

网络出版时间:2018-11-06 16:58

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2019.05.014

网络出版地址:http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20181106.1657.028.html

保存光强对耐干藓生理特性与营养繁殖的影响

郭玥微^{a,b}, 赵允格^b

(西北农林科技大学 a 资源环境学院, b 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

【摘要】【目的】研究不同保存光强对耐干藓生理特性与营养繁殖的影响,为耐干藓营养繁殖及人工培养提供理论依据。【方法】以黄土丘陵区常见 3 种耐干藓优势种(扭口藓、土生对齿藓、短叶对齿藓)为材料,在 0 lx(遮光, L0)、20 lx(避光, L1)、4 000 lx(温室, L2)下以干燥状态保存 89 d,测定保存前后配子体生理指标(叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白质、丙二醛含量)与萌发参数(配子体萌发率、配子体增加量、配子体活力指数),研究不同保存光强对耐干藓生理特性与营养繁殖的影响。【结果】除了土生对齿藓和短叶对齿藓的叶绿素含量以及短叶对齿藓 L0、L2 处理的可溶性糖含量外,不同光照处理的 3 个藓种的不同生理指标均高于保存前。随着光强的增加,土生对齿藓和短叶对齿藓的叶绿素含量总体均呈现下降的趋势,扭口藓叶绿素含量则先增加后下降;扭口藓可溶性糖含量下降,土生对齿藓可溶性糖含量无显著变化,短叶对齿藓可溶性糖含量先增加后下降;扭口藓和土生对齿藓的可溶性蛋白质含量增大,短叶对齿藓的可溶性蛋白质含量则先增加后下降;扭口藓和短叶对齿藓的丙二醛含量先增后减,土生对齿藓的丙二醛含量呈现先下降后增加的趋势。随着光强的增加,扭口藓萌发参数均呈增加的趋势,土生对齿藓的萌发参数变化均不显著,短叶对齿藓的萌发参数均呈降低趋势。叶绿素含量与配子体萌发率存在显著正相关($P < 0.05$),可溶性蛋白质含量则与配子体萌发率存在极显著正相关($P < 0.01$),可溶性糖含量与配子体增加量有极显著负相关关系($P < 0.01$)。可知叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白质含量变化对藓类复水后的营养繁殖结果影响较大。【结论】长期干燥期间,光强影响藓类细胞膜渗透性,使其生理特性与营养繁殖能力发生明显变化。不同耐干藓适宜的保存光强存在差异。

【关键词】 藓类;保存光强;生理特性;营养繁殖;耐干性

【中图分类号】 Q949.350.5

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2019)05-0110-08

Effects of light intensity on physiological characteristics and regenerative capacity of desiccation-tolerant mosses after air-dry storage

GUO Yuewei^{a,b}, ZHAO Yunge^b

(a College of Natural Resources and Environment, b State Key Laboratory of Soil Erosion and Dry-land Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】 This study investigated the effects of different light intensities on physiological characteristics and vegetative propagation of desiccation-tolerant mosses after storage to provide theoretical foundation for vegetative propagation and artificial cultivation of desiccation-tolerant mosses. 【Method】 Three dominant species of common desiccation-tolerant mosses in the Loess hilly region of China, including *Barbula unguiculata*, *Didymodon vinealis* and *Didymodon tectorum*, were collected and stored at three light intensity gradients in a dry environment for 89 days. The three light intensity gradients were 0 lx

【收稿日期】 2018-03-29

【基金项目】 国家自然科学基金项目(41571268, 41271298)

【作者简介】 郭玥微(1992—),女,山西太原人,硕士,主要从事苔藓植物生理与繁殖研究。

【通信作者】 赵允格(1971—),女,陕西咸阳人,研究员,博士生导师,主要从事生物土壤结皮及其生态功能研究。

E-mail: zyunge@ms.iswc.ac.cn

(shading, L0), 20 lx (away from light, L0) and 4 000 lx (in greenhouse, L2). The physiological indices (contents of chlorophyll, soluble sugar, soluble protein and malondialdehyde) and germination parameters (gametophyte germination percentage, gametophyte increment and gametophyte vigor index) of moss gametophytes were investigated before and after storage to determine the effects of different light intensities on the physiological characteristics and vegetative propagation of desiccation-tolerant mosses after storage. **【Result】** Except for chlorophyll contents of *D. vinealis* and *D. tectorum* and soluble sugar contents of *D. tectorum* in L0 and L2 treatments, all physiological indices of the three mosses at each light intensity after storage were higher than before storage. When light intensity increased, chlorophyll contents of *D. vinealis* and *D. tectorum* generally decreased, while contents of *B. unguiculata* increased at first and decreased thereafter. The soluble sugar content of *B. unguiculata* decreased with increasing light intensity, while content of *D. tectorum* increased at first and then decreased. The soluble sugar content of *D. vinealis* showed no significant difference among light intensities. The soluble protein content of *B. unguiculata* and *D. tectorum* continuously increased when the light intensity increased, while that of *D. tectorum* increased at first followed by decrease. The malondialdehyde contents of *B. unguiculata* and *D. tectorum* increased first and then decreased with increasing light intensity, whereas that of *D. vinealis* had an opposite trend. When light intensity increased, the germination parameters of *B. unguiculata* increased, while that of *D. tectorum* decreased. There were no significant differences in germination parameters among the light intensities in *D. vinealis*. Gametophyte germination percentage was significantly positively correlated with chlorophyll content ($P < 0.05$) and soluble protein content ($P < 0.01$), while gametophyte increment was significantly negatively correlated with soluble sugar content ($P < 0.01$). These correlations indicate changes in contents of chlorophyll, soluble sugar and soluble protein had significant effect on vegetative propagation of mosses after rehydration. **【Conclusion】** Light intensity had significant effect on membrane permeability of mosses and caused significant changes in physiological characteristics and vegetative propagation capacity of mosses during long-term dry. The adaptive storage light intensity of desiccation-tolerant mosses varied with species.

