DOI: 10.5846/stxb201801010004

李永刚,张元明.荒漠齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)非结构性碳水化合物含量对植株脱水的响应.生态学报,2018,38(23): - . Li Y G,Zhang Y M.Response of non-structural carbohydrate content of *Syntrichia caninervis* to dehydration process. Acta Ecologica Sinica, 2018,38(23):

荒漠齿肋赤藓(Syntrichia caninervis)非结构性碳水化合物含量对植株脱水的响应

李永刚1,2,张元明1,*

- 1 中国科学院新疆生态与地理研究所干旱区生物地理与生物资源重点实验室,乌鲁木齐 830000
- 2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:苔藓结皮作为生物土壤结皮演替的最高阶段和生物量的最主要贡献者,具有很强的环境适应性,对维持荒漠地表稳定和改善微环境具有重要作用。非结构性碳水化合物是植物重要的组成部分,能够抵御环境胁迫对植物造成的损伤。目前,荒漠藓类植物非结构碳水化合物对干旱的响应机制尚不清楚。选取古尔班通古特沙漠南缘和腹地苔藓结皮中优势藓类植物齿肋赤藓(Syntrichia caninervis)为研究对象,对其在复水后脱水过程中非结构性碳水化合物含量变化特征进行了分析。结果表明:植株含水量在脱水 24 h 内下降趋势显著,此后趋于稳定。可溶性总糖、蔗糖、果糖、淀粉含量在脱水 1h 内显著下降。可溶性总糖、蔗糖、果糖、淀粉含量在脱水 2—16 h 没有显著的变化。但 16—24 h 可溶性总糖、蔗糖、果糖、淀粉含量出现显著增加,脱水 24—48 h,腹地齿肋赤藓可溶性总糖、蔗糖、果糖、淀粉含量缓慢下降到复水前水平,而南缘可溶性总糖、蔗糖、果糖含量低于复水前水平。复水前不同地区齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量存在显著性差异,脱水结束后两个地区齿肋赤藓非结构碳水化合物含量无显著差异。结果说明齿肋赤藓在不同地区其非结构性碳水化合物含量不同,在同一脱复水过程中不同地区齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量表现出不同的变化趋势,主要原因是可溶性糖含量对脱水过程中水分胁迫的响应不同。齿肋赤藓脱水过程中非结构性碳水化合物的研究,有助于抗旱非维管植物在干旱环境中从降雨湿润进入干旱过程的适应策略研究。

关键词:齿肋赤藓:脱水过程:可溶性糖:淀粉:古尔班通古特沙漠

Response of non-structural carbohydrate content of *Syntrichia caninervis* to dehydration process

- LI Yonggang^{1,2}, ZHANG Yuanming^{1,*}
- 1 Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumuqi 830000, China
- 2 Unversity of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: As the highest stage in the development of biological soil crusts and the most important contributor of biomass to biological soil crusts, moss crust plays an important role in stabilizing the desert surface and improving the moisture and nutrient conditions of the micro-environment. Mosses are poikilohydric and are sensitive to pulsed precipitation and drought. Non-structural carbohydrates (NSC) are the important part of plants and can withstand the damage caused by environmental stress to plants. However, the response mechanism of non-structural carbohydrate to drought is not clear. In the present study, we chose *Syntrichia caninervis*, the dominant species of moss crusts in the Gurbantunggut desert, as the target species and examined the change in NSC content during the period of dehydration. The results showed that the water content

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2014CB954202); 国家基金面上项目(41571256)

收稿日期:2018-01-01; 网络出版日期:2018-00-00

^{*}通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangym@ ms. xjb.ac.cn

decreased with the duration of dehydration, declining rapidly during 1—24 h, and then declining slowly. The change in NSC content is complicated. Soluble total sugar content (TSC), fructose content (FC), sucrose content (SUC), and starch content (STC) decreased rapidly in the first hour. The NSC, TSC, FC, SUC, and STC did not change significantly in the stem and leaves of plants during the second hour to sixteenth hour. The NSC, TSC, FC, SUC, and STC increased significantly during the sixteenth hour to twenty-fourth hour. From twenty-fourth hour to forty-eighth hour, the NSC, TSC, FC, SUC, and STC of moss in the central region of the desert decreased slowly and reached the level of incipient dehydration, and the TSC, FC, and SUC of the moss in the southern region of the desert significantly decreased. However, the NSC of moss present in the central region of the desert was not significantly different. This result indicated that the plant water content and NSC of moss from different regions show different changes in the process of rehydration and dehydration. The NSC of *S. caninervis* was differed significantly among regions. This study contributes to the understanding of the process by which non-vascular plants respond to pulsed precipitation and drought stress in desert.

Key Words: S. caninervis, dehydration, total soluble sugar, starch, Gurbantunggut desert

生物土壤结皮(Biological Soil Crusts, BSCs)是由隐花植物如蓝藻、荒漠藻、地衣、苔藓和土壤中微生物,以及相关的其他生物体通过菌丝体、假根和分泌物等与土壤表层颗粒胶结形成的十分复杂的复合体,是干旱半干旱荒漠地表景观的重要组成之一^[1]。生物土壤结皮对荒漠的稳定和土壤微环境的改善具有重要作用^[2-3]。据生物土壤结皮的演替顺序,大致可分为藻结皮、地衣结皮和苔藓结皮,而苔藓结皮既是生物结皮演替的最高阶段也是结皮生物量的最主要贡献者,对土壤水分的维持和群落的演替的具有重要影响^[4]。苔藓植物作为植物演替的先锋物种,能够在极端高、低温、干燥、强辐射等条件下生存,因此具有很强的抗胁迫特性^[5]。为此,诸多研究对其在胁迫条件下的形态特征^[6-11]、生理生化特性^[12-19]、分子表达等方面做了详细研究^[20-22]。然而,对藓类植物体内的非结构性碳水化合物变化的相关研究还相对较少。

