

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2018.40603

袁国迪, 刘文耀, 石贤萌, 范晓阳. 哀牢山湿性常绿阔叶林树干 4 种附生苔藓植物的水分变化对光合、荧光参数的影响[J]. 植物科学学报, 2018, 36(4): 603-611

Yuan GD, Liu WY, Shi XM, Fan XY. Effects of water content change on photosynthetic and fluorescence parameters of four bole epiphytic bryophytes in montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains[J]. *Plant Science Journal*, 2018, 36(4): 603-611

哀牢山湿性常绿阔叶林树干 4 种附生苔藓植物的水分变化对光合、荧光参数的影响

袁国迪^{1,2}, 刘文耀^{1*}, 石贤萌^{1,2}, 范晓阳^{1,2}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 昆明 650223; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 以云南哀牢山湿性常绿阔叶林中的附生苔藓植物为对象, 研究林内 4 种树干附生苔藓植物阿萨羽苔 (*Plagiochila assamica* Steph.)、西南树平藓 (*Homaliodendron montagneanum* (Müll. Hal.) M. Fleisch.)、刀叶树平藓 (*H. scalpellifolium* (Mitt.) M. Fleisch.)、大羽藓 (*Thuidium cymbifolium* (Dozy et Molk.) Dozy et Molk.) 的吸水力、失水特征和脱水耐性, 稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$) 值, 以及水分变化对苔藓净光合速率和荧光参数的影响。结果显示: (1) 4 种附生苔藓植物均具有较强的吸水能力和较低持水力, 脱水耐性较强, 脱水后均可迅速复水; (2) 4 种附生苔藓植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值较低, 其水分利用效率小于其他维管束植物; 除大羽藓外, 其余 3 种附生苔藓雨季的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用效率均高于干季; (3) 4 种附生苔藓植物的净光合速率 (P_n) 随着含水量的降低而降低, 在含水量小于 60% ~ 80% 时, 其最大光化学效率 (F_v/F_m) 急剧下降, 反映出这些附生苔藓植物的光合、荧光特性对水分变化非常敏感。

关键词: 附生苔藓; 含水量变化; 稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$); 净光合速率; 荧光参数

中图分类号: Q945; Q949.35

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2018)04-0603-09

Effects of water content change on photosynthetic and fluorescence parameters of four bole epiphytic bryophytes in montane moist evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains

Yuan Guo-Di^{1,2}, Liu Wen-Yao^{1*}, Shi Xian-Meng^{1,2}, Fan Xiao-Yang^{1,2}

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The water absorption capacity, water release, desiccation tolerance, stable carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$) values, and effects of water content change on photosynthetic and fluorescence parameters of four bole epiphytic bryophytes, *Plagiochila assamica* Steph., *Homaliodendron montagneanum* (Müll. Hal.) M. Fleisch., *H. scalpellifolium* (Mitt.) M. Fleisch., and *Thuidium cymbifolium* (Dozy et Molk.) Dozy et Molk., were investigated from the montane moist evergreen broad-leaved forest of the Ailao Mountains, Yunnan, China. Results showed that: (1) all species had high water absorption rates, low water-holding capacities,

收稿日期: 2018-01-25, 退修日期: 2018-03-21。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770496); 中国科学院生物多样性保护策略项目(ZSSD-016); 中国科学院“一三五”专项(2017XTBG-T01)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31770496), Biodiversity Conservation Strategy Program of Chinese Academy of Sciences (ZSSD-016), and “CAS 135 Program” (2017XTBG-T01).

作者简介: 袁国迪(1991-), 男, 硕士研究生, 研究方向为恢复生态学(E-mail: yuanguodi@xtbg.ac.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: liuwuy@xtbg.ac.cn)。

and strong desiccation tolerances, and all exhibited quick resilience after dehydration; (2) the $\delta^{13}\text{C}$ values and water use efficiency of the four bryophytes were lower than those of vascular plants. Except for *T. cymbifolium*, the $\delta^{13}\text{C}$ values and water use efficiency of the other three bryophytes in the rainy season were higher than those in the dry season; and (3) the net photosynthetic rates (P_n) of the four epiphytic bryophytes declined with decreasing water content. The maximum photochemical efficiency parameter (F_v/F_m) declined sharply under water content conditions of less than 60% ~ 80%, indicating that the photosynthetic and fluorescence properties of the four bryophytes were very sensitive to moisture change.

Key words: Epiphytic bryophytes; Water content change; Stable carbon isotope ($\delta^{13}\text{C}$); Net photosynthetic rate; Fluorescence parameters

附生植物(epiphytes)是一类生活于植物活体或其残体上但不从宿主组织吸收营养和水分等特殊植物^[1]。附生植物的水分和营养来源也并非直接从土壤中吸收,故即使在水分条件良好的降雨季节,它们也可能频繁地遭受短期水分短缺^[2],从而使得其对周围环境变化具有高度的敏感性。尽管附生植物可能通过拦截并吸收大气降雨、雾、林冠腐殖土并抑制蒸腾等方式保持水平衡^[3],但水分短缺被认为是林冠附生生境最为重要的非生物限制因子^[4]。在长期的进化过程中,附生植物形成了多样化的生理生态策略应对水分亏缺,使其具备一系列适应林冠特殊生境的特征。

附生苔藓植物是山地森林生态系统中重要的结构性组分。许多苔藓植物属于变水植物(poikilohydric plant)^[5],研究表明附生苔藓的光合作用等生理活动对水分状况具有高度依赖性,水分变化将显著影响苔藓植物的生理活动、生长和分布^[3, 6-8]。一旦发生严重干旱事件,将影响附生苔藓植物的物种组成、多样性与分布,甚至导致一些物种消亡。