Key words: mosses; light intensity during storing; physiological characteristic; vegetative propagation; desiccation-tolerance

苔藓植物是植物界中的一大类群,在全世界广泛分布,是许多地区的主要植被^[1]。在干旱半干旱地区,以藓类为优势物种的藓结皮具有提高土壤肥力、增加地表稳定性、影响碳循环与氮循环等生态功能^[2-6]。已有研究表明,通过人工接种与培养藓结皮可促进干旱半干旱地区的生态修复^[7-8]。陈彦芹等^[9]对比了不同接种材料对人工藓结皮形成发育的影响,发现藓类植物茎叶碎片可以作为接种材料,且接种效果优于其他材料。Xiao等^[7]以茎叶碎片为接种材料,在野外成功培养出人工藓结皮。

迄今,藓结皮的人工培养已成为国内外生物结皮研究的热点,诸多研究探讨了不同种类苔藓植物的人工接种与培养方法,取得许多有价值的研究进展^[10-12]。然而,已有研究很少关注藓类植物营养繁殖能力对藓结皮接种及形成发育的影响。陆生苔藓植物属于变水植物,在干燥环境下体内水分迅速流

失并休眠,干燥时间、干燥频率及保存环境等都可影响藓类复水后再生新个体的能力^[13-15]。藓类植物的生理特性及营养繁殖能力可随环境温度和干燥时长而变化^[16],这表明藓类的保存方式对其营养繁殖能力有重要影响。虽然自然界中的藓类可通过干燥休眠避免高光强的伤害,但有研究发现光强不同时干燥的小曲尾藓(*D. palustris*)的生理特性存在明显差异,而耐干性更强的拟山墙藓(*T. uraliformis*)生理特性几乎不受光强影响^[17],这表明保存期间外界光强会影响藓类的生理特性,同时也表明不同藓种对光强的适应性存在差异。因此,保存时的光强可能影响藓类的生理特性和营养繁殖能力,进而影响人工藓结皮接种后的形成和发育。但目前鲜有研究关注干燥条件下光强对苔藓植物生理特性及营养繁殖的影响,导致藓结皮人工培养的不确定性。为此,本研究以黄土丘陵区常见耐干藓种扭口藓(*Barbula*

unguiculata)、土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)、短叶对齿藓(*Didymodon tectorum*)为材料,研究了保存时不同光强对耐干藓生理特性与营养繁殖的影响,以揭示不同光照条件对干燥藓类生理特性及其营养繁殖能力的影响,为耐干藓营养繁殖及人工培养生物结皮应用实践提供更多理论支持。

1 材料与方法

1.1 采样区概况

试验样品采集于陕西省延安市安塞县(109°19'E, 36°51'N),该地区为典型黄土丘陵区,海拔 1 068~1 309 m,年平均气温 8.8℃,1 月与 7 月的月平均气温分别为-7.2 和 22.8℃,年平均降水量 500 mm 且 60%以上集中在 6—9 月^[18]。安塞地区经多年退耕还林(草)后,生物结皮发育良好,平均盖度可达 70%以上,且以丛藓科为主,包括土生对齿藓(*Didymodon vinealis*)、绿色流苏藓(*Crossidium squamigerum*)、细叶扭口藓(*Barbula perobtusata*)、扭口藓(*Barbula unguiculata*)、短叶对齿藓(*Didymodon tectorum*)、银叶真藓(*Bryum argenteum*)等^[19-20]。采样区域维管植物优势种为侧柏(*Platycladus orientalis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、柳枝稷(*Panicum virgatum*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、早熟禾(*Poa pratensis*)等。

1.2 样品的收集与保存

2016 年 11 月,分别采集扭口藓、土生对齿藓、短叶对齿藓 3 种优势种的结皮,3 种藓类为当地藓结皮的主要物种,也广泛分布于我国乃至全世界^[21]。扭口藓结皮采集于林地,样地草本植物多为长芒草与铁杆蒿;土生对齿藓结皮采集于退耕多年的农田,冬季大多受阳光直接照射;短叶对齿藓结皮采集于公路边坡,部分结皮采集于长芒草、沙棘、早熟禾等维管植物下方。样品采集时,结皮中大部分藓类配子体处于干燥状态。将采集的扭口藓结皮、土生对齿藓结皮和短叶对齿藓结皮在黑暗处阴干 24~48 h,干燥后组织含水量分别为 1.27%,4.67%和 1.39%,装入自封袋运回实验室。

1.3 试验设计

保存试验之前,取下干燥的扭口藓、土生对齿藓、短叶对齿藓成熟配子体并复水,复水后组织含水量分别为 48.19%,51.23%和 48.24%,取部分配子体进行人工培养并测定配子体萌发率、配子体增加

量、配子体活力指数 3 项萌发参数,同时测定接种材料的叶绿素含量、可溶性糖含量、可溶性蛋白质含量、丙二醛(MDA)含量 4 项生理指标。取干燥的扭口藓、土生对齿藓、短叶对齿藓的结皮,分别在 0 lx(遮光, L0), 20 lx(避光, L1)和 4 000 lx(温室, L2)3 个光强(光照周期为 12 h)下于自封袋内密封保存,其中 L0 处理的藓结皮加遮光布覆盖, L1 和 L2 处理将藓结皮在光强分别为 20 与 4 000 lx 的培养箱中存放,3 种处理藓结皮均在 17℃恒温(上下浮动误差不超过 1℃)条件下存放 89 d,之后取出样品,选取成熟配子体复水,再次测定样品生理指标与萌发参数。保存试验之前测得 3 种耐干藓配子体含水量均低于 10%,保存期间空气湿度为 55%,保存后配子体含水量仍低于 10%。因耐干藓保存 197 d 时仍可再生新配子体^[22],故本研究将保存时长设为 89 d。

