

DOI: 10.5846/stxb202207192061

张恒彬, 吴娇娇, 余春娅, 赵鑫, 江洪, 李晓娜. 不同等级石漠化生境下石生苔藓叶绿素含量和叶绿素荧光参数研究. 生态学报, 2023, 43(10): 3882-3893.

Zhang H B, Wu J J, Yu C Y, Zhao X, Jiang H, Li X N. Chlorophyll content and fluorescence parameters of epilithic mosses in habitats of different rocky-desertification grades. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(10): 3882-3893.

# 不同等级石漠化生境下石生苔藓叶绿素含量和叶绿素荧光参数研究

张恒彬<sup>1,2</sup>, 吴娇娇<sup>1,2</sup>, 余春娅<sup>1,2</sup>, 赵鑫<sup>1,2</sup>, 江洪<sup>3</sup>, 李晓娜<sup>1,2,\*</sup>

1 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵阳 550001

2 国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵阳 550001

3 贵州中医药大学药学院, 贵阳 550025

**摘要:** 叶绿素含量和叶绿素荧光参数可以反映叶绿体状态及光合作用效率, 可用于探讨植物对环境的适应能力和响应机制。选择贵州省毕节市撒拉溪石漠化治理示范区, 研究了区内 28 个不同等级石漠化(无、潜在、轻度、中度、重度石漠化)样地中所采集的 168 份石生苔藓植物标本, 探讨了其相对叶绿素含量(SPAD 值)和叶绿素荧光参数对不同喀斯特石漠化生境的响应。结果表明: (1) 石生苔藓 SPAD 值、叶绿素荧光参数受多种环境因子的综合影响, 其中石漠化等级、大气温度、郁闭度、坡向的影响较为显著。(2) 相较于低等级石漠化和阴坡生境, 中高等级石漠化和阳坡的石生苔藓 SPAD 值和除非光化学淬灭系数(NPQ)和非调节性能量耗散( $\Phi_{N0}$ )之外的叶绿素荧光参数均降低, 可能由于在石漠化生态系统逆向演替后期, 石生苔藓植物的叶绿素含量降低, PS II 反应中心活性受到影响, PS II 电子传递受阻, 植物体通过增加热耗散和启动非调节性机制进行自我保护。(3) 3 种优势石生苔藓植物中, 穗枝赤齿藓(*Erythrodontium julaceum*)的 SPAD 值显著低于圆枝粗枝藓(*Gollania tereticaulis*)和密毛细羽藓(*Cyrt-hypnum gratum*), 但各优势种的 SPAD 值在不同等级石漠化生境下并没有显著变化, 表明石生苔藓叶绿素含量对石漠化生境恶化的响应可能是通过物种选择而非同一物种的调节适应来实现的。(4) 随着石漠化程度的加深, 圆枝粗枝藓除 NPQ 上升以外, 其他叶绿素荧光参数均较高且稳定; 穗枝赤齿藓和密毛细羽藓的变化相对显著, 在较高等级石漠化生境中均存在光抑制现象。研究结果可为石漠化生态系统及其植被恢复机理研究提供一定的数据支撑和理论依据。

**关键词:** 石生苔藓; 喀斯特石漠化; 相对叶绿素含量; 叶绿素荧光参数

## Chlorophyll content and fluorescence parameters of epilithic mosses in habitats of different rocky-desertification grades

ZHANG Hengbin<sup>1,2</sup>, WU Jiaojiao<sup>1,2</sup>, YU Chunya<sup>1,2</sup>, ZHAO Xin<sup>1,2</sup>, JIANG Hong<sup>3</sup>, LI Xiaona<sup>1,2,\*</sup>

1 School of Karst science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China

2 State Engineering Technology Institute for Karst Desertification Control, Guiyang 550001, China

3 School of Pharmacy, Guizhou University of Traditional Chinese Medicine, Guiyang 550025, China

**Abstract:** Chlorophyll content and fluorescence parameters can reflect the chloroplast state and photosynthesis efficiency, and can be used to study the adaptability and response mechanism of plants to the environment. In this study, the Salaxi Rocky Desertification Control Demonstration Area in Bijie City, Guizhou Province was selected as the research area. In total 168 epilithic moss specimens were collected to explore the responses of their relative chlorophyll content (SPAD value) and

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(31960262, 32260313); 贵州省科技计划项目(2019 年度学术新苗培养及创新探索专项项目); 贵中医博士启动(2020)44

**收稿日期:** 2022-07-19; **采用日期:** 2022-12-26

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: maidoulxn413@163.com

chlorophyll fluorescence parameters to habitats of different rocky-desertification grades (none, potential, light, moderate and severe). The results showed that: (1) the SPAD value, chlorophyll fluorescence parameters of epilithic mosses were comprehensively influenced by many environmental factors, among which the effects of rocky desertification grade, slope direction, canopy density, and atmospheric temperature were more significant. (2) Compared with habitats of lower grades of rocky desertification and shady slope, the SPAD value and chlorophyll fluorescence parameters except non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and non-regulated energy dissipation ( $\Phi_{No}$ ) of epilithic mosses decreased in medium and high-grade rocky desertification habitats and sunny slopes. It might hint that, in the later stage of rocky desertification degradation, the chlorophyll content of epilithic mosses decreased, the activity of reaction centers was affected, PS II electron transport of was blocked, self-protection function was meantime activated thorough a non-regulatory mechanism as well as increasing heat dissipation. (3) Among the three dominant epilithic mosses, *Erythrodontium julaceum* had significant lower SPAD values than *Gollania tereticaulis* and *Cyrto-hypnum gratum*. For each moss, there was no significant change in habitats of different rocky desertification grades. It indicated that the response of moss chlorophyll content to the habitat degradation might be through species selection rather than adjustment and adaptation of the same species. (4) With the degradation of rocky desertification habitat, chlorophyll fluorescence parameters of *G. tereticaulis* did not change significantly except the significant increase of NPQ, indicating that *G. tereticaulis* kept relatively high and stable photosynthesis efficiencies in different rocky desertification areas. Both *E. julaceum* and *C. gratum* showed relatively significant changes and photo-inhibition occurred in higher-level rocky-desertification habitats, which initiated different protective mechanisms. Compared to other two dominant moss species, *G. tereticaulis* has larger biomass, covering a large area of rock surface in some plots. In addition of stronger photosynthetic capacity, it is more adaptive to higher-level rocky-desertification habitats. Therefore, *G. tereticaulis* might have potential to be used on research of bare-rock restoration in rocky desertification regions. The results can provide certain data support and theoretical basis for the study of rocky desertification ecosystem and its vegetation restoration mechanisms.