哀牢山国家级自然保护区保存着我国亚热带地区面积最大的常绿阔叶林^[9],由于该区域降雨充沛、常年温凉潮湿,林内附生植物尤其是附生苔藓植物非常发达。前人对该地区森林生态系统的结构、组成及功能^[9],林中附生植物的组成、物种多样性与分布等^[10, 11]已有较多研究。但有关植物水分与光合生理特性的研究以往多集中于陆生植物,森林附生苔藓植物的水分变化及其对光合、荧光特性的影响则了解不多。因此,本研究以哀牢山山地湿性常绿阔叶林中4种树干附生苔藓植物为对象,采用碳稳定同位素技术和人工控水实验,研究山地森林中附生苔藓植物的吸水与持水能力、脱水

耐性、水分利用效率,以及附生苔藓的光合速率及荧光参数对水分变化的响应特征,探讨不同附生苔藓在不同水分条件下光合生理特性的差异性及其形成机理,以期为深入研究山地森林生态系统生物多样性形成及其维持,以及山地森林资源的保护与管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于哀牢山北段的徐家坝地区(23.35° ~ 24.44°N, 100.54° ~ 101.30°E),海拔2000 ~ 2750 m。根据哀牢山生态站长期监测资料,该区年降水量1947 mm,年蒸发量1192 mm,相对湿度85%,年平均气温11.3°C,该地区受西南季风影响,干、湿季明显,其中5 - 10月为雨季,降水量占全年的85%以上^[7]。

山地湿性常绿阔叶林是该区主要原生森林植被,优势树种主要有木果柯(*Lithocarpus xylocarpus* Markg)、变色椎(*Castanopsis wattii* (Hook. f. et Th.) Huang et Y. T. Chang)、景东石栎(*L. hancei* (Benth.) Rehder)等,其群落盖度在95%以上^[11]。林内树干、树枝上密布苔藓植物,以阿萨羽苔(*Plagiochila assamica* Steph.)、西南树平藓(*Homaliodendron montagneanum* (Müll. Hal.) M. Fleisch.)、刀叶树平藓(*H. scalpellifolium* (Mitt.) M. Fleisch.)、大羽藓(*Thuidium cymbifolium* (Dozy et Molk.) Dozy et Molk.)等物种为优势类群^[10]。

1.2 材料

本研究以阿萨羽苔、西南树平藓、刀叶树平藓、大羽藓为实验材料。

1.3 研究方法

1.3.1 附生苔藓植物水分特征测定

1.3.1.1 苔藓叶片潜在吸水特征测定

参照 Limm 等^[12]和郑新军等^[13]的方法,将野外采集的附生苔藓材料带回实验室,经风干后称重(m_1)置于培养皿中充分吸水至饱和,取出无滴水后再称重(m_2)。然后,将其置于70℃烘箱中烘干至恒重,称取干重(m_3)。每个物种5次重复。采用以下公式计算吸水特征的主要指标:

单位质量吸水量(g/g DW): $\Delta m = (m_2 - m_1) / m_3$

相对含水量(%): $RWC = [(m_2 - m_1) / (m_1 - m_3)] \times 100\%$

水分饱和亏(%): $WSD = 100 - (m_1 - m_3) / (m_2 - m_3) \times 100$

式中, m_1 为鲜重, m_2 为饱和状态下的苔藓重量, m_3 为干重。

1.3.1.2 苔藓失水曲线测定

参照 Song 等^[3]的方法,将采集的苔藓样品清理后,置于培养皿中充分吸水至饱和,取出,用滤纸吸去苔藓体表过量的水分,然后用电子天平每隔一定时间称重,直至恒重为止。将样品用信封分装后,置于70℃烘箱中烘干48 h后称量。每个物种设置5组重复,采用指数方程拟合其失水曲线: $WC = y_0 + a \cdot e^{(-b \cdot t)}$ 。

式中, t 为失水时间, a 为样本初始含水量, b 为描述失水曲线的速率常数, y_0 是常数。

1.3.1.3 苔藓脱水耐性测定

参照 Kessler 等^[14]的方法,将饱和和含水的苔藓样品置于40℃培养箱中,分别隔0.5、1、2、3、4、5、6、7、8、9、10、12、15、18、24、30、36 h后取出部分样品,分别称取各处理的重量(m_2)。然后,将以上材料进行复水处理至饱和状态,再称重(m_3)并观察叶片损伤情况。最后,将所有样品于70℃烘干至恒重,记录其干重(m_4)。参照 Rosso 等^[15]对苔藓植物健康评级的方法,以50%的叶片出现微黄色或有棕黄色斑块作为叶片遭受致命性损伤的界定,记录苔藓样品达到该临界点时的时间和重量,用于计算叶片潜在的失水百分比以及复水后获取水分的百分比。每种苔藓设置5次重复处理。计算公式如下:

潜在失水百分比 = $[(m_1 - m_2) / (m_1 - m_4)] \times$

100%

复水吸水百分比 = $[(m_3 - m_2) / (m_1 - m_4)] \times 100\%$

式中, m_1 为饱和状态下的苔藓重量, m_2 为脱水状态下的苔藓重量, m_3 为复水状态下的苔藓重量, m_4 为干重。

1.3.2 附生苔藓长期水分利用效率测定

参考 Hietz^[16]的方法,样品经处理后,采用稳定性同位素质谱仪(IsoPrime100, UK)测定不同附生苔藓植物的稳定碳同位素($\delta^{13}C$)值,分析其长期水分利用效率。

1.3.3 附生苔藓植物光合生理指标测定

参照 Song 等^[3]的方法,利用便携式光合作用测定系统(LI-6400 XT, USA)测定附生苔藓植物在不同水分条件下的净光合速率(P_n),每种附生苔藓各选择5个样品。此外,采用便携式调制叶绿素荧光仪(FMS-2, UK)测定不同含水量条件下附生苔藓植物样品的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、 F_v/F_0 、 F_v/F_m 等叶绿素荧光参数,每个物种选取5个样品。

