

张显强,刘天雷,从春蕾.干旱和复水对喀斯特石生穗枝赤齿藓水分及光合生理的影响[J].中国岩溶,2019,38(6):901-909.
DOI:10.11932/karst20190607

干旱和复水对喀斯特石生穗枝赤齿藓水分及光合生理的影响

张显强^{1,2},刘天雷²,从春蕾²

(1. 贵州警察学院, 贵阳 550005; 2. 安顺学院, 贵州 安顺 560000)

摘要:研究了石生穗枝赤齿藓对喀斯特环境变迁的水分及光合生理适应,为喀斯特石漠化生态环境的恢复与治理提供依据。选择贵州普定石漠化区域交织型石生穗枝赤齿藓(*Erythrodontium julaceum* (Schwaegr.) Par.)为材料,测定水分和光合生理等指标。结果表明:干旱胁迫下石生穗枝赤齿藓水势(Ψ_s)、自由水含量(V_a)、组织总含水量和相对含水量(RWC)降低,束缚水(V_s)、水分饱和亏(WSD)和 V_s/V_a 比值增大,复水后各水分生理指标均有不同程度的恢复。 RWC 与 qN 负相关,与 F_v/F_m 、 $Yield$ 、 ETR 、 qP 、 Pn 呈正相关关系;叶绿素含量总体呈出先升后降再升高的趋势。轻度干旱胁迫 Pn 逐渐下降,重度急剧下降,光合作用受到了严重的影响;随干旱胁迫进程蒸腾速率(Tr)的变化未见显著差异。复水后各荧光参数在轻中度胁迫下能恢复到正常水平,而重度胁迫较难恢复到对照水平。喀斯特石生穗枝赤齿藓具有适应岩溶干湿交替的水分代谢和光合生理机制,是石漠化地区植被恢复与重建过程中的先锋物种。

关键词:穗枝赤齿藓;干湿交替;水分生理;叶绿素荧光参数

中图分类号:Q945 **文献标识码:**A

文章编号:1001-4810(2019)06-0901-09 **开放科学(资源服务)标识码(OSID):**



0 引言

苔藓植物在森林生态系统中扮演着重要的角色,对于保持水土、涵养水源以及生态小环境的改善中都发挥着不可替代的作用^[1]。中国南方喀斯特地区地处亚热带季风性湿润气候区,存在土层浅薄,基岩裸露,大气降水入渗系数大,漏失严重,形成下雨涝害、天晴干旱的季节性干旱特征^[2]。由于降水的急剧渗漏而形成干湿的频繁交替,造成苔藓植物短时间对干旱和复水作出不同的生理响应;如自由水和束缚水的生理调节,叶片蒸腾和光合速率的改变,这方面的研究却很薄弱。苔藓植物体型微小,控制干旱失水的能力很小或没有,但它们忍耐生理性失水的能力极强,能够在水分条件改善时迅速恢复^[3],其配

子体能迅速吸收水分以进行光合作用^[4]。

关于苔藓植物的水分关系和抗旱性的关系国外学者利用热电偶湿度计和干湿计从P-V曲线、水分关系指数、水势和持水力等方面进行了研究^[4-7],但国内这方面的研究极少。国外学者利用叶绿素荧光技术研究藓类^[8-9]和苔类^[10-11]在脱水和复水过程中叶绿素荧光的变化。Csintalan对于干湿交替下3种苔藓叶绿素荧光,相对含水量在一定范围内苔藓植物叶绿素荧光参数保持相对恒定;当干旱时,叶绿素荧光参数最大荧光(F_m)、PS II原初光能转化效率(F_v/F_m)、PS II非光化学猝灭系数(qN)、实际光化学效率($\Phi PS II$)随着水分丧失而下降;复水后 F_v/F_m 和 $\Phi PS II$ 值能在较短时间内逐渐恢复正常水平^[12]。脱水和复水过程毛尖紫萼藓(*Grimmia pilifera* P. Beauv.)的叶绿素荧

基金项目:国家自然科学基金项目(41463006)

第一作者简介:张显强,博士,教授。E-mail:zhangxianqiang@126.com。

收稿日期:2018-03-22

光参数均存在较低的相对含水量阈值,说明其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^[13]。

国内外学者对苔藓耐旱与水分的关系研究主要集中在降雨不足、极度干旱的沙漠地区,对于喀斯特地区临时性干旱生长的苔藓植物是否具有相同的耐旱机制,干旱后复水苔藓植物水分生理和光合特征变化的相关研究极少。因此,选择典型的交织型石生穗枝赤齿藓(*Erythrodontium julaceum* (Schwaegr.) Par.)为材料研究其对于干旱胁迫和复水后的水分生理和光合作用变化,探讨岩溶苔藓对环境变化的水分及光合生理响应具有重要的意义。



图1 采集生境及穗枝赤齿藓

Fig. 1 Collecting of habitat and *E. julaceum*

1.2 材料培养及处理

参照张显强等^[16]方法进行。对照用 1/10 Hoagland 溶液正常培养;胁迫用 1/10Hoagland + PEG-6000(-2.0 Mpa)溶液培养 12 h、24 h、48 h、72 h 后分别复水 24 h 处理,剪取藓体绿色配子体进行后续各指标测定。