**Key Words:** epilithic mosses; karst rocky desertification; relative chlorophyll content; chlorophyll fluorescence parameters

喀斯特生态系统的内在脆弱性叠加不合理的人类活动,导致水土流失、土地生产力退化、基岩大面积裸露,地表出现类似荒漠化景观的退化过程,即石漠化<sup>[1]</sup>。贵州省是全国石漠化面积最大、等级最齐、程度最深且危害最重的省份,石漠化严重制约着当地社会经济的发展,保护和恢复喀斯特石漠化区的生态环境是当前亟需解决的重要问题<sup>[2]</sup>。为了有效遏制石漠化,当地政府实施了一系列生态治理工程<sup>[3]</sup>,虽然目前已初见成效,但也逐渐暴露出一系列新的问题,如治理技术措施单一,缺乏因地制宜的治理模式和可持续调控;忽视了自然演替规律,尤其在水土流失严重的重度石漠化地区,盲目的人工造林种草导致生态系统结构简单、稳定性差、易退化等<sup>[3]</sup>。因此,为了探索和完善基于可持续性的生态修复和民生改善的石漠化防治对策,现阶段亟需加强石漠化生态系统结构和运行规律方面的研究<sup>[4]</sup>。

作为先锋物种,苔藓植物在植被演替中具有不可替代的作用<sup>[5-6]</sup>。石漠化区的石生苔藓可以通过假根机械破碎和分泌有机酸来加速碳酸盐岩的风化,形成原始土壤;还可以吸附大气沉降(如降水、降尘、扬尘、树冠淋溶等)及岩石表面的营养物质,使贫瘠的土壤变得肥沃;苔藓的吸附拦截功能对岩石表面起到固土保水的作用,进一步为维管植物的定植提供了有利的条件。目前国内对喀斯特石生苔藓植物的研究主要集中在物种多样性与区系特征<sup>[7-8]</sup>、固土保水作用<sup>[9-10]</sup>、溶蚀作用<sup>[11-12]</sup>等方面,对于因石漠化生境异质性而造成苔藓光合特征差异性的研究尚未见报道。相对叶绿素含量(SPAD值)是衡量植物光合能力和生理代谢水平的重要指标,其变化可以反映出植物生理状态与环境的相互关系<sup>[13]</sup>。目前,SPAD值在维管植物生理生态监测和健康状况评价等相关研究中取得了较为显著的成果<sup>[13]</sup>。已有研究证明SPAD值也可用来表征苔藓叶绿素相对含量,一定条件下可用来进行苔藓植物生长环境和健康水平的评估<sup>[14]</sup>。叶绿素荧光参数反映环境因子的变

化对植物光合作用的影响规律,在抗逆性生理<sup>[15-17]</sup>、光合作用机理<sup>[18-19]</sup>等研究中取得了重要成果。以苔藓植物为研究对象的叶绿素荧光特性研究较少,主要集中在紫外辐射<sup>[20]</sup>、温度<sup>[21]</sup>和水分胁迫<sup>[22]</sup>等对参数的影响,石漠化地区的相关研究鲜有报道。因此,本研究通过分析不同等级石漠化生境下石生苔藓的 SPAD 值和叶绿素荧光参数的差异,探讨石生苔藓适应不同等级石漠化生境的机制,为石漠化生态系统及其植被恢复机理研究提供一定的数据支撑和理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

毕节撒拉溪石漠化治理示范区位于贵州省西北部,属毕节市七星关区六冲河流域,地理位置为 105°01'11.79"—105°08'38.34"E,27°11'09.09"—27°11'27.88"N。冬季寒冷干旱,夏季温暖湿润,属于亚热带季风气候,年平均气温 13 ℃左右,年平均降雨量为 1000 mm 左右,全年日照约 1200 h。研究区属于喀斯特高原山地生态环境,海拔 1500—2100 m,喀斯特面积 6402.40 hm<sup>2</sup>;无石漠化(NRD)、潜在石漠化(PRD)、轻度石漠化(LRD)、中度石漠化(MRD)、重度石漠化(SRD)面积分别占喀斯特面积的 26.04%、16.91%、34.81%、19.54%、2.70%<sup>[22]</sup>。基岩主要以石灰岩为主,少部分为白云岩,土壤主要以石灰土和黄壤为主。主要乔木有马尾松(*Pinus massoniana*)、火棘(*Pyracantha fortuneana*)、白栎(*Quercus fabri*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、圆果化香树(*Platycarya longipes*)、花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)等。

### 1.2 样地设置和样品采集

采样时间为 2021 年 12 月。在无、潜在、轻度石漠化生境各设置 6 个,中度和重度各设置 5 个 20 m × 20 m 的样地,共 28 个,样地基本信息记录如表 1 所示。每个样地选择 3 块具有代表性的裸岩,每块裸岩上设 2 个面积 20 cm × 20 cm 的苔藓小样方,共 168 个。对样方进行编号后,用网格法测定苔藓盖度并进行拍照;同时记录采样点的海拔、经纬度、坡向、坡度、坡位、岩石朝向、温湿度、样地优势维管植物种类、郁闭度等环境因子数据。在小样方内刮取少量典型(最能代表小样方苔藓群落组成)的苔藓群落(或种群),现场测量 SPAD 值;另刮取一份典型群落(或种群)作为苔藓标本,放置于敞口的透明袋中。带回实验室后,将其分成两份,一份用于进行叶绿素荧光参数的测定实验,另一份用于物种鉴定和标本留存。

### 1.3 苔藓物种鉴定

利用 Olympus SZX-16 体式解剖镜(Olympus 公司,日本)、Olympus BX53 光学显微镜(Olympus 公司,日本),参考《中国苔藓志》(中、英文版)<sup>[23-31]</sup>、《贵州苔藓植物志》<sup>[32]</sup>、《中国生物物种名录:苔藓植物》<sup>[33]</sup>及其他苔藓志和期刊论文等,采用经典形态学分类方法,进行苔藓物种鉴定。计算各苔藓物种的重要值,重要值大于 0.2 的苔藓物种被定为该研究区的优势种。

### 1.4 指标测定方案及方法

#### 1.4.1 SPAD 值

野外采样时,随机选取一株苔藓植物,使用叶绿素测定仪(SPAD-502Plus, Konica Minolta, 日本)测定其藓冠部分的 SPAD 值,并记录;每份标本测 10 株,每株重复 3 次。标本 SPAD 值为所测所有 SPAD 数据的平均值。

#### 1.4.2 叶绿素荧光参数

在实验室内,黑暗环境下对单个植株进行复水和 30 min 暗适应,后用弱光(小于 0.1 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)照射,使用基础型调制叶绿素荧光仪(JUNIOR-PAM, 上海泽泉科技股份有限公司,中国)测定单个苔藓植株叶片的初始荧光( $F_0$ )。然后照射饱和脉冲光(10000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)0.8 s,测定暗适应最大荧光( $F_m$ )。在 250 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>的光照强度下充分光适应 30 min 后测定稳态荧光( $F_s$ )。再照射饱和脉冲光(10000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)0.8 s,测量光适应最大荧光( $F_m'$ )。关闭作用光后,立即打开远红光,5 s 后测最小荧光( $F_0'$ )。每份标本测 3 株,每株重复测 3 次,取平均值。