1.4 数据分析

本实验采用 SPSS 19.0 (SPSS Inc, USA) 对所获数据进行差异显著性检验分析,使用 Sigma-Plot 12.5 (Systat Software Inc, USA) 制图。

2 结果与分析

2.1 苔藓叶片潜在吸水特征

研究结果显示,大羽藓单位质量叶片吸水量与其余3种苔藓植物存在显著差异($P < 0.01$)。大羽藓相对含水量明显高于阿萨羽苔和刀叶树平藓,但与西南树平藓的差异不显著;相对含水量增加的百分率大小依次为:大羽藓 > 西南树平藓 > 阿萨羽苔 > 刀叶树平藓。4种附生苔藓植物的水分饱和亏也存在相似的变化特征(表1)。

2.2 苔藓植物的失水曲线

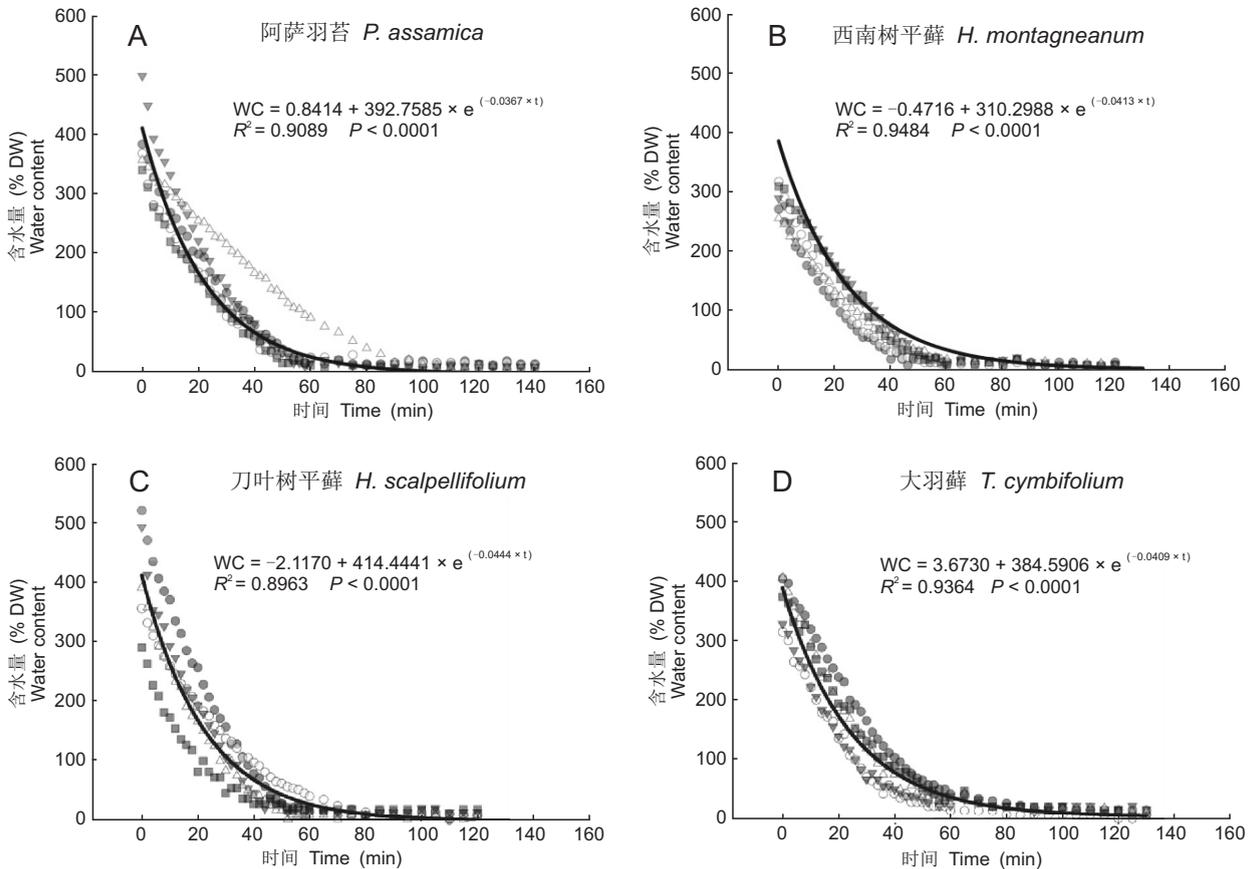
阿萨羽苔、西南树平藓、刀叶树平藓和大羽藓的平均初始饱和和含水量分别为390.954%、291.261%、410.819%和365.169%。在实验开始的60 min内,它们的失水速度很快,之后随时间延长而趋缓,失水曲线均呈“J”型下降趋势(图1),其决定系数 R^2 均在0.90以上。当失水达到恒重时,4种苔藓的平均含水量只有11.937%、12.249%、11.560%和11.391%。

表 1 4 种附生苔藓的潜在吸水特征
Table 1 Potential water absorption characteristics of the four epiphytic bryophytes

物种 Species	吸水量 Δm (g/g) Water uptake content	相对含水量 RWC (%) Relative water content	水分饱和亏 WSD (%) Water saturation deficit
阿萨羽苔 <i>P. assamica</i> Steph.	1.732 ± 0.193a	566.151 ± 63.615a	84.352 ± 1.346a
西南树平藓 <i>H. montagneanum</i> (Müll. Hal.) M. Fleisch.	1.423 ± 0.076a	643.130 ± 66.896ab	86.051 ± 1.102ab
刀叶树平藓 <i>H. scalpellifolium</i> (Mitt.) M. Fleisch.	1.343 ± 0.074a	523.842 ± 50.908a	83.358 ± 1.515a
大羽藓 <i>T. cymbifolium</i> (Dozy et Molk.) Dozy et Molk.	2.629 ± 0.170b	786.630 ± 58.618b	88.453 ± 0.819b

注: 同列数值后不同小写字母表示差异达显著水平 ($P < 0.05$)。

Note: Different small letters in same column indicate significant difference at $P < 0.05$ level.



