

DOI: 10.5846/stxb202002160272

钱申, 王志侠, 陈慧妹, 殷美丽, 左世晨, 陶冶, 邱东. 不同微生境中水光温变化对毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性的影响. 生态学报, 2021, 41(4): 1482-1491.

Qian S, Wang Z X, Chen H M, Yin M L, Zuo S C, Tao Y, Qiu D. Effects of water-light-temperature changes in different microhabitats on chlorophyll fluorescence characteristics of *Grimmia pilifera*. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(4): 1482-1491.

不同微生境中水光温变化对毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性的影响

钱 申¹, 王志侠¹, 陈慧妹¹, 殷美丽¹, 左世晨¹, 陶 冶^{1,2}, 邱 东^{1,2,*}

1 安庆师范大学, 生命科学院/皖西南生物多样性研究与利用安徽省重点实验室, 安庆 246133

2 中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011

摘要:毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera*)多生长在裸岩表面且具有多种微生境,其生长过程受到水分、光照和温度等环境因素的交互影响,但其光合生理特征如何响应这种变化的环境条件尚不清楚。开展原位(荫蔽和向阳裸岩 2 种微生境)和室内模拟实验,分析了不同水分(模拟降水量和降水频次)、光照、温度及其复合梯度处理对毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性的影响。原位实验结果显示荫蔽生境原位生长毛尖紫萼藓光化学效率显著高于向阳生境。在室内相同培养条件下,脱水过程中来自荫蔽生境植株有效光合效率保持时间比向阳生境明显缩短,表现出较低的脱水耐受性。水-光-温复合模拟实验显示,降水频次和光-温变化对毛尖紫萼藓光化学效率均有极显著影响且存在一定的交互作用,而降水量的影响相对较弱;弱光低温及 1 次/(2 d)的降水频率条件下毛尖紫萼藓具有最高的光合活性。总体来看,荫蔽生境、弱光低温条件及中等频次降水有利于毛尖紫萼藓生长,但向阳生境毛尖紫萼藓则具有更强的环境耐受性。

关键词:毛尖紫萼藓;水分;温度;光照;交互作用;叶绿素荧光

Effects of water-light-temperature changes in different microhabitats on chlorophyll fluorescence characteristics of *Grimmia pilifera*

QIAN Shen¹, WANG Zhixia¹, CHEN Huimei¹, YIN Meili¹, ZUO Shichen¹, TAO Ye^{1,2}, QIU Dong^{1,2,*}

1 The Province Key Laboratory of the Biodiversity Study and Ecology Conservation in Southwest Anhui, College of Life Sciences, Anqing Normal University, Anqing 246133, China

2 State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

Abstract: Mosses play a pioneer role in succession series in terrestrial ecosystems and thus present important ecological functions. After long-term evolutionary adaptation, mosses have formed certain morphological, physiological, and genetic regulatory strategies to avoid adverse conditions. Mosses live in complex and diverse microhabitats, among which shaded and exposed habitats are the two most common types. Differences among these microenvironments are mainly reflected in changes in water, temperature, and light. In contrast to other substrates, rocks inhabited by saxicolous drought-tolerant mosses are absolutely dry substrates with strong daily variations in surface temperature and ineffective water retention. These characteristics present great challenges to the survival of saxicolous drought-tolerant mosses. The moss *Grimmia pilifera* is a model drought-tolerant moss that is widely distributed in China. It generally grows on exposed rock surfaces with variable microhabitats. Its growth is affected by the interaction of water, light, and temperature. However, we know little about how

基金项目:安徽省自然科学基金项目(1708085MC77);安徽省高校自然科学研究重点项目(KJ2019A0561)

收稿日期:2020-02-16; 网络出版日期:2020-12-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qiudong501@163.com

its photosynthetic characteristics respond to varied environmental conditions. In this study, in situ (exposed and shaded microhabitats) and indoor simulation experiments were carried out to test the effects of different water (simulated precipitation and precipitation frequency) conditions, light, temperature, and their combined gradients on the chlorophyll fluorescence characteristics of *G. pilifera*. The results of the in situ experiment showed that the photochemical efficiency of *G. pilifera* in the in situ shaded habitat was significantly higher than that in the exposed habitat. Under the same indoor culture conditions, the duration of the effective photosynthetic efficiency of moss individuals in the shaded habitat during dehydration was obviously shortened compared with that of moss individuals in the exposed habitat, indicating reduced dehydration tolerance. The combined simulation experiment on water, light, and temperature showed that precipitation frequency and light temperature exerted highly significant effects on the photochemical efficiency of *G. pilifera* and exhibited a certain interaction. However, precipitation (water quantity) had a weak influence. *G. pilifera* showed the highest photochemical efficiency under the conditions of low light temperature and/or the precipitation frequency of one time per 2 days. Consequently, shaded habitat, low light temperature, and moderate precipitation frequency were conducive to the growth of *G. pilifera*. However, *G. pilifera* in the exposed habitat had stronger environmental tolerance than *G. pilifera* in the shaded habitat. This characteristic indicated that once the shaded microenvironment is destroyed (for example, through the death and removal of vascular plants), mosses in this habitat will face a severe test of survival. In addition, our results also revealed that low-light and low-temperature conditions and moderate simulated precipitation frequency were beneficial to the individual growth of *G. pilifera*, showing certain indicative importance for indoor culture research.