表 1 研究区样地的基本情况

Table 1 Basic information of sample plots

石漠化程度 Degree of rocky desertification	中心经、纬度 Longitude and latitude of site center	海拔 Elevation/m	岩性 Lithology	岩石裸露率 Rock exposure rate/%	坡向 Aspect	坡度 Slope/(°)	采样点坡位 Slope position of sampling point	优势维管植物 Dominant vascular plants
NRD	105°03'49.23"E, 27°14'50.05"N	1972	石灰岩	8	阳坡	36	下	马尾松( <i>Pinus massoniana</i> )、月季( <i>Rosa chinensis</i> )、榿木( <i>Loropetalum chinense</i> )
	105°04'34.99"E, 27°15'20.83"N	1940	白云岩	13	阴坡	34	中	火棘( <i>Pyracantha fortuneana</i> )、十大功劳( <i>Mahonia fortunei</i> )
	105°06'05.07"E, 27°16'02.44"N	1994	石灰岩	15	阴坡	33	上	火棘、白栎( <i>Quercus fabri</i> )、青冈( <i>Cyclobalanopsis glauca</i> )
	105°05'18.68"E, 27°16'06.91"N	1979	石灰岩	10	阴坡	28	中	火棘、白栎、木姜子( <i>Litsea pungens</i> )
	105°06'33.92"E, 27°15'26.24"N	1843	石灰岩	5	阴坡	39	下	火棘、木槿( <i>Hibiscus syriacus</i> )、野蔷薇( <i>Rosa multiflora</i> )
	105°07'21.80"E, 27°15'15.20"N	1909	石灰岩	12	阴坡	41	上	火棘、白栎、花椒( <i>Zanthoxylum bungeanum</i> )
	105°03'47.86"E, 27°14'47.93"N	1817	石灰岩	25	阴坡	58	下	锦鸡儿( <i>Caragana sinica</i> )、枇杷( <i>Eriobotrya japonica</i> )
	105°10'50.03"E, 27°15'53.95"N	1927	石灰岩	22	阴坡	42	中	火棘、榿木、马桑( <i>Cordia napalensis</i> )
	105°05'54.20"E, 27°15'13.81"N	1896	白云岩	25	阴坡	31	下	火棘、榿木
	105°05'02.12"E, 27°16'24.51"N	1987	石灰岩	27	阴坡	41	下	火棘、十大功劳
LRD	105°07'20.37"E, 27°15'58.35"N	1949	石灰岩	20	阳坡	20	上	火棘、千金藤( <i>Stephania japonica</i> )
	105°07'10.17"E, 27°15'51.93"N	1999	石灰岩	30	阳坡	40	上	凤尾蕨( <i>Pteris cretica</i> )、蕨萁( <i>Smilax china</i> )
	105°03'31.98"E, 27°15'18.29"N	1804	石灰岩	35	阳坡	63	中	火棘、白莲蒿( <i>Ariemisia sacrorum</i> )
	105°04'22.59"E, 27°15'05.09"N	1914	石灰岩	40	阴坡	39	中	火棘、金丝桃( <i>Hypericum monogynum</i> )
	105°06'34.18"E, 27°15'28.96"N	1874	石灰岩	45	阳坡	32	下	火棘、艾( <i>Artemisia argyi</i> )、花椒
	105°07'33.81"E, 27°15'52.34"N	1911	石灰岩	47	阴坡	29	上	琉璃草( <i>Cynoglossum furcatum</i> )、野棉花( <i>Anemone vitifolia</i> )、 车前( <i>Plantago asiatica</i> )
	105°05'35.62"E, 27°14'28.59"N	1801	石灰岩	38	阴坡	53	上	火棘、皂角树( <i>Glodisia japonica</i> )、柳杉( <i>Cryptomeria japonica</i> )
	105°06'03.81"E, 27°15'38.27"N	1950	石灰岩	34	阴坡	29	中	野棉花、车前
	105°03'05.77"E, 27°15'18.12"N	1853	石灰岩	65	阳坡	53	上	火棘、飞蓬( <i>Erigeron acer</i> )、艾
	105°03'09.08"E, 27°14'55.34"N	1955	白云岩	55	阳坡	43	中	鬼针草( <i>Bidens pilosa</i> )、狗尾草( <i>Setaria viridis</i> )
SRD	105°03'49.23"E, 27°14'50.05"N	1823	石灰岩	58	阳坡	57	下	野棉花、紫珠( <i>Callicarpa bodinieri</i> )
	105°07'04.19"E, 27°15'50.34"N	1982	白云岩	67	阳坡	40	中	火棘、十大功劳
	105°06'25.56"E, 27°15'18.50"N	1850	石灰岩	64	阴坡	20	中	野棉花、金丝桃、鬼针草
	105°03'43.25"E, 27°15'07.07"N	1812	石灰岩	80	阳坡	60	中	金丝桃、火棘、野棉花
	105°03'51.42"E, 27°14'54.29"N	1817	石灰岩	85	阴坡	42	下	火棘、猪殃殃( <i>Galium spuriatum</i> )
	105°06'39.51"E, 27°16'19.62"N	2022	石灰岩	85	阳坡	51	上	漆( <i>Toxicodendron vernicifluum</i> )、白车轴草( <i>Trifolium repens</i> )
	105°05'58.97"E, 27°15'34.54"N	1939	石灰岩	95	阳坡	44	中	野棉花、艾
	105°05'59.08"E, 27°15'41.69"N	1962	石灰岩	90	阳坡	53	上	鬼针草、藜( <i>Chenopodium album</i> )

NRD:无石漠化 None rocky desertification; PRD:潜在石漠化 Potential rocky desertification; LRD:轻度石漠化 Light rocky desertification; MRD:中度石漠化 Moderate rocky desertification; SRD:重度石漠化 Severe rocky desertification

通过计算得出,PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ , 光化学淬灭系数  $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ , 非光化学淬灭系数  $NPQ = F_m/F_m' - 1$ , PS II 实际光化学效率  $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$ , 非调节性能量耗散  $\Phi_{NO} = 1/(NPQ + 1 + (q_p \cdot F_o'/F_s') \cdot (F_m/F_o - 1))$ 。

### 1.4.3 坡位、岩石朝向和坡向

坡位用数字等级表示,上坡位为 1,中坡位为 2,下坡位为 3。岩石朝向用数字 0、1 表示,0 代表岩石的阴面,1 代表岩石的阳面。

坡向采用将指南针上的  $0^\circ - 360^\circ$  的方位角转换为 0—1 的 TRASP 指数,其值越小说明坡向越偏向阴坡,反之越向阳坡(0 代表北偏东  $30^\circ$ ,1 代表南偏西  $30^\circ$ )<sup>[34]</sup>。公式如下:

$$TRASP = \frac{1 - \cos[\pi(\text{aspect} - 30)/180]}{2}$$

式中,TRASP 为坡向指数,aspect 为方位角度。

### 1.5 数据统计与分析

使用 Excel 2016 统计各个样地的物种并计算其重要值,从而筛选出优势物种。分别用 Canoco 5.0 软件和 SPSS 26.0 软件对 168 份苔藓的 SPAD 值和叶绿素荧光参数与环境因子之间进行冗余分析和 Pearson 相关性分析;再用 SPSS 26.0 软件分别对不同等级石漠化生境下 168 份苔藓和优势物种数据进行描述统计、独立样本  $t$  检验和多因素方差分析;最后用 Origin 2021 软件分别绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 石生苔藓 SPAD 值和叶绿素荧光参数的影响因素

经鉴定,所采集的 168 份石生苔藓植物标本,隶属于 13 科 18 属 21 种,均为藓类植物;其中,密毛细羽藓(*Cyrt-hypnum gratum*)、圆枝粗枝藓(*Gollania tereticaulis*)、穗枝赤齿藓(*Erythrodontium julaceum*)为优势种。

将所有石生苔藓样本的 SPAD 值、叶绿素荧光参数与 9 个环境因子进行冗余分析和相关性分析,结果如图 1、图 2 所示。冗余分析(图 1)第一、二排序轴分别解释了总变异性的 71.33%和 12.86%的方差变化,前 4 轴累计解释量为 98.56%,排序效果好。沿排序轴 1 从左到右,石漠化程度加深、坡向由阴转阳,郁闭度、大气湿

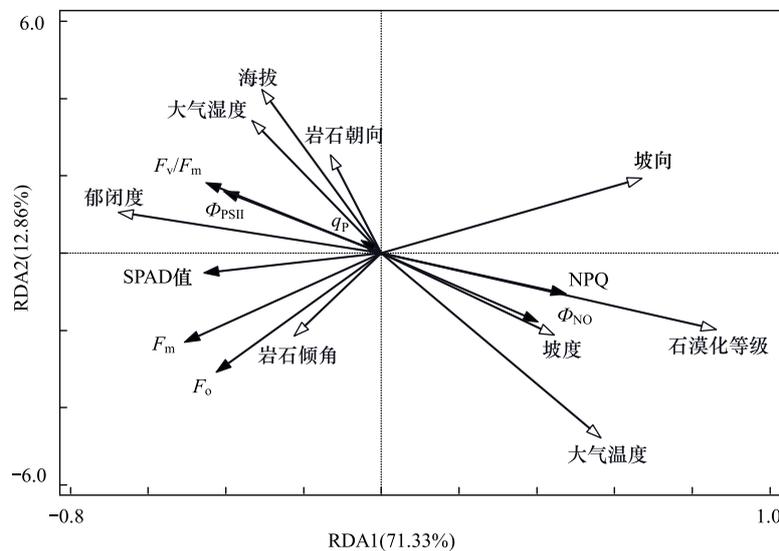


图 1 石生苔藓的 SPAD 值和叶绿素荧光参数与环境因子间的冗余分析

Fig.1 Redundancy analysis of SPAD value and chlorophyll fluorescence parameters of epilithic mosses and environmental factors