不同形状的图列符号表示不同的样品, 下同。

Different symbols in the figure indicate different samples, same below.

图 1 4 种附生苔藓的失水曲线

Fig. 1 Water release curves of the four epiphytic bryophytes

4 种苔藓植物中, 刀叶树平藓的失水速率最快, 其次是阿萨羽苔和大羽藓, 西南树平藓最慢。

2.3 苔藓植物的脱水耐性

以 50% 的叶片出现微黄或棕黄色斑块作为叶片遭受致命性损伤的界定, 阿萨羽苔、大羽藓在

24 h 内达到其临界点, 而西南树平藓、刀叶树平藓在 36 h 内达到其临界点, 表明后两种苔藓比前两种具有更强的脱水耐性, 能够忍受更长时间的缺水(表 2)。

测定结果显示(表 2), 4 种苔藓的失水百分比

表 2 4 种附生苔藓的脱水耐性
Table 2 Desiccation tolerance of the four epiphytic bryophytes

物种 Species	时间 (h) Time	失水百分比 (%) Desiccation resistance	复水百分比 (%) Recuperation capacity
阿萨羽苔 <i>P. assamica</i> Steph.	24	96.769 ± 1.242ns	82.352 ± 2.093a
西南树平藓 <i>H. montagneanum</i> (Müll. Hal.) M. Fleisch.	36	98.194 ± 0.462ns	82.261 ± 1.707a
刀叶树平藓 <i>H. scalpellifolium</i> (Mitt.) M. Fleisch.	36	97.227 ± 1.202ns	80.717 ± 1.639a
大羽藓 <i>T. cymbifolium</i> (Dozy et Molk.) Dozy et Molk.	24	100.00 ± 0.000ns	61.453 ± 2.483b

注：同列数值后不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)；ns 表示无显著性差异。
Notes: Different small letters in the same column indicate significant difference at $P < 0.05$ level; ns indicates no significant difference.

均达 96% 以上，表明这些物种基本丧失所有水分。但它们的复水能力存在差异 ($P < 0.05$)，其中大羽藓的复水能力较弱，与其他 3 个物种间差异显著，而其他 3 种苔藓复水能力较强且差异不显著。说明大羽藓在脱水后复水能力和恢复力均较弱。

2.4 苔藓植物的长期水分利用效率

测定结果显示，4 种附生苔藓植物的年平均 $\delta^{13}C$ 值分别为：阿萨羽苔 $-27.408\% \pm 0.094\%$ 、西南树平藓 $-25.631\% \pm 0.244\%$ 、刀叶树平藓 $-26.530\% \pm 0.159\%$ 和大羽藓 $-30.480\% \pm 0.025\%$ ，它们的年平均 $\delta^{13}C$ 值之间差异显著 ($P < 0.05$)。阿萨羽苔、西南树平藓和刀叶树平藓的 $\delta^{13}C$

值雨季显著大于干季 ($P < 0.05$)，而大羽藓的 $\delta^{13}C$ 值季节变化不明显。

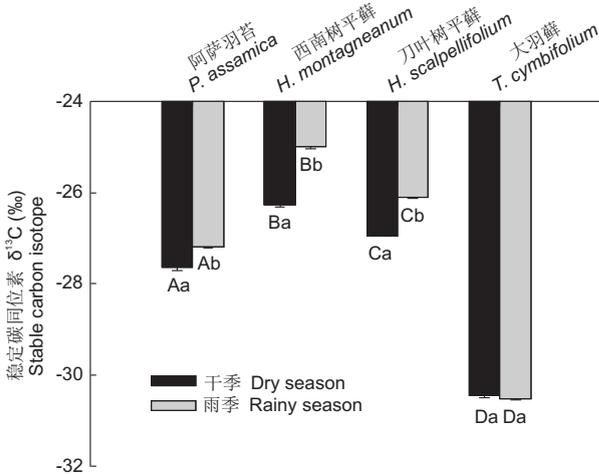
2.5 苔藓植物光合速率和光能转换效率对水分变化的响应

测定结果显示，4 种苔藓的净光合速率 (P_n) 对水分变化的响应均呈现先升高后下降的趋势，呈“S”形曲线 (图 3)，其决定系数 R^2 均为 0.90 以上。阿萨羽苔、大羽藓的 P_n 在含水量达到 200% 之前随含水量的增加而明显上升，在含水量达到 200% ~ 300% 时，它们的 P_n 处于较高水平，之后出现下降趋势 (图 3: A、D)；西南树平藓、刀叶树平藓的 P_n 在含水量达到 150% ~ 200% 时达到较高水平，之后呈降低趋势 (图 3: B、C)。

4 种附生苔藓 P_n 的最适含水量不同，其中西南树平藓最低，为 150% ~ 170%；其次为刀叶树平藓 (170% ~ 200%) 和阿萨羽苔 (200% ~ 250%)；大羽藓最高，为 200% ~ 300%。在最适含水量条件下，4 种苔藓的 P_n 大小依次为：大羽藓 > 刀叶树平藓 > 阿萨羽苔 > 西南树平藓 (图 3)。