非结构性碳水化合物包括可溶性非结构性碳水化合物和不溶性非结构性碳水化合物^[23],可溶性非结构性碳水化合物又包括蔗糖、葡萄糖、果糖和山梨醇等。不可溶性非结构碳水化合物主要是指淀粉^[23-24]。可溶性糖是植物生长发育的主要物质,能够为植物的生长发育提供能量和中间产物;其中蔗糖是植物体内主要的运输物质,并且可以作为信号物质用来调节植物细胞内基因的表达,对细胞的代谢进行调节;果聚糖是植物营养组织主要的暂贮形式,能够短时间贮藏有机物供给营养组织;然而淀粉是植物的长期贮存物质^[25]。非结构性碳水化合物既是植物光合作用的直接储存物质,也是植物生长和发育的重要调节物质,能够随环境(如水分、温度、大气、二氧化碳和土壤养分)变化而变化^[26-28]。非结构性碳水化合物含量的变化极有可能是植物对环境变化产生的信号,从而调节体内基因的表达,有效的减缓环境胁迫对植物体造成的损伤,进而调节植物在环境改变时的生长发育。例如,刘香萍^[29]等对紫花苜蓿的抗寒抗旱研究中发现,秋季紫花苜蓿主根内的可溶性碳水化合物的变化对抗寒性和再生率有着重要作用。许志信和白永飞^[25]对草原碳水化合物的储藏部位以及对植物不同生长发育时期植物非结构性碳水化合物储存的位置和含量的变化与环境相关。对于耐旱植物非结构性碳水化合物的研究表明,耐旱植物体内非结构性碳水化合物含量的变化和环境与水分胁迫改变有关^[5]。

干旱半干旱地区降水较少,且多以脉冲形式降雨^[30],荒漠藓类植物易受复水-脱水循环的影响,对水分变化十分敏感的荒漠藓类植物,在形态和生理上必然会表现出一定的响应特征。然而,有关荒漠藓类植物体内非结构性碳水化合物的响应特征尚无相关报道。在古尔班通古特沙漠腹地和南缘年降雨量不同,南缘降雨量较高,苔藓植物对水分变化极为敏感,降雨量的不同对苔藓非结构性碳水化合物的影响鲜有报道。因此,我们选取古尔班通古特沙漠优势藓类植物齿肋赤藓(Syntrichia caninervis),对其在复水后脱水 48 h 内齿肋赤藓非结构性碳水化合物的变化进行研究,以期了解齿肋赤藓在脉冲式降雨后非结构性碳水化合物变化规律,为深入理解荒漠藓类植物对干旱环境的适应机制提供资料。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于新疆准噶尔盆地中部的古尔班通古特沙漠(44°11′—46°20′ N,84°31′—90°00′ E,海拔300—600 m)。古尔班你通古特沙漠面积为4.88×10⁴ km²,是中国最大的固定和半固定的沙漠。该沙漠的基地是第四世纪疏松冲积物,主要有0.1—0.25 mm 粒级的沙粒组成。由于受到喜马拉雅山脉的阻隔作用,来自印度洋西南季风的水汽未能进入到内陆,导致该沙漠属于典型的温带大陆性气候。年均降水量仅70—160 mm,潜在年蒸发量在2606.6 mm 左右,年均温7.26℃,冬季平均气温在-16.8℃。该沙漠在冬季具有稳定的积雪覆盖,平均积雪厚度达到20 cm 左右,占全年降水量的25%以上[31-32]。

该沙漠植被以白梭梭(Haloxylon persicum) 和梭梭(Haloxylon ammodendron)等小半乔木为建群种。沙丘中下部有蛇麻黄(Ephedra distachya)、淡枝沙拐枣(Calligonum leucocladum)等灌木广泛分布^[33],春季融雪使得短命类短命植物及一年生草本广泛发育。此外,该沙漠地表生物土壤结皮发育良好,主要包括藻结皮,地衣结皮和苔藓结皮3种类型。藻结皮主要分布在沙垄中上部,地衣和苔藓结皮主要分布在下坡和丘间低地,尤其在蛇麻黄、沙拐枣等灌丛下发育良好^[33]。古尔班通古特沙漠南缘地貌类型以南北走向的树枝状沙垄为主,表现为固定、半固定沙丘,其间广泛分布着由梭梭、生物结皮、以及其他沙生植物组成的小乔木群落,梭梭是建群种。平均气温 7.19℃,极端最高气温 41.5℃。多年平均降水量 128.6 mm,潜在蒸发量为 1746.4 mm。春夏降雨量约占总降水量的 2/3,秋季干燥,冬季积雪厚度一般在 20 cm 以上,积雪覆盖持续 100—160 d,春季的覆雪融水和春夏季的降雨是维持本区植被生存的主要水分来源^[34]。古尔班通古特沙漠腹地风沙地貌类型以固定、半固定沙垄为主,沙垄顶部普遍存在 10—40 m 宽度不等的流动带^[35],平均气温 5—5.7℃,极端最高气温40℃以上,极端最低气温小于-40℃,年降雨量 70—160 mm,年蒸发量 2000—2800 mm,冬季稳定积雪厚度在 20 cm 左右。沙漠腹地较沙漠南缘更为于旱。沙漠南缘齿肋赤藓盖度较高于腹地。

1.2 研究对象

齿肋赤藓(S. caninervis)是古尔班通古特沙漠苔藓结皮的优势种,属于丛藓科赤藓属,具有良好的耐旱性和变水性。在高温干燥的情况下,通常失水并呈现出黑色或黑褐色,处于休眠状态。复水后快速变为绿色,并在短时间内恢复光合作用^[36]。