Key Words: *Grimmia pilifera*; water; temperature; light; interaction; chlorophyll fluorescence

作为生态系统中的先锋者和拓荒者,藓类植物在森林、高山、苔原及荒漠等生态系统中发挥重要生态功能,一些生长于极端环境中藓类植物经过长期进化适应,在形态、生理、遗传调控等方面形成了一定的避免不利条件伤害的策略^[1]。如藓类植物呈垫状丛生以提高毛细管系统的持水力,叶细胞表面的密疣可以反射太阳辐射以减小蒸发,并有利于水分传导^[2];叶先端的白色毛尖不仅可以增大生物结皮粗糙度、反射强光以减少植物体水分蒸发^[3],同时还是一个高效的多尺度水分吸收与运输系统,极大提高了耐旱藓类的水分收集和固持能力^[4-5]。此外,在面对干燥失水情况时藓类叶片通常会皱缩,以减少水分散失及避免强光损伤^[6]。尽管如此,藓类植物生长过程中也经常面临不确定的干旱、高温、缺水胁迫以及多种复合胁迫。藓类植物如何在形态、生理等多种功能性状间进行有效权衡,是其成功应对这些胁迫的关键。相比于微结构特征,藓类植物的生理特征往往具有更强的可塑性,在面临胁迫环境时可及时得到调整,以维持正常生命活动。

光合生理是植物最重要的生理过程,可以反映植物的生长状态,而叶绿素荧光特性能从内在揭示植物光合生理的表现^[7-8]。其中,叶绿素荧光参数最大光化学效率 F_v/F_m 反映的是 PSII 原初光能转化效率及 PSII 潜在活性,是反映光抑制程度的可靠指标;实际光化学效率 Yield (Φ_{PSII}) 为 PSII 的实际光能转化效率,与 PSII 的活性呈正相关,其变化可以直接反映植物受逆境胁迫的状况^[7]。研究表明,温度、光照、水分变化对藓类植物生理功能具有显著影响。脱水胁迫使藓类植物的渗透调节物质及抗氧化酶活性得以提高^[9],可在一定时间内维持光合活性,而一旦植株含水量小于一定的阈值(如毛尖紫萼藓 *Grimmia pilifera* 含水量阈值为 35%),其光合活性便迅速下降^[10]。温度变化能引起藓类暗呼吸强烈变化,使 CO_2 交换速率变化明显,并呈现复杂的协变关系^[11]。高温胁迫下藓类植物叶绿素含量逐渐降低,光合系统遭到一定的破坏,活性降低^[12]。低温胁迫下藓类植物 PS II 电子传递活性减弱,叶片暗反应受阻,光化学效率降低以及非光化学耗散增加^[13]。光照是植物进行光合作用的前提,在一定的光强范围内随着光强的增大耐旱藓类的净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率逐渐增加^[14],其个体生物量及相对生长速率也显著增大^[1];相比之下,弱光则使藓类的株高和叶绿素总含量增加,以利于捕获光能^[15]。此外,随着植物遭受干旱、高低温、强辐射等逆境胁迫时间的延长,植物体 F_v/F_m 、Yield 及电子传递速率(ETR)等均会呈现出一定的下降趋势^[16]。尽管如此,水分、光照和温度

3 个因素组成的复合因子对藓类植物尤其是耐旱藓类光合生理的影响尚不明晰。

藓类植物的微生境复杂多样,其微环境的变化更多地表现在水分、温度和光照的变化上。遮荫和向阳是 2 种最常见的微生境类型,其中维管植物的遮挡是遮荫环境的重要形成方式^[17]。灌丛显著影响维管植物生长发育,以灌丛中心向外延伸,土壤种子库密度、草本植物密度、盖度、生物量均呈现明显的递减趋势^[18]。对藓类植物而言,灌丛遮荫的影响也十分明显。在干旱和半干旱地区,在沙丘背阴处藓类植物通常生长繁茂,且在地表的裂缝或降水过后的小冲沟中,也常常聚集着大量藓类^[2]。在高温干旱期裸露地的齿肋赤藓 (*Syntrichia caninervis*) 可溶性糖含量显著高于灌丛生境,体现出较高的抗旱性;而灌丛遮蔽环境下的齿肋赤藓植物盖度和生长状况要好于裸露地的藓类,但其抗性较弱^[19]。因此,微生境显著影响了具有土壤基质的耐旱藓类生理特征^[19]、个体生长发育和种群繁衍^[20]。然而,一些石生的耐旱藓类生存环境更为残酷,其着生的岩石是绝对干燥的基质,岩石表面温度日变化幅度大且无法有效持水^[21]。那么,这种石生的耐旱藓类在面对变化微环境时,具有何种生理适应特征?

毛尖紫萼藓广泛分布于我国南北各省,生长在裸露的岩石表面,是典型的耐旱藓类,已成为研究藓类植物耐旱机理的模式种之一^[10]。毛尖紫萼藓微生境类型多样,因此其生长过程必然受到水光温变化的强烈影响^[10]。但目前在不同微生境条件下毛尖紫萼藓的光合生理活性有何响应尚不清楚。为此,本研究以安徽省安庆市大龙山国家森林公园分布的毛尖紫萼藓为研究对象,在野外原位测定的基础上,以水分变化为主线,设置不同的降水量、降水频次(反映脱复水频次)以及光照和温度的组合,模拟荫蔽和向阳 2 种微生境,通过测定叶绿素荧光参数,分析毛尖紫萼藓对水光温条件复合变化的光合生理响应,并揭示各因素的影响作用大小。研究结果将为进一步探究石生耐旱藓类对不同微生境的适应策略提供一定的科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于安徽省安庆市大龙山国家森林公园(116.994°—117.087° E, 30.624°—30.629° N),属北亚热带湿润季风气候区,面积 40.18 km²,最高海拔 693.4 m,年平均气温 14.5—16.6℃,降水量 1300—1500 mm,年日照时数 2012 h,四季分明,雨量充沛,光照充足,年无霜期 247 d^[22]。大龙山地处沿江湖泊丘陵区,水资源充足,植物资源丰富,有 800 余种维管植物;土壤以红壤、黄壤、黄棕壤类型为主^[23]。该地区花岗岩垂直节理发育和球状风化,具有典型的球状花岗岩地貌兼湖泊景观特色;毛尖紫萼藓便生长于表面凹凸不平的花岗石上。

1.2 野外原位叶绿素荧光参数测定

在多次踏查基础上,选择向阳和竹林遮蔽 2 种裸岩生境,选择长势相同、密度均匀的藓丛,放置直径 4 cm 不锈钢环标定待测藓类斑块,并以中心点作为待测位点。在连续 3 个晴天后,在 30 min 内用喷壶对整个藓丛(含待测斑块)进行多次喷水,保证藓类植物充分吸水。用遮荫布遮盖藓类斑块进行 30 min 暗适应^[10],随即测定藓类植物的叶绿素荧光参数,间隔为每 1 h 一次,共 5 次;24 h 后再测定一次干燥状态下的叶绿素荧光参数。每个生境 5 个重复斑块,每个斑块重复测定,且所有时间点测定的位置不变。