1.4 生理指标与萌发参数的测定

1.4.1 生理指标^[16] 将耐干藓成熟配子体复水后用滤纸充分吸去表面水分,用乙醇提取法测定叶绿素含量,用蒽酮比色法测定可溶性糖含量,用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白质含量,用硫代巴比妥酸比色法测定丙二醛含量,每项指标重复测定 3 次,用耐干藓的组织含水量将上述指标换算为干基。

1.4.2 萌发参数 用文献^[16]的方法测定。用带盖 6 孔板(长 126 mm,宽 85 mm,高 23 mm,孔径 35 mm,孔深 12 mm)培养藓类配子体,备用。将过孔径 0.25 mm 筛的黄绵土分别装入 6 孔板各小孔中,加蒸馏水湿润土壤使其含水量达到田间持水量(23%)。切取耐干藓配子体尖端(2 mm),复水后接种至黄绵土表面并盖上 6 孔板盖,每孔 5 个材料,一个 6 孔板为 1 个重复,3 重复共 90 个配子体,另设不接种配子体的 6 孔板为空白对照。将 6 孔板用塑料膜包裹后放入 AGC-D003N 型人工气候室,设定光照周期 12 h,光照强度 4 500~5 500 lx,温度 17℃,空气湿度 60%~70%。培养期间保持土壤含水量不变,记录新配子体萌发时间,萌发后每隔 5 d 观察并记录 1 次新配子体增加个数,观察 5 次后结束培养,此时对照组仍未萌发配子体。参考种子的简化活力指数计算公式(发芽率×生长量^[23])计算藓类的配子体活力指数,本研究以配子体增加量表示生长量,分别按下述公式计算配子体的萌发率、增加量、活力指数,其中配子体活力指数可综合表示藓类配子体的营养繁殖能力。

配子体萌发率=已萌发材料数/总材料数×100%，
配子体增加量=新配子体数/总材料数，
配子体活力指数=配子体萌发率×配子体增加量。

1.5 数据处理

采用统计分析软件 SPSS 22.0 (Chicago, IL, USA) 进行单因素方差分析 (ANOVA) 和 Pearson 相关分析;用最小显著性差异法 (LSD) 进行多重比较 ($P<0.05$)。

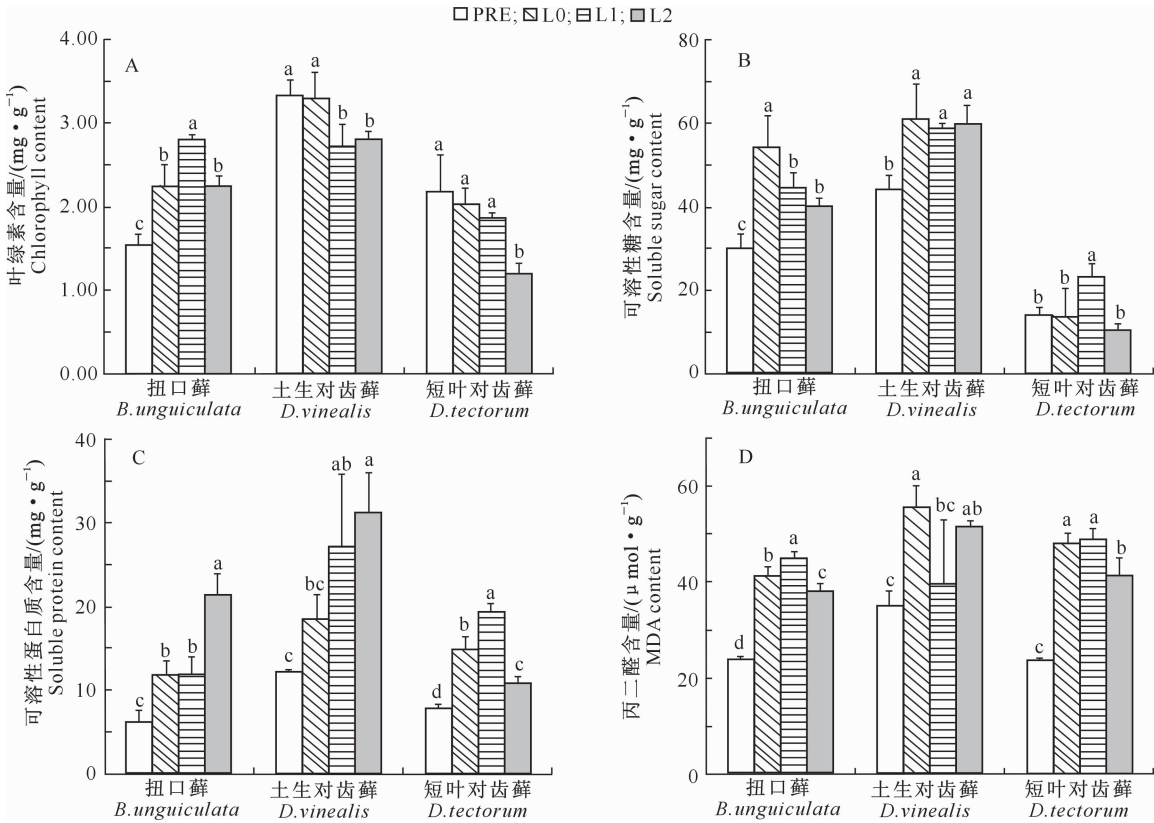
2 结果与分析

2.1 不同光强对干燥藓类生理特性的影响

2.1.1 叶绿素含量 如图 1-A 所示,土生对齿藓与短叶对齿藓的叶绿素含量均呈现随光强的增加而下降的趋势,而扭口藓叶绿素含量先增加后下降。土生对齿藓 L0 处理 (0 lx) 的叶绿素含量比保存前减少了 1.01%,但与保存前差异不显著,L1 (20 lx) 与 L2 (4 000 lx) 处理显著低于保存前,分别下降了 18.69%与 15.97%。L0、L1、L2 处理短叶对齿藓叶