1.3 样品的采集及处理

样品采集于古尔班通古特沙漠腹地(45°24′N,87°31′E,海拔 478 m)和南缘(44°36′N,88°15′E,海拔 478 m)两个区域,在区域内随机选择发育良好的齿肋赤藓结皮,用自制 PVC 管(内径 10 cm,高 5 cm)垂直插入沙土中,小心取得未扰动的苔藓结皮样品,每个区域取 40 个,封底后迅速运至实验室。由于 6 mm 和 10 mm 降雨后苔藓含水量无差异,且 6 mm 降雨时苔藓光合色素含量最高,能够恢复其生理活性 [36-37],因此齿肋赤藓复水时加入 6 mm 降雨量的蒸馏水,通过 PVC 管的面积大小计算每个 PVC 管中应加入蒸馏水的量为 47.1 mL (计算公式: PVC 管的面积 $A = \pi r^2$,降雨量: $V = A \times h$,r = 5 cm,h = 0.6 cm,计算后 V = 47.1,即 47.1 mL)。用小型喷壶向 PVC 管中的齿肋赤藓表面喷洒 47.1 mL的蒸馏水。为研究齿肋赤藓在脱水过程中不同时间的非结构碳水化合物含量的变化,以 0 h(喷水前)为对照,在喷水后 1、2、4、8、16、24 h 和 48 h 进行取样,每个处理取 5 个重复。在不同时间节点,用刀片快速切取苔藓茎叶样品,过筛 3 次以去除样品中夹杂的沙粒,称取 150 mg 鲜重 (0.0001 g 精度天平)样品,用锡箔纸包裹后用液氮快速冷冻,然后放置于-80°C 冰箱备用。

1.4 含水量的测定

分别对齿肋赤藓复水前(0 h)和脱水不同阶段(1、2、4、8、16、24 h 和 48 h)的含水量进行测定,并在不同时间点称取 0.5 g 地上部分鲜样,将称好的鲜样放进烘箱先 105 $^{\circ}$ $^{\circ}$

1.5 非结构性碳水化合物的测定

样品的非结构性碳水化合物测定参照上海植物生理学会(1985)著《植物生理实验手册》。将样品用粉碎

机粉碎,加 7 mL 70%乙醇提取 10 min,4℃下 8000 g 离心 10 min,收集上清液于 100 mL 容量瓶中,反复 3 次,合并上清液,用 70%乙醇定容,即为可溶性糖提取液。

1.5.1 可溶性总糖含量测定

取 1 mL 可溶性糖提取液,加入 5 mL 蒽酮试剂,90℃水浴锅中反应 15 min,待冷却后于 620 nm 下读取吸光度值^[38]。根据标准曲线可以计算其浓度,为保证不同含水量间浓度的比较,文中浓度均计算为 mg/g 干重。

1.5.2 蔗糖含量测定

取 1 mL 可溶性糖提取液,加入 7.6 mol/L KOH 0.1 mL,沸水浴 10 min,冷却后加入 5 mL 蒽酮试剂,90 $^{\circ}$ 保温 15 min,待冷却后于 620 nm 下读取吸光度值 $^{[36]}$ 。根据标准曲线可以计算其浓度。

1.5.3 果糖含量测定

取 1 mL 可溶性糖提取液,加入 5 mL 蒽酮试剂,25℃反应 90 min 后,于 620 nm 下比色,根据果糖标准曲线,计算植物组织提取液中的果糖含量。

1.5.4 淀粉含量的测定

采用高氯酸法,用上述离心后的沉淀物测定植物样品中的淀粉含量,沉淀物加入 30% (v/v)的高氯酸 8.5 mL,静置过夜,然后于 80℃水浴中提取 10 min,冷却,4000 r/min 离心 10 min,取上清液定容到 100 mL 的容量瓶中,取 1 mL 提取液,于 620 nm 下测量吸光度值。

1.6 数据处理

利用 SPSS 22.0 对所测得的数据进行正态性和方差齐性检验,并对不同时间点的齿肋赤藓可溶性总糖、蔗糖、果糖和淀粉等含量进行单因素方差分析和多重比较,用 ORIGIN 9.0 作图。

2 结果分析

2.1 脱水过程中齿肋赤藓含水量随时间的变化特征

由图 1 可知,植株含水量在复水后 1 h 内急剧上升并达到最大,采自不同区域的苔藓植株含水量分别从 0.0635 mg/g 和 0.0645 mg/g 上升到 0.5112 mg/g 和 0.6023 mg/g。随后在 1 到 2 h 呈现加速下降趋势,下降速度分别为 0.0617 mg g⁻¹ h⁻¹和 0.0793 mg g⁻¹ h⁻¹,随后在 2—24 h 之间含水量继续缓慢下降,下降速率分别为 0.0158 mg g⁻¹ h⁻¹和 0.0185 mg g⁻¹ h⁻¹。不同区域对脱水过程植物含水量具有相似变化,脱水 1、2、4、8 h 和 16 h 与复水前相比差异极显著(P<0.01),脱水 24 h 与复水前差异显著(P<0.05),脱水 48 h 后与复水前含水量无差异(P=0.426)。复水前不同区域齿肋赤藓植物含水量无差异,复水后在最大含水量时出现极显著性(P<0.05)差异,在脱水 48 h 后含水量在不同区域上无显著差异。

