

不同水分条件下三种附生地衣的光合作用特性^{*}陈 克^{1,2}, 刘文耀^{1**}, 李 苏¹, 宋 亮¹

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 昆明 650223; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 附生地衣是哀牢山湿性常绿阔叶林生态系统中重要的结构性组分。通过对该区域山地森林中 3 种典型附生地衣平滑牛皮叶 (*Sticta nylanderiana*)、网肺衣 (*Lobaria retigera*) 和橄榄斑叶 (*Cetrelia olivetorum*) 在不同水分条件下的光合光响应及荧光参数的测定分析, 结果显示, 附生地衣光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP) 较高, 对强光适应能力较强。在水分胁迫 (含水量 5%~10%) 条件下, 3 种附生地衣的最大净光合速率 (P_{max}) 仅为 1.7~5.0 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 。随着含水量的增加, 地衣的最大净光合速率 (P_{max}) 与暗呼吸速率 (R_{day}) 逐渐增大, LCP 降低, 而 LSP 随之提高, 这表明 3 种附生地衣具备“阳生植物”的某些特性, 从而能够在一定程度上适应野外光照较强的灌丛、向阳林冠等生境。地衣叶绿素光反应中心初始荧光参数 (F_0) 和最大光化学效率 (F_v/F_m) 随含水量下降而显著降低, 暗示其光反应中心对水分有很强的敏感性。水分条件的改善有助于附生地衣的光反应中心进入到较高的生理活性状态。

关键词: 附生地衣; 含水量; 光合作用; 光响应; 荧光特征

中图分类号: Q 945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2014) 05-603-08

Photosynthetic Characteristics of Three Epiphytic Lichens
under Different Water ConditionsCHEN Ke^{1,2}, LIU Wen-Yao^{1**}, LI Su¹, SONG Liang¹

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650224, China;

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Epiphytic lichen is one of the important structural components of montane moist evergreen broad-leaved forest ecosystem in Ailao Mts. The photosynthesis light response curves of three dominant epiphytic lichens *Sticta nylanderiana*, *Lobaria retigera* and *Cetrelia olivetorum*, were determined in the region under different water conditions. The results showed that the three epiphytic lichens had high light compensation points (LCP) and light saturation points (LSP). The epiphytic lichens were able to adapt to strong light conditions. The maximum net photosynthetic rates (P_{max}) of three epiphytic lichens were low, with the range of 1.7~5.0 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$, under water stress (water content of 5%~10%). With the increasing water content, the P_{max} , respiration rate (R_{day}), the LSP of three lichens increased while the LCP decreased. These epiphytic lichens have the characteristics of “sun plants”, and they are able to adapt to the strong-illuminated shrubs and branches. The initial chlorophyll fluorescence (F_0) and maximum photochemical efficiency parameter (F_v/F_m) were decreased with water content decreasing, indicating the photosynthetic reaction center of lichens had a strong sensitivity to water condition. The photosynthetic reaction center would recover into an active physiological state with the improvement of the water condition.

Key words: Epiphytic lichens; Water content; Photosynthesis; Light response; Fluorescence characteristics

* 基金项目: 国家自然科学基金 NSFC—云南联合基金项目 (U1133605)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: liuwy@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2013-11-30, 2014-07-14 接受发表

作者简介: 陈 克 (1988-) 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物生态学与环境生物学研究。E-mail: chenke@xtbg.ac.cn

附生植物是山地森林生态系统中一类重要而特殊的生物类群。它们生长于环境变化剧烈的林冠与大气的交汇层,直接暴露在不断变化的环境中,其生理活动所需的水分和养分主要来源于空气或降水,因而对环境变化具有较高的敏感性 (Benzing, 1998)。其中附生地衣是山地森林附生生物群落的重要组成部分之一。地衣是由真菌和藻类共同生活组成的复合有机体,缺少高等植物所具有的根系和外层蜡质表皮及气孔等保护性结构,同时缺乏维管结构,其体内水分完全受外界环境影响,是典型的变水植物 (poikilohydric plants) (Lange, 2003)。基于其特殊的生存环境、形态及生理特性,附生地衣对环境变化非常敏感,水热条件的微小变化均可能引起其生长、生理及分布等方面的变化 (Foster, 2001; 宋亮和刘文耀, 2011)。

光照和水分条件对附生地衣生长有着重要的影响 (Lange, 2003; Nash, 2008)。有关研究表明,不同气候环境条件下地衣的光合生理特性存在较大的差异,如寒旱地区附生地衣 *Cladonia rangiferina* 的光补偿点可高达 50 klx,比温带森林地区的某些地衣高约近 10 倍 (Cooper, 1975)。水分胁迫显著影响地衣的生长和光反应中心生理活性 (Bukhov 等, 2004),露水对热带森林中附生地衣保持较高的光化学效率也有重要作用 (Lakatos 等, 2012)。在干旱和强光条件下,许多地衣会以卷曲方式应对强光造成的光合原件损伤 (Barták 等, 2006)。尽管地衣可以忍受 5% 甚至更低的含水量条件,但在长期干旱胁迫下,依然会导致地衣体内蛋白酶的活性降低,造成生物膜破损等伤害 (Nash, 2008)。根据石附生地衣对干旱胁迫耐受性的研究,结果表明即便降水能使地衣的长期干旱状态得以缓解,有些地衣 (如 *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh.) 仍因前期的水分胁迫而使生长受到严重抑制,甚至会在原有生境消失 (Lüttge, 2013)。

