、 $Area$  和  $RC/CS_o$  均存在较低的相对含水量阈值, 说明毛尖紫萼藓光合机构有相当强的耐脱水能力, 能随着干旱环境将植物体内的含水量降得很低, 以休眠的状态生存。一定时间内完全脱水不会对毛尖紫萼藓的光合器官造成永久伤害, 光合系统仍维持在可恢复状态, 一旦环境中有了水分, 生理代谢活动可以得到迅速的恢复。可见苔藓植物具有很强的生理耐旱能力, 一方面在干燥状态下尽量维持细胞和结构的完整性, 减少细胞的损伤和代谢物质的破坏, 另一方面在复水过程中启动修复机制<sup>[11]</sup>, 快速修复脱水对光合机构造成的破坏。叶绿素荧光反映了丰富的光合作用信息, 光合作用是指物体体内最重要的生理过程, 从本研究结果表明毛尖紫萼藓之所以能适应干旱生态环境是由于在干旱胁迫下稳定的光合机构和功能, 尤其光合作用的光系统 II 在干旱胁迫下能保持较高活性。同时也可以看出叶绿素荧光技术是研究苔藓植物生理机制、鉴定抗旱植物种质的十分方便的手段。

人们正在试图阐明植物抗脱水胁迫的细胞和分子机制, 以便从广大的、未受影响的野生植物基因库中找到耐旱基因, 并通过现代生物技术培育出耐盐、耐旱、耐低温的植物新品种。毛尖紫萼藓是我国分布最广的种类, 在我国南北各省区均有分布, 植物体在群落、形态结构和生理上都具有明显适应干旱生态环境的特征, 而

表 1 复水过程中毛尖紫萼藓叶绿素荧光参数的变化

Table 1 The changes of the fluorescence parameter values of *Grimmia pilifera* during rehydration

| 项目 Item     | 100min | 200min | 300min | 400min | 500min |
|-------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| $F_v/F_m$   | 79.4   | 83.8   | 86.0   | 89.8   | 93.3   |
| $ET_o/ABS$  | 58.7   | 62.0   | 76.2   | 81.6   | 85.8   |
| $ET_o/TR_o$ | 71.9   | 78.1   | 84.7   | 86.8   | 89.4   |
| $Area$      | 80.4   | 89.5   | 91.6   | 104.0  | 110.2  |
| $RC/CS_o$   | 78.8   | 83.0   | 84.6   | 86.6   | 88.7   |

表中的数据表示为占脱水前该参数的%, 每数据为 5 次测定平均值 All the parameters were taken as the percentage of those before dehydration. Each paramete is mean of 5 independent measurements