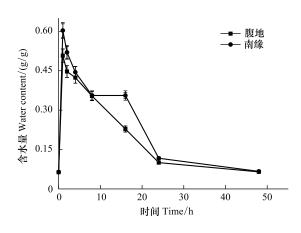


图 1 复水后齿肋赤藓含水量随时间的变化

Fig.1 Changes of water content in *S. caninervis* shoots after rehydration

2.2 脱水过程中齿肋赤藓植株可溶性总糖、蔗糖和果糖的变化特征

脱水过程不同区域齿肋赤藓植株可溶性总糖含量随时间呈现下降、稳定、上升、下降四个阶段的变化。复水后 1 h 齿肋赤藓植株含水量达到最大值(图 1),从图 2 中可知,在复水后 1 h 内齿肋赤藓可溶性总糖含量快速下降,腹地和南缘的齿肋赤藓可溶性总糖含量下降速率分别为 64.275 mg g⁻¹ h⁻¹和 63.573 mg g⁻¹ h⁻¹;其中腹地的齿肋赤藓可溶性总糖含量下降到最低值,南缘的齿肋赤藓可溶性总糖含量下降未达到整个脱水过程的最低值,且两个地区齿肋赤藓可溶性总糖含量存在显著性差异(P<0.05)。不同区域的齿肋赤藓蔗糖与果糖

含量的变化趋势与可溶性总糖相似,腹地中齿肋赤藓植株蔗糖和果糖含量达到最小值,南缘齿肋赤藓植株蔗糖和果糖含量未达到最小值,且蔗糖和果糖含量分别在不同区域之间存在显著的差异(图3,图4)。

脱水过程中随着含水量的逐渐降低,在 2—16 h 期间,沙漠腹地齿肋赤藓在 2—8 h 无显著变化,在 8—16 h 可溶性总糖含量出现下降趋势,脱水 8 h 与 16 h 时齿肋赤藓植株可溶性总糖含量出现显著性差异(P<0.05),沙漠南缘齿肋赤藓可溶性糖含量在 2—4 h 有下降的趋势,脱水 2 h 与 4 h 齿肋赤藓植株可溶性总糖含量存在显著性差异,4 h 后趋于稳定,且在脱水 16 h 时可溶性糖含量达到最小值。然而在脱水 2—16 h 期间不同区域齿肋赤藓蔗糖和果糖含量也出现不同的变化趋

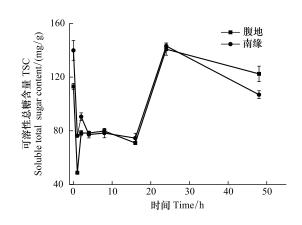


图 2 可溶性糖随脱水时间的变化

Fig.2 The TSC changes with time after the rain

势,其中沙漠腹地齿肋赤藓蔗糖含量出现先降低后稳定的变化,果糖含量表现出先升高后降低的趋势,沙漠南缘齿肋赤藓蔗糖含量变化趋势与沙漠腹地不同,表现出先降低再升高最后趋于稳定,且在脱水 4 h 时达到蔗糖含量的最低值,果糖含量与腹地齿肋赤藓果糖含量变化趋势相反,出现先降低后稳定,且在脱水 16 h 时果糖含量达到最低值。

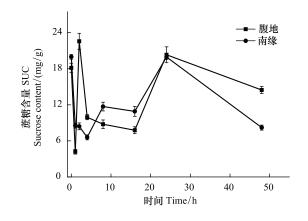


图 3 蔗糖含量随脱水时间的变化 Fig.3 The SUC changes with time

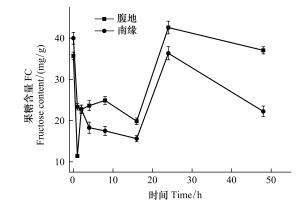


图 4 果糖含量随脱水时间的变化 Fig.4 The FC changes with time

脱水 16 h,沙漠腹地和南缘齿肋赤藓含水量分别下降到 22.83%和 23.35%。此后,在脱水 16—24 h 期间不同区域齿肋赤藓可溶性总糖含量出现极显著上升,腹地和南缘齿肋赤藓可溶性总糖含量的上升速率分别是 8.729 mg g⁻¹ h⁻¹和 8.36 mg g⁻¹ h⁻¹,脱水 24 h 时齿肋赤藓可溶性总糖,蔗糖含量在两个区域无显著差异(P= 0.651),但果糖含量在两个区域之间存在显著的差异(P<0.05)。

脱水 24 h,齿肋赤藓含水量分别下降到 10%和 11%,脱水 48 h 后不同区域齿肋赤藓含水量与复水前含水量无差异(腹地 P=0.672 和南缘 P=0.426),脱水 24—48 h 齿肋赤藓可溶性总糖含量再次缓慢下降,速率分别是 0.67 mg g $^{-1}$ h $^{-1}$ 和 1.46 mg g $^{-1}$ h $^{-1}$ (图 2)。下降后齿肋赤藓可溶性总糖和蔗糖含量在腹地和南缘两个地区间存在显著的不同(P<0.05),南缘齿肋赤藓含量在脱水结束后可溶性总糖,蔗糖,果糖含量显著低于复水前它们的含量。果糖的含量在不同区域之间存在极显著的差异(P<0.01)。在含水量最高的时候蔗糖含量达到最低值,随后再 2—16 h 趋于稳定状态,16—24 h 出现较为迅速的积累,24—48 h 出现最为缓慢的下降。