近几十年来,随着人为干扰活动的加剧,大面积的原生森林植被遭受破坏,森林片段化日益严重,森林系统内部的水热条件均发生了显著改变,从而严重影响了森林附生植物的生长和分布。虽然国内外对陆生植物,特别是陆生高等植

物对环境变化及不同生境下的生理生态学响应及其机制做了较多的研究 (白坤栋等, 2010; Yamo-ri 等, 2010; 王博轶等, 2012; Xu 等, 2013),但目前有关林冠附生植物,尤其是附生地衣的光合生理特性及其对环境变化响应的研究则鲜有报道。云南哀牢山国家级自然保护区保存着目前我国亚热带地区面积最大的原生山地湿性常绿阔叶林,森林结构保存较为完整,林内附生苔藓、地衣、蕨类及种子植物繁茂,是研究附生植物群落组成变化的理想场所。前人对本区域森林附生地衣的组成、物种多样性,生物量及分布进行了较为深入的研究 (李苏等, 2007; Li 等, 2013a),为本研究的开展提供了较好的基础。根据前人的有关研究,本研究将选择本区森林典型的附生地衣物种,通过不同含水量控制实验,研究附生地衣的光合及荧光参数对水分胁迫的响应特征,探讨不同附生地衣在不同水分条件下光合生理特性的差异性及其形成机理,为深入研究山地森林附生植物对环境变化多样性形成格局及其维持机制、山地森林资源的合理保护提供科学依据。

1 研究区概况

哀牢山位于云贵高原西南部、横断山区南段,其山体上部保存有我国最完整、面积最大的亚热带山地湿性常绿阔叶林。本研究选择在位于哀牢山国家级自然保护区核心区的徐家坝地区,地理位置为北纬 $23^{\circ}35' \sim 24^{\circ}44'$,东经 $100^{\circ}54' \sim 101^{\circ}30'$,平均海拔 2 400~2 700 m。根据位于徐家坝地区的哀牢山生态站的气象观测结果,该地区年平均降雨量 1 841 mm,85% 以上的降水集中在雨季,年蒸发量为 1 485.9 mm,相对湿度 86%。年平均气温 10.7°C ,最低气温 -8.0°C ,最低月平均气温 4.7°C ,最高月平均气温 16.4°C 。全年无霜期 180 d,终年温凉潮湿。中山湿性常绿阔叶林是徐家坝地区的主要原生森林植被,森林郁闭度达 0.9 以上,代表性优势树种有木果柯 (*Lithocarpus xylocarpus*)、硬壳柯 (*L. hancei*)、变色锥 (*Castanopsis wattii*) 等。林内附生植物非常发达,其中附生地衣是重要的附生类群之一,它们主要分布于树干、树枝等部位,已调查记录的附生地衣有 217 种 (Li 等, 2013a)。

2 材料和方法

2.1 实验材料

参考前人对该地区附生地衣物种分布和组成的调查研究资料, 本研究选取哀牢山山地森林中 3 种代表性附生地衣平滑牛皮叶 (*Sticta nylanderiana*)、网肺衣 (*Lobaria retigera*) 和橄榄斑叶 (*Cetrelia olivetorum*) 进行相关研究。根据有关文献的报道 (王立松, 2012; Li 等, 2013a), 3 种附生地衣的生态及生物学特征分别为: 平滑牛皮叶较厚, 绿色, 大型叶状厚革质地衣, 多分布于原生林及一些次生林内高湿、多光的小生境; 网肺衣为叶状, 深褐色或黑色, 中到大型地衣, 主要分布于林内阴湿或树干藓丛中; 橄榄斑叶, 叶状, 绿色, 中到大型、厚度中等, 广泛分布于本地区的森林和灌丛中。本研究所用的 3 种地衣在叶片厚度、叶面形态上均有所差异, 持水能力有所不同。

2.2 不同水分条件下地衣光合参数测量

实验于 2013 年 3-4 月期间在云南哀牢山森林生态系统定位研究站进行。根据已有的研究 (李苏等, 2007), 从哀牢山生态站附近地区采集生长状况良好的 3 种地衣样品若干, 在生态站实验室内将 3 种附生地衣样品浸于蒸馏水中, 直至地衣完全浸湿至饱和后拿出, 拭去多余浮水后进行测定。浸湿的地衣置于空气中, 会随时间延长而含水量降低, 利用地衣水分蒸发过程形成的不同含水量梯度, 测量不同水分条件下不同种类地衣的净光合速率曲线随光合有效辐射 (PAR) 的变化趋势。

实验选取 3 种不同含水量状况的地衣样品, 采用 LI-6400 便携式光合作用测定系统 (LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), 利用 RGB 光源提供光合有效辐射强度