4 种附生苔藓最大光能转化效率 (F_v/F_m) 随含水量的变化均呈现先升高后稳定的趋势。其中，阿萨羽苔的 F_v/F_m 随含水量的增加而逐渐增大，在含水量超过 80% 后趋于稳定 (图 4: A)；西南树平藓的 F_v/F_m 在含水量超过 60% 后基本趋于稳定 (图 4: B)，而刀叶树平藓的 F_v/F_m 在含水量超过 200% 后才趋于稳定 (图 4: C)，大羽藓的 F_v/F_m 在含水量达到 100% 后趋于稳定 (图 4: D)。

当含水量达到临界阈值之后，苔藓的 F_v/F_m 受水分变化的影响很小。4 种附生苔藓 F_v/F_m 的最适含水量有所不同，其中，西南树平藓最低 (60%)，



不同大写字母表示同一季节不同物种间差异显著 ($P < 0.05$)；不同小写字母表示同一物种不同季节间差异显著 ($P < 0.05$)。Different capital letters indicate significant differences among different species in the same season at $P < 0.05$ level; different small letters indicate significant differences between different seasons of the same species at $P < 0.05$ level.

图 2 4 种附生苔藓 $\delta^{13}C$ 值的季节动态

Fig. 2 Seasonal dynamics of the $\delta^{13}C$ values in the four epiphytic bryophytes

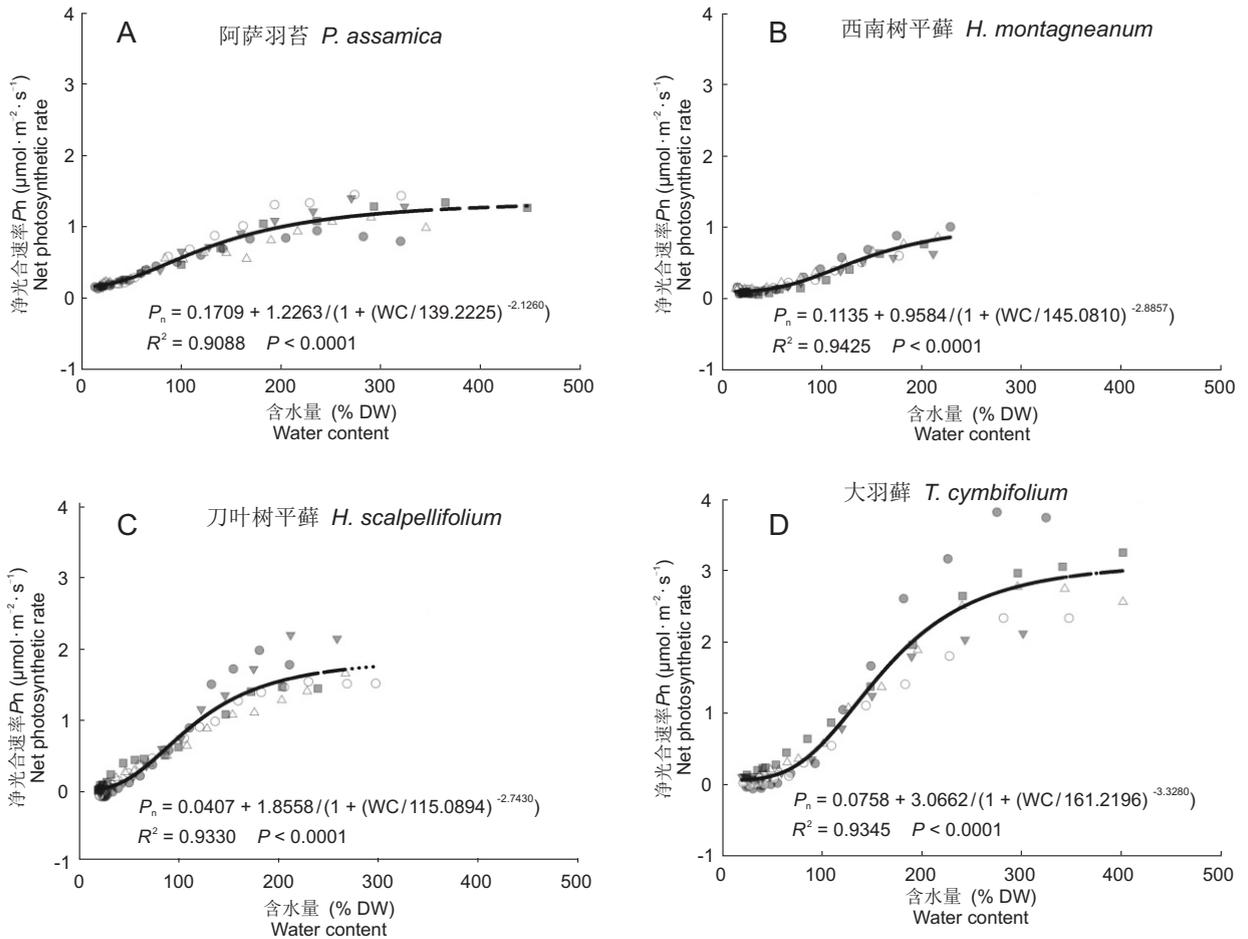


图3 4种附生苔藓净光合速率对含水量变化的响应
Fig. 3 Photosynthetic water response curves of the four epiphytic bryophytes

阿萨羽苔(80%)和大羽藓(100%)较高,刀叶树平藓最高(200%)。在最适含水量条件下, F_v/F_m 的大小依次为:阿萨羽苔 \approx 西南树平藓 $>$ 刀叶树平藓 \approx 大羽藓(图4)。