1.3 研究方法

1.3.1 水分生理指标

自然含水量(Water content)采用烘干称重法,相对含水量(Relative water content)、自然饱和亏(Natural saturation deficiency)采用吸胀烘干法,水势(Leaf water potential)采用小液流法,上述指标按张志良等^[17]第4版的方法;束缚水(Bound water)与自由水(Free water)采用刘向莉等^[18]称重法测定。上述各实验重复5次,取平均值。

1 材料与方法

1.1 研究材料

供试苔藓为绢藓科赤齿藓属穗枝赤齿藓(*E. julaceum* (Schwaegr.) Par.)为喀斯特地区岩面常见的石生藓类,呈交织型生长状态,在石头表面有较大的生物量和覆盖度。采集地点选择在中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站陈旗严重石漠化区域,其自然环境与地质概况见唐益群等^[15]文献。采集成片生长、均匀无杂藓的标本,去除泥土、杂草等后装入采集袋带回实验室,在人工气候箱光照培养。采集时天气晴朗,平均气温 25 ± 1 ℃。

$$\text{自然含水量}(\%) = \frac{W_f - W_d}{W_d} \times 100$$

$$\text{相对含水量}(\%) = \frac{W_f - W_d}{W_t - W_d} \times 100$$

$$\text{自然饱和亏}(\%) = \frac{W_t - W_f}{W_t - W_d} \times 100$$

$$\text{自由水}(\%) =$$

$$\frac{\text{浸泡前叶片质量} - \text{浸泡后叶片质量}}{\text{浸泡前叶片质量}} \times 100$$

$$\text{束缚水}(\%) = \text{植物含水量}(\%) - \text{自由水}(\%)$$

式中: W_f 为组织自然鲜重(g); W_d 为组织干重(g); W_t 为饱和鲜重(g)。

$$\text{水势 } P = RTIC$$

其中P为大气压数(1大气压=1.013 3巴,1MPa=10巴);R为气体常数(0.082 1);T为绝对温度(T=

273+t ℃); I 为等渗系数,蔗糖的等渗系数为1; C 为等渗溶液浓度。

1.3.2 光合生理指标测定

叶绿素含量测定采用包维楷等^[19]的乙醇提取方法。叶绿素荧光测定采用张显强等^[20]方法。采用美国 CID 公司生产的 LI-6400 便携式光合仪测定净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r),获取 P_n 和 T_r 数据,以公式 $WUE = P_n/T_r$ 计算水分利用效率。

1.4 数据分析

利用 SPSS13.0 进行单因素方差分析,并对平均数采用 Duncan's 新复极差法进行多重比较 ($P < 0.05$)。Microsoft excel2003 和 Origin 8.0 作图。

2 结果与分析

2.1 干旱和复水对穗枝赤齿藓水分生理的影响

2.1.1 组织含水量、自由水含量(V_a)和束缚水含量(V_s)

植物组织含水量是反映植物组织水分状况的重要指标。穗枝赤齿藓随胁迫时间的延长含水量呈逐渐下降的趋势,从初始的 84.2% 下降到胁迫 72 h 的 48.6%,下降幅度达 42.3%;各处理经过 24 h 的复水含水量有不同程度的恢复,但均无法在短时间内恢复到对照水平,而且胁迫越大,恢复程度越小(表 1)。自由水是植物体内可以移动的水分,可以维持植物体内营养物质的运输和细胞的紧张状态;束缚水是植物体内被细胞胶粒所吸附不易移动的水分,表征植物细胞贮存水分的能力。自由水含量(V_a)和束缚水含量(V_s)在植物体内以一定比例存在, V_s/V_a 在一定程度上能反应植物的抗旱性能^[21]。由表 1 可知,穗枝赤齿藓的 V_a 、 V_s 及 V_s/V_a 随水分胁迫的加重而发生显著变化,其中, V_s 和 V_s/V_a 升高, V_a 含量降低。复水后各指标有一定程度的恢复,但经方差分析差异不显著 ($P > 0.05$)。何纪星研究喀斯特 19 种树种的平均值是 0.86^[22],本研究穗枝赤齿藓胁迫 72 h 后为 1.41,苔藓的抗旱性能优于喀斯特常见乔灌木。复水后由于自由水的迅速增加,比值略有下降。

2.1.2 相对含水量(RWC)和水分饱和亏(WSD)

叶片相对含水量和水分饱和亏是反应植物水合张力的重要指标,叶片水分饱和亏越大,说明植物的抗旱性越强。从表 1 可知,随着胁迫程度的加大,各

处理 RWC 呈减小的变化趋势,穗枝赤齿藓从初始的 83.2% 下降到胁迫 72 h 的 47.3%,下降幅度达 43.2%。WSD 数值随胁迫的增加而上升,从初始的 16.8% 上升到胁迫 72 h 的 52.7%。复水后, RWC 有不同程度的上升, WSD 有不同程度的下降,说明在较短的时间内 RWC 和 WSD 对干旱环境具有一定的适应性,贵阳喀斯特常绿阔叶林中常见的 19 种乔灌木树种的自然饱和亏平均值为 8.6%^[22],穗枝赤齿藓的 WSD 为 16.8%。