(PAR), 设定光照梯度为 0、20、50、80、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定各自的净光合速率 (P_n), 重复测量 3 次, 测定时间选在晴朗天气的上午时段进行。地衣形状多不规则, 同时存在褶皱, 不能准确利用面积衡量净光合速率, 因而在本研究中采用国外文献中常用的干重为光合单位 (Lange 等, 2004)。由于地衣实验材料的变水特性, 无法控制其含水量为固定值, 因此在每次测量前后, 利用 0.001 精度的电子天平对各个实验样品进行称量, 测定并计算各样品的含水量。参照 Lange 和 Green (1996) 有关地衣净光合速率与水分关系研究的方法, 对地衣体含水量认定为测量前后的含水量数值区间范围。本实验中, 根据地衣的变水特性和不同地衣的持水能力不同, 我们分别测定了 W_1 : 饱和含水 (含水量 150%~200%), W_2 : 正常含水 (含水量 80%~130%), W_3 : 轻度干旱 (含水量 30%~60%) 和 W_4 : 干旱 (含水量 5%~10%) 4 种不同水分条件下地衣的光合光响应, 且因不同地衣存在持水能力差异, 故在各含水量状态下的不同地衣的具体含水量有所不同。

以光照强度 (PAR) 为横轴, 地衣净光合速率 (P_n) 为纵轴, 绘制光响应曲线。气体交换技术无法直接测出最大净光合速率 (P_{max}), 故而只能通过光响应模型进行估计 (王秀伟和毛子军, 2009)。由于利用 LI-Cor 公司提供的光合助手 (Photosynthesis) 软件较实际拟合效果偏大, 因此利用 SPSS 拟合光响应参数 (刘维璋等, 2013)。为进一步提高拟合精度, 光响应曲线采用国内外学者广泛使用的非直角双曲线模型, 拟合公式为 (Graham, 2001):

$$P_n = \frac{\Phi \times \text{PAR} + P_{max} - \sqrt{(\Phi \times \text{PAR} + P_{max})^2 - 4K \times \Phi \times \text{PAR} \times P_{max}}}{2K} - R_{day}$$

式中, P_n 为净光合速率 ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), PAR 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), P_{max} 为最大净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), R_{day} 为暗呼吸速率 ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), Φ , K 为模型拟合参数。

计算光饱和点 LSP 与光补偿点 LCP 时, 直线 $y = P_{max}$ 与弱光下 ($\text{PAR} < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的线性方程相交, 交点所对应 x 轴的数值即为 LSP 值。光补偿点 LCP 计算公式为 (陈志成等, 2012):

$$\text{LCP} = \frac{R_{day} \times P_{max} - K \times R_{day}^2}{\Phi \times (P_{max} - R_{day})}$$

2.3 附生地衣光反应中心 (PSII) 对水分含量变化的响应

为了解附生地衣在不同水分条件下光反应中心的最大光化学潜能, 我们测定了 3 种地衣的最大光化学效率 (F_v/F_m)。利用上述各不同含水量的地衣样品, 对每个

样品用叶夹进行 15~20 min 的暗适应。每次暗适应后使用 FMS-2 便携式荧光仪 (Hansatech, UK) 对样品的初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m) 进行测量, 计算可变荧光 $F_v = F_m - F_0$, 然后得出各个地衣样品光系统 II (PSII) 的最大光合效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。与此同时, 同 2.2 的方法, 利用电子天平称量其湿重, 然后根据样品干重, 计算出含水量。实验所涉及的含水量梯度范围与 2.2 测定时相同。

2.4 数据分析

本实验采用 Excel 2003、SPSS 10.0 对数据进行整理分析, 利用 Sigmaplot 10.0 软件进行相关图表绘制。

3 结果与分析

3.1 不同水分条件下的3种附生地衣光合作用响应特征

利用非直角双曲线模型对3种附生地衣光响应曲线的模拟结果显示(图1、表1),4种含水量条件下,模型拟合的决定系数 R^2 均在0.9以上。综合比较3种地衣的LCP和 R_{day} 与实测值的接近程度,可以看出非直角双曲线模型的模型拟