绿素含量分别比保存前下降了 7.06%,15.07%和 45.24%,但仅 L2 处理与保存前存在显著差异。各处理扭口藓叶绿素含量均显著高于保存前,L0、L1、L2 处理分别比保存前增加了 46.63%,83.52%和 46.56%。

2.1.2 可溶性糖含量 图 1-B 显示,不同光强下保存 89 d 后扭口藓与土生对齿藓的可溶性糖含量均显著高于保存前,扭口藓可溶性糖含量随光强的增加而下降,而土生对齿藓可溶性糖含量在各光强处理间差异不显著。随光强的增加,短叶对齿藓可溶性糖含量先增加后下降,仅 L1 处理与保存前存在显著差异。扭口藓和土生对齿藓 L0、L1、L2 处理可溶性糖含量分别为保存前的 1.81,1.48,1.34 倍和 1.38,1.33,1.36 倍。对短叶对齿藓而言,L0、L2 处理可溶性糖含量分别比保存前下降 3.40%和 25.36%,L1 处理可溶性糖含量则比保存前增加了 64.81%。



图柱上标不同字母表示同一藓种各处理间差异显著 ($P<0.05$)。

PRE. 保存前;L0. 0 lx 光强下保存;L1. 20 lx 光强下保存;L2. 4 000 lx 光强下保存。下同

Different letters indicate significant differences ($P<0.05$) among treatments for same species.

PRE. Before storage;L0. Storage at 0 lx;L1. Storage at 20 lx;L2. Storage at 4 000 lx. The same below

图 1 3 种藓类保存前与不同光强下保存 89 d 后生理特性的比较

Fig. 1 Physiological characteristics of the three moss species before storage and after 89 d dry period at three light intensities

2.1.3 可溶性蛋白质含量 图 1-C 表明,各光强处理下 3 个藓种的可溶性蛋白质含量均显著高于保存前(除 L0 处理土生对齿藓外)。扭口藓与土生对齿藓的可溶性蛋白质含量均随光强的增加而增大,扭口藓和土生对齿藓 L0、L1、L2 处理可溶性蛋白质含量分别为保存前的 1.89,1.90,3.41 倍和 1.50,2.23,2.55 倍。随光强的增加,短叶对齿藓的可溶性蛋白质含量则先增加后下降,L0、L1 和 L2 处理分别为保存前的 1.87,2.43 和 1.37 倍。

2.1.4 MDA 含量 如图 1-D 所示,不同光强下保存的 3 种藓的 MDA 含量均显著高于保存前(除 L1 处理土生对齿藓外)。随光强的增加,扭口藓和短叶对齿藓 MDA 含量呈先增加后下降趋势,而土生对齿藓 MDA 含量呈先下降后增加的趋势。L0、L1、L2 处理的 MDA 含量与保存前相比,扭口藓分别增加了 71.32%,86.76%和 58.70%,土生对齿藓分别增加了 58.25%,12.82%和 46.67%,短叶对齿藓分别增加了 103.13%,106.48%和 74.29%。

2.2 不同光强对干燥藓类营养繁殖的影响

观察发现,保存 89 d 后,土生对齿藓和短叶对齿藓在接种第 6 天萌发,扭口藓在接种第 11 天萌发,萌发时间与保存之前相同。不同光强对干燥藓类营养繁殖的影响见图 2。图 2-A 显示,在不同光

强下保存后,土生对齿藓配子体萌发率与保存前差异不显著;扭口藓萌发率随光强的增加而增大,其中 L0 处理显著低于保存前,而 L1、L2 处理与保存前差异不显著;短叶对齿藓 L0 和 L1 处理与保存前差异不显著,但 L2 处理显著低于保存前。扭口藓 L0 处理萌发率比保存前下降 31.67%,L1 和 L2 处理分别增加 3.16%和 12.54%;土生对齿藓 L1 处理萌发率与保存前相同,L0 和 L2 处理萌发率均下降了 1.11%;短叶对齿藓 L0、L2 处理萌发率分别比保存前下降 0.56%和 35.59%,L1 处理萌发率则比保存前增加 1.69%。

图 2-B 显示,3 个光强处理扭口藓、土生对齿藓配子体增加量均低于保存前,且随光强的增加而增加,L0、L1 处理显著低于保存前;扭口藓 3 个光强处理有显著差异,而土生对齿藓 3 个光强处理间差异不显著。短叶对齿藓配子体增加量则呈现随光强的增加而下降的趋势。与保存前相比,扭口藓 L0、L1、L2 处理的配子体增加量分别减少了 60.32%,24.98%和 21.37%,土生对齿藓分别降低了 31.50%,26.61%和 21.50%。对短叶对齿藓而言,L0 处理配子体增加量比保存前高 8.92%,L1 处理较保存前下降了 0.47%,但 L0、L1 处理与保存前差异均不显著;L2 处理则比保存前显著降低了 30.05%。