2.3 脱水过程中淀粉在齿肋赤藓植株中淀粉含量的变化特征。

从图 5 中我们可以看出两地点的苔藓的淀粉含量的变化趋势完全相同,复水前不同区域齿肋赤藓淀粉含

量存在显著性差异,在复水后 1 h 内淀粉含量出现极显著的下降,下降速率分别为腹地和南缘分别为 37.859 mg g⁻¹ h⁻¹和 55.305 mg g⁻¹ h⁻¹,此时两个区域齿肋赤藓淀粉含量达到最小值;脱水 2h 时淀粉含量显著增加,随后在脱水 2—16 h 期间淀粉含量缓慢降低,腹地和南缘下降速度分别为 1.55 mg g⁻¹ h⁻¹和 1.75 mg g⁻¹ h⁻¹;脱水 16—24 h 淀粉含量显著增加,增长速率分别是腹地 5.24 mg g⁻¹ h⁻¹和南缘 7.63 mg g⁻¹ h⁻¹,且在 24 h 时淀粉含量达到最高;在 24—48 h,沙漠腹地齿肋赤藓淀粉含量趋于稳定,沙漠南缘齿肋赤藓含量出现缓慢的下降,下降速率为 1.22 mg g⁻¹ h⁻¹,在脱水 24 h 和 48 h 之间存在显著性差异。在脱水 48 h 后齿肋赤藓的淀粉含量在南缘仍显著高于腹地。脱水过程中南缘齿肋赤藓淀粉含量在各个时段都显著高于腹地齿肋赤藓淀粉含量。

2.4 脱水过程中齿肋赤藓植株非结构性碳水化合物含量的变化特征。

非结构性碳水化合物包括淀粉和可溶性糖,脱水过程中非结构性碳水化合物的变化趋势与淀粉相似。如图 6 所示脱水 1 h 非结构性碳水化合物含量出现极显著降低,腹地和南缘的下降速率分别为 102.13 mg g⁻¹ h⁻¹和 118.88 mg g⁻¹ h⁻¹,两个区域的齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量下降至最低;在脱水 1—2 h 齿肋赤藓植株非结构性碳水化合物含量显著的增加,增加速率分别为腹地 73.825 mg g⁻¹ h⁻¹和南缘 60.545 mg g⁻¹ h⁻¹;2—16 h 处于稳定阶段;16—24 h 出现显著的增加,腹地和南缘增加速率分别为 13.94 mg g⁻¹ h⁻¹和 15.99 mg g⁻¹ h⁻¹,在 24 h 非结构性碳水化合物含量达到最高;24—48 h 非结构性碳水化合物缓慢下降,腹地和南缘的下降速率分别为 1.34 mg g⁻¹ h⁻¹和 2.69 mg g⁻¹ h⁻¹。在脱水 48 h 期间,沙漠南缘的齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量显著高于腹地。

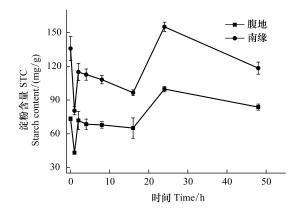


图 5 淀粉含量随脱水时间的变化 Fig.5 The STC changes with time

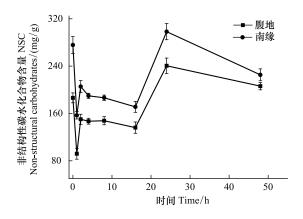


图 6 非结构性碳水化合物随时间的变化

Fig.6 The changes in Non-structural carbohydrates with time increase

3 讨论

3.1 脱水过程中齿肋赤藓非结构性碳水化合物变化与水分胁迫的关系

高等植物碳水化合物代谢对干旱胁迫十分敏感,水分的胁迫会直接影响植物碳水化合物代谢,从而引起植物生长和代谢的改变^[39]。齿肋赤藓复水前处于休眠状态,休眠期齿肋赤藓具有较高的非结构性碳水化合物含量,能为复水后齿肋赤藓的生长提供碳源,而且能为植物光合作用不足时起到缓冲作用,这与 Hoch 对森林生态系统树木的研究结果相似^[40]。复水后齿肋赤藓迅速恢复活性,非结构性碳水化合物迅速作为碳源供齿肋赤藓生长和代谢,非结构性碳水化合物转化为代谢物质供齿肋赤藓的生长,降低非结构性碳水化合物含量维持细胞吸水调节光合作用。脱水过程后期齿肋赤藓受到干旱胁迫时,非结构性碳水化合物含量迅速增加,这一现象与小麦受到干旱胁迫,小麦叶片细胞可溶性糖迅速积累,维持渗透压、降低水势、减少叶片水相似^[41-42]。齿肋赤藓在受到干旱胁迫时过河作用降低,可溶性糖和淀粉的含量明显上升,用于提高齿肋赤藓渗透压以及储存碳源,随着脱水过程的持续,齿肋赤藓将受到极端干旱的胁迫,与维管植物不同齿肋赤藓可以直接进入休眠状态,维持较高的可溶性糖和淀粉的含量^[43]。