1.3 室内水光温控制实验

毛尖紫萼藓采自向阳和竹林遮蔽环境下的裸岩表面,每个生境 5 个重复斑块,取样时尽可能保证相同生境中采集的藓类斑块及藓类个体大小一致。在实验室内将 2 种生境藓类植物样品复水 1 h,随后选择大小相近的 20 株藓类植物均匀插入不锈钢纱网中,并将其放在底部有滤纸、四周开孔的瓶盖(直径 30 mm,高 13 mm)中,制作人工斑块(各微生境所需具体数量见下文),以模拟其野外丛生状态;然后将斑块放入相对湿度 80%、温度 25℃、光照时间 9 h 的培养箱内培养 3 d,使其恢复生长^[24]。培养过程中,每天加水 1 次,每次 2 mm,使用滴管施加在苔藓丛内。

1.3.1 脱水过程中叶绿素荧光参数测定

用已培养 3 d 的向阳和荫蔽生境毛尖紫萼藓人工斑块进行脱水处理。首先将人工斑块瓶盖底部滤纸抽

去,调整培养箱相对湿度为 60%、温度为 25℃,在培养箱内进行脱水^[10]。每隔 1.5 h 对样品重复测定一次叶绿素荧光参数,共 6 次(7.5 h);2 组处理各 5 个重复,共 10 个人工斑块,各样品重复测定。

1.3.2 光温复合处理下的叶绿素荧光参数测定

本研究依据毛尖紫萼藓生长旺盛期(3—4 月)裸岩表面温度昼夜变化特点及向阳和荫蔽微生境光照和温度的实际差异,设置 2 个温度梯度及 2 个光照强度梯度(本研究所指温度和光照的高低均为 2 种生境下的相对值,用以体现 2 种生境间的微环境差异)。光照培养箱的光照强度设为 $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (光照 9 h),白天温度设为 20℃ 和 30℃,夜晚温度设为 15℃。本研究采用相对的低温-弱光组合及相对的高温-高光组合来模拟荫蔽生境和向阳裸岩生境的光温状况。培养时水分保持充足,实验连续开展 12 d。每 2 d 重复测定一次叶绿素荧光参数,测定时间点统一为加水 1 h 后(当日 18:00)。该实验要求样品来源一致,因此统一选择向阳裸岩生境藓类。2 组处理各 5 个重复,共 10 个人工斑块,各样品重复测定。

1.3.3 水光温交互处理下的叶绿素荧光参数测定

以温度和光照的低低组合和高高组合来模拟遮蔽和向阳 2 种微生境下温度和光照(9 h)的协同变化(即一个组合的单因素),与水分频次和水量梯度相结合开展 3 因子实验。模拟将水量梯度为 2 mm/次(7 mL)和 4 mm/次(14 mL)共 2 个处理,模拟降水频次梯度为 1 次/(1 d)、1 次/(2 d)和 1 次/(3 d),模拟降水量分 3 次施加完毕,以避免单次施加造成流失。样品均为向阳裸岩生境藓类,连续开展 12 d;分别在第 6 天(频次的最小公倍数)和第 12 天当日最后一次喷水 1 h 后开始测定(当日 18:00)。每处理 5 个重复,共 60 个人工斑块,各样品重复测定。

1.4 叶绿素荧光的测定方法及相关参数计算

利用便携式调制叶绿素荧光仪 PAM-2100 (Walz, 德国)测定毛尖紫萼藓的叶绿素荧光参数,得出最大光化学效率 F_v/F_m 和实际光化学效率 Yield (ΦPSII)。室内测定时关闭培养箱光源,野外原位测定时用遮荫布遮住藓类斑块,均进行 30 min 暗适应,随后在波峰为 650 nm 强度 $0.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的红光下测得初始荧光(F_0);在波峰为 650 nm 强度 $10000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的饱和脉冲处理 0.8 s 后测得最大荧光(F_m);在光照强度为 $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的光化光下测定稳态荧光(F_t);待 F_t 稳定后打开一次饱和脉冲光测得光适应后的最大荧光(F'_m)^[10,17]。

根据以上参数计算 PSII 的最大光化学效率:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (1)$$

光适应下 PSII 的实际光化学效率:

$$\Phi\text{PSII} = (F'_m - F_t)/F'_m \quad (2)$$

式中, F_v 为暗适应下叶片给光的最大可变荧光值, ΦPSII 即 Yield。

1.5 统计分析

对不同处理(光温、处理时间等)间的叶绿素荧光参数(F_v/F_m 和 Yield)进行单因素方差分析(One-way ANOVA),采用 LSD 法进行多重比较($\alpha=0.05$);采用 t-检验分析 2 个微生境间各指标在不同处理间的差异性。用一般线性模型(GLM)中的 3 因素方差分析解析不同光-温、降水量、降水频次及其交互作用对毛尖紫萼藓叶绿素荧光参数的影响,用单因素方差分析进行处理间的多重比较($\alpha=0.05$)。使用 SPSS 19.0 软件完成所有统计分析,并用 Excel 2016 对数据做图。图中数据均以平均值 $\pm$ SE 表示。

2 结果与分析

2.1 野外原位脱水过程中毛尖紫萼藓 F_v/F_m 和 Yield 的变化

2 种生境毛尖紫萼藓在野外原位饱和吸水后的脱水过程中(图 1),除荫蔽生境脱水 4 h 与 5 h 间有显著差异外($P<0.05$),2 种生境 F_v/F_m 和 Yield (ΦPSII) 在脱水 1—5 h 内均无显著差异,且在脱水 24 h 后接近 0。荫蔽生境下毛尖紫萼藓的光合活性均高于向阳生境,且在前 4 h 呈显著差异($P<0.05$)。可见,在环境条件相