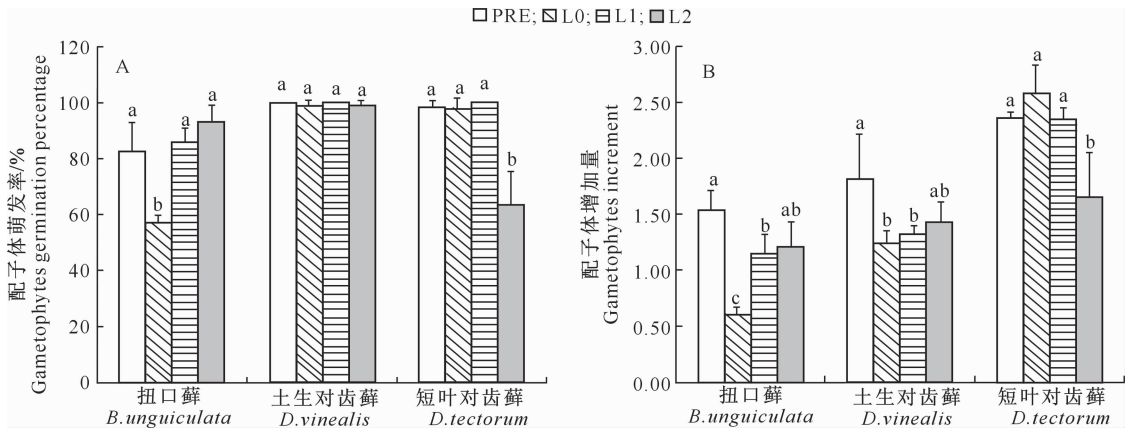


图 2 3 种藓类保存前与不同光强下保存 89 d 后营养繁殖结果的比较

Fig. 2 Vegetative propagation of the three moss species before storage and after the 89 d dry period at three light intensities

表 1 显示,与保存前相比,扭口藓 L0、L1、L2 处理配子体活力指数均降低,分别下降了 73.08% ($P<0.05$),23.14%和 12.12%;土生对齿藓 L0、L1、L2 处理也均降低,分别下降 32.26% ($P<0.05$),26.61% ($P<0.05$)和 22.37%;短叶对齿藓

L0、L1 处理配子体活力指数分别增加 8.28%和 1.19%,而 L2 处理下降 54.96% ($P<0.05$)。扭口藓、土生对齿藓配子体活力指数均随保存光强的增加而增大,短叶对齿藓配子体活力指数随光强的增加而下降。

表 1 不同光强保存前后 3 种藓类的配子体活力指数
Table 1 Gametophyte vigor index of the three mosses at different treatments

处理 Treatment	扭口藓 <i>B. unguiculata</i>	土生对齿藓 <i>D. vinealis</i>	短叶对齿藓 <i>D. tectorum</i>
PRE	1.28±0.15 a	1.82±0.40 a	2.33±0.05 a
L0	0.35±0.04 b	1.23±0.12 b	2.52±0.25 a
L1	0.99±0.15 a	1.33±0.07 b	2.36±0.10 a
L2	1.13±0.21 a	1.41±0.18 ab	1.05±0.26 b

注:数据为“平均值±标准差”。同列数据后标不同小写字母表示同一藓种各处理间差异显著($P<0.05$)。PRE. 保存前;L0. 0 lx;L1. 20 lx;L2. 4 000 lx。
Note:Data were “means±SE”. Different lowercase letters in the same line indicate significant differences ($P<0.05$) among treatments for same species. PRE. Before storage;L0. 0 lx;L1. 20 lx;L2. 4 000 lx.

2.3 不同光强保存前后耐干藓生理特性与营养繁殖的关系

对测定指标进行 Pearson 相关分析,结果(表 2)显示,3 种耐干藓的可溶性糖含量与叶绿素、可溶性蛋白质含量间均存在极显著正相关关系($P<0.01$),与配子体增加量则存在极显著负相关关系($P<0.01$)。可溶性蛋白质含量与 MDA 含量和配

子体萌发率存在极显著正相关关系($P<0.01$);叶绿素含量与可溶性蛋白质含量和配子体萌发率有显著正相关关系($P<0.05$)。配子体萌发率、配子体增加量、配子体活力指数之间均呈极显著正相关($P<0.01$)。可知,叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白质含量变化对藓类复水后的营养繁殖结果影响较大。

表 2 不同光强保存前后 3 种藓类生理指标与萌发参数间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients among physiological indices and germination parameters of mosses in different treatments

变量 Variables	叶绿素 Chlorophyll	可溶性糖 Sugar	可溶性蛋白质 Protein	丙二醛 MDA	配子体萌发率 Germination	配子体增加量 Increment
可溶性糖 Sugar	0.722**					
可溶性蛋白质 Protein	0.343*	0.522**				
丙二醛 MDA	0.206	0.310	0.517**			
配子体萌发率 Germination	0.443*	0.138	0.460**	0.154		
配子体增加量 Increment	-0.290	-0.668**	-0.108	0.005	0.505**	
配子体活力指数 VI	-0.076	-0.326	0.191	0.225	0.689**	0.964**

注: * 表示相关性达到显著水平($P<0.05$), ** 表示相关性达到极显著水平($P<0.01$)。
Note: * indicates significant correlation ($P<0.05$), ** indicates very significant correlation ($P<0.01$).