$F_o$ : 初始荧光;  $F_m$ : 最大荧光;  $F_v/F_m$ : PS II 最大光化学效率;  $\Phi_{PSII}$ : PS II 实际光化学效率;  $q_p$ : 光化学淬灭系数; NPQ: 非光化学淬灭系数;  $\Phi_{NO}$ : 非调节性能量耗散; SPAD 值: 相对叶绿素含量

度降低,温度升高,石生苔藓 SPAD 值、 $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$  和  $q_p$  减小, NPQ 和  $\Phi_{NO}$  增大。石漠化等级、大气温度、郁闭度、坡向对石生苔藓 SPAD 值和叶绿素荧光参数的影响较大,其中石漠化等级的影响最大。受环境因子影响比较大的有  $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、NPQ、 $\Phi_{NO}$  和 SPAD 值,而  $q_p$  受环境因素的影响改变较小。

相关性分析(图 2)表明,SPAD 值与郁闭度和海拔呈显著正相关关系,与石漠化等级、坡向、坡度呈显著负相关关系。 $F_o$  和  $F_m$  与岩石倾角和郁闭度呈显著正相关关系,与石漠化等级、坡向呈显著负相关关系。 $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PSII}$  与海拔、郁闭度和大气湿度呈显著正相关关系,与石漠化等级、坡向、坡度和大气温度呈显著负相关关系。NPQ 与石漠化等级、大气温度和坡向呈显著正相关关系,与郁闭度、大气湿度和岩石倾角呈显著负相关关系。 $\Phi_{NO}$  与石漠化等级、坡向、坡度和大气温度呈显著正相关关系,与郁闭度、海拔、大气湿度呈显著负相关关系。

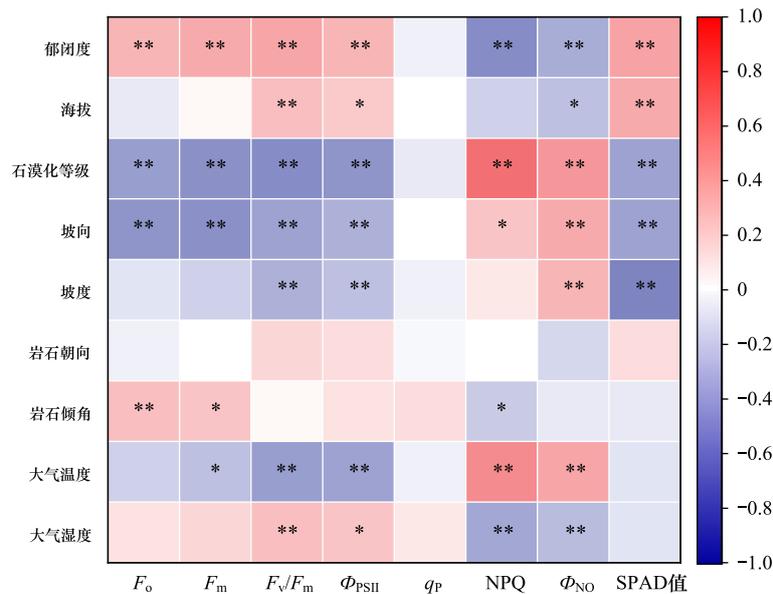


图 2 石生苔藓的 SPAD 值和叶绿素荧光参数与环境因子间的相关性

Fig.2 Correlation between SPAD value and chlorophyll fluorescence parameters of epilithic mosses and environmental factors

\* :  $P < 0.05$ ; \*\* :  $P < 0.01$

## 2.2 不同等级石漠化石生苔藓的 SPAD 值和叶绿素荧光参数

在阳坡样地中,石生苔藓的 SPAD 值排序为 PRD>NRD>MRD>LRD>SRD, PRD 显著高于其他石漠化(NRD 除外),总体呈先上升后下降的趋势(图 3)。在阴坡样地中,石生苔藓的 SPAD 值排序为 MRD>NRD>LRD>PRD>SRD, MRD 和 NRD 显著高于 PRD 和 SRD,总体呈先下降后上升再下降的趋势。除 PRD 阴阳坡石生苔藓植物的 SPAD 值没有显著差异外,其他等级石漠化都是阴坡显著高于阳坡。

在阳坡样地中,不同石漠化生境下石生苔藓的  $F_o$  和  $F_m$  差异不显著( $P > 0.05$ );在阴坡样地中, $F_o$  和  $F_m$  均为 NRD>PRD>LRD>MRD>SRD,随石漠化程度的加深而显著降低。NRD 和 PRD 阴坡石生苔藓植物的  $F_o$  和  $F_m$  显著高于阳坡,SRD 则是阳坡显著高于阴坡,LRD 和 MRD 阴阳坡没有显著差异。在阳坡样地中,NRD 石生苔藓的  $F_v/F_m$  显著高于 LRD 和 SRD;在阴坡样地中则为 NRD 和 PRD 显著高于 MRD 和 SRD。无论阴坡还是阳坡, $F_v/F_m$  均呈随石漠化程度加深而减小的趋势。PRD 阴坡石生苔藓的  $F_v/F_m$  显著高于阳坡;MRD 和 SRD 阳坡显著高于阴坡;NRD 和 LRD 阴阳坡没有显著差异。

在阳坡样地中,石生苔藓的  $q_p$  为 PRD 显著高于其它等级石漠化;在阴坡样地中,MRD 显著高于其它等级石漠化。无论阴坡还是阳坡, $q_p$  均随石漠化程度的加深先上升后下降。PRD 石生苔藓的  $q_p$  为阳坡显著高于阴坡,MRD 则相反;其他石漠化地区阴阳坡没有显著差异。石生苔藓的 NPQ 随石漠化程度的加深而下降,

NRD 和 PRD 显著低于 LRD、MRD 和 SRD, 阴阳坡间差异不显著。

在阳坡样地中, 不同等级石漠化石生苔藓的  $\Phi_{PSII}$  和  $\Phi_{NO}$  差异不显著; 在阴坡样地中,  $\Phi_{PSII}$  随石漠化程度的加深而下降,  $\Phi_{NO}$  则上升。PRD 阴坡的石生苔藓  $\Phi_{PSII}$  显著高于阳坡, SRD 为阳坡显著高于阴坡; 而  $\Phi_{NO}$  在 PRD 和 SRD 中则与  $\Phi_{PSII}$  相反。 $\Phi_{PSII}$  和  $\Phi_{NO}$  在其他等级石漠化的阴阳坡间均没有显著差异。

