

# 三种泥炭藓对干旱及植物相互作用的形态响应<sup>\*</sup>

葛佳丽<sup>1</sup> 卜兆君<sup>1\*\*</sup> 郑星星<sup>1,2</sup> 马进泽<sup>1</sup> 崔伟琳<sup>1</sup> 谷晓楠<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>东北师范大学泥炭沼泽研究所国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 长春 130024; <sup>2</sup>吉林省桦甸市第四中学, 吉林桦甸 132400)

**摘要** 泥炭藓是泥炭地中的优势植物,常面临干旱的威胁,并分化为藓丘种、丘间种甚至丘坡种,其形态特征如何响应种间相互作用和干旱胁迫还鲜有人知。以藓丘种大泥炭藓(*Sphagnum palustre*)、尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)和丘间种喙叶泥炭藓(*S. fallax*)为材料,在模拟湿润和干旱条件下,对人工构建的苔藓群落进行室内培养实验,分析干旱及植物相互作用对3种泥炭藓生物量生产、高增长、侧枝生产与水细胞体积百分比(HCP)的影响。结果表明:干旱对于3种泥炭藓的生物量生产、高增长、侧枝生产均有抑制效应,并促进了2个藓丘种HCP的增加;邻体抑制了藓丘种大泥炭藓的生物量生产与侧枝生产,并使藓丘种尖叶泥炭藓的HCP明显下降;在HCP性状上,干旱与邻体存在交互作用。研究表明,2类泥炭藓能够通过调整形态特征来适应干旱以及植物相互作用,藓丘种较强的耐旱能力应归因于其能通过增加HCP来提高储水能力。

**关键词** 泥炭藓; 形态变化; 干旱; 种间相互作用

**中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2014)9-2363-06

**Morphological responses of three *Sphagnum* species to drought and interspecific interaction.** GE Jia-li<sup>1</sup>, BU Zhao-jun<sup>1\*\*</sup>, ZHENG Xing-xing<sup>1,2</sup>, MA Jin-ze<sup>1</sup>, CUI Wei-lin<sup>1</sup>, GU Xiaonan<sup>1</sup> (<sup>1</sup>State Environmental Protection Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration, Institute for Peat and Mire Research, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; <sup>2</sup>No. 4 Middle School in Huadian, Huadian 132400, Jilin, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(9): 2363–2368.

**Abstract:** *Sphagnum* is a dominant genus in peatlands, and can differentiate into hummock species and hollow species, both of which often face the threat of drought. However, how they response to drought and interspecific interaction in morphological traits is rarely known. Under simulated wet and dry conditions, we established an experiment by setting different communities with *Sphagnum*, two hummock species *Sphagnum palustre* and *S. capillifolium* and one hollow species *S. fallax*, to analyze the effects of drought and interspecific interaction on biomass production, height increment, side-shoot production and leaf hyaline cell volume percentage (HCP) of *Sphagnum*. The results showed that drought caused decreases in biomass production, height increment and side-shoot production in all three species, and increased HCP of *S. palustre* and *S. capillifolium*. In addition, neighborhood significantly inhibited biomass production and side-shoot production of *S. palustre*, and reduced HCP of *S. capillifolium*. Interaction between drought and neighborhood was found in HCP in all the three species. Our study suggests that the three *Sphagnum* species can adapt to drought and interspecific interaction through morphological adjustment, and the capacity of drought-tolerance of hummock species should attribute to the increase of water-holding ability by increasing HCP.

**Key words:** *Sphagnum*; morphological plasticity; drought; interspecific interaction.

\* 国家自然科学基金项目(40971036, 41371103)和中央高校基本科研业务基金项目(11GJHZ003)资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: buzhaojun@nenu.edu.cn

收稿日期: 2014-03-11 接受日期: 2014-04-19

苔藓植物是由水生向陆生环境过渡的植物类群。因其没有真正的根,缺乏疏导组织,所以植物体吸收、运输水分的能力有限,主要通过体表从外部环境直接吸收水分(吴玉环等,2000;Glime,2007)。泥炭藓(*Sphagnum*)作为特殊的苔藓植物,是泥炭地中的优势物种,其生长往往受到夏季干旱条件的限制,尤其是内陆地区(Rydin & Jeglum,2006)。因此,泥炭藓在形态结构上表现出对水分缺乏的非凡适应性,如个体枝叶繁茂并彼此紧密生长,一方面避免因暴露于空气而过多损失水分,另一方面形成大量毛细管空间,提高持水能力。更为重要的是,泥炭藓叶中存在透明的死亡细胞即水细胞,可储藏大量水分(Andrus,1986;Glime,2007)。

根据在泥炭地中所处水位条件的差异,泥炭藓可被划分为藓丘种、丘间种甚至丘坡种,不同种类植物对干旱的适应方式存在差异。藓丘种除了通过水细胞储存水分以外,还可以通过增加种群密度的方式,降低个体蒸发率,并形成大量毛细管,加强持水能力(Pedersen *et al.*,2001)。丘间种因生长水分充足的丘间,植株相对稀疏,因此通过植物体间的毛细管保持水分的能力较低(Rydin & Jeglum,2006),将更多地依赖水细胞来保持水分,抵御干旱胁迫。有研究表明,藓丘种对干旱的适应能力较藓丘种弱很多(Hayward & Clymo,1982;Titus & Wagner,1984;Luken,1985;Rydin,1985;Wallén *et al.*,1988)。然而,迄今为止,2类泥炭藓的形态性状特别是水细胞大小如何响应干旱胁迫甚至种间相互作用的研究较少。

本文选取3种泥炭藓(包括2种藓丘种和1种丘间种)作为实验材料,研究泥炭藓是否能够通过形态特征的变化来适应干旱胁迫,植物相互作用对泥炭藓形态产生何种影响,干旱和植物相互作用之间是否存在交互作用。以期为深入探求泥炭藓在环境变化下的生态响应机制奠定基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

实验材料采自长白山哈泥泥炭