3.2 脱水过程中齿肋赤藓非结构性碳水化合物的积累与光合作用的关系

前期研究发现齿肋赤藓在干旱情况下,往往处于休眠状态,叶片背卷,紧贴于茎,呈黑褐色;当环境中有可 利用的水分时,齿肋赤藓能够快速恢复其细胞膜的选择吸收功能,迅速吸水展开叶片,恢复其正常的生理代谢 功能。藓类植物能够在30—90 s 内完成复水过程,数分钟内激活其光合活性[4-45]。我们研究发现齿肋赤藓 在复水 1 h 后含水量达到最大值,且蔗糖、果糖、淀粉含量出现极显著的下降,说明齿肋赤藓非结构性碳水化 合物的积累不在脱水早期。复水后光合作用能在 40 min 中内恢复到原来的 90%以上,在光合作用未完全恢 复时,呼吸消耗大量碳水化合物,保证其正常代谢功能。含水量在20%—70%之间,暗呼吸随水分含量的下降 而下降,并且一般认为呼吸速率恢复快于净光合速率[45-46]。在1—16 h 蔗糖果糖含量上升后处于一个相对稳 定非结构性碳水化合物含量。1—2 h 藓类植物随着光合作用的恢复,产生大量糖等有机物,此时可溶性糖和 淀粉的含量增加。随后可溶性总糖和淀粉含量处于相对稳定时期。随着脱水过程光合色素含量在脱水 2 h 后迅速增加,脱水 6 h 达到最大,脱水 10 h 至完全干燥时,光合色素含量缓慢降低[47-48],同时含水量在 20%— 70%之间,光合作用不断减弱,呼吸作用和光合作用变化趋势相似,也呈现下降趋势[49]。光合作用和呼吸作 用同时下降可能导致可溶性糖和淀粉的含量处于相对稳定的状态。在 16 h 后可溶性总糖和淀粉出现显著性 积累,然后缓慢降低,表明齿肋赤藓非结构性碳水化合物的积累主要发生在 16 h 至 24 h 之间,16 h 时齿肋赤 藓含水量下降到 20%, 齿肋赤藓受到干旱胁迫, 非结构性碳水化合物含量增加。国春晖[50]研究也发现脱水过 程中刺叶赤藓叶片可溶性糖持续积累,脱水 24 h 时叶片可溶性糖含量已接近未脱水时的 4 倍。非结构性碳 水化合物是植物典型的渗透调节物质,非结构化合物含量的改变可以直接影响植物渗透调节。植物细胞通过 渗透调节能增加细胞溶质浓度,降低渗透势,保持膨压,缓和脱水胁迫,有助于光合作用、气孔运动和细胞生长 等生理过程正常进行^[51-53]。徐杰^[54]等也认为藓类植物体内可溶性糖含量能够对干旱胁迫产生应激反应,它 能有效地保护细胞膜和蛋白质的结构,使生物体在许多异常情况下,如高温、脱水、冷冻时仍保持细胞内湿润, 防止细胞因失水而造成细胞内养分的损失和细胞损伤,从而使这些生物具有较强的抗旱、抗寒的能力。在 24 h 后齿肋赤藓非结构性碳水化合物出现缓慢的下降,主要因为齿肋赤藓受到严重的干旱胁迫,光合作用降低, 部分非结构性碳水化合物转化为保护蛋白和酶以适应对干旱的胁迫的响应。同时,可溶性总糖作为渗透调节 物质抵御齿肋赤藓受到干旱胁迫,并维持植物细胞的完整性。齿肋赤藓在脱水过程中光合作用的恢复与光合 产物的积累不是同步进行,光合产物的积累显著迟于光合作用的恢复。这种机制的发生可能存在以下原因: (1)复水后光合作用的恢复较呼吸作用慢,复水后齿肋赤藓恢复生理特性,需要消耗大量储存的非结构性碳 水化合物:(2)含水量在20%以上,齿肋赤藓未受到干旱胁迫时,随含水量的降低光合和呼吸作用都呈现下 降,光合产物部分被呼吸作用消耗,部分可以转化为结构性物质,有助于齿肋赤藓的生长;(3)含水量下降至 20%后,齿肋赤藓受到干旱胁迫后,呼吸作用消耗部分光合产物,光合产物不再向结构性物质转化,光合产物 大量积累;(4)含水量持续下降至复水前水平,齿肋赤藓受到严重的干旱胁迫,为适应胁迫,需将部分非结构 性碳水化合物转化为防止膜损伤和细胞器损伤的物质。

3.3 不同区域齿肋赤藓非结构性碳水化合物的含量

脱水过程中两个区域的齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量的变化趋势相似。复水前、复水后和脱水过程中沙漠南缘齿肋赤藓植株淀粉含量显著高于沙漠腹地。齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量与淀粉含量相似,沙漠南缘的齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量显著高于沙漠腹地。结果说明不同地区齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量显著不同。沙漠腹地和沙漠南缘其土壤含水量的研究发现土壤表层含水量较低[55-57],齿肋赤藓主要在土壤表面,没有维管组织和根,因此齿肋赤藓的生长主要受到降雨的影响。沙漠腹地降水的年、月、季的分布与沙漠周边地区基本一致,10年的平均降水量 123.4 mm,比沙漠周边同期平均降水量偏少 32. 3%[58]。南缘的非结构性碳水化合物含量显著高于沙漠腹地,可能由于降雨量在沙漠南缘高于沙漠腹地,齿肋赤藓具有较好的生长,同时具有较高的非结构性碳水化合物来含量抵御高频次的小降雨事件。复水前沙漠南缘可溶性总糖、蔗糖和果糖含量高于沙漠腹地,经过复水后的脱水过程沙漠南缘齿肋赤藓可溶性总糖、蔗糖

和果糖含量低于沙漠腹地。说明两个地区的齿肋赤藓可溶性糖对相同复水条件的脱水过程响应不同。沙漠腹地降雨量低,对干旱胁迫具有较强的适应能力,因此在脱水结束后中沙漠腹地的可溶性糖含量与复水前无差异。这与干旱胁迫后,抗旱性强的小麦比抗旱性弱的小麦能保持较高的可溶性总糖含量,有较强的光合及干物质积累能力[42,59-60]。淀粉含量在两个地区保持相对稳定复水前和脱水后没有显著的变化,主要由于淀粉作为能量储存物质,在受到干旱胁迫后,植物会积累大量的淀粉含量,为进入休眠和再恢复生长和代谢提供物质能量基础[43]。然而非结构性碳水化合物含量的变化表现出复水前南缘齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量显著高于腹地齿肋赤藓,脱水过程结束后则表现为两个地区齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量无显著性差异,主要由于南缘齿肋赤藓可溶性总糖含量出现明显的下降。因此不同地区齿肋赤藓非结构性碳水化合物的显著差异和对脱水过程响应的显著不同,可能是齿肋赤藓对环境因素的长期适应的结果。