对较好的荫蔽生境中,毛尖紫萼藓具有更高的光合活性,而向阳生境毛尖紫萼藓光合活性始终较低。

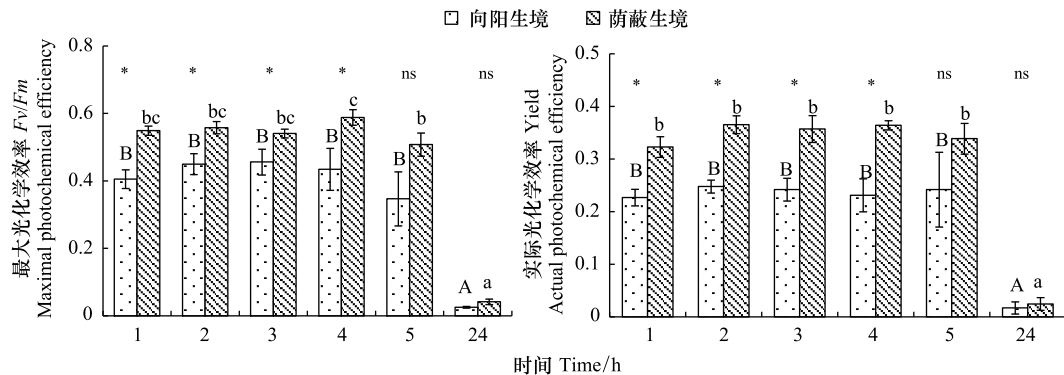


图1 2种微生境毛尖紫萼藓原位脱水过程中光化学效率的差异性

Fig.1 Differences in photochemical efficiency of *Grimmia pilifera* in two habitats during in situ dehydration

不同大写字母表示向阳生境毛尖紫萼藓脱水过程中光化学效率差异显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示荫蔽生境毛尖紫萼藓脱水过程中光化学效率差异显著 ($P < 0.05$); * 和 ns 表示各时间点各指标在 2 生境间差异显著 ($P < 0.05$) 和不显著 ($P > 0.05$)

2.2 室内相同环境下毛尖紫萼藓脱水过程中 F_v/F_m 和 Yield 的变化

在室内脱水过程中(图2),荫蔽生境毛尖紫萼藓 F_v/F_m 在前 3 h 保持较高值,但第 4.5 小时急剧下降 ($P < 0.05$);向阳生境在前 4.5 h 均保持较高且稳定的 F_v/F_m ,至第 6 小时才显著下降 ($P < 0.05$)。在 1.5—6 小时之间,两生境间均有显著差异,其中在第 1.5 和第 3 小时为荫蔽生境显著 ($P < 0.05$) 高于向阳生境,而在第 4.5 和第 6 小时为向阳生境显著 ($P < 0.05$) 高于荫蔽生境。对于 Yield,在前 3 h 间除向阳生境在第 1.5 小时有显著降低外 ($P < 0.05$),2 生境均保持较高值;在第 4.5 h,2 生境藓类 Yield 均急剧下降 ($P < 0.05$),但此时和随后的第 6 小时,向阳生境的 Yield 显著高于荫蔽生境 ($P < 0.05$)。可见,尽管脱水前期荫蔽生境毛尖紫萼藓 F_v/F_m 及 Yield 有时高于向阳生境,但荫蔽生境藓类植物有效光合活性的维持时间却显著短于向阳生境。

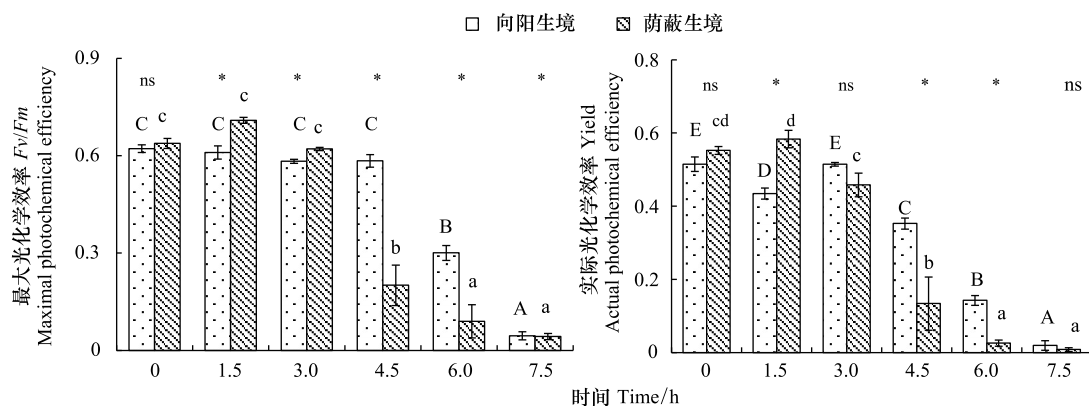


图2 2种微生境毛尖紫萼藓在室内相同环境脱水过程中光化学效率的差异性

Fig.2 Differences in photochemical efficiency of *Grimmia pilifera* in two habitats during in door dehydration under the same environmental condition

2.3 模拟微生境中光照和温度变化对毛尖紫萼藓 F_v/F_m 和 Yield 的影响

由图3可知,弱光低温处理下毛尖紫萼藓 F_v/F_m 和 Yield 高于高光高温处理,且随着处理时间的延长,这种差异更加显著。处理时间对高光高温条件下毛尖紫萼藓 F_v/F_m 和 Yield 有显著影响 ($P < 0.05$),表现为处理时间越长光合活性越低; F_v/F_m 从第 4 天开始下降,第 6—12 天均显著低于初始值,且两生境有显著差异 ($P < 0.05$)。Yield 的变化趋势与 F_v/F_m 类似,只是在第 10 天时又稍增高;尽管如此,2 生境 Yield 在第 4—