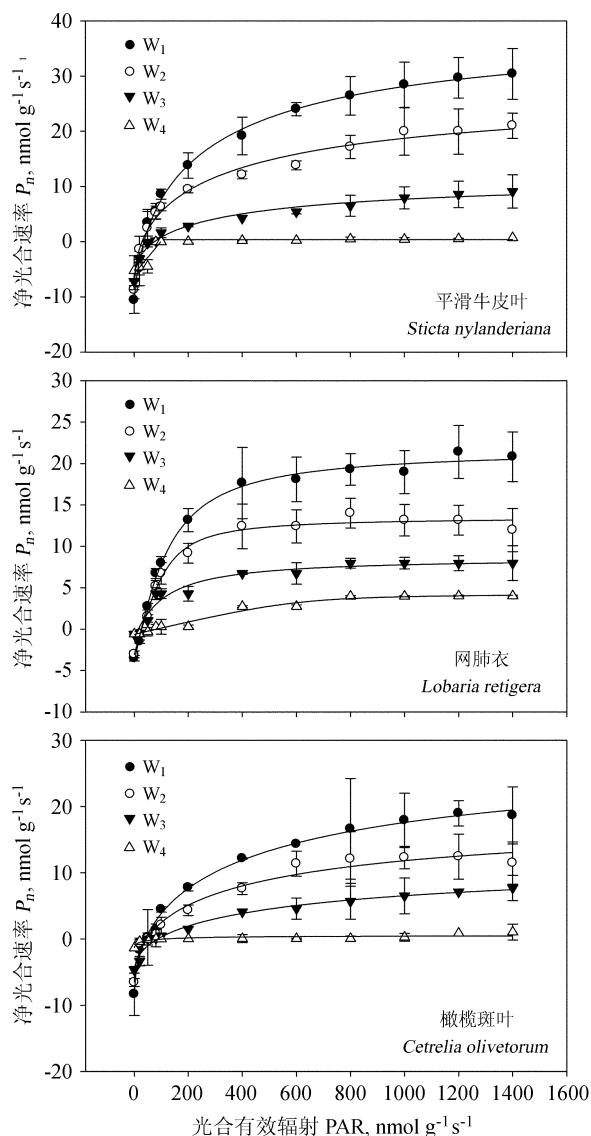


图1 非直角双曲线模型对3种附生地衣光合速率响应曲线的模拟

Fig. 1 Simulation of photosynthetic rate-light response curves of three epiphytic lichens

W1: 饱和含水 Saturated moisture (150%~200%); W2: 正常含水 Standard moisture (80%~130%); W3: 轻度干旱 Mild aridity (30%~60%); W4: 干旱 Aridity (5%~10%)

合值与真实值变化趋势基本一致,表明该模型可以较准确地模拟地衣体光合速率的光响应规律。

从图1中可以看出,在光强较低时(光合有效辐射强度 $PAR < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),不同含水量条件下3种附生地衣的净光合速率 P_n 对 PAR 变化反应均较敏感, P_n 随着 PAR 的增强较快上升。在 $PAR > 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,地衣 P_n 增加减缓,在 W_1 和 W_2 条件下,3种附生地衣的 P_n 在约 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 处达到饱和。3种地衣的最大净光合速率 P_{max} 和暗呼吸速率 R_{day} 会因含水量的不同而具有较大差异:随着含水量的增加,3种地衣的 P_{max} 和 R_{day} 会随之增加,并在 W_1 含水量条件下达到最高值。平滑牛皮叶和橄榄斑叶的 P_{max} 在 $W_1 \sim W_3$ 范围内较高,网肺衣在 $W_1 \sim W_2$ 条件下较高,均可达到 $15 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上;在 W_4 条件下,3种地衣的 P_{max} 最低,仅为 $1.738 \sim 4.941 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 R_{day} 与 P_{max} 表现出同样的变化趋势, W_1 条件下,3种地衣 R_{day} 最高,随含水量降低而减弱。当含水量降至 W_4 条件时, R_{day} 明显降低,网肺衣出现最小值,仅为 $0.634 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ 。不同水分条件下3种地衣的光补偿点LCP整体变化范围为 $26 \sim 97 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。3种地衣的光补偿点LCP在 $W_1 \sim W_3$ 条件下,随水分含量降低会略微增加,但降至 W_4 时,3种地衣的LCP值则明显升高,数值在 $57 \sim 97 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间。这说明哀牢山森林3种附生地衣含水量的提高会使附生地衣利用弱光的能力逐渐增强。

3种附生地衣的光饱和点LSP,在不同含水量条件下的变化范围为 $225 \sim 829 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,地衣的LSP存在随含水量降低而有所下降的趋势。其中,在含水量为 W_1 时,平滑牛皮叶与网肺衣的LSP最高,橄榄斑叶的LSP在 W_2 条件下达到最高;当含水量为 W_4 时,3种地衣的LSP值均为最低水平,其中橄榄斑叶的LSP在3个物种中最低,仅为 $226 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3.2 3种地衣最大光化学效率对水分含量的响应

不同含水量条件下附生地衣初始荧光参数存在较大的差异。如图2所示,在 W_4 条件下,3种地衣均表现出极其微弱的 F_0 值, F_0 均在100以下,平滑牛皮叶的 F_0 值甚至不足50。当含水

量达到 W_3 时, 地衣的初始荧光则迅速增强, 达到 200 以上, 平滑牛皮叶的 F_0 值可达 400 以上。附生地衣的最大光化学效率也表现出与 F_0 相同的变化趋势。 W_4 条件下, 平滑牛皮叶、网肺衣与橄榄斑叶最低值分别只可达到 0.115、0.050 和 0.225。含水量一旦超过 W_3 , 平滑牛皮叶与橄榄斑叶两种地衣的 F_v/F_m 值即可达到 0.5 以上, 而网肺衣的 F_v/F_m 值则保持 0.3~0.4 之间。