2.1.3 水势(Ψ_s)

水势梯度是维持水分正常运行的驱动力,植物体内的水分在水势梯度的作用下从高处向低处流动,植物水势越低,吸水能力越大。表 1 可以看出,随着水分胁迫的加剧,各处理的水势均有不同程度的下降,穗枝赤齿藓从初始的 -0.03 MPa 下降到胁迫 72 h 的 -9.27 MPa,下降 -9.23 MPa。苔藓植物在正常情况下的初始水势较高,但下降的幅度很大。复水处理后穗枝赤齿藓水势均有不同程度的恢复,说明其具有较强耐旱脱水能力。

2.2 干旱和复水对穗枝赤齿藓光合生理生态的影响

2.2.1 干旱和复水对穗枝赤齿藓光合色素的影响

表 2 结果显示,穗枝赤齿藓叶绿素 a 含量随胁迫的加大总体呈现出先降低后升高的趋势,在胁迫 12 h 达到最低点,之后含量增加,但整体表现出上升的趋势。叶绿素 b 含量表现出有一定的波动变化趋势。总体而言,穗枝赤齿藓叶绿素含量表现出上升的趋势。这与高浓度 PEG-6000 溶液包围在藓体基部,由于藓体的大量脱水,植株强烈卷缩进入休眠状态,含水量大幅下降而造成单位质量叶绿素含量升高等原因有关。复水后,中轻度水分胁迫叶绿素含量得以一定的恢复。

2.2.2 干旱和复水穗枝赤齿藓叶绿素荧光的变化

(1)干旱和复水穗枝赤齿藓 F_v/F_m 的变化。叶绿素荧光的 F_v/F_m 表征了 PS II 反应中心最大光能转换效率,其大小反映了 PS II 原初电子受体——初级醌受体的还原情况。当植物处于非逆境条件下时,该参数一般为 0.75~0.85 之间^[23-24],但在逆境或受伤害时会明显降低^[25]。穗枝赤齿藓初期 F_v/F_m 均缓慢下降,随着胁迫的加大 F_v/F_m 下降不是特别明显,从 0.753 降至 0.552。复水后, F_v/F_m 均有恢复,在复水的过程中表现出一定的补偿现象,即 F_v/F_m 值高于相应

表1 干旱及复水对穗枝赤齿藓水分生理相关指标的影响

Table 1 Effects of drought and rewating on water physiological indexes of *E. julaceum*

植物	处理	含水量/%		自由水/%		束缚水/%		束/自 B/F		水势/MPa		水饱和亏/%		相对含水量/%	
		胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水
穗枝 赤齿藓 <i>E.</i> <i>julaceum</i>	CK	84.2		65.6		28.6		0.28		-0.03		16.8		83.2	
		±	—	±	—	±	—	±	—	±	—	±	—	±	—
		2.33		2.01		1.65		0.07		0.01		1.01		2.84	
	6	75.3	79.7	49.7	51.9	25.6	27.8	0.52	0.54	-0.06	-0.04	29.3	20.7	70.7	79.3
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		2.41	2.01	1.97	2.13	1.82	1.78	0.09	0.08	0.02	0.01	1.23	1.06	1.76	1.99
	12	70.6	71.7	41.2	42.9	27.4	28.8	0.71	0.67	-0.1	-0.07	32.2	28.4	67.8	71.6
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		1.84	1.84	1.54	1.96	1.27	1.57	0.12	0.09	0.01	0.02	1.21	1.21	1.31	1.84
	24	64.5	65.6	34.7	47.3	27.8	28.3	0.86	0.60	-2.89	-1.29	38.8	35.6	61.2	64.4
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		1.67	1.99	1.08	1.74	1.42	1.91	0.21	0.10	0.21	0.13	1.34	1.13	1.28	1.67
	48	51.8	58.3	25.7	28.9	26.1	29.4	1.02	1.03	-7.65	-4.38	49.9	41.9	50.1	58.1
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		1.55	1.76	1.12	1.54	1.34	1.12	0.34	0.16	0.32	0.25	1.51	1.52	1.06	1.53
	72	48.6	52.8	20.2	23.6	28.4	29.2	1.41	1.24	-9.27	-5.22	52.7	45.5	47.3	54.5
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		1.09	1.62	1.01	1.25	1.09	1.26	0.29	0.19	0.41	0.27	1.62	1.61	1.64	1.24
山顶青 冈栎 ^[23]		31.9	—	—	—	—	—	3.8	—	-1.73	—	14.1	—	85.8	—
												9		1	

的处理组,这主要与植物在逆境下暂时通过降低光合作用来躲避干旱,干旱解除后能快速恢复(图2)。穗枝赤齿藓 Fv/Fm 随体内相对含水量的变化可以看出(图3), Fv/Fm 随植株相对含水量直线下降,未见明显阈值。