3 讨论

耐干藓干燥后再度复水,仍可恢复生理活动并再生新个体^[14,24],多项研究均以干燥藓结皮为接种材料,成功培养出人工藓结皮^[9-11]。但耐干藓的营养繁殖能力随干燥时间的延长而显著下降^[25],可见长期休眠对耐干藓再生有不利影响,本研究干燥保存 89 d 后耐干藓配子体增加量与配子体活力指数总体低于保存前,也说明了这一观点,这是因为干燥事件加剧了耐干藓膜脂过氧化,使细胞受损。而干燥时间相同时,耐干藓萌发参数随外界光强的增加变化规律不同,光强增加时,扭口藓配子体活力指数增加,而短叶对齿藓配子体活力指数下降,土生对齿藓配子体活力指数则无显著差异,说明不同藓种营养繁殖能力对光照的响应不同。虽然自然环境中高光强常伴随高温,但本研究中各处理均在 17 ℃ 下进行,且前期研究表明 25 ℃ 保存时扭口藓营养繁殖能力弱于 17 ℃^[16],而本研究中 17 ℃ 下有光照时扭口

藓营养繁殖能力显著高于遮光时,说明本试验中藓类营养繁殖能力的差异是由光强变化所致,而非温度变化引起的。

苔藓植物形体微小,受微环境影响很大^[25]。有研究发现,旱生环境中的耐干藓类比水生环境中不耐干的藓类更易从胁迫中恢复^[17,26]。本研究中,土生对齿藓的萌发参数在不同光强间差异均不显著,这可能与其耐干性较强^[20],不易受干燥事件影响有关;扭口藓与短叶对齿藓萌发参数随光强的增加变化趋势明显不同,这可能也与其生理特性不同有关。

研究发现,耐干藓复水后代谢恢复迅速,例如叶绿素荧光特性几分钟内即可恢复到一定水平^[27]。Pearson 相关分析发现,配子体萌发率与叶绿素含量、可溶性蛋白含量呈正相关关系,叶绿素与蛋白质含量恢复可能有利于新配子体萌发。可溶性糖是耐干藓类细胞严重失水时蛋白质与质膜的主要保护物质^[28]。有研究者发现,土生对齿藓在干燥—复水过程中可溶性糖含量随干燥时间的延长及干燥强度的

增加而上升^[29]。本研究中,配子体增加量与可溶性糖含量呈负相关关系,可能是因为干燥胁迫水平升高导致可溶性糖含量增加,同时营养繁殖能力下降。而且,不同光强下保存 89 d 后土生对齿藓的可溶性糖含量均显著高于保存前,但 3 个光强处理间差异不显著,说明光强变化对干燥土生对齿藓细胞保护水平影响较小。随光强的增加,扭口藓可溶性糖含量下降,而短叶对齿藓先增加后下降,可见二者细胞中的保护物质对光照的响应不同。干燥胁迫期间,细叶小羽藓的可溶性糖含量及保护酶活性等指标随遮光条件的不同而改变^[30],这也说明光强对藓类生理特性有影响。Guo 等^[16]发现,不同温度可通过促进或抑制长期干燥期间藓类的细胞受损程度,进而改变其营养繁殖能力。本研究中光强最大(4 000 lx)时扭口藓和短叶对齿藓的 MDA 含量均低于遮光时,说明光照并未促进细胞膜受损;短叶对齿藓营养繁殖能力随光强的增加而下降,这可能与其叶绿素、可溶性糖、可溶性蛋白含量下降有关。

本研究中,光强变化对 3 种耐干藓的叶绿素含量与可溶性蛋白质含量都有明显影响。L1、L2 处理土生对齿藓和短叶对齿藓叶绿素含量低于 L0 处理,说明干燥期间外界光照对复水后的叶绿素恢复不利;L1 处理扭口藓叶绿素含量高于 L0 处理,但 L2 处理叶绿素含量下降。可溶性蛋白质含量与细胞代谢水平及酶活性有一定关联,复水时耐干藓可快速合成蛋白质^[31]。本研究中,扭口藓与土生对齿藓可溶性蛋白质含量随光强的增加而增大,说明光照有利于这 2 种藓类复水后蛋白质的恢复。虽然多项研究表明,高光强或辐射可加剧干燥胁迫对藓类的氧化损伤,导致光合色素与蛋白质含量发生变化^[17,32],但本研究中 L0 处理扭口藓 MDA 含量与营养繁殖能力均低于 L1 处理,L2 处理短叶对齿藓 MDA 含量和营养繁殖能力均低于 L0 和 L1 处理,表明光强较低时氧化损伤可能不是导致藓类营养繁殖能力下降的直接原因。有研究表明,光照可通过光敏色素等光受体刺激休眠种子并改变其细胞膜渗透性,但多为离子通道与膜蛋白等结构方面的变化而非代谢方面的变化^[33-35],这是由于干燥种子代谢不活跃,抑制了光敏色素的转化与合成^[36]。本研究所用耐干藓在保存期间含水量低于 5%,此时新陈代谢亦几乎停止^[37-38]。长期干燥期间光强可能通过影响耐干藓配子体细胞膜结构,使其复水后的细胞活动发生变化,导致生理指标出现差异。以短叶对齿藓为例,其渗透调节物质可溶性糖和可溶性蛋白

质的含量均随光强的增加而先增加后减少,且光强为 4 000 lx 时均最低,即此光强下保存一段时间后复水,细胞膜渗透性可能发生了变化,从而使得叶绿素含量也显著低于其他处理,继而影响配子体的营养繁殖结果。因此,藓结皮接种材料保存期间,室内光照强度的差异可能会导致接种后人工结皮发育结果不同,故在适宜光强下保存接种材料将更有利于藓结皮的人工培养。