之后即使含水量增加, 地衣的 F_v/F_m 值也只表现出平缓增加的趋势。

各水分条件间的差异显著性分析显示, 当含水量较高的条件下 (超过 W_3), 每种地衣在各含水量处理间 (从 W_1 到 W_3) 的 F_0 和 F_v/F_m 值间差异不显著 ($P>0.05$), 3 种地衣的变化规律基本一致。但是, W_1 、 W_2 和 W_3 的 3 种水分条件与干旱条件 (W_4) 相比, 它们之间的差异极显著

表 1 3 种附生地衣的光响应曲线参数

Table 1 Parameters of light response curve on three epiphytic lichens

地衣种类 Species	含水量 Water content	最大光合速率 P_{max} ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_{day} ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R^2
平滑牛皮叶 <i>Sticta nylanderiana</i>	W_1	44.478	11.823	36.360	728.508	0.988
	W_2	28.279	8.250	36.934	723.488	0.967
	W_3	15.117	6.269	38.398	499.077	0.962
	W_4	2.909	2.272	57.198	418.087	0.935
网肺衣 <i>Lobaria retigera</i>	W_1	27.111	4.037	26.234	531.431	0.995
	W_2	15.715	3.097	27.400	432.472	0.948
	W_3	9.715	1.093	51.043	445.536	0.955
	W_4	4.941	0.634	79.950	379.521	0.976
橄榄斑叶 <i>Cetrelia olivetorum</i>	W_1	36.385	6.543	42.091	784.857	0.987
	W_2	24.688	4.826	75.901	829.093	0.969
	W_3	16.505	4.082	87.276	679.690	0.971
	W_4	1.738	1.325	97.440	225.667	0.914

注: 同图 1 Note: as the same as the fig. 1

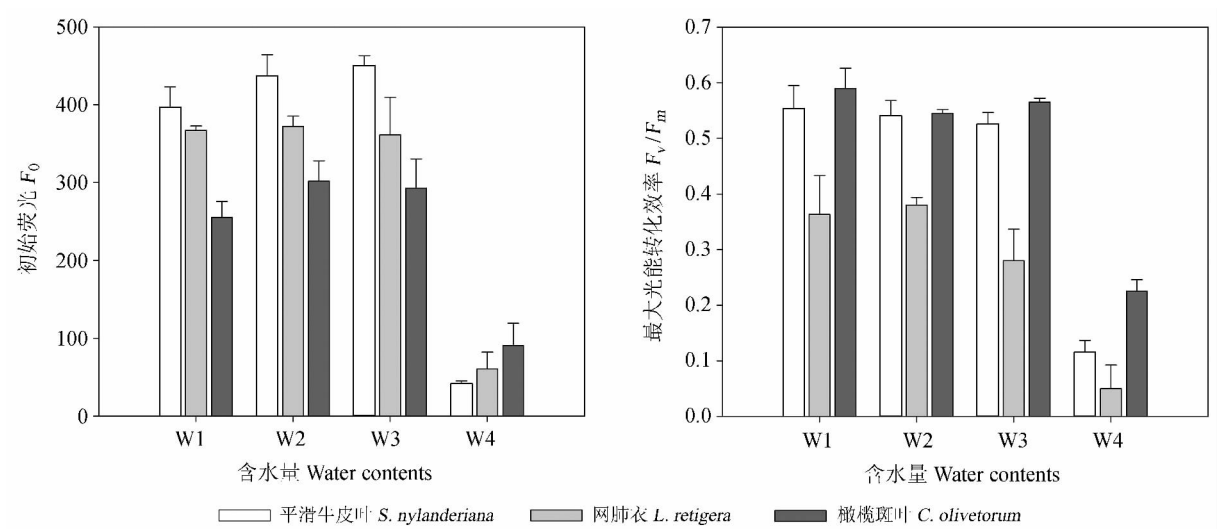


图 2 不同含水量下 3 种附生地衣荧光参数

Fig. 2 Fluorescence parameters of three kinds of epiphytic lichens under different water contents

W_1 – W_4 : 同图 1, as the same as the fig. 1

($P < 0.01$)。在干旱条件下,除平滑牛皮叶与橄榄斑叶间 F_v/F_m 参数差异不显著外,其余均达到显著水平 ($P < 0.05$)。

4 讨论与结论

由于附生地衣的变水特征,它们的自身含水量差异较大,稳定性比高等植物差很多,使得其光合生理特征参数的变化较大 (Nash, 2008)。同一光照条件下,往往在含水量较高时, P_{max} 数值相对较高。Lange 等 (2004) 在研究野外条件下地衣 *Pseudocyphellaria aurata* 光合特性中发现,在含水量为 100%~200% 条件时,其 P_{max} 最大。本项实验结果中,3 种附生地衣的 P_{max} 与 R_{day} 在含水量较高的条件下均表现出较高数值,在 W_1 含水量条件时为最高。随着含水量的降低,3 种附生地衣的 P_{max} 与 R_{day} 逐渐降低,在严重水分亏缺时,其 P_{max} 与 R_{day} 极小,生理活动近乎停止。地衣通过降低其生理活动以适应干旱条件,但较长时间的干旱,会使附生地衣因严重的干旱胁迫而显著减弱对光能的利用能力,阻碍其正常生长 (Lange, 2003)。虽然一些报道中提及到一些地衣不能忍受长期的浸水环境,否则会引起菌藻分离,导致死亡 (Nash, 2008),但对于地衣的生长而言,较高的含水量条件是激发附生地衣提高净光合速率的重要条件。