(2)干旱和复水对穗枝赤齿藓 PS II 光量子效率(Yield)和表观光合电子传递速率(ETR)的影响。PS II 光量子效率(Yield)为 PS II 的实际光能转化效率,与 PS II 的活性呈正相关^[26],反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率,可作为植物光合电子传递速率快慢的相对指标^[27]。在胁迫初期 12 h 内,穗枝赤齿藓 Yield 略有上升,之后逐渐下降,说明干旱初期会产生适应过程,其光合作用系统能进行自我的修复;后期 Yield 均出现显著降低($p < 0.05$)。复水初期穗枝赤齿藓的 Yield 比胁迫有所增加,但均略低于对照,0~48 h 与对照无显著差异($p > 0.05$),48 h 后差异显著($p < 0.05$)。穗枝赤齿藓 ETR 结果表现出与 Yield 相同的趋势,下降明显;复水后,ETR 则有所回升,在 48 h 范围内与对照差异不显著,

48 h 后虽有恢复,但无法恢复到对照水平。说明脱水最先影响藓类光合机构的最大捕光效率,从而影响了实际光化学效率,其次才影响其电子传递链。在植株 RWC 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。

(3)干旱和复水对穗枝赤齿藓 qP 和 qN 的影响。光化学淬灭系数(qP)表示 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学反应的份额,一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度;非光化学淬灭系数(qN)反映的是 PS II 天线色素吸收的光能以热的形式耗散掉的部分,热耗散是植物保护 PS II 的重要机制^[28]。随干旱程度的增加穗枝赤齿藓 qP 逐渐下降,从 0.958 降为 0.950,差异不显著($P > 0.05$)。复水后, qP 均能得到一定的回升,穗枝赤齿藓在 48 h 前略超过对照,产生超补偿效应,之后略低于对照,但变化幅度甚微; qP 的降低说明在干旱胁迫下 PS II 反应中心的开放数目减少,导致光合电子传递明显降低所致。 qN 随水分胁迫时间的延长呈上升趋势,说明在水分胁迫引起

表2 干旱及复水对穗枝赤齿藓光合生理相关指标的影响
Table 2 Effects of drought and rewating on photosynthetic physiology indexes in *E. julaceum*

植物	处理	叶绿素 a		叶绿素 b		叶绿素(a+b)		蒸腾速率/ mmolH ₂ O•m ⁻² • s ⁻¹		光合速率/μ mol• CO ₂ •m ⁻² •s ⁻¹		水分利用效率/ μmolCO ₂ / mmolH ₂ O	
		胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水	胁迫	复水
穗枝 赤齿藓 <i>E. julace- um</i>	CK	0.48		0.31		0.79		1.03		27.74		26.93	
		±	—	±	—	±	—	±	—	±	—	±	—
		015		0.19		0.33		0.10		1.48		2.13	
	6	0.51	0.61	0.24	0.42	0.74	1.03	1.43	0.99	16.17	18.06	21.31	18.24
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		0.22	0.22	0.12	0.21	0.29	0.27	0.21	0.13	1.55	2.05	2.11	1.33
	12	0.39	0.53	0.19	0.17	0.58	0.70	1.03	0.74	12.48	16.28	18.12	22.00
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		0.18	0.19	0.09	0.08	0.23	0.19	0.18	0.15	1.19	1.56	1.87	1.85
	24	0.79	0.87	0.35	0.47	1.14	1.35	0.77	0.79	8.73	11.82	15.34	14.96
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		0.31	0.26	0.21	0.24	0.34	0.32	1.12	0.12	1.21	1.43	1.56	1.24
	48	0.65	0.73	0.37	0.47	1.03	1.21	0.69	0.80	2.5	14.35	8.62	17.94
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		0.24	0.25	0.16	0.26	0.27	0.27	0.13	0.17	0.43	1.11	1.09	1.31
	72	0.85	0.90	0.38	0.41	1.23	1.31	0.67	0.74	0.62	9.35	5.32	12.64
		±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±	±
		0.34	0.29	0.14	0.18	0.31	0.37	0.11	0.14	0.18	1.13	1.04	1.21