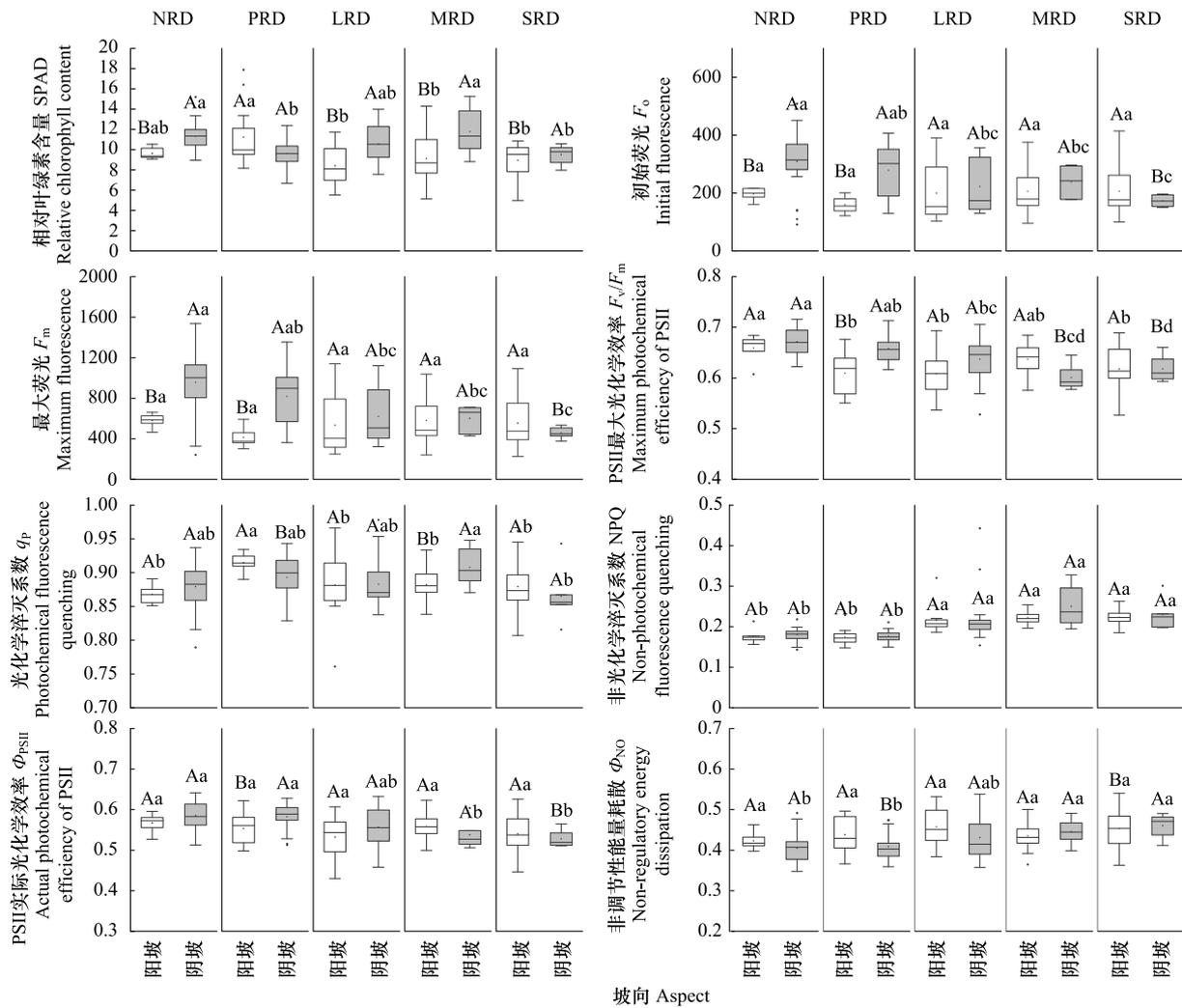


图3 不同等级石漠化生境下石生苔藓植物 SPAD 值和叶绿素荧光参数

Fig.3 SPAD value and chlorophyll fluorescence parameters of epilithic mosses in habitats with different grades of rocky desertification

大写字母 A、B 表示同一石漠化生境不同坡向之间的差异 ( $P < 0.05$ ); 小写字母 a、b 表示不同等级石漠化生境同一坡向之间的差异 ( $P < 0.05$ ); NRD: 无石漠化; PRD: 潜在石漠化; LRD: 轻度石漠化; MRD: 中度石漠化; SRD: 重度石漠化

### 2.3 优势石生苔藓的 SPAD 值和叶绿素荧光参数

3 种优势石生苔藓的 SPAD 值和  $\Phi_{PSII}$  分别为 7.80—12.10 和 0.504—0.597, 穗枝赤齿藓显著低于圆枝粗枝藓和密毛细羽藓 (图 4)。  $F_0$ 、 $F_m$  和 NPQ 介于 148—316、503—952 和 0.17—0.46 之间, 3 个优势种之间没有显著差异。  $F_v/F_m$  为 0.598—0.670, 圆枝粗枝藓显著高于穗枝赤齿藓, 密毛细羽藓则介于两者之间但与两者均无显著差异。  $q_p$  在 0.861—0.910 之间, 密毛细羽藓显著高于穗枝赤齿藓, 圆枝粗枝藓介于两者之间但与两者均无显著差异。  $\Phi_{NO}$  在 0.396—0.484 之间, 穗枝赤齿藓显著高于其他两种苔藓。

在不同石漠化生境下穗枝赤齿藓的  $F_0$ 、 $F_m$ 、 $q_p$  都没有显著差异 ( $P > 0.05$ );  $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PSII}$  随石漠化程度的加深呈先下降后上升的趋势, 均为 NRD 最高, PRD 最低,  $\Phi_{NO}$  则刚好相反; NPQ 的排序为 PRD < NRD < MRD <

LRD<SRD,随石漠化程度的加深呈明显的上升趋势。圆枝粗枝藓的 NPQ 随石漠化程度的加深呈上升趋势,其它叶绿素荧光参数没有显著变化( $P>0.05$ )。密毛细羽藓的  $q_p$  和  $\Phi_{psII}$  在各等级石漠化生境下没有显著差异( $P>0.05$ ); $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 总体随石漠化程度的加深而显著降低,NRD 显著高于 SRD;NPQ 随石漠化程度的加深呈上升趋势,NRD 和 PRD 显著低于 MRD、LRD 和 SRD; $\Phi_{No}$  总体呈先下降后上升的趋势,SRD 显著高于 LRD。