3 讨论

3.1 附生苔藓植物的水分特征

由于苔藓植物缺乏角质层及维管束组织,无真正的根系统,因此对自身水分的控制能力有限,其含水量受大气湿度影响而迅速变化,一旦有降水(降雨、云雾)发生,就能够吸收大气中的水分,反之遇到干旱就处于水分胁迫状态,经常处于“湿润”和“干燥”两种状态^[17]。苔藓植物可通过毛细管作用从大气中吸收自身干重5~10倍的水分^[18,19]。本研究中,4种附生苔藓都表现出很强的吸水能力,其中,大羽藓的相对含水量最大(786%),由于其常交织成大片状生长,叶片细密

而具急尖,具有较大的表面积和体积比,因此有利于吸收较多水分;刀叶树平藓相对含水量最小(523%)。4种附生苔藓的持水力较弱,在自然干燥条件下,1h内即可丧失大部分水分,但具有较强的耐旱性和极强的适应环境的能力^[20]。杜晓濛等^[21]研究发现两种藓类在低于5%含水量下仍能存活,复水后可迅速恢复代谢活性。本研究中4种苔藓遭受致命性损伤的时间为24~36h,脱水后丧失96%以上的水分,但复水处理后它们均可迅速吸水获得61%~82%的水分,反映出这些物种都具有较强的脱水耐性和一定的恢复能力。

3.2 附生苔藓植物长期水分利用效率

植物组织的稳定碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)组成与 C_3 植物的水分利用效率(WUE)具有很强的相关性^[22,23]。通常, C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值介于 -22‰ ~ -38‰ ; C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值则介于 -9‰ ~ -16.8‰ ^[23]。本研究中4种附生苔藓的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-25.631\text{‰} \pm$

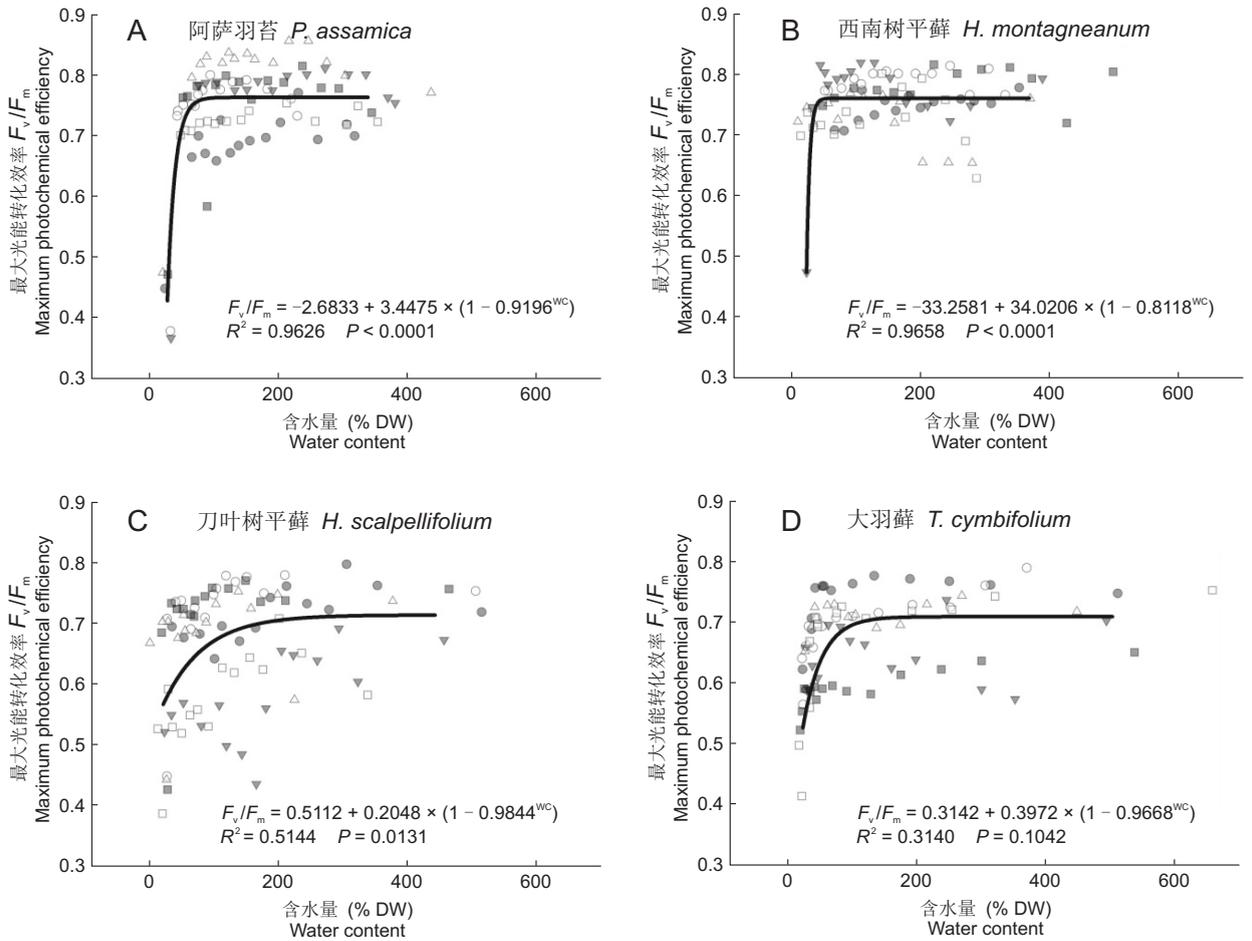


图 4 4 种附生苔藓光能转化效率对含水量变化的响应

Fig. 4 Relationship between F_v/F_m and water content (WC) in the four epiphytic bryophytes