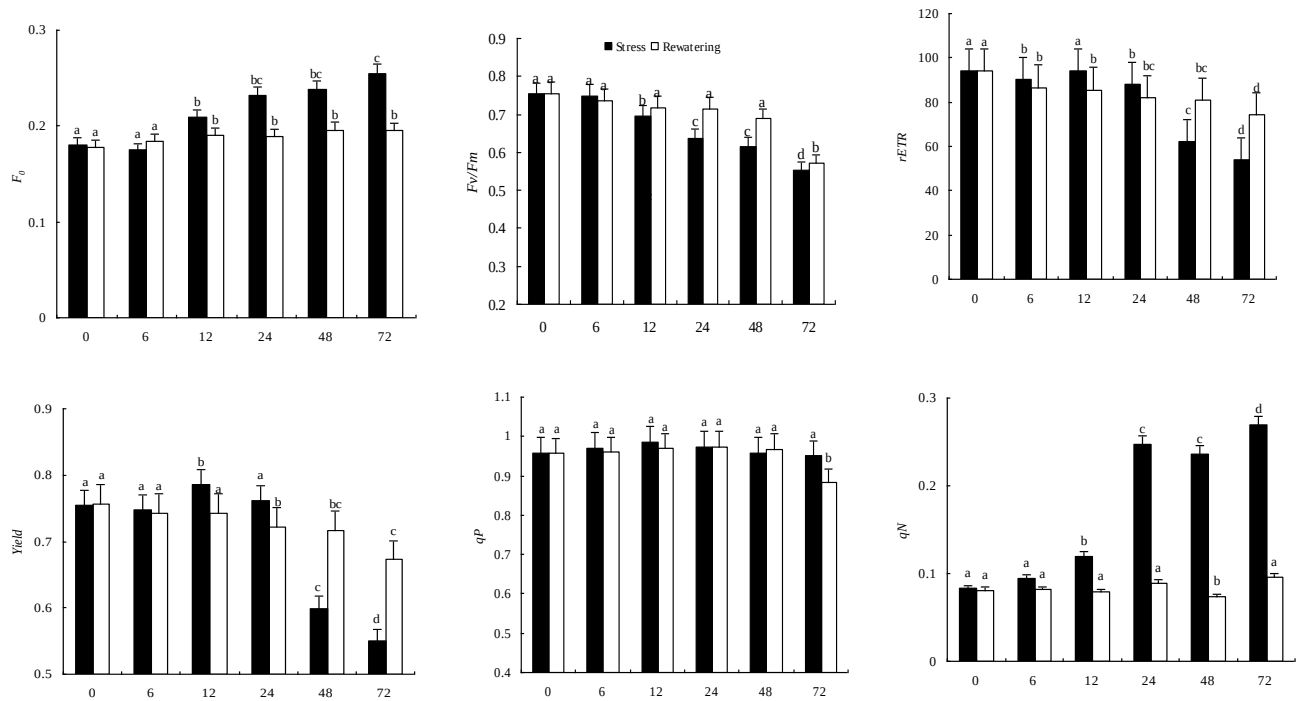


图2 干旱后复水对穗枝赤齿藓叶绿素荧光参数的影响

Fig. 2 Effects of drought and rewating on chlorophyll fluorescence parameters in *E. julaceum*

光抑制的情况下有很多的吸收光能通过非光化学的途径被耗散。复水后, qN 基本上都能恢复到正常的

水平。穗枝赤齿藓均随 RWC 的变化而变化, qP 随 RWC 的升高而增大, qN 随 RWC 的升高而减小(图3)。

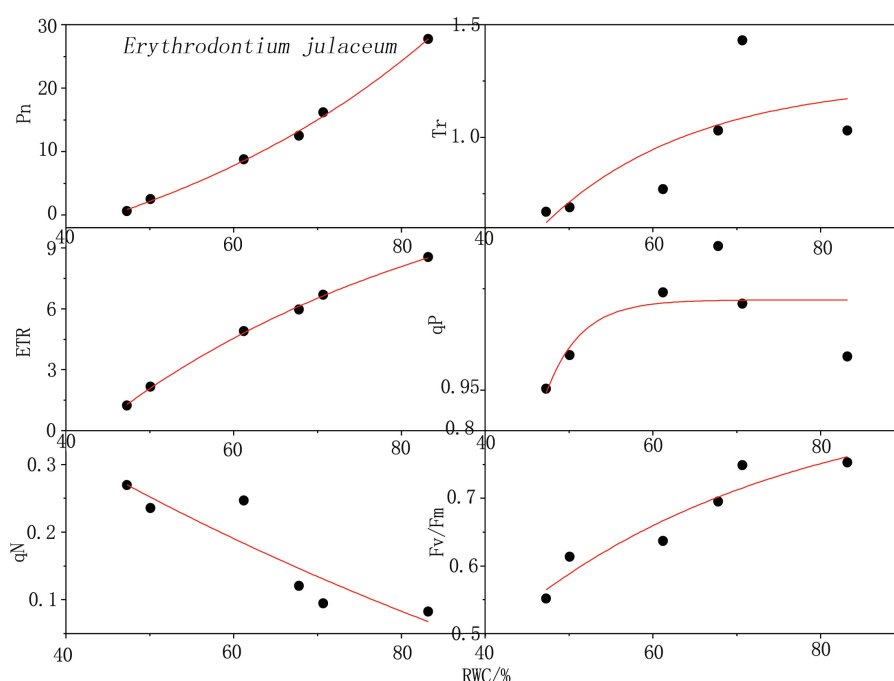


图3 干旱胁迫穗枝赤齿藓叶绿素荧光参数与相对含水量的关系

Fig. 3 Relationship between photosynthesis indexes and RWC in *E. julaceum* during dehydration

2.2.3 干旱和复水对穗枝赤齿藓光合与蒸腾速率变化的影响

穗枝赤齿藓净光合速率(P_n)值与植物相对含水量呈正相关关系(图3),经过一段时间的干旱脱水穗枝赤齿藓净光合速率(P_n)逐渐下降,正常情况下净光合速率(P_n)值为 $27.74 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,72 h后净光合速率(P_n)急剧下降到 $0.62 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,下降了44.74倍,光合作用受到了严重的影响(表2)。复水后穗枝赤齿藓净光合速率(P_n)值恢复幅度很大,这表明失水没有对植物体PS II造成破坏,耐旱苔藓植物对损伤的膜系统有很强的修复能力,可将受损的膜系统逐渐地全部修复^[14]。穗枝赤齿藓失水和复水过程中蒸腾速率的变化见表2,开始时穗枝赤齿藓蒸腾速率为 $1.03 \text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,经过胁迫处理72 h后蒸腾速率有不同程度的减小,但减少的幅度不大,这与苔藓植物属于变水植物的特性有关。复水后,各处理间均有不同程度的恢复,但差异达不到显著水平($P>0.05$)。