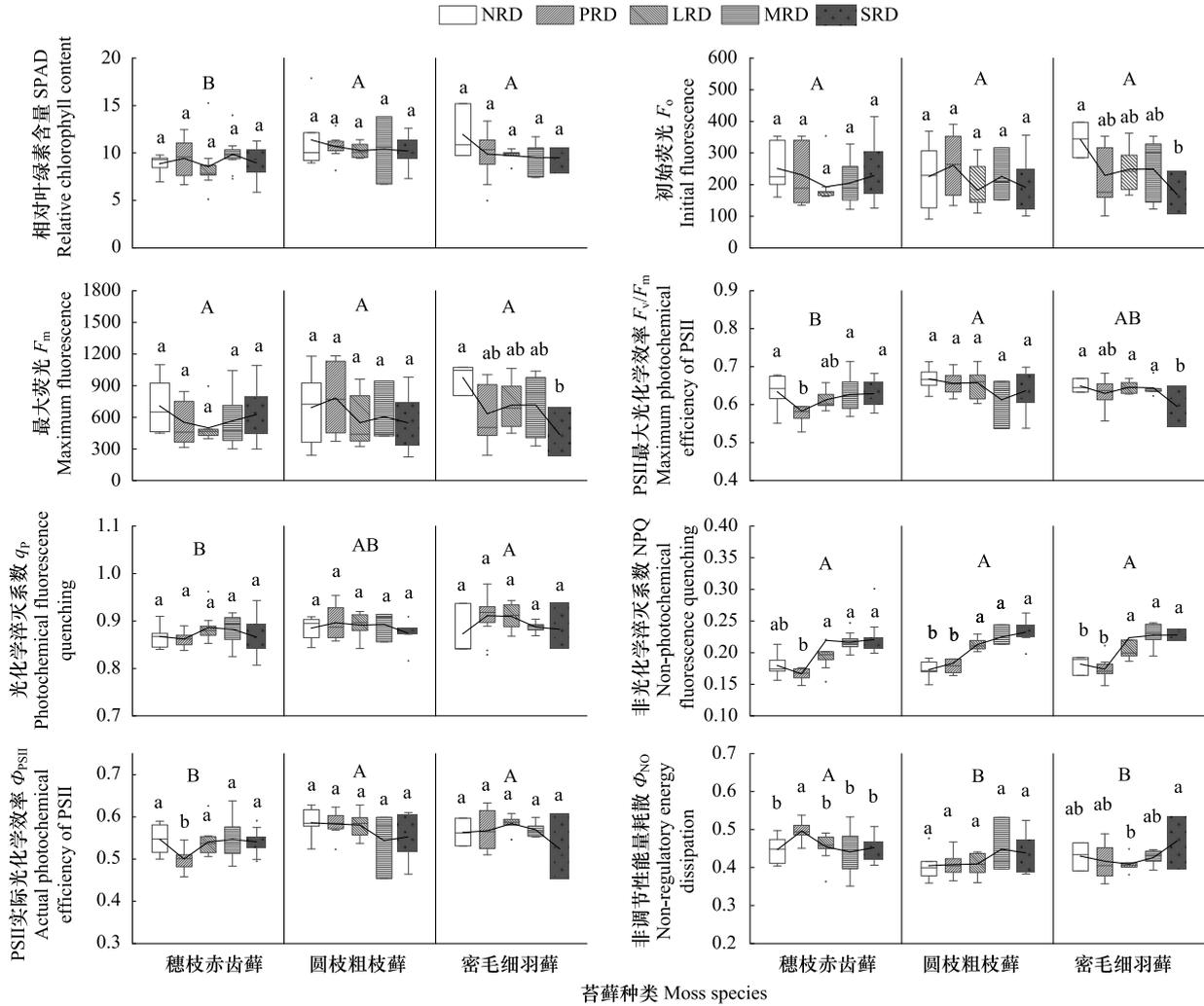


图4 不同等级石漠化生境中三种优势石生苔藓植物 SPAD 值和叶绿素荧光参数

Fig.4 SPAD values and chlorophyll fluorescence parameters of three dominant epilithic mosses in habitats with different grades of rocky desertification

大写字母表示不同苔藓之间的差异 ( $P<0.05$ );小写字母表示不同等级石漠化生境同种苔藓之间的差异 ( $P<0.05$ )

### 3 讨论

#### 3.1 石漠化生境对石生苔藓叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响

研究区石生苔藓植物 SPAD 值随着石漠化程度的加深呈现下降的趋势,这与李玉杰等<sup>[14]</sup>的研究结果一致。与维管植物相比,大多数苔藓植物光补偿点和光饱和点低<sup>[35]</sup>,在弱光下比强光下具有更高的光合色素含量<sup>[36-37]</sup>。中高等级石漠化生态系统气候条件恶劣,光照远远超过苔藓植物光合所需,强紫外辐射以及高温干旱是主要的环境胁迫。该环境下生长的石生苔藓细胞酶活性较低,叶绿素酸酯较少,叶绿素的合成受阻;另

外,苔藓叶绿体结构和功能被破坏,细胞形成大量自由态叶绿素,细胞必须快速将其降解,避免对细胞造成光氧化损伤<sup>[14]</sup>。苔藓植物叶绿素含量减少,光合速率降低,光合产物的量也减少,不利于光合能力的提升。

$F_o$ 的高低与反应中心的状态有关,升高说明 PS II 反应中心受到严重破坏或失活,降低说明体内热耗散增加,是一种光保护机制<sup>[38]</sup>;  $F_m$ 反映 PS II 的电子传递能力, $F_m$ 降低说明光能向化学能的转化减少<sup>[39]</sup>;  $F_v/F_m$ 反映植物的潜在最大光合能力,是植物发生光抑制最明显的特征<sup>[18]</sup>。有研究表明不同的环境胁迫对苔藓植物  $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$  的影响是不同的。随着郁闭度的增大,泥炭藓(*Sphagnum palustre*)的  $F_o$ 和  $F_m$ 均显著上升, $F_v/F_m$ 先降低后趋于稳定<sup>[40]</sup>;低温胁迫会使齿肋赤藓(*Syntrichia caninervis*)的  $F_o$ 、 $F_m$ 和  $F_v/F_m$ 降低<sup>[41]</sup>;干旱胁迫会使穗枝赤齿藓、扭口藓(*Barbula unguiculata*)和真藓(*Bryum argenteum*)的  $F_o$ 升高,  $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 降低<sup>[42]</sup>。本研究中随着石漠化程度的加深,石生苔藓的  $F_m$ 和  $F_v/F_m$ 降低,表明石漠化生境的恶化会影响捕光蛋白复合体和酶活性,致使 PS II 反应中心活性受到影响,抑制光合色素将捕获的光能转换成化学能<sup>[43]</sup>;而  $F_o$ 也降低,表明 PS II 反应中心没有完全失活,更多的能量以热量的形式耗散<sup>[18]</sup>。 $q_p$ 反映的是 PS II 天线色素吸收光能用于光化学电子传递的份额,值越高表明电子传递活性越高<sup>[44]</sup>;NPQ 是衡量过剩激发能耗散的指标<sup>[45]</sup>。石生苔藓的  $q_p$ 随着石漠化程度的加深,总体呈现先上升后下降的趋势,而 NPQ 随石漠化程度的加深而升高。这表明在石漠化程度较低的生境中,石生苔藓电子传递活性较大,但随着石漠化生态系统的逆向演替,生境进一步恶化,PS II 反应中心的开放比例和参与光化学反应的能量会受到抑制,植物以热的形式耗散过剩的光能,减少对光合结构的损害。另外,植物除了增加热耗散等调节机制,还可以通过光呼吸、氮代谢等过程消耗过剩的光能,避免光合器官灼伤<sup>[46]</sup>。苔藓植物对高温、干旱、强紫外辐射的耗散能力对其能够在石漠化区生存有着重要意义。 $\Phi_{psII}$ 与 PS II 反应中心活性呈正相关<sup>[44]</sup>, $\Phi_{No}$ 是植株的光损伤的重要指标<sup>[47]</sup>。在本研究中随石漠化程度的加深, $\Phi_{psII}$ 总体呈降低的趋势, $\Phi_{No}$ 则呈升高趋势。表明在石漠化生态系统逆向演替后期的中高等级石漠化生境下,石生苔藓的光化学反应和热耗散等保护性调节机制不足以将吸收的光能全部消耗掉,启动非调节性机制进行自我保护。

### 3.2 其它环境因子对石生苔藓叶绿素含量及荧光参数的影响

坡向影响植物的受光方向、光照时数、温湿度、降水等环境因子的组合,从而间接影响了植物的生长状况和光合能力<sup>[48]</sup>。对喀斯特石漠化地区维管植物来说,叶绿素含量和光合速率为阴坡显著高于阳坡<sup>[49]</sup>。本研究发现石生苔藓植物呈同样的规律,阴坡生境的石生苔藓植物 SPAD 值和  $F_o$ 、 $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $q_p$ 、 $\Phi_{psII}$  显著高于阳坡。阳坡植被郁闭度更低、太阳辐射更强、空气更干燥,导致苔藓叶绿素含量和光合活性较低,光合作用受到抑制。此外,郁闭度、坡度、海拔对石生苔藓 SPAD 值和叶绿素荧光参数也有较大的影响。随郁闭度的增大,SPAD 值、 $F_v/F_m$ 、 $q_p$ 和  $\Phi_{psII}$  显著上升,而 NPQ 和  $\Phi_{No}$  显著下降。遮阴生境为石生苔藓提供了相对弱光、低辐射和湿润的环境,更有利于石生苔藓叶绿素的合成和光合作用的进行。随坡度的增加,SPAD 值、 $F_v/F_m$ 和  $\Phi_{psII}$  显著下降。坡度从垂直结构上影响土壤水肥的空间分布,随着坡度增大,水土流失越严重,石漠化的发生程度也逐渐上升,苔藓叶绿素含量和光合活性越低。随海拔的增加,SPAD 值、 $F_v/F_m$ 和  $\Phi_{psII}$  显著上升,可能是海拔升高,温度降低,湿度增大,石生苔藓受到的高温、干旱等胁迫得到缓解。