光补偿点 LCP 是衡量植物利用弱光能力的指标。植物的 LCP 越小,表明其对弱光的利用能力相对越强 (吴家兵等, 2006)。附生地衣的 LCP 值因物种和生境变化会出现很大差异。从林下荫庇生境到暴露于强光下的生境,附生地衣的 LCP 变化范围为 $4 \sim 146 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 生长于干旱地区的地衣,其 LCP 会更高 (Green 等, 1997)。本研究的 3 种附生地衣 LCP 值均较高,尤其在干旱胁迫条件下,这即暗示 3 种附生地衣对弱光不够敏感。Green 等 (1997) 发现,使用表观量子效率 AQY 值衡量地衣的弱光利用能力,虽然数值变化较大,但亦能够显示出在含水量较低条件下利用弱光能力差的现象。随着水分条件的改善,3 种附生地衣的 LCP 降低,对弱光的敏感性增强,从而在较低光照下能够提高净光合速率,扩展了对弱光的利用范围。较高的 LCP 能够使附生地衣适应自身所处小生境,在干季干

燥强光条件下形成保护,在雨季阴湿条件下提高对弱光的利用。

光饱和点 LSP 通常是用来衡量植物光合作用对高光强适应能力强弱的指标 (钱文莲等, 2009)。Lange 等 (2007) 对纳米比亚几种强光下生长的附生地衣进行野外观测结果表明,附生地衣 *Xanthoria turbinata* 的 LSP 可达到 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。较高的光补偿点能够在一定程度上说明一些“阳生类”附生地衣趋向于向光照较强的林冠外层树枝上生长 (Coote 等, 2012) 的事实,而“阴生类”地衣利用强光的能力则明显不足,如 *Pseudocyphellaria aurata* 的 LSP 只有 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右 (Lange, 2004)。在本研究中,3 种附生地衣的 LSP 均在 $225 \sim 829 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围,说明 3 种生长于灌丛或半荫庇林冠的附生地衣能较好地适应较强光照的环境,不易发生光抑制,具备“阳生植物”的特性。同时我们还发现,在含水量条件优越的条件下 ($W_1 \sim W_2$),网肺衣的 LSP 值均较其他两种地衣更低。网肺衣的光合部分为共生蓝藻,属于蓝藻地衣类群。在新西兰地区热带雨林地衣中,Green 等 (1997) 研究的 3 种蓝藻地衣的 LSP 值均较低,尤其是 *Coccocarpia palmicola* 和 *Sticta caliginosa* 的 LSP 较其他种类更低,由此表明地衣利用光能的能力可能因所共生藻类型的不同而有所差异。

总之,含水量降低,地衣的光合能力会暂时性休眠,从而使 LCP 升高, LSP 降低,减少了光强的有效利用范围。含水量增加有助于增强附生地衣对光的广幅适应能力,从而有效利用光能进行光合作用。

植物叶片的初始荧光参数 F_0 和最大光化学效率 F_v/F_m 是反映光合活动生理活性强弱的有效指标。根据 Lakatos (2012) 等对热带森林中 4 种附生地衣 *Thelotrema albobolivaceum*、*Herpothallon rubrocinctum*、*Phyllopsora corallina* 及 *Coenogonium linkii* 的荧光参数测定的结果,其 F_v/F_m 值范围为 $0.28 \sim 0.65$,而本研究中 3 种附生地衣在饱和含水量条件下的 F_v/F_m 值在 $0.35 \sim 0.58$ 之间,这与 Lakatos 等的研究结果基本相似。此外,本研究地衣光合及荧光特性测定时间为干季,在干旱条件下,附生地衣的最大光化学效率显著降低,而且长期水分亏缺的地衣体供水后,在其光