4 结论

- (1)齿肋赤藓复水后,非结构性碳水化合物在脱水过程中主要出现 4 个阶段:1 h 内非结构性碳水化合物含量显著降低,2—16 h 非结构性碳水化合物含量没有显著变化,16—24 h 非结构碳水化合物含量显著增加,24—48 h 非结构性碳水化合物含量缓慢下降至复水前水平。
- (2) 古尔班通古特沙漠南缘齿肋赤藓非结构性碳水化合物含量显著高于沙漠腹地。古尔班通古特沙漠不同区域齿肋赤藓非结构碳水化合物含量显著不同。
- (3) 古尔班通古特沙漠腹地与南缘齿肋赤藓的非结构性碳水化合物对脱水过程具有不同的响应,主要表现在两个地区齿肋赤藓可溶性糖含量变化的显著不同。

致谢:感谢尹本丰博士和朱秉坚博士在野外采样和室内测定非结构性碳水化合物含量实验的帮助。

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] 徐杰,白学良,田桂泉,黄洁,张镝,冯晓慧.腾格里沙漠固定沙丘结皮层藓类植物的生态功能及与土壤环境因子的关系.中国沙漠,2005.25(2):234-242.
- [3] 张元明, 曹同, 潘伯荣. 干旱与半干旱地区苔藓植物生态学研究综述. 生态学报, 2002, 22(7): 1129-1134.
- [4] 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.
- [5] 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.
- [6] Wu N, Zhang Y M, Downing A, Zhang J, Yang C H. Membrane stability of the desert moss *Syntrichia caninervis* Mitt. During desiccation and rehydration. Journal of Bryology, 2012, 34(1): 1-8.
- [7] 许书军,王艳,陈颖雯,蔡伟民,陈蔚红.顺磁共振和傅里叶变换红外光谱法研究高温对荒漠苔藓质膜结构影响.分析化学,2007,35 (3):350-354.
- [8] Liu Y D, Cao T, Glime J M. The changes of membrane permeability of mosses under high temperature stress. The Bryologist, 2003, 106(1): 53-60
- [9] 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.
- [10] Pressel S, Duckett J G, Ligrone R, Proctor M C F. Effects of de-and rehydration in desiccation-tolerant liverworts: a cytological and physiological study. International Journal of Plant Sciences, 2009, 170(2): 182-199.
- [11] 魏海英, 尹增芳, 方炎明, 王中生, 张敏, 黄绍辉. Pb, Cd 污染胁迫对大羽藓超微结构的影响. 西北植物学报, 2003, 23(12): 2066-2071.
- [12] 龚双姣, 马陶武, 李菁, 刘应迪. 镉胁迫下三种藓类植物的细胞伤害及光合色素含量的变化. 应用生态学报, 2010, 21(10): 2671-2676.
- [13] 龚双姣,马陶武,姜业芳,李菁. 铅胁迫对 3 种藓类植物细胞伤害及光合色素含量的影响. 西北植物学报,2009,29(8):1630-1636.
- [14] 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.
- [15] 衣艳君, 刘家尧. 毛尖紫萼藓(Grimmia pilifera P. Beauv) PSⅡ光化学效率对脱水和复水的响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5238-5244.
- [16] 沙伟, 王欢, 师帅. 旱后复水对东亚砂藓生理生化指标的影响. 武汉植物学研究, 2010, 28(2): 246-249.
- [17] 孙守琴, 何明, 曹同, 程颂, 宋洪涛. Pb、Ni 胁迫对大羽藓抗氧化酶系统的影响. 应用生态学报, 2009, 20(4): 937-942.
- [18] 李朝阳, 田向荣, 陈军, 李菁. 脱水与复水过程中湿地匍灯藓的生理生化响应. 广西植物, 2009, 29(1): 139-142.
- [19] 张显强,罗在柒,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,2004,24(6):570-573.