### 3.3 不同苔藓叶绿素含量和荧光参数对石漠化生境退化的适应机制

研究区内穗枝赤齿藓的 SPAD 值显著低于密毛细羽藓和圆枝粗枝藓,可能与其形态和生理调节特征有关。穗枝赤齿藓通过减小叶片大小,降低叶绿素含量,提高类胡萝卜素与叶绿素比值,更好地耗散多余光能<sup>[50]</sup>。密毛细羽藓和圆枝粗枝藓都具有中肋结构,和没有中肋结构的穗枝赤齿藓相比导水能力更强,水分通过中肋细胞迅速传递到叶片进行光合作用,有效抑制叶绿素的分解<sup>[13]</sup>。密毛细羽藓叶片细胞具疣、叶片具更厚的细胞壁、更发达的中肋以及更长的毛尖,起到反射阳光、促进水分储存和维持叶绿素含量的作用<sup>[35]</sup>。但 3 种优势石生苔藓 SPAD 值在不同等级石漠化生境的种内差异不显著(图 4),与所有石生苔藓植物的 SPAD 值结果不一致(图 3)。综上表明,SPAD 值在不同等级石漠化生境之间的显著差异(图 3)可能是由于石漠化生境对石生苔藓物种的选择,而非同一物种的调节适应能力所导致的。此外,由于本研究中 3 种苔藓在不同

等级石漠化生境的分布不均匀,在生态系统逆向演替后期的中高等级石漠化生境中采集的样本较少,可能会造成种内差异显著性统计结果的偏差(图 4)。因此,同一物种在不同等级石漠化生境下叶绿素含量是否具有显著差异,尚需进一步研究验证。

随石漠化程度的加深,3 种石生苔藓植物的叶绿素荧光参数变化趋势各不相同。穗枝赤齿藓的  $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PSII}$  先降低后升高,这可能是其在逆境下产生的一种“反映—适应”机制,在石漠化程度较低的生境下会降低光能转换效率,在石漠化程度较高的生境下诱导体内的保护酶产生更强的活性,从而维持植物的正常生长。密毛细羽藓的  $F_o$ 、 $F_m$  和  $F_v/F_m$  均有下降,NPQ 上升,其通过热耗散消耗过剩的光能以及降低光能转换效率来防止强辐射的损害。这与所有石生苔藓的响应机制一致,可能是由于其与大部分石生苔藓一样,为抵抗生境胁迫在形态上形成了一定的共性:叶片较窄,呈披针形,先端渐尖,且叶细胞具疣、厚细胞壁和发达的中肋;茎表面粗糙,细胞壁不同程度向内凹陷,且细胞壁表面具细小颗粒。圆枝粗枝藓的 SPAD 值和除 NPQ 以外的叶绿素荧光参数在不同石漠化生境下均相对较高且稳定。然而,不同等级石漠化生境下石生苔藓的叶绿素荧光参数的种内差异仍需深入研究。

高叶绿素含量、 $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PSII}$  已基本被认为是叶片高光合效率的重要依据<sup>[51-52]</sup>,光合效率是决定植物生产力大小的重要因素之一<sup>[53]</sup>。在本研究中,圆枝粗枝藓植株生物量大,在有的地区可大面积覆盖岩表,叶绿素含量、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$  高,有较强的光合能力且对高等级石漠化生境的适应性强,因此改善石漠化裸岩环境的潜力也可能更强<sup>[11, 53]</sup>。是否可将圆枝粗枝藓作为石漠化裸岩生态恢复的先锋植物,仍需进一步研究验证。

#### 4 结论

石生苔藓叶绿素含量和荧光参数受多种环境因子的综合影响,其中石漠化等级、大气温度、郁闭度、坡向的影响较为显著。较高等级的石漠化和阳坡生境使石生苔藓叶绿素含量降低,PS II 反应中心活性受到影响,石生苔藓通过增加热耗散和启动非调节性机制等方式来避免高温、干旱、强光照对光合结构的损伤。3 种优势石生苔藓的叶绿素含量在不同等级石漠化生境下均没有显著变化,表明石生苔藓叶绿素含量的变化主要是通过物种选择而非同一物种的调解适应来实现。随石漠化程度的加深,3 种优势石生苔藓的响应机制不同:穗枝赤齿藓通过先降低后升高光能转换效率,保护体内光合结构免受损害;密毛细羽藓通过降低光能转换效率、增加热耗散来进行保护;圆枝粗枝藓在不同等级石漠化生境中均有相对较高且稳定的光合能力。本研究结果可为石漠化生态系统及其植被恢复机理研究提供一定的数据支撑和理论依据。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] 王世杰,李阳兵,李瑞玲. 喀斯特石漠化的形成背景、演化与治理. 第四纪研究, 2003, 23(6): 657-666.
- [ 2 ] 申家琛,张朝晖,王智慧. 石漠化程度对苔藓植物多样性及其结皮土壤化学性质的影响. 生态学报, 2018, 38(17): 6043-6054.
- [ 3 ] 陈洪松,岳跃民,王克林. 西南喀斯特地区石漠化综合治理:成效、问题与对策. 中国岩溶, 2018, 37(1): 37-42.
- [ 4 ] 李阳兵,王世杰,李瑞玲,容丽. 关于西南岩溶山区生态建设的一些讨论——以贵州省为例. 中国岩溶, 2004, 23(1): 20-24.
- [ 5 ] 蒙文萍,戴全厚,冉景丞. 苔藓植物岩溶作用研究进展. 植物生态学报, 2019, 43(5): 396-407.
- [ 6 ] 吴玉环,程国栋,高谦. 苔藓植物的生态功能及在植被恢复与重建中的作用. 中国沙漠, 2003, 23(3): 215-220.
- [ 7 ] 涂国章,唐书,张显强. 贵州普定喀斯特石生藓类生态分布与环境因子的相关分析. 基因组学与应用生物学, 2020, 39(3): 1248-1256.
- [ 8 ] 从春蕾,刘天雷,孔祥远,张显强. 贵州普定喀斯特受损生态系统石生藓类植物区系及物种多样性研究. 中国岩溶, 2017, 36(2): 179-186.
- [ 9 ] 张显强,龙华英,刘天雷,从春蕾. 贵州喀斯特地区 5 种石生藓类的持水性能及吸水特征比较. 中国岩溶, 2018, 37(6): 835-841.
- [ 10 ] 涂娜,严友进,戴全厚,任青青,蒙文萍,朱列坤,岑龙沛. 喀斯特石漠化区典型生境下石生苔藓的固土持水作用. 生态学报, 2021, 41(15): 6203-6214.
- [ 11 ] 张楷燕,李同建,张显强,孙敏. 3 种石生苔藓植物碳酸酐酶对石灰岩的溶蚀作用. 中国岩溶, 2017, 36(4): 441-446.
- [ 12 ] 申家琛,张朝晖,王智慧,黄欢,王智慧. 苔藓植物对石灰岩的溶蚀作用及环境相关性研究. 中国岩溶, 2018, 37(2): 175-184.
- [ 13 ] 范晶,张桂玲,罗绪强,袁忠秀,王绍英,赵文楷,马浪. 校园景观中 22 种绿化植物叶片 SPAD 值的变异特征. 山东农业科学, 2021, 53(9): 51-58.