且是以单倍的配子体为主要营养体,作为实验材料可为在生理和分子水平上研究植物耐旱的生理生态机制、改善干旱生态环境提供丰富的资料,也为植物抗旱基因工程打下基础。

## References:

- [ 1 ] Bewley J D. Physiological aspects of desiccation tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* , 1979, 30:195 — 238.
- [ 2 ] Proctor M C F, Smirnoff N. Rapid recovery of photosystem on rewetting desiccation-tolerant mosses: chlorophyll II fluorescence and inhibitor experiments. *J. Exp. Bot.* , 2000, 51(351): 1659 — 1704.
- [ 3 ] Csintalan Z, Proctor M C F, Tuba Z. Chlorophyll Fluorescence during Drying and Rehydration in the Mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. *Ann. Bot.* , 1999, 84: 235 — 244.
- [ 4 ] Nagao M, Oku K, Minami A, *et al.* Accumulation of theandrose in association with development of freezing tolerance in the moss *Physcomitrella patens*. *Phytochemistry*, 2006, 67: 702 — 709.
- [ 5 ] Oldenhof H, Wolkers W F, Bowman J L, *et al.* Freezing and desiccation tolerance in the moss *Physcomitrella patens*: An in situ Fourier transform infrared spectroscopic study. *Biochim. Biophys. Acta*, 2006, 1760: 122 — 1234.
- [ 6 ] Frank W, Ratnadewi D, Reski R. *Physcomitrella* is highly tolerant against drought, salt and osmotic stress. *Planta*, 2005, 220: 384 — 394.
- [ 7 ] Wood A J, Duff R J, Oliver M J. The translational apparatus of *Tortula ruralis*: polysomal retention of transcripts encoding the ribosomal proteins RPS14, RPS16 and RPL23 in desiccated and rehydrated gametophytes. *J. Exp. Bot.* , 2000, 51(351): 1655 — 1662.
- [ 8 ] Saavedr L, Svensson J, Carballo V, *et al.* A dehydrin gene in *Physcomitrella patens* is required for salt and osmotic stress tolerance. *Plant J*, 2006, 45: 237 — 249.
- [ 9 ] Wood A J, Duff R J, Oliver M J. Expressed sequence tags (ESTs) from desiccated *Tortula ruralis* identify a large number of novel plant genes. *Plant Cell Physiol.* , 1999, 40: 361 — 368.
- [ 10 ] Bewley J D. The conservation of polyribosomes in the moss *Tortula ruralis* during total desiccation. *J. Exp. Bot.* , 1972, 23 (76): 692 — 698.
- [ 11 ] Tucker E B, Costerton J W, Bewley J D. The ultrastructure of the moss *Tortula ruralis* on recovery from desiccation. *Can. J. Bot.* , 1975, 53: 94 — 101.
- [ 12 ] Oliver M J, Velten J, Wood A J. Bryophytes as experimental models for the study of environmental stress tolerance: *Tortula ruralis* and desiccation tolerance in mosses. *Plant Ecology*, 2000, 151 (1): 73 — 84.
- [ 13 ] Wood A J, Duff R J, Zeng Q, *et al.* Molecular architecture of bryophyte genes: putative polyadenylation signals in cDNA 3ends of the desiccation-tolerant moss *Tortula ruralis*. *The Bryol.* , 2000, 103: 44 — 51.
- [ 14 ] Velten J, Oliver M J. Tr288, a rehydrin with a dehydrin twist. *Plant Mol. Biol.* , 2001, 45:713 — 722.
- [ 15 ] Zeng Q, Chen X B, Wood A J. Two early light-inducible protein (ELIP) cDNAs from the resurrection plant *Tortula ruralis* are differentially expressed in response to densiccation, rehydration, salinity and high light. *J. Exp. Bot.* , 2002, 53(371): 1197 — 1205.
- [ 16 ] Oliver M J, Dowd S E, Zaragoza J, *et al.* The rehydration transcriptome of the desiccation-tolerant bryophyte *Tortula ruralis*: transcript classification and analysis. *BMC Genomics*, 2004, 5:89.
- [ 17 ] Strasser RJ, Srivastava A, Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M, Pathre U and Mohanty P eds. *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation* . London and New York : Taylor and Francis, 2000, 445 — 483.
- [ 18 ] Schlensog M, Schroeter B. A new method for the accurate in site monitoring of chlorophyll a fluorescence in lichens and bryophytea. *Lichenologist*, 2001, 33(5): 443 — 452.
- [ 19 ] Lazár D. Chlorophyll a fluorescence rise induced by high light illumination of dark-adapted plant tissue studied by means of a model of photosystem II and considering photosystem II heterogeneity. *J. Theor. Biol.* , 2003, 220: 469 — 503.
- [ 20 ] Martínez-Abaigar J, Núñez-Olivera E, Beaucourt N, *et al.* Different physiological responses of two aquatic bryophytes to enhanced ultraviolet-B radiation. *J. Bryol.* , 2003, 25: 17 — 30.
- [ 21 ] Strasser B J, Strasser R J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP test. In: Mathis P ed. *Photosynthesis: from Light to Biosphere*. Dordrecht: KAP Press, 1995. 5: 977 — 980.
- [ 22 ] Krüger G H J, Tsimilli-Michael M, Strasser R J. Light stress provokes plastic and elastic modifications in structure and function of photosystem II in camellia leaves. *Physiol. Plant*, 1997, 101: 265 — 77.
- [ 23 ] Liu J Y, Yi Y J, Zhang C D, *et al.* The in vivo chlorophyll fluorescence induction kinetics and its application in study of salt resistance physiology. *Journal of Qufu Normal University (Natural science)* , 1997, 23(4): 80 — 83.
- [ 24 ] Feng J C, Hu X L, Mao X J. Application of chlolorphyll fluorescence dynamics to Plant Physiology in adverse circumsstance. *Economic Forest*

Researches, 2002, 20 (4): 14—30.

- [25] Seel W E, Baker N R, Lee J A. Analysis of the decrease in photosynthesis on desiccation of mosses from xeric and hydric environments. *Physiol. Plant.*, 1992, 86: 451—458.
- [26] Deltoro V I, Angeles C, Gimeno C, *et al.* Changes in chlorophyll a fluorescence, photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation and xanthophyll cycle interconversions during dehydration in desiccation-tolerant and intolerant liverworts. *Planta*, 1998, 207: 224—228.
- [27] Marshall M, Proctor M C F. Desiccation tolerance and recovery of the leaf liverwort *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff.: chlorophyll fluorescence measurements. *J. Bryol.*, 1999, 21(4): 257—262.
- [28] Li H S. The experimental principle and technique of plant physiology and biochemistry. Beijing: Higher Education Press, 2000. 105—109.
- [29] 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.

#### 参考文献:

- [23] 刘家尧, 衣艳君, 张承德, 等. 活体叶绿素荧光诱导动力学及其在植物抗盐生理研究中的应用. 曲阜师范大学学报(自然科学版), 1997, 23(4): 80~83.
- [24] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用. 经济林研究, 2002, 20(4): 14~30.
- [28] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000, 261~263.