合能力及光化学效率的恢复上可能存在一定的时间滞后性,因而也可能导致所测荧光参数值有所偏低, Li 等 (2013b) 也观测到类似的结果。

通过对不同水分条件下 3 种附生地衣的初始荧光参数 F_0 的变化的研究,可以推断光系统 II (PSII) 反应中心的活性状况。干旱条件下地衣的 F_0 很低, PSII 反应中心会产生可逆性失活或一定程度的破坏,叶绿素荧光参数 F_v/F_m 是度量叶片 PSII 原初光能转换效率和 PSII 的潜在活性,是环境胁迫程度的标志 (孙景宽等, 2009)。根据对高等植物在水分胁迫条件下最大光化学效率的测定结果,发现除少数耐旱植物的 F_v/F_m 值在干旱条件下变化较小外,大多会因干旱条件而降低 (王琰等, 2011)。在本研究中,干旱条件下附生地衣的 F_v/F_m 处于极微弱水平,表现出类似光抑制的特征。促使地衣升高 F_v/F_m 值的含水量临界点不高,只在含水量为轻度含水时, F_v/F_m 值即可“激活”,达到一个相对较高的数值,且与干旱条件下的荧光数值之间的差异十分显著。有研究结果显示,露水对附生地衣保持较高的 F_v/F_m 值作用明显,可使 *Thelotrema al-boulivaceum* 等几种附生地衣的 F_v/F_m 值在午间依然保持在 0.4 以上,延长光合时间 (Lakatos 等, 2012),由此说明水分条件对附生地衣的最大光化学效率有显著的影响。地衣含水量的继续增加可使附生地衣的荧光参数维持在相对较高的水平上,但影响不大,其他相关的研究也得到类似的结果 (Strong 等, 2013)。此外,从本研究 3 种地衣在不同水分条件下的荧光特性测定结果看,蓝藻地衣网肺衣的最大光合效率均显著低于其他两种绿藻地衣,即使在水分条件充足的情况下,相对于另外两种附生地衣,网肺衣对光强的耐受力较差,表明该种地衣更适宜在较阴湿生境中生存。

Lange 和 Green (1996) 在研究水分条件对茶渍属地衣 (*Lecanora muralis*) 光合作用影响时发现,在水分超饱和 (Suprasaturation) 条件下,地衣的净光合速率出现下降趋势,并认为这种变化可能是由于附生地衣特殊的形态结构阻碍了正常的气体交换而造成的,但适当过量的水分条件对附生地衣的光化学构件并未造成抑制与破坏,较高的含水量条件不会对 F_v/F_m 造成太大变化,可使 F_v/F_m 值保持在较高水平。在本研究中,同

一光照条件下, P_n 随含水量增加而增加,水分饱和条件下 3 种附生地衣的 P_n 处于一个较高的水平,未出现“水分超饱和”的现象,这可能与不同种类地衣对水分的耐受性有所不同有关。

综上所述,对 3 种袁牢山附生地衣光合响应曲线的测定结果显示,3 种地衣有较高的光补偿点和光饱和点,可很好地适应强光照条件。在干旱胁迫条件下,附生地衣的光合代谢活动减弱甚至停止。随着含水量的增加,地衣的最大净光合速率与暗呼吸速率随之增大,光补偿点降低,光饱和点升高,从而增强对强光与弱光的利用能力。不同水分条件下附生地衣初始荧光 F_0 和最大光化学效率 F_v/F_m 的测定结果表明,附生地衣对水分有很强的敏感性,叶绿素光反应中心在含水量较低的条件即可恢复正常活性,随着水分条件的进一步改善有助于其较快地进入到较高的活性生理状态。光照和水分的综合作用以及地衣生理活动对其的适应性,保证了亚热带山地常绿阔叶林系统中现有的附生地衣的生长和分布格局。

〔参 考 文 献〕

- 王立松, 2012. 中国云南地衣 [M]. 上海: 上海科学技术出版社
- Bai KD (白坤栋), Jiang DB (蒋得斌), Cao KF (曹坤芳) et al., 2010. Photosynthetic response to seasonal temperature changes in evergreen and deciduous broad-leaved trees in montane forests of Ailao Mountain and Mao'er Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **30** (4): 0905—0913
- Bartók M, Solhaug KA, Vrábliková H et al., 2006. Curling during desiccation protects the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* against photoinhibition [J]. *Oecologia*, **149**: 553—560
- Benzing DH, 1998. Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes [J]. *Climatic Change*, **39** (2): 519—540
- Bukhov NG, Govindachary S, Egorova EA et al., 2004. Recovery of photosystem I and II activities during re-hydration of lichen *Hypogymnia physodes* thalli [J]. *Planta*, **219**: 110—120
- Chen ZC (陈志成), Wang RR (王荣荣), Wang ZW (王志伟) et al., 2012. Light response of photosynthesis of *Koeleria paniculata* Laxm. under different soil water conditions [J]. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), **10** (3): 105—110
- Cooper, 1975. *Photosynthesis and Productivity in Different Environments* [M]. New York: Cambridge University Press
- Coote L, Smith GF, Kelly DL et al., 2012. Epiphytes of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces [J]. *Biodiversity and Conservation*, **16** (14): 4009—4024