12 天均有显著差异($P<0.05$)。处理时间对弱光低温组的光化学效率无显著影响。由此可见,高光高温会限制毛尖紫萼藓的光合生理活性,而弱光低温则相对有利。

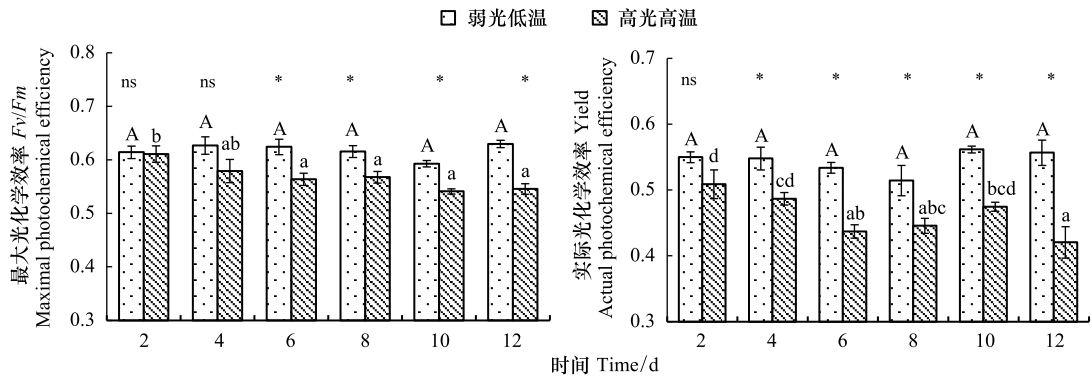


图3 不同处理时间弱光低温和高光高温条件下毛尖紫萼藓光化学效率的差异性

Fig.3 Differences in photochemical efficiency of *Grimmia pilifera* under low-light and low-temperature, and high-light and high-temperature in different treatment times

2.4 模拟微生境中水光温复合变化对毛尖紫萼藓 F_v/F_m 和 Yield 的影响

3 因素方差分析表明,光温和降水频次对毛尖紫萼藓光化学效率均有显著和极显著影响(表1);且随着时间的延长,二者对 Yield 的交互作用也呈显著趋势。模拟降水量及其与降水频次交互作用在前期对毛尖紫萼藓 F_v/F_m 有显著影响,但后期无显著影响;光温和降水量在第 12 天时对 Yield 呈现出显著的交互作用。此外,3 个因素对 2 个测定时间毛尖紫萼藓的 Yield 均存在极显著的交互作用。

表1 光温、降水量及降水频次对毛尖紫萼藓光化学效率影响的 3 因素方差分析(F 值)

Table 1 Three-way-ANOVA of light-temperature, water quantity and precipitation frequency on photochemical efficiency of *Grimmia pilifera* (F -value)

时间 Time	光化学效率 Photochemical efficiency	光温 Light- temperature	水量 Water quantity	降水频次 Precipitation frequency	光温×水量 Light-temperature × Water quantity	光温×降水频次 Light-temperature × Precipitation frequency	水量×降水频次 Water quantity × Precipitation frequency	光温×水量× 降水频次 Light-temperature × Water quantity × Precipitation frequency
6 th d	F_v/F_m	103.66 ***	9.93 **	9.95 ***	0.02	1.32	4.15 *	1.20
	Yield	73.11 ***	0.11	4.66 *	0.39	1.07	1.15	4.34 **
12 th d	F_v/F_m	67.18 ***	0.12	15.22 ***	0.39	3.75 *	0.30	2.83
	Yield	120.88 ***	0.42	20.07 ***	5.52 *	7.56 ***	1.26	5.70 **

F_v/F_m : 最大光化学效率, Maximal photochemical efficiency; Yield: 实际光化学效率, Actual photochemical efficiency; *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$.

由图 4 可知,对于不同模拟降水频次,两个测定时间点弱光低温组 F_v/F_m 在不同降水量条件下呈现不同的变化趋势,其中低水量时 1 次/(2 d) 的 F_v/F_m 显著高于 1 次/(3 d),而高水量组 F_v/F_m 则为呈现 1 次/(1 d)>1 次/(2 d)>1 次/(3 d) 的趋势;在高光高温条件下,低水量时 1 次/(2 d) 的 F_v/F_m 高于 1 次/(1 d) 和 1 次/(3 d),而高水量组 F_v/F_m 在第 6 天时呈现 1 次/(1 d)>1 次/(2 d)>1 次/(3 d) 的趋势,但在第 12 天则呈 1 次/(2 d) 显著高于 1 次/(1 d) 和 1 次/(3 d) 的趋势。毛尖紫萼藓 Yield 的变化趋势与 F_v/F_m 不完全相同。在弱光低温组,Yield 在不同降水量条件下也呈现不同的变化趋势;其中在第 6 天时,低水量、1 次/(3 d) 的 Yield 显著低于 1 次/(1 d) 和 1 次/(2 d),而高水量组 Yield 在 3 个降水频次间无显著差异;在第 12 天时,低水量、1 次/(2 d) 的 Yield 明显高于其他两个频次,而高水量 Yield 则随降水频次减小而显著降低;在高光高温条件下,第 6 天时低水量 Yield 在 3 个降水频次间无显著差异,而高水量条件下则以 1 次/(2 d) 最高;而在,

第6天时,无论水量多少,均以1次/(2 d)的Yield最高,以1次/(3 d)最低。

此外,无论哪种降水频次,高光高温条件下毛尖紫萼藓光合活性总体上低于弱光低温条件。可见,水分、温度和光照的复合处理对毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性有显著影响,不同因素的影响大小有一定差异性,毛尖紫萼藓在弱光低温条件始终比高光高温条件活性更高,且中等频次模拟降水对促进毛尖紫萼藓生长、生理及室内培养更具优势。