2.3 干旱胁迫对穗枝赤齿藓水分利用效率

水分利用效率(WUE)是指植物消耗单位重量的

水分所能合成干物质的量,所以植物 WUE 取决于光合产物的形成和水分蒸散两大过程的比值。 WUE 是反映植物耐旱性的一个有效指标, WUE 显示植物有效利用水分的能力,即在相同条件下, WUE 高的植物的抗旱能力强^[29]。 WUE 又是一个重要的生理特征,指示植物对干旱的适应^[30-31]。从图4可知,穗枝赤齿藓的水分利用效率总体表现出随胁迫的增加呈现出逐步显著的下降趋势($P<0.05$),从初始的 $26.93 \mu\text{molCO}_2 / \text{mmolH}_2\text{O}$ 下降到胁迫72 h的 $5.32 \mu\text{molCO}_2 / \text{mmolH}_2\text{O}$,下降了5.06倍,说明干旱胁迫对 WUE 有一定的影响。

3 讨论

Berger-Langefeldt根据植物水分平衡的特点将植物划分为恒水型和变水型两个水分生态类型,当遭受水分胁迫时,恒水型植物利用气孔关闭等方式降低水分散失速度,从而保持叶片相对稳定的含水量,而变水型植物则以组织含水率下降为代价。一般认为,束缚水含量及 V_s/V_a 值与植物的抗旱性有密切关系^[21], V_s/V_a 较低时,植物代谢活跃,生长快,但抗性较

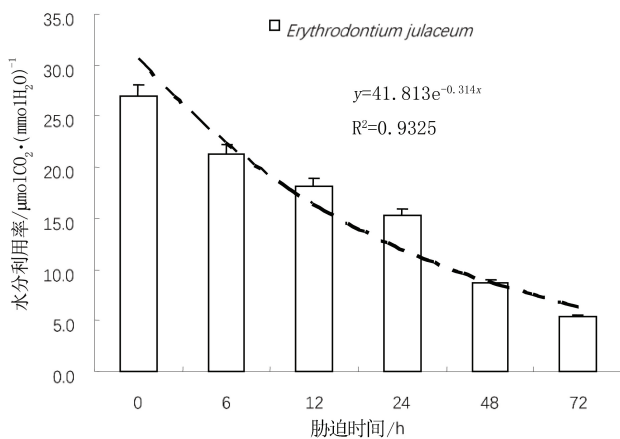


图 4 干旱胁迫对穗枝赤齿藓水分利用效率的影响

Fig. 4 Effect of drought on WUE in *E. julaceum*

弱;反之,代谢活性低,生长缓慢,抗性增强。穗枝赤齿藓的 V_a 、 V_s 及 V_s/V_a 随水分胁迫的加重而发生显著变化,其中, V_s 和 V_s/V_a 升高, V_a 含量降低。山顶青冈的 V_s/V_a 为 3.8^[32],喀斯特 19 种树种的平均值是 0.86,本研究结果为 1.41,与 19 种树种的平均值的结果较接近^[22]。复水后由于自由水的迅速增加,比值略有下降,说明在不同水分条件下对束缚水和自由水含量的调整来维持体内水分平衡。本研究各处理 RWC 的呈减小的趋势, WSD 随胁迫的增加而上升。复水后, RWC 有不同程度的上升, WSD 有不同程度的下降,但幅度达不到显著水平,说明石生苔藓在较短的时间内对于水分胁迫具有一定的迟滞效应。水势梯度是维持水分正常运行的驱动力,植物体内的水分在水势梯度的作用下从高处向低处流动,穗枝赤齿藓有较大的下降幅度,复水处理后水势有不同程度的恢复,证明其具有较强的耐旱脱水能力。山顶青冈的正常水势是 -1.73 MPa^[32],喀斯特 19 个树种的平均水势是 -1.12 MPa^[22],沙生植物柠条 (*Caragana korshinskii*) 的平均水势是 -1.84 MPa^[33]。

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。穗枝赤齿藓叶绿素含量随胁迫的加大总体呈现出先降低后升高的趋势,这与光合作用能力受到影响而暂时下降及藓体的大量脱水使植株强烈卷缩进入休眠状态,含水量大幅下降而造成单位质量叶绿素含量升高有关。穗枝赤齿藓 RWC 与 qN 负相关,与 F/F_m 、 $Yield$ 、 ETR 、 qP 呈正相关关系。复水后各荧光参数在轻中度胁迫下能恢复到正常水平,而重度胁迫较难恢复到对照水平。因此,干旱胁迫之后复水的叶绿素荧光特征反映出植物对胁迫的适应能

力和保护机制,胁迫时间较短的藓类(24 h 内)叶绿素荧光参数 (F/F_m 、 $Yield$ 、 ETR 、 qP 、 qN 等)均能大量恢复到对照水平,但重度胁迫则无法恢复到对照水平,说明环境条件的改善可使受损的 PS II 反应中心得到一定程度的恢复,若受损过重则会延长恢复时间或无法恢复到正常的水平。叶片表观光合电子传递速率 (ETR),也反映了 PS II 的活性,与植物的光合速率有很强的线性关系^[34]。