0.244‰ ~ -30.480‰ ± 0.025‰, 与 Rice^[24] 研究泥炭藓的结果 ($\delta^{13}C$: -26.50‰ ~ -34.17‰) 和 Wasley 等^[25] 研究南极苔藓的结果 ($\delta^{13}C$: -22.87‰ ± 0.10‰ ~ -25.48‰ ± 0.11‰) 相近。有研究表明, 不同生活型植物的 $\delta^{13}C$ 值存在较大差异, 常绿乔木的 $\delta^{13}C$ 值最大, 其次为落叶乔木、常绿和落叶灌木及常绿草本, 落叶草本和苔藓的 $\delta^{13}C$ 值较小^[23]。与其他植物相比, 苔藓植物较低的 $\delta^{13}C$ 值说明它们的长期水分利用效率较低, 在一定程度上反映出苔藓植物能够对环境变化做出迅速的响应, 具有独特的生态适应策略。

研究表明, 生长于潮湿生境中的苔藓植物会表现出较高的 $\delta^{13}C$ 值^[25]。本研究中阿萨羽苔、西南树平藓和刀叶树平藓 3 种附生苔藓植物雨季具有较高的 $\delta^{13}C$ 值, 这可能与哀牢山地区降水充沛、湿度大, 雨季苔藓植物基本处于水分过饱和状态有关。水分超饱和状态将影响苔藓植物吸收 CO_2 ,

导致 CO_2 扩散受限, 叶片细胞内部 CO_2 浓度降低, 净光合速率降低, 从而导致苔藓光合产物的 $\delta^{13}C$ 值增高^[23, 25, 26]。

3.3 附生苔藓的光合、荧光特性对水分变化的响应

苔藓植物的含水量易随环境变化而变化, 在水分胁迫条件下, 苔藓植物就会迅速失水萎缩, 暂停生理活动, 当环境变湿时, 它们可迅速吸水而恢复正常的生理代谢活动^[27, 28]。水分变化对苔藓的光合速率有较大影响^[29], 过低和过高的含水量都会抑制苔藓植物光合作用^[30]。Tuba 等^[31] 研究发现, 山赤藓 (*Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr) 光合作用的最适含水量为 120% ~ 200%。本研究中 4 种附生苔藓植物最大净光合速率的最适含水量为 150% ~ 300%。

F_v/F_m 是 PS II 的最大光化学量子产量, 反映 PS II 反应中心最大的光能转换效率, 水分条件变化对 F_v/F_m 的影响明显。Csintalan 等^[32] 研究表明,

非胁迫条件下苔藓植物的 F_v/F_m 为 0.8 左右,一旦遭到胁迫,该参数会显著下降^[33]。本研究中,4种附生苔藓在 60%~80% 以上的含水量条件下,其 F_v/F_m 基本保持在 0.7~0.8,一旦含水量低于此临界值,其 F_v/F_m 急剧下降,光合作用会受到严重影响。这与衣艳君等^[34]对毛尖紫萼藓 (*Grimmia pilifera* P. Beauv.) 和 Hájek 等^[35]对泥炭藓 (*Sphagnum*) 的研究结果相似,表明苔藓植物的光合固碳需其含水量达到含水量阈值,并保证含水量维持在一个合适的范围内。

综上所述,4种附生苔藓植物具有较大的吸水能力、较低的持水力和较强脱水耐性;水分利用效率较低;苔藓植物的含水量需维持在合适条件下才能保证其光合作用,水分变化对苔藓植物的光合、荧光特性影响显著。

参考文献:

- [1] Barkman JJ. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes [M]. Assen, Netherlands: Van Gorcum & Comp. NV, 1958.
- [2] Benzing DH. Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- [3] Song L, Zhang YJ, Chen X, Li S, Lu HZ, Wu CS, Tan ZH, Liu WY, Shi XM. Water relations and gas exchange of fan bryophytes and their adaptations to microhabitats in an Asian subtropical montane cloud forest [J]. *J Plant Res*, 2015, 128(4): 573-584.
- [4] Zotz G, Hietz P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions [J]. *J Exp Bot*, 2001, 52(364): 2067-2078.
- [5] Kallio P, Karenlampi L. Photosynthesis in Mosses and Lichens [M]//Cooper JP ed. Photosynthesis and Productivity in Different Environments. Cambridge: Cambridge University Press, 1975: 393-423.
- [6] Song L, Liu WY, Ma WZ, Qi JH. Response of epiphytic bryophytes to simulated N deposition in a subtropical montane cloud forest in southwestern China [J]. *Oecologia*, 2012, 170(3): 847-856.
- [7] Song L, Liu WY, Nadkarni NM. Response of non-vascular epiphytes to simulated climate change in a montane moist evergreen broad-leaved forest in southwest China [J]. *Biol Conserv*, 2012, 152: 127-135.
- [8] Song L, Ma WZ, Yao YL, Liu WY, Li S, Chen K, Lu HZ, Cao M, Sun ZH, Tan ZH, Nakamura A. Bole bryophyte diversity and distribution patterns along three altitudinal gradients in Yunnan, China [J]. *J Veg Sci*, 2015, 26(3): 576-587.
- [9] 巩合德, 杨国平, 鲁志云, 刘玉洪, 曹敏. 哀牢山常绿阔叶林乔木树种的幼苗组成及时空分布特征 [J]. 生物多样性, 2011, 19(2): 151-157.
- Gong HD, Yang GP, Lu ZY, Liu YH, Cao M. Composition and spatio-temporal distribution of tree seedlings in an evergreen broad-leaved forest in the Ailao Mountains, Yunnan [J]. *Biodiversity Science*, 2011, 19(2): 151-157.
- [10] Ma WZ, Liu WY, Li XJ. Species composition and life forms of epiphytic bryophytes in old-growth and secondary forests in Mt. Ailao, SW China [J]. *Cryptogamie Bryol*, 2009, 30(4): 477-500.
- [11] 徐海清, 刘文耀. 云南哀牢山山地湿性常绿阔叶林附生植物的多样性和分布 [J]. 生物多样性, 2005, 13(2): 137-147.
- Xu HQ, Liu WY. Species diversity and distribution of epiphytes in the montane moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain, Yunnan [J]. *Biodiversity Science*, 2005, 13(2): 137-147.
- [12] Limm EB, Simonin KA, Bothman AG, Dawson TE. Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest [J]. *Oecologia*, 2009, 161(3): 449-459.
- [13] 郑新军, 李嵩, 李彦. 准噶尔盆地荒漠植物的叶片水分吸收策略 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(9): 893-905.
- Zheng XJ, Li S, Li Y. Leaf water uptake strategy of desert plants in the Junggar Basin, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(9): 893-905.
- [14] Kessler M, Siorak Y. Desiccation and rehydration experiments on leaves of 43 pteridophyte species [J]. *Am Fern J*, 2007, 97(4): 175-185.
- [15] Rosso AL, Muir PS, Rambo TR. Using transplants to measure accumulation rates of epiphytic bryophytes in forests of western Oregon [J]. *Bryologist*, 2001, 104(3): 430-439.
- [16] Hietz P. Diversity and conservation of epiphytes in a changing environment [J]. *Pure Appl Chem*, 1999, 70(11): 2114-2125.
- [17] Proctor MCF. How long must a desiccation-tolerant moss tolerate desiccation? Some results of 2 years' data logging on *Grimmia pulvinata* [J]. *Physiol Plantarum*, 2004, 122(1): 21-27.
- [18] Dilks TJK, Proctor MCF. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes [J]. *New Phytol*, 1979, 82(1): 97-114.
- [19] 吴鹏程. 苔藓植物生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [20] Farrant JM, Moore JP. Programming desiccation-tolerance: from plants to seeds to resurrection plants [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2011, 14(3): 340-345.
- [21] 杜晓濛, 田向荣, 李菁, 石进校. 脱水和复水过程中金发藓