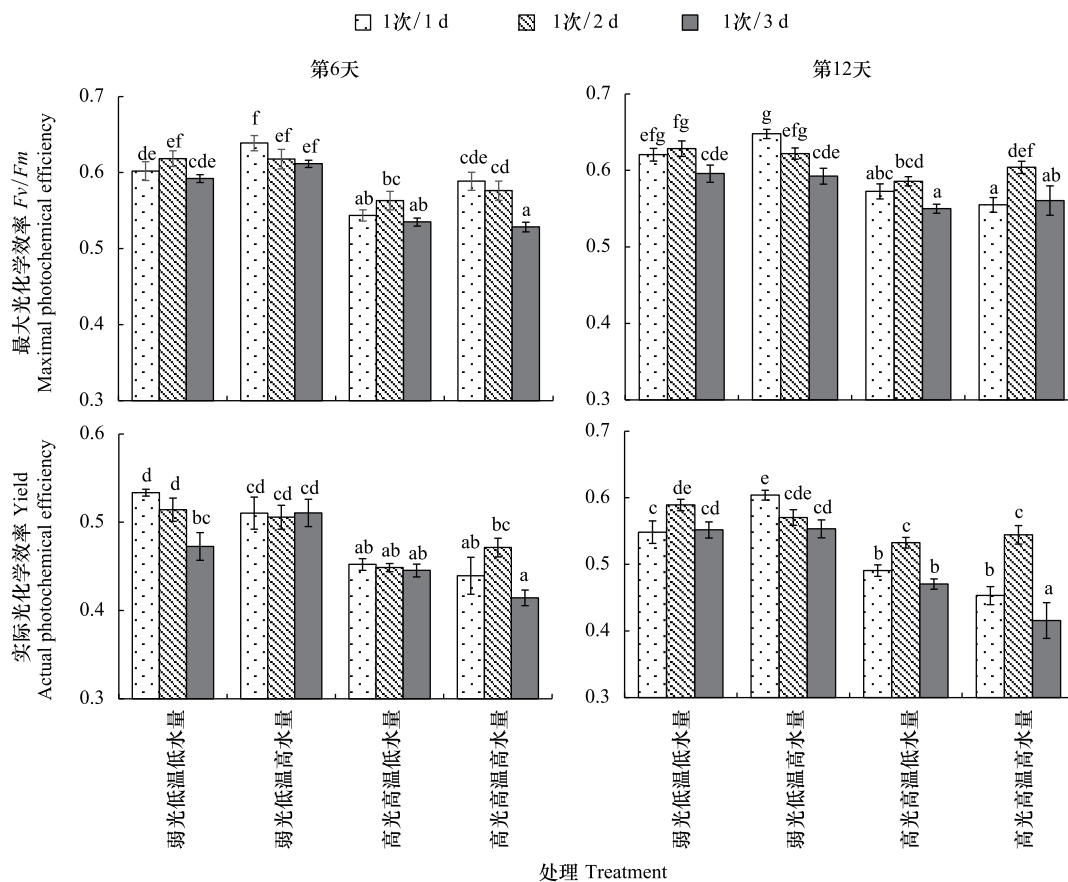


图4 不同处理时间不同水光温处理对毛尖紫萼藓的光合效率的影响

Fig. 4 Effects of different water-light-temperature treatments on photosynthesis efficiency of *Grimmia pilifera* in different times

不同小写字母表示毛尖紫萼藓光化学效率在不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

3 讨论

藓类植物微生境的差异主要体现在土壤含水量、土壤养分(石生藓等无土种类除外)、空气湿度、温度、光照强度和UVB辐射强度等方面,因此微生境是多种微环境因子的综合反映^[17]。不同微生境对藓类植物生长、生理及繁殖有明显影响。Herrnstadt等对3种不同微生境下旱生真藓属植物 *Bryum dunense* 繁殖策略的研究表明,微生境差异决定了繁殖器官的类型和数量,且荫蔽生境下藓类有性繁殖现象更加明显^[25]。对荒漠齿肋赤藓的研究表明,灌丛下藓类植物的盖度和生长状态要好于裸露地的藓类^[26];在生理活性方面,裸露地高辐射、高温、高蒸发条件导致齿肋赤藓脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质累积和SOD、CAT及POD等抗氧化酶活性提高,以增强抗性;而灌丛的“湿岛效应”虽然减弱了干旱对齿肋赤藓造成的伤害,但却导致灌丛下藓类植物缺乏抗性锻炼而呈现较低的耐受性^[17]。正如本研究发现,野外原生生境下荫蔽生境毛尖紫萼藓的光合活性显著高于向阳生境,但在相同环境下其光合活性对脱水的持续时间却低于向阳生境,体现了较弱的耐脱水性。该结论与不同微生境下齿肋赤藓生理活性差异的结论相吻合^[17,19]。这表明,无论沙生的齿肋赤藓还

是石生的毛尖紫萼藓,向阳/暴露生境植物体对于干旱高温(水分亏缺)的适应性较强,而荫蔽生境植物体的适应性较弱^[27-28]。尽管我们对耐旱藓类生理和光合活性对不同微生境的响应有了一定认识^[26-28],但还缺乏从具体的微环境因子角度解析这种差异的原因。

为探讨微生境中水光温各因子及其交互作用对毛尖紫萼藓光合活性的影响,在室内实验中设置不同水-光-温及其不同组合。结果显示,光-温高低及施水频次对毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性的影响最大,而现有 2 个降水量梯度(2 mm 和 4 mm)的影响较小。大量研究表明,降水能够增加藓类植株含水量,激活光合生理活性,但降水量过大又将加剧膜脂过氧化程度,影响叶片气孔导度及 CO₂ 扩散速率,从而降低光化学活性^[29],不利于藓类植物生长^[30]。张静等指出,齿肋赤藓在最适水分条件下光化学效率最高,而随着含水量逐渐增加,其光化学效率逐渐降低^[31]。相反,低水分条件也无法满足藓类正常生长需求,会使细胞膜处于渗透胁迫状态,引发细胞质膜过氧化反应,威胁细胞膜正常代谢活动^[29]。本研究发现,不同梯度的水分处理对毛尖紫萼藓光合活性有一定影响,但影响程度与模拟降水频次有关,随着处理时间的延长,1 次/(2 d)的中等降水频次逐渐显现优势。在研究影响毛乌素沙地藓结皮野外定植发育的因素时发现,每隔 2 d 加水处理的藓结皮叶绿素 a 含量高于每 1 天加水和每 6 天加水处理^[32]。许红梅等研究发现,随降水频次增加,齿肋赤藓叶绿素含量及叶绿素 a/b 呈现先升后降的趋势,而在干旱和完全湿润处理条件下则表现出黄化现象^[33]。本研究结果也同样说明,施水量及降水频次过少或过多都不利于耐旱藓类生长,尤其是在高光高温环境下;小降水量使毛尖紫萼藓无法获得充足的水分,而频繁降水又使毛尖紫萼藓处于频繁脱水复水状态,均会显著降低其再水化后的生理恢复能力^[6]。