有关藓类植物净光合速率与水分含量的关系研究较多^[35-36],水分含量太高或者太低都会引起净光合速率的降低^[37],Dilks & Proctor 的研究表明:过高的水分对于藓类植物光合作用具有抑制作用^[36],这主要是由于植物体表面的水膜增加了气体交换的阻力所致^[35]。苔藓植物没有根及微管系统的分化,水分通过阻力很小,以植物表面细胞直接吸收,体表没有蜡质等保护层,保水能力很差,它适应干旱环境的主要方式是形成生理上高度耐干燥能力。它能在失水条件下,保持休眠状态渡过不利环境,一旦有水分来临即可恢复形态和各种生理功能^[38]。

喀斯特石漠化区域存在频繁的干湿交替环境,石生藓类等植物 WUE 表现出一定的适应性或补偿效应来适应环境的变化。本实验水分利用效率 (WUE) 随胁迫程度的增加 WUE 不断下降,胁迫初期的 WUE 复水后恢复潜力要比后期的高。由于喀斯特石生苔藓多生于裸露岩石表面,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,脱水过程中穗枝赤齿藓光合机构有相当强的耐脱水能力,能随环境的干旱而将体内的含水量降得很低,以休眠的状态生存,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。一旦复水,生理代谢活动可以得到迅速的恢复,在复水过程中迅速启动修复机制,快速修复脱水对光合机构造成的破坏^[39]。

参考文献

- [1] 吴玉环,程佳强,冯虎元,等.耐旱藓类的抗旱生理及其机理研究[J].中国沙漠,2004,24(1):23-29.
- [2] 容丽,王世杰,俞国松,等.荔波喀斯特森林4种木本植物水分来源的稳定同位素分析[J].林业科学,2012,48(7):14-22.
- [3] Vitt D H. Patterns of growth of the drought tolerant moss, *Racomitrium microcarpon*, over a three year period[J]. *Lindbergia*, 1989,15(6):181-187.
- [4] Oechel W C, Lawrence W T. Physiological ecology of North American plant communities[A]. In: Chabot B Fand Mooney H A eds. *Taiga*. New York: Chapman and Hall, 1985: 66-94.
- [5] Santarius K A. Apoplasmic water fractions and osmotic poten-