- (*Polytrichum commune*) 与湿地匍灯藓 (*Plagiomnium acutum*) 叶绿素荧光特性变化的比较研究[J]. 生命科学研究, 2012, 16(6): 521-525.
- Du XM, Tian XR, Li J, Shi JX. Comparison on alternation of chlorophyll fluorescence between *Polytrichum commune* and *Plagiomnium acutum* during dehydration and rehydration[J]. *Life Science Research*, 2012, 16(6): 521-525.
- [22] Farquhar G, Richards R. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. *Funct Plant Biol*, 1984, 11(6): 539-552.
- [23] 吴骏恩, 刘文杰, 朱春景. 稳定同位素在植物水分来源及利用效率研究中的应用[J]. 西南林业大学学报, 2014, 34(5): 103-110.
- Wu JE, Liu WJ, Zhu CJ. Application of stable isotope techniques in the study of plant water sources and use efficiency[J]. *Journal of Southwest Forestry University*, 2014, 34(5): 103-110.
- [24] Rice SK. Variation in carbon isotope discrimination within and among *Sphagnum* species in a temperate wetland[J]. *Oecologia*, 2000, 123(1): 1-8.
- [25] Wasley J, Robinson SA, Lovelock CE, Popp M. Some like it wet-biological characteristics underpinning tolerance of extreme water stress events in Antarctic bryophytes[J]. *Funct Plant Biol*, 2006, 33(5): 443-455.
- [26] 吴玉环, 高谦, 程国栋, 于兴华, 曹同. 苔藓植物对全球变化的响应及其生物指示意义[J]. 应用生态学报, 2002, 13(7): 895-900.
- Wu YH, Gao C, Chen GD, Yu XH, Cao T. Response of bryophytes to global change and its bioindicator[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 13(7): 895-900.
- [27] 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[J]. 生态学报, 2002, 22(7): 1129-1134.
- Zhang YM, Cao T, Pan BR. A review on the studies of bryophyte ecology in arid and semi-arid areas[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(7): 1129-1134.
- [28] Proctor MCF, Oliver MJ, Wood AJ, Alpert P, Stark LR, Cleavitt NL, Mishler BD. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review[J]. *Bryologist*, 2007, 110(4): 595-621.
- [29] Silvola J. Moisture dependence of CO₂ exchange and its recovery after drying in certain boreal forest and peat mosses[J]. *Lindbergia*, 1991, 17(1): 5-10.
- [30] Zotz G, Büde B, Meyer A, Zellner H, Lange OL. Water relations and CO₂ exchange of tropical bryophytes in a lower montane rain forest in Panama[J]. *Plant Biology*, 1997, 110(1): 9-17.
- [31] Tuba Z, Csintalan Z, Proctor MCF. Photosynthetic responses of a moss, *Tortula ruralis*, ssp. *ruralis*, and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration[J]. *New Phytol*, 1996, 133(2): 353-361.
- [32] Csintalan Z, Proctor MCF, Tuba Z. Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm[J]. *Ann Bot*, 1999, 84(2): 235-244.
- [33] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学报, 1999, 16(4): 444-448.
- Zhang SR. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [34] 衣艳君, 刘家尧. 毛尖紫萼藓 (*Grimmia pilifera* P. Beauv) PS II 光化学效率对脱水和复水的响应[J]. 生态学报, 2007, 27(12): 5238-5244.
- Yi YJ, Liu JY. Photochemical analysis of PS II in response to dehydration and rehydration in moss *Grimmia pilifer* P. Beauv[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5238-5244.
- [35] Hájek T, Beckett RP. Effect of water content components on desiccation and recovery in *Sphagnum* mosses[J]. *Ann Bot*, 2008, 101(1): 165-173.

(责任编辑: 张平)