4 结 论

与保存前相比,干燥保存 89 d 使得扭口藓、土生对齿藓、短叶对齿藓营养繁殖能力总体下降,且保存期间光照会影响耐干藓的细胞膜渗透性,导致配子体复水后生理特性与营养繁殖能力发生明显变化。光强增加时扭口藓营养繁殖能力增强,而短叶对齿藓营养繁殖能力下降,土生对齿藓营养繁殖能力无显著变化。耐干藓的配子体萌发率或配子体增加量与叶绿素含量、可溶性蛋白含量及可溶性糖含量存在明显关联,说明耐干藓干燥休眠期间,光照使其细胞膜渗透性发生变化,影响了复水后的恢复能力。本研究中,遮光保存后短叶对齿藓营养繁殖能力最强,扭口藓营养繁殖能力则为 4 000 lx 下保存后最强,不同光强对土生对齿藓的营养繁殖能力无显著影响。

[参考文献]

- [1] 胡人亮. 苔藓植物学 [M]. 北京:高等教育出版社,1987:1-14.
Hu R L. Bryology [M]. Beijing: Higher Education Press, 1987: 1-14.
- [2] 徐 杰,白学良,田桂泉,等. 腾格里沙漠固定沙丘结皮层藓类植物的生态功能及与土壤环境因子的关系 [J]. 中国沙漠, 2005, 25(2): 234-242.
Xu J, Bai X L, Tian G Q, et al. Ecological function of mosses in biotic crusts on fixed dunes on the Tengger Desert and its relation with soil factors [J]. Journal of Desert Research, 2005, 25(2): 234-242.
- [3] 王雪芹,张元明,张伟民,等. 古尔班通古特沙漠生物结皮对地表风蚀作用影响的风洞实验 [J]. 冰川冻土, 2004, 26(5): 632-638.
Wang X Q, Zhang Y M, Zhang W M, et al. Wind tunnel experiment of biological crust effect on wind erodibility of sand surface in Gurbantonggut Desert, Xinjiang [J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2004, 26(5): 632-638.
- [4] Gao L Q, Bowker M A, Xu M X, et al. Biological soil crusts decrease erodibility by modifying inherent soil properties on the Loess Plateau, China [J]. Soil Biology & Biochemistry, 2017, 105: 49-58.

[5] 王爱国,赵允格,许明祥,等. 黄土丘陵区不同演替阶段生物结皮对土壤 CO₂ 通量的影响 [J]. 应用生态学报,2013,24(3): 659-666.
Wang A G, Zhao Y G, Xu M X, et al. Effects of biological soil crust at different succession stages in hilly region of Loess Plateau on soil CO₂ flux [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013,24(3):659-666.

[6] Reed S C, Coe K K, Sparks J P. Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility [J]. Nature, 2012,10(2):752-755.

[7] Xiao B, Zhao Y G, Wang Q H, et al. Development of artificial moss-dominated biological soil crusts and their effects on runoff and soil water content in a semi-arid environment [J]. Journal of Arid Environments, 2015,117:75-83.

[8] Zhao Y G, Bowker M A, Zhang Y M, et al. Biological soil crusts an organizing principle in drylands [M]. Berlin: Springer, 2016: 499-523.

[9] 陈彦芹,赵允格,冉茂勇. 黄土丘陵区藓结皮人工培养方法试验研究 [J]. 西北植物学报,2009,29(3):586-592.
Chen Y Q, Zhao Y G, Ran M Y. Experimental research on artificial culture of mosses crusts in hilly Loess Plateau region [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(3): 586-592.

[10] 杨永胜,冯伟,袁方,等. 快速培育黄土高原苔藓结皮的关键影响因子 [J]. 水土保持学报,2015,29(4):289-294.
Yang Y S, Feng W, Yuan F, et al. Key influential factors of rapid cultivation of moss crust on Loess Plateau region [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2015, 29(4): 289-294.

[11] 杨延哲,张侃侃,杨永胜,等. 毛乌素沙地苔藓结皮的野外人工培育技术 [J]. 水土保持通报,2016,36(2):165-170.
Yang Y Z, Zhang K K, Yang Y S, et al. Field artificial cultivation technology of moss dominated crust in Mu Us Sandland [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2016, 36(2): 165-170.

[12] Antoninka A J, Bowker M A, Reed S C, et al. Production of greenhouse-grown biocrust mosses and associated cyanobacteria to rehabilitate dryland soil function [J]. Restoration Ecology, 2016,24(3):324-335.

[13] Stark L R, Greenwood J L, Brinda J C. Desiccated *Syntrichia ruralis* shoots regenerate after 20 years in the herbarium [J]. Journal of Bryology, 2016,39(1):85-93.

[14] Stark L R, Nichols L, Mclethie D N, et al. Age and sex-specific rates of leaf regeneration in the Mojave Desert moss *Syntrichia caninervis* [J]. American Journal of Botany, 2004, 91(1):1-9.

[15] Burch J. Some mosses survive cryopreservation without prior pretreatment [J]. Bryologist, 2003,106(2):270-277.

[16] Guo Y W, Zhao Y G. Effects of storage temperature on the physiological characteristics and vegetative propagation of desiccation-tolerant mosses [J]. Biogeosciences, 2018,15:797-808.

[17] Seel W, Hendry G, Atherton N, et al. Radical formation and accumulation *in vivo*, in desiccation tolerant and intolerant mosses [J]. Free Radic Res Commun, 1991,15(3):133-141.

[18] Zhang G H, Liu G B, Wang G L, et al. Effects of vegetation cover and rainfall intensity on sediment-bound nutrient loss, size composition and volume fractal dimension of sediment particles [J]. Pedosphere, 2011,21(5):676-684.