对于光照强度,尽管一些研究发现随着光强增加藓类植物净光合速率逐渐增加并趋于稳定^[34],但光强增加也确实会增加藓类植物的氧损伤,且干旱敏感型藓类植物受影响程度更大。如对于干旱敏感的小曲尾藓(*Dicranella palustris*)在高光下导致氧损伤加剧,色素含量减少,而耐旱的拟山墙藓(*Tortula ruraliformis*)光合色素含量和恢复能力均未受明显影响^[35]。温度变化能强烈影响藓类植物的光合生理^[11,13,36],但在藓类植物实际微生境中,白天的温度和光照通常是协同变化的,即向阳生境高光高温而荫蔽生境弱光低温。研究表明,高光高温条件同时存在,会抑制植物 D1 蛋白的修复,致使 PSII 反应中心失活^[37];相比之下,弱光低温条件下植物则有较高的色素含量,有利于复水时光合活性快速恢复^[38]。本研究中,相对于自然光和岩石表面真实温度,尽管 2 个光照-温度不属于胁迫范畴,但仍然显著影响了毛尖紫萼藓的光合活性;且随处理时间延长,毛尖紫萼藓的 *Fv/Fm* 和 Yield 均表现出高光高温条件低于弱光低温条件。该结论不一定反映了相对的“高光高温”破坏了毛尖紫萼藓细胞膜结构的完整性进而降低其光合效率,但却反向证实相对的“弱光低温”条件有利于毛尖紫萼藓生长和维持较高的光合活性。

环境因子间通常是相互影响的,并给植物生长和生理带来不同的效应。在温度和水分交互影响下,藓类植物往往通过失水和渗透调节物质来维持细胞渗透压平衡^[39]。当环境湿度较高时,藓类植物体内含水量和代谢水平升高,此时温度和光照对其影响较大^[40];但当外界湿度过低时,水分供给满足不了藓类植物生长的需求而呈干燥休眠状态,此时温度和光照对藓类的影响会相对减弱^[6]。在本研究中,“光温”组合及降水频次对毛尖紫萼藓光合活性影响最大,且在水分相对充足的情况下,光照和温度的影响作用更大,体现了多个环境因子之间的交互作用。藓类脱水过程实质是在光、温等因子影响下的水分胁迫过程,高温、强光会加速脱水进程。正常脱水过程中,藓类植物会逐渐降低生长代谢活动^[2],并通过抗氧化酶来清除体内多余的活性氧和氧自由基^[9,31],提高渗透调节物质以减少对细胞及其内部结构的损伤^[41-43]。而一旦脱水进程在高温、高光或干燥条件下被加快,藓类植物体内蛋白质含量会迅速减少,细胞膜完整性被破坏,进而降低了 PSII 反应中心活性,严重降低复水后的光合恢复能力^[1,6,44]。可见,水光温等因子的交互作用对藓类植物生理活性的影响是显著且十分复杂的。

本研究以荫蔽和向阳 2 种微生境为例,选择特定时间(3—4 月)对应的水光温条件,探讨了毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性的差异;因此,本研究不属于极端环境条件下(如极端低温、高温,强光,极端干旱等)的对比研

究。尽管如此,本研究结果对于理解耐旱藓类脱水耐受机制仍然具有一定的科学意义。本研究发现,野外荫蔽生境毛尖紫萼藓脱水过程中的光合活性始终高于向阳生境,这印证了向阳生境强光和高温导致的频繁快速脱水显著抑制了植株光合活性。而在室内相同环境脱水过程中,荫蔽生境毛尖紫萼藓有效光合作用时间明显低于向阳生境。可见,长期隐蔽环境尽管给原生境毛尖紫萼藓带来更高的光合活性,但由于其没有经历长期快速脱水和干旱胁迫,其控制体内水分散失的能力较弱,体现出较弱的抗旱性。总之,本研究证实毛尖紫萼藓叶绿素荧光特性在不同微生境和水光温处理间有显著差异,但其在抗氧化酶系统、基因表达、光合系统恢复与细胞损伤等方面有何差异化响应尚待进一步探究,以充分揭示这一石生耐旱藓类模式物种对不同微生境的响应和适应机制。