- Endo T, Okuda T, Tamura M *et al.*, 2002. Estimation of net photosynthetic rate based on in-situ hyperspectral data [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, **41**: 564—57
- Foster P, 2001. The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests [J]. *Earth Science Reviews*, **55**: 73—106
- Graham DF, 2001. Models of photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, **125**: 42—45
- Green TGA, Büdel B, Meyer A *et al.*, 1997. Temperate rainforest lichens in New Zealand: light response of photosynthesis [J]. *New Zealand Journal of Botany*, **35**: 493—504
- Lakatos M, Obregón A, Büdel B *et al.*, 2012. Midday dew—an overlooked factor enhancing photosynthetic activity of corticolous epiphytes in a wet tropical rain forest [J]. *New Phytologist*, **194**: 245—253
- Lange OL, Büdel B, Heber U *et al.*, 1993. Temperate rainforest lichens in New Zealand: high thallus water content can severely limit photosynthetic CO₂ exchange [J]. *Oecologia*, **95**: 303—313
- Lange OL, Green TGA, 1996. High thallus water content severely limits photosynthetic carbon gain of central European epilithic lichens under natural conditions [J]. *Oecologia*, **108** (1): 13—20
- Lange OL, 2003. Photosynthetic productivity if the epilithic lichen *Lecanora muralis*: long-term field monitoring of CO₂ exchanges physiological interpretation. III. Diel, seasonal, and annual carbon budgets [J]. *Flora*, **198**: 277—292
- Lange OL, Büdel B, Meyer A *et al.*, 2004. Lichen carbon gain under tropical conditions: water relations and CO₂ exchange of three Lobariaceae species of a lower montane rainforest in Panama [J]. *Lichenologist*, **36**: 329—334
- Lange OL, Green TGA, Meyer A *et al.*, 2007. Water relations and carbon dioxide exchange of epiphytic lichens in the Namib fog desert [J]. *Flora*, **202**: 479—487
- Li S (李苏), Liu WY (刘文耀), Wang LS (王立松) *et al.*, 2007. Species diversity and distribution of epiphytic lichens in the primary and secondary forests in Ailao Mountain, Yunnan [J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15** (5): 445—455
- Li S, Liu WY, Li DW, 2013a. Epiphytic lichens in subtropical forest ecosystems in southwest China: Species diversity and implications for conservation [J]. *Biological Conservation*, **159**: 88—95
- Li W, Lan SB, Zhang DL *et al.*, 2013b. Recovery of chlorophyll fluorescence and CO₂ exchange in lichen soil crusts after rehydration [J]. *European Journal of Soil Biology*, **55**: 77—82
- Liu WW (刘维璋), Chen C (陈翠), He RH (和荣华) *et al.*, 2013. Photosynthesis characteristics of four *Paris* (Trilliaceae) species [J]. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **35** (5): 594—600
- Liu YF (刘宇峰), Xiao LT (萧浪涛), Tong JH (童建华) *et al.*, 2009. Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), **21** (8): 76—79
- Lu PL (陆佩玲), Yu Q (于强), Luo Y (罗毅) *et al.*, 2001. Fitting light response curves of photosynthesis of winter wheat [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), **22** (2): 12—14
- Lüttge U, 2013. Desiccation tolerance of the epilithic lichen *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh. in the temperate climate [J]. *Flora*, **208**: 233—237
- Nash III TH, 2008. *Lichen Biology* (Second Edition) [M]. New York: Cambridge University Press
- Qian LW (钱莲文), Zhang XS (张新时), Yang ZJ (杨智杰) *et al.*, 2005. Comparison of different light response models for photosynthesis [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), **27** (2): 197—203
- Song L (宋亮), Liu WY (刘文耀), 2011. Epiphytic plants: Their responses to global change and roles in bioindication [J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **30** (1): 145—154
- Strong CL, Bullard JE, Burford MA *et al.*, 2013. Response of cyanobacterial soil crusts to moisture and nutrient availability [J]. *Catena*, **190**: 195—202
- Sun JK (孙景宽), Zhang WH (张文辉), Lu ZH (陆兆华) *et al.*, 2009. Chlorophyll fluorescence characteristics of *Elaeagnus angustifolia* L. and *Grewia biloba* G. Don var. *parviflora* (Bge.) Hand. -Mazz. seedlings under drought stress [J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **29** (2): 216—223
- Wang BY (王博轶), Ma HJ (马洪军), Su TW (苏腾伟) *et al.*, 2012. Physiological response and acclimation to changes in light regimes in two tropical rainforest species [J]. *Plant Physiology Journal* (植物生理学报), **48** (3): 232—240
- Wang XW (王秀伟), Mao ZJ (毛子军), 2009. Practicability of 7 light responsive curve models to different plant species [J]. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **29** (1): 43—48
- Wang Y (王琰), Chen JW (陈建文), Di XY (狄晓艳), 2011. Characterization of the responses of photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters to water stress in seedlings of six provenances of Chinese Pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **23**: 7031—7038
- Wu JB (吴家兵), Guan DX (关德新), Zhang M (张弥) *et al.*, 2006. Photosynthetic characteristics of *Quercus mongolica* in region of Changbai Mountain [J]. *Journal of the Graduate School of the Chinese Academy of Sciences* (中国科学院研究生院学报), **23** (4): 548—554
- Xu ZZ, Shimizu H, Yagasaki Y *et al.*, 2013. Interactive effects of elevated CO₂, drought, and warming on plants [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, **32**: 692—707
- Yamori W, Evans JR, Von Caemmerer S, 2010. Effects of growth and measurement light intensities on temperature dependence of CO₂ assimilation rate in tobacco leaves [J]. *Plant, Cell & Environment*, **33**: 332—343