- [20] Dhindsa R S. Glutathione status and protein synthesis during drought and subsequent rehydration in *Tortula ruralis*. Plant Physiology, 1987, 83 (4): 816-819.
- [21] Seel W E, Hendry G A F, Lee J E. The combined effects of desiccation and irradiance on mosses from xeric and hydric habitats. Journal of Experimental Botany, 1992, 43(8): 1023-1030.
- [22] Oliver M J, Bewley J D. Plant desiccation and protein synthesis. IV. RNA synthesis, stability, and recruitment of RNA into protein synthesis during desiccation and rehydration of the desiccation-tolerant moss, *Tortula ruralis*. Plant Physiology, 1984, 74: 21-25.
- [23] Yee D A, Tissue D T. Relationships between non-structural carbohydrate concentration and flowering in a subtropical herb, *Heliconia caribaea* (Heliconiaceae). Caribbean Journal of Science, 2005, 41(2): 243-249.
- [24] 高英志, 王艳华, 王静婷, 刘鞠善, 王德利. 草原植物碳水化合物对环境胁迫响应研究进展. 应用生态学报, 2009, 20(11) : 2827-2831.
- [25] 许志信, 白永飞. 干草原牧草贮藏碳水化合物含量变化规律的研究. 草业学报, 1994, 3(4): 27-31.
- [26] 潘庆民,白永飞,韩兴国,张丽霞. 羊草根茎的贮藏碳水化合物及对氮素添加的响应. 植物生态学报, 2004, 28(1):53-58.
- [27] 史建伟, 张育平, 王孟本, 李俊英, 张国明. 植物体内非结构性碳水化合物变化及其影响因素. 湖北农业科学, 2008, 47(1): 112-115.
- [28] 姜慧新,沈益新,翟桂玉,刘信宝,原培勋.磷肥对紫花苜蓿再生过程中根茬组织非结构性碳水化合物利用的影响.草业学报,2009,18 (3):136-141.
- [29] 刘香萍,崔国文,李国良,杜广明.紫花苜蓿主根内非结构性碳水化合物累积及其与抗寒性的关系.中国草地学报,2010,32(2):113-115,120-120.
- [30] Sponseller R A. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran desert ecosystem. Global Change Biology, 2007, 13(2): 426-436.
- [31] 张元明, 潘惠霞, 潘伯荣. 古尔班通古特沙漠不同地貌部位生物结皮的选择性分布. 水土保持学报, 2004, 18(4): 61-64.
- [32] 周宏飞, 周宝佳, 代琼. 古尔班通古特沙漠植物雾凇凝结特征. 水科学进展, 2010, 21(1); 56-62.
- [33] 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.
- [34] 曹晓明, 陈曦, 王卷乐, 王权, 王珊珊. 古尔班通古特沙漠南缘非灌溉条件下梭梭(Haloxylon ammodendron)蒸腾耗水特征. 干旱区地理, 2013, 36(2): 292-302.
- [35] 王雪芹, 雷加强. 古尔班通古特沙漠半固定沙垄面的蚀积特征. 干旱区研究, 1998, 15(1): 35-39.
- [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.
- [37] 吴林, 苏延桂, 张元明. 模拟降水对古尔班通古特沙漠生物结皮表观土壤碳通量的影响. 生态学报, 2012, 32(13): 4103-4113.
- [38] 施征,白登忠,雷静品,肖文发. 祁连圆柏光合色素与非结构性碳水化合物含量对海拔变化的响应. 西北植物学报,2012,32(11);2286-2292.
- [39] Parry M A J, Andralojc P J, Khan S, Lea P J, Keys A J. Rubisco activity: effects of drought stress. Annals of Botany, 2002, 89(7): 833-839.
- [40] Hoch G, Richter A, Körner C. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(7): 1067-1081.
- [41] 隋方功, 葛体达, 刘鹏起, 吕银燕, 周广胜. 干旱对夏玉米碳素同化、运转与分配的影响研究. 中国生态农业学报, 2006, 14(3): 234-236.
- [42] 张玉梅, 林琪, 刘义国, 李京涛. 不同抗旱性小麦品种花后旗叶生化特性的研究. 华北农学报, 2006, 21(4): 43-47.
- [43] 施征,白登忠,张维诚,肖文发.青海云杉休眠前后非结构性碳水化合物含量随海拔变化. 林业科学研究, 2017, 30(6): 908-915.
- [44] 郑云普,赵建成,张丙昌,张元明. 荒漠藓类结皮层中齿肋赤藓形态结构适应性及其原丝体发育特征. 中国沙漠, 2009, 29(5):878-884.
- [45] 刘应迪,李菁,陈军,曹同.两种五倍子蚜虫冬寄主藓类植物的光合特性及其与光照、温度和植物体水分含量变化的关系.应用生态学报,2000,11(5):687-692.
- [46] 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.
- [47] 吴楠, 魏美丽, 张元明. 生物土壤结皮中刺叶赤藓质膜透性对脱水、复水过程的响应. 自然科学进展, 2009, 19(9): 942-951.
- [48] 魏美丽, 张元明. 生物结皮中齿肋赤藓叶片细胞显微与亚显微结构特征. 中国沙漠, 2009, 29(3): 493-498.
- [49] 唐礼俊,杨思河,林继惠,曹同,高谦. 长白山藓类植物在失水干燥及再水化过程中的 CO₂同化能力和呼吸速率的变化. 应用与环境生物学报,1998,4(1):6-9.
- [50] 国春晖. 4 种藓类植物抗旱特征的研究[D]. 齐齐哈尔: 齐齐哈尔大学, 2014.
- [51] Quick W P, Chaves M M, Wendler R, David M, Rodrigues M L, Passaharinho J A, Pereira J S, Adcock M D, Leegood R C, Stitt M. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(1): 25-35.
- [52] 王霞,侯平,尹林克. 植物对干旱胁迫的适应机理. 干旱区研究, 2001, 18(2): 42-46.
- [53] 姚觉, 于晓英, 邱收, 李达. 植物抗旱机理研究进展. 华北农学报, 2007, 22(增刊): 51-56.
- [54] 徐杰,白学良,田桂泉,姚一萍,高天云.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.生态学报,2005,25(6):1247-1255.
- [55] 赵从举, 康慕谊, 雷加强. 古尔班通古特沙漠腹地土壤水分时空分异研究. 水土保持学报, 2004, 18(4): 158-161.
- [56] 朱海,胡顺军,陈永宝. 古尔班通古特沙漠南缘固定沙丘土壤水分时空变化特征. 土壤学报, 2016, 53(1): 117-126.
- [57] 张世军,张希明,王雪梅,侯建国,信汝明,李剑凌. 古尔班通古特沙漠边缘春秋季沙丘水分状况初步研究. 干旱区资源与环境,2005,19(3);131-136.
- [58] 孙东霞,杨建成. 古尔班通古特沙漠腹地与周边的降水特征分析. 干旱区地理, 2010, 33(5): 769-774.
- [59] 詹海仙, 畅志坚, 魏爱丽, 张晓军, 李欣. 干旱胁迫对小麦生理指标的影响. 山西农业科学, 2011, 39(10): 1049-1051.
- 「60] 左文博, 吴静利, 杨奇, 张嘉楠, 刘桂茹, 干旱胁迫对小麦根系活力和可溶性糖含量的影响, 华北农学报, 2010, 25(6): 191-193.