[19] 赵允格,许明祥,王全九,等. 黄土丘陵区退耕地生物结皮理化性状初报 [J]. 应用生态学报,2006,17(8):1429-1434.
Zhao Y G, Xu M X, Wang Q J, et al. Physical and chemical propertis of soil bio-crust on rehabilitated grassland in hilly Loess Plateau of China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006,17(8):1429-1434.

[20] 杨雪伟,赵允格,许明祥. 黄土丘陵区藓结皮优势种形态结构差异 [J]. 生态学杂志,2016,35(2):370-377.
Yang X W, Zhao Y G, Xu M X. Variation of morphological structure of dominant species in moss crusts in hilly Loess Plateau region [J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(2): 370-377.

[21] 高谦. 扭口藓属 [M]//高谦. 中国苔藓志:第2卷. 北京:科学出版社,1996:171-193.
Gao Q. *Barbula* Hedw [M]//Gao Q. Bryophytes in China: Volume 2. Beijing: Science Press, 1996: 171-193.

[22] 郭玥微. 不同季节及保存条件对耐干藓生理特性及营养繁殖的影响 [D]. 陕西杨凌:西北农林科技大学,2018.
Guo Y W. Effects of seasons and storage conditions on the physiological characteristics and vegetative propagation of desiccation-tolerant mosses [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2018.

[23] 黄学林,陈润政. 种子生理实验手册 [M]. 北京:农业出版社,1990:83-85.
Huang X L, Chen R Z. Experimental handbook of seed physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1990: 83-85.

[24] Proctor M C F, Oliver M J, Wood A J, et al. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review [J]. Bryologist, 2007, 110: 595-621.

[25] Keever C. Establishment of *Grimmia laevigata* on bare granite [J]. Ecology, 1957,38(3):422-429.

[26] Deltoro V I, Calatayud A, Gimeno C, et al. Water relations, chlorophyll fluorescence, and membrane permeability during desiccation in bryophytes from xeric, mesic, and hydric environments [J]. Canadian Journal of Botany, 1998, 76(11): 1923-1929.

[27] Csintalan Z, Proctor M C F, Tuba Z. Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) Warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. and Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm [J]. Annals of Botany, 1999,84(2):235-244.

[28] Hoekstra F A, Golovina E A, Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance [J]. Trends in Plant Science, 2001,6(9): 431-438.

release in emulsion and nanoemulsions [J]. Food Hydrocolloids,2016,52:415-422.

[28] Gao Y N,Qi X J,Zheng Y P,et al. Nanoemulsion enhances α -tocopherol succinate bioavailability in rats [J]. International Journal of Pharmaceutics,2016,515(1/2):506-514.

[29] Kwasigroch B,Escibano E,Morán M D. Oil-in-water nanoemulsions are suitable for carrying hydrophobic compounds;in-domethacin as a model of anti-inflammatory drug [J]. International Journal of Pharmaceutics,2016,515(1/2):749-756.

[30] Akhter S,Anwar M,Siddiqui M A. Improving the topical ocular pharmacokinetics of an immunosuppressant agent with mucoadhesive nanoemulsions: formulation development, *in-vitro* and *in-vivo* studies [J]. Colloids & Surfaces B Biointerfaces,2016,148:19-29.

.....

(上接第 117 页)

[29] Zhao X,Shi Y,Liu Y,et al. Osmotic adjustment of soil bio-crust mosses in response to desiccation stress [J]. Pedosphere,2015,25(3):459-467.

[30] 陈文佳,张楠,杭璐璐,等. 干旱胁迫与复水过程中遮光对细叶小羽藓的生理生化影响 [J]. 应用生态学报,2013,24(1):57-62.

Chen W J,Zhang N, Hang L L, et al. Influence of shading during the processes of drought stress and re-watering on the physiological and biochemical characteristics of *Haplodadium microphyllum* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013,24(1):57-62.

[31] Oliver M J. Influence of protoplasmic water-loss on the control of protein-synthesis in the desiccation-tolerant moss *Tortula ruralis*; ramifications for a repair-based mechanism of desiccation tolerance [J]. Plant Physiology, 1991, 97: 1501-1511.

[32] 回嵘,李新荣,陈翠云,等. UV-B 辐射增强对土生对齿藓 (*Didymodon vinealis*) 结皮生理代谢及光系统相关蛋白表达的影响 [J]. 生态学杂志,2013,32(3):583-590.

Hui R,Li X R,Chen C Y,et al. Effects of enhanced UV-B radiation on physiological metabolism and photosystem-related protein expression of *Didymodon vinealis* (Brid.) Zand crust [J]. Chinese Journal of Ecology,2013,32(3):583-590.

[33] Bewley J D,Black M. The control of dormancy [M]//Bewley J D,Black M. Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Berlin:Springer-Verlag,1978:199-269.

[34] Chadoeuf-Hannel R,Taylorson R B. Changes in lipid fatty acids associated with dormancy breaking in *Amaranthus albus* seeds [J]. Journal of Seed Technology,1987,11:15-22.

[35] Hendricks S B,Taylorson R B. Reversal by pressure of seed germination promoted by anesthetics [J]. Planta,1980,149:108-111.

[36] Kendrick R E,Spruit C J P, Frankland B. Phytochrome in seeds of *Amaranthus caudatus* [J]. Planta,1969,88:293-302.

[37] Pressel S,Ligrone R,Duckett J G. Effects of de- and rehydration on food-conducting cells in the moss *Polytrichum formosum*; a cytological study [J]. Annals of Botany,2006,98(1):67-76.

[38] Mansour K S,Hallet J N. Effect of desiccation on DNA synthesis and the cell cycle of the moss *Polytrichum formosum* [J]. New Phytologist,1981,87:315-324.