4 结论

微生境差异引起的水光温变化对毛尖紫萼藓的光合活性有显著影响。荫蔽生境为毛尖紫萼藓提供了相对湿润、弱光和低温的环境,而向阳裸岩生境则具有干燥、高光和高温的特征。在野外原位条件下,荫蔽生境毛尖紫萼藓比向阳生境具有更高的光合活性,但在相同环境条件下前者的有效光合作用时间明显降低。向阳裸岩生境毛尖紫萼藓由于长期适应极端环境,具有更高的抗逆性。这表明,一旦荫蔽环境遭到破坏(如维管植物死亡、移除等等),该生境中的藓类植物将面临更严峻的生存考验。此外,弱光低温条件和中等模拟降水频次有利于毛尖紫萼藓的个体生长,对于其室内培养研究具有一定指示意义。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 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.
- [3] 陶冶, 张元明. 叶片毛尖对齿肋赤藓结皮凝结水形成及蒸发的影响. 生态学报, 2012, 32(1): 7-16.
- [4] Tao Y, Zhang Y M. Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation: implications for desiccation tolerance. Journal of Plant Research, 2012, 125(3): 351-360.
- [5] Pan Z, Pitt W G, Zhang Y M, Wu N, Tao Y, Truscott T T. The upside-down water collection system of *Syntrichia caninervis*. Nature Plants, 2016, 2(7): 16076.
- [6] 孙守琴, 王根绪, 罗辑, 宋洪涛, 杨刚. 苔藓植物对环境变化的响应和适应性. 西北植物学报, 2009, 29(11): 2360-2365.
- [7] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
- [8] Bjerke J W, Bokhorst S, Zielke M, Callaghan T V, Bowles F W, Phoenix G K. Contrasting sensitivity to extreme winter warming events of dominant sub-Arctic heathland bryophyte and lichen species. Journal of Ecology, 2011, 99(6): 1481-1488.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] Green T G A, Schroeter B, Kappen L, Seppelt R D, Maseyk K. An assessment of the relationship between chlorophyll a fluorescence and CO₂ gas exchange from field measurements on a moss and lichen. Planta, 1998, 206(4): 611-618.
- [12] 王曼, 沙伟, 张梅娟, 朱巍巍, 信雨萌. 高温胁迫对毛尖紫萼藓生理生化特性的影响. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(6): 1290-1295.
- [13] 张静, 张元明. 冻融过程对生物结皮中齿肋赤藓叶绿素荧光特性的影响. 中国沙漠, 2011, 31(6): 1479-1487.
- [14] 邹杰. 光强和温度对齿肋赤藓光合作用的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2015.
- [15] Rincón E. Growth responses of six bryophyte species to different light intensities. Canadian Journal of Botany, 1993, 71(5): 661-665.
- [16] 杨武. 藓类植物适应环境的形态结构及生理学机制[D]. 金华: 浙江师范大学, 2008.
- [17] 尹本丰, 张元明, 娄安如. 灌丛移除对荒漠齿肋赤藓越冬过程中生理生化特性的影响. 植物生态学报, 2016, 40(7): 723-734.
- [18] 赵哈林, 郭铁瑞, 周瑞莲. 灌丛对沙质草地土壤结皮形成发育的影响及其作用机制. 中国沙漠, 2011, 31(5): 1105-1111.
- [19] 尹本丰, 张元明. 冻融过程对荒漠区不同微生境下齿肋赤藓渗透调节物含量和抗氧化酶活力的影响. 植物生态学报, 2015, 39(5): 517-529.
- [20] Schmalholz M, Granath G. Effects of microhabitat and growth form on bryophyte mortality associated with leaf litter burial in a boreal spruce forest. Journal of Vegetation Science, 2014, 25(2): 439-446.

- [21] 张显强, 曾建军, 谌金吾, 罗正伟, 孙敏. 石漠化干旱环境中石生藓类水分吸收特征及其结构适应性. 生态学报, 2012, 32(12): 3902-3911.
- [22] 方文稳, 张丽, 叶生霞, 徐荣海, 王鹏, 张成君. 安庆市降尘重金属的污染评价与健康风险评价. 中国环境科学, 2015, 35(12): 3795-3803.
- [23] 邱东, 张静, 吴楠, 陶冶. 安徽大龙山国家森林公园东亚小金发藓配子体与孢子体个体性状及其相互关系. 植物研究, 2019, 39(6): 835-845.
- [24] 贾宇婷, 张梅娟, 刘丽丽, 蒋卓君, 沙伟. 高温胁迫对2种苔藓植物生理生化指标的影响. 齐齐哈尔大学学报: 自然科学版, 2016, 32(4): 41-44.
- [25] Herrnstadt I, Kidron G J. Reproductive strategies of *Bryum dunense* in three microhabitats in the Negev Desert. The Bryologist, 2005, 108(1): 101-109.
- [26] 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.
- [27] 李茜倩, 尹本丰, 张元明. 不同微生境下齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)生理生化特性对不同季节的响应. 生态学报, 2018, 38(6): 2092-2100.
- [28] 朱秉坚, 尹本丰, 张元明. 不同微生境下齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)非结构性碳水化合物含量的季节动态. 中国沙漠, 2017, 37(2): 268-275.
- [29] Mielke M S, de Almeida A A F, Gomes F P, Aguilar M A G, Mangabeira P A O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. Environmental and Experimental Botany, 2003, 50(3): 221-231.
- [30] 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.
- [31] 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.
- [32] Bu C F, Zhang K K, Zhang C Y, Wu S F. Key factors influencing rapid development of potentially dune-stabilizing moss-dominated crusts. PLoS One, 2015, 10(7): e0134447.
- [33] 许红梅, 李进, 张元明. 水分条件对人工培养齿肋赤藓光化学效率及生理特性的影响. 植物生态学报, 2017, 41(8): 882-893.
- [34] 姬明飞, 韩鸿基. 两种藓类植物对光强的适应性差异. 草业科学, 2017, 11(9): 1787-1792.
- [35] Seel W E, Hendry G A F, Lee J A. Effects of desiccation on some activated oxygen processing enzymes and anti-oxidants in mosses. Journal of Experimental Botany, 1992, 43(8): 1031-1037.
- [36] 李孝凯, 沙伟, 国春晖, 张梅娟. 低温胁迫对毛尖紫萼藓、东亚砂藓生理生化及光合特性的影响. 江苏农业科学, 2014, 42(10): 355-359.
- [37] 孙山, 张立涛, 王家喜, 王少敏, 高华君, 高辉远. 低温弱光胁迫对日光温室栽培杏树光系统功能的影响. 应用生态学报, 2008, 19(3): 512-516.
- [38] Martin C E, Churchill S P. Chlorophyll concentrations and a/b ratios in mosses collected from exposed and shaded habitats in Kansas. Journal of Bryology, 1982, 12(2): 297-304.
- [39] Lenné T, Bryant G, Hocart C H, Huang C X, Ball M C. Freeze avoidance; a dehydrating moss gathers no ice. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(10): 1731-1741.
- [40] 玄雪梅, 王艳, 曹同, 蔡伟民. 上海地区藓类环境生理学特性的初步研究. 应用生态学报, 2004, 15(11): 2117-2121.
- [41] 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.
- [42] 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.
- [43] Platt K A, Oliver M J, Thomson W W. Membranes and organelles of dehydrated *Selaginella* and *Tortula* retain their normal configuration and structural integrity. Protoplasma, 1994, 178(1): 57-65.
- [44] 陈翠云, 李新荣, 赵昕. 脱水过程中两种结皮藓类植物的光合特性. 生态学杂志, 2012, 31(12): 3064-3069.