- [14] 李玉杰, 程才, 向刚, 李晓娜. 石漠化环境下 2 种藓类植物叶绿素含量与 SPAD 值的相关性及其空间分异. 西南农业学报, 2020, 33(8): 1671-1678.
- [15] Kalaji H M, Jajoo A, Oukarroum A, Brestic M, Zivcak M, Samborska I A, Cetner M D, Łukasik I, Goltsev V, Ladle R J. Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(4): 102.
- [16] Faseela P, Sinisha A K, Brestič M, Puthur J T. Special issue in honour of Prof. Reto J. Chlorophyll *a* fluorescence parameters as indicators of a particular abiotic stress in rice. *Photosynthetica*, 2020, 58(SPECIAL ISSUE): 293-300.
- [17] Hazrati S, Tahmasebi-Sarvestani Z, Modarres-Sanavy S A M, Mokhtassi-Bidgoli A. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 106: 141-148.
- [18] Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2008, 46(2): 189-195.
- [19] Huang D, Wu L, Chen J R, Dong L. Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. *Photosynthetica*, 2011, 49(4): 611-618.
- [20] Ekwealor J T B, Clark T A, Dautermann O, Russell A, Ebrahimi S, Stark L R, Niyogi K K, Mishler B D. Natural ultraviolet radiation exposure alters photosynthetic biology and improves recovery from desiccation in a desert moss. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(11): 4161-4179.
- [21] Perera-Castro A V, Flexas J, González-Rodríguez Á M, Fernández-Marín B. Photosynthesis on the edge: photoinhibition, desiccation and freezing tolerance of Antarctic bryophytes. *Photosynthesis Research*, 2021, 149(1): 135-153.
- [22] Yamakawa H, van Stokkum I H M, Heber U, Itoh S. Mechanisms of drought-induced dissipation of excitation energy in Sun- and shade-adapted drought-tolerant mosses studied by fluorescence yield change and global and target analysis of fluorescence decay kinetics. *Photosynthesis Research*, 2018, 135(1): 285-298.
- [23] Gao C, Crosby M R. Moss Flora of China, English version Volume 1. Sphagnaceae-Leucobryaceae. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 1999.
- [24] Li X J, Crosby M R, He S. Moss Flora of China, English Version Volume 2. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2001.
- [25] Gao C, Crosby M, He S. Moss flora of China. English version. volume 3. Grimmiaceae—Tetraphidaceae. Beijing, New York: Science Press, 2003.
- [26] Li X J, Crosby M R, He S. Moss Flora of China, English Version Vol. 4. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2007.
- [27] Wu P C, Jia Y, Wang M Z. Moss Flora of China, English Version Volume 5. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2011.
- [28] Wu P C, Crosby M R, He S. Moss Flora of China, English Version Volume 6. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2002.
- [29] Hu R L, Wang Y F, Crosby M R. Moss Flora of China, English Version Volume 7. Amblystegiaceae-Plagiotheciaceae. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2008.
- [30] Wu P C, Crosby M R. Moss Flora of China English Version Volume 8. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2005.
- [31] 中国科学院中国孢子植物志编辑委员会. 中国苔藓志: 第 1 卷-第 10 卷. 北京: 科学出版社, 1994-2011.
- [32] 熊源新. 贵州苔藓植物志. 贵阳: 贵州科技出版社, 2014.
- [33] 贾渝, 何思. 中国生物物种名录-第一卷-植物, 苔藓植物: 植物 苔藓植物. 北京: 科学出版社, 2013.
- [34] 张仕豪, 熊康宁, 张俞, 马学威, 季传泽, 闵小莹. 不同等级石漠化地区植物群落物种多样性及优势种叶片性状对环境因子的响应. *广西植物*, 2019, 39(8): 1069-1080.
- [35] 吴鹏程. 苔藓植物生物学. 北京: 科学出版社, 1998.
- [36] Mishler B D, Oliver M J. Gametophytic phenology of *Tortula ruralis*, a desiccation-tolerant moss, in the organ mountains of southern new Mexico. *The Bryologist*, 1991, 94(2): 143-153.
- [37] Li Q S, Deng M, Xiong Y S, Coombes A, Zhao W. Morphological and photosynthetic response to high and low irradiance of *Aeschynanthus longicaulis*. *The Scientific World Journal*, 2014, 2014: 347461.
- [38] Xu C C, Li D Q, Zou Q, Zhang J H. Effect of drought on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle components in winter wheat leaves with different ages. *Acta Photophysiological Sinica*, 1999, 25(1): 29-37.
- [39] Goltsev V N, Kalaji H M, Paunov M, Baĭba W, Horaczek T, Mojski J, Kociel H, Allakhverdiev S I. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, 63(6): 869-893.
- [40] 石匡正, 张朝晖, 何春梅, 王智慧. 毕节吞天井边缘地带不同郁闭度环境对泥炭藓叶绿素荧光特性及蓄水量的影响. *植物研究*, 2021, 41

- (2): 262-269.
- [41] 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.
- [42] Cong C L, Liu T L, Zhang X Q. Influence of drought stress and rehydration on moisture and photosynthetic physiological changes in three epilithic moss species in areas of Karst rocky desertification. Journal of Chemistry, 2021, 2021: 1-12.
- [43] 张显强, 王世杰, 孙敏. 干旱和复水对喀斯特石生反叶扭口藓 (*Barbula fallax* hedw.) 叶绿素荧光特性的影响——以贵阳市花溪区附近严重石漠化区域为例. 中国岩溶, 2014, 33(1): 77-81.
- [44] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.
- [45] Ruban A V. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. Plant Physiology, 2016, 170(4): 1903-1916.
- [46] 靳川, 李鑫豪, 蒋燕, 徐铭泽, 贾昕, 田赟, 刘鹏, 查天山. 利用叶片荧光参数估算油蒿灌丛群落生态系统生产力. 生态学报, 2022, 42(7): 2899-2909.
- [47] Shin Y K, Bhandari S R, Jo J S, Song J W, Lee J G. Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, phytochemical contents, and antioxidant activities in lettuce seedlings. Horticulturae, 2021, 7(8): 238.
- [48] 曾晓琳, 王大伟, 刘金平, 王思思, 范宣. 坡向对 3 种冷季型草坪草表观性状及叶绿素含量的影响. 草业科学, 2015, 32(11): 1823-1831.
- [49] 苑晓霞, 刘润红, 盘远方, 郑沁然, 姜勇. 桂林喀斯特石山不同坡向乔灌木功能性状对比研究. 广西科学院学报, 2019, 35(4): 253-261.
- [50] Fan X Y, Liu W Y, Song L, Liu S, Shi X M, Yuan G D. A combination of morphological and photosynthetic functional traits maintains the vertical distribution of bryophytes in a subtropical cloud forest. American Journal of Botany, 2020, 107(5): 761-772.
- [51] 徐晓昫, 郁继华, 颀建明, 胡琳莉. 2, 4-表油菜素内酯对亚适温弱光下黄瓜幼苗光合特性和抗氧化系统的影响. 核农学报, 2017, 31(5): 979-986.
- [52] 陈兰英, 许航, 徐正刚, 肖娟. 生境对药食两用植物接骨草的生长、叶绿素含量与叶绿素荧光特性的影响. 生态科学, 2021, 40(5): 69-77.
- [53] 覃勇荣, 叶涛, 陈贵常, 覃海波. 桂西北石漠化地区几种植物光合潜力影响因素分析. 河池学院学报, 2013, 33(5): 1-6.