- tials at full turgidity of some Bryidae [J]. *Planta*, 1994, 193 (1):32-37.
- [6] Beckett R P. Pressure volume analysis of a range of poikilohydric plants implies the existence of negative turgor in vegetative cells [J]. *Annals of Botany*, 1997, 79: 145-152.
- [7] Proctor M C F, Nagy Z, Csintalan Z S, et al. Water-content components in bryophytes: physiological and ecological cells [J]. *J. Experimental Botany*, 1998, 49: 1845-1854.
- [8] Proctor M C F. Water-relations parameters of some bryophytes evaluated by thermocouple psychrometry [J]. *J. Bryology*, 1999, 21: 263-270.
- [9] Csintalan Z, Proctor M C F, Tuba Z. Chlorophyll Fluorescence during Drying and Rehydration in the Mosses *Rhytidadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) [J]. *Sm. Ann. Bot.*, 1999, 84: 235-244.
- [10] Seel W E, Baker N R, Lee J A. Analysis of the decrease in photosynthesis on desiccation of mosses from xeric and hydric environments [J]. *Physiol. Plant.*, 1992, 86: 451-458.
- [11] Deltoro V I, Angeles C, Gimenez C, et al. Changes in chlorophyll a fluorescence, photosynthetic CO₂ assimilation and xanthophyll cycle interconversions during dehydration in desiccation-tolerant and intolerant liverworts [J]. *Planta*, 1998, 207: 224-228.
- [12] Marschall M, Proctor M C F. Desiccation tolerance and recovery of the leaf liverwort *Porella platyphylla* (L.) Pfeiff: chlorophyll fluorescence measurements [J]. *J. Bryol.*, 1999, 21 (4): 257-262.
- [13] Csintalan Z, Takacs Z, Mcf P, et al. Early morning photosynthesis of the moss *Tortula ruralis* following summer dew fall in a Hungarian temperate dry sandy grassland [J]. *Plant Ecology*, 2000, 151 (1): 51-54.
- [14] 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 [J]. *生态学报*, 2007, 27 (12): 5238-5244.
- [15] 唐益群, 张晓晖, 周洁, 等. 喀斯特石漠化地区土壤地下漏失的机理研究: 以贵州普定县陈旗小流域为例 [J]. *中国岩溶*, 2010, 29 (2): 121-127.
- [16] 张显强, 李超, 王世杰, 等. 喀斯特石生穗枝赤齿藓抗氧化防御系统对干旱胁迫的响应 [J]. *广西植物*, 2015, 35 (2): 200-205.
- [17] 张志良. 植物生理学实验指导 (第四版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [18] 刘向莉, 高丽红, 刘明池. 植物组织中自由水和束缚水含量测定方法的改进 [J]. *中国蔬菜*, 2005, 1 (4): 9-11.
- [19] 包维楷, 冷俐. 苔藓植物光合色素含量测定方法: 以暖地大叶藓为例 [J]. *应用与环境生物学报*, 2005, 11 (2): 235-237.
- [20] 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 [J]. *中国岩溶*, 2014, 33 (1): 77-81.
- [21] 荆家海. 植物生理学 [M]. 西安: 陕西科学技术出版社, 1994: 29-112.
- [22] 何纪星, 朱守谦, 祝小科. 喀斯特森林树种水分生态初步研究·喀斯特森林生态研究 (I) [M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1993: 63-73.
- [23] 何炎红, 郭连生, 田有亮. 白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25 (11): 2226-2233.
- [24] Gray G R, Chauvin L P, Sarhan F, et al. Cold acclimation and freezing tolerance: A complex interaction of light and temperature [J]. *Plant Physiology*, 1997, 114: 464-474.
- [25] 许大全, 张玉忠, 张荣铨. 植物光合作用的光抑制 [J]. *植物生理学通讯*, 1992, 28 (4): 237-243.
- [26] Krall J P, Edwards G E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves [J]. *Physiologia Plantarum*, 1992, 86: 180-187.
- [27] Enserink M. Biological Invaders Sweep In [J]. *Science*, 1999, 285 (5435): 1834-1836.
- [28] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence a practical guide [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 659-668.
- [29] Sobrado M A. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species [J]. *Trees*, 2000, 14: 258-262.
- [30] Richards R A, Rebetzke G J, Condon A G, van Herwaarden A F. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals [J]. *Crop Science*, 2002, 42: 111-121.
- [31] Ehdaie B, Hall A E, Farquhar G D, Nguyen H T, Waines J G. Water use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat [J]. *Crop Science*, 1991, 31: 1282-1288.
- [32] 邓艳, 蒋忠诚, 罗为群, 等. 不同岩溶干旱胁迫下青冈栎水分生理对比研究 [J]. *农业现代化研究*, 2006, 27 (3): 238-240.
- [33] 符亚儒. 沙区几种防护树种水分特性及抗旱特点的探讨 [J]. *陕西林业科技*, 1998 (3): 42-44.
- [34] Michal K. On the relation between the non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and photosystem I light harvesting efficiency a repetitive flash fluorescence induction study [J]. *Photosynthesis Research*, 2001, 68: 571-576.
- [35] Stalfelt M G. Der Gasaustausch der Moose [J]. *Planta*, 1937, 27: 30-60.
- [36] Dilks T J K & Proctor M C F. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes [J]. *New Phytol*, 1979, 82: 97-114.
- [37] 刘应迪. 中国五倍子蚜虫冬寄主藓类植物的生理生态学研究 [D]. 沈阳: 中国科学院沈阳应用生态研究所, 2001: 1-157.
- [38] Li Y, Glime J M, Liao C. Responses of two interacting *Sphagnum unbricatum* species to water level [J]. *J. Bryol.*, 1992, 17: 59-70.
- [39] Bewley J D. Physiological aspects of desiccation tolerance [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1979, 30: 195-238.

Effect of alternating wetting–drying on physiological features of water content and photosynthesis of *Erythrodontium julaceum* (Schwaegr.) Par. in karst habitat

ZHANG Xianqiang^{1,2}, LIU Tianlei², CONG Chunlei²

(1. Guizhou Police College, Guiyang, Guizhou 550005, China; 2. Anshun University, Anshun, Guizhou 560000, China)

Abstract This study presents a theoretical foundation for recovering and controlling the environments of rocky desertification ecology. It relies on comparing the adaptability to habitat heterogeneity in karst rocky desertification areas with arid desert of karst and seasonal drought environments and analysis of moisture content and photosynthetic physiological adaptation. Taking *E. julaceum* growth on rock as the object, water content and photosynthetic physiological indexes are measured in the Puding City, Guizhou Province. The results show that the drought makes water potential (Ψ_s), free water content (V_a), water content and relative water content (RWC) of *E. julaceum* decrease, bound water content (V_s), water saturation deficiency (WSD) and ratio of bound water content to free water content (V_s/V_a) increase, leaf water-holding ability weakened, and transpiration rate (Tr) decreased. The response sensitivities of these indices to water's action are different. With increase of drought, total chlorophyll content first rises and then drops, finally tends to increase. qN of three kinds of mosses is negatively correlated while F_v/F_m , $Yield$, ETR P_n and qP decline with drought are positively correlated. The P_n gradually declines in mild drought dehydration. After 48 h P_n falls sharply, photosynthesis is affected by the serious drought. Along with the process of drought, changes of transpiration rate (Tr) have no significant differences between species. Fluorescence parameters after re watering can be restored to normal levels in mild to moderate force, and severe force is more difficult to return to the control level. The epilithic mosses has strong drought resistance ability, water metabolism and photosynthetic physiological mechanism to adapt to the karst environment, indicating a pioneer species in the process of vegetation restoration and reconstruction in the karst rocky desertification areas.

Key words epilithic mosses, wetting-drying alternation, water content physiology, chlorophyll fluorescence parameters

(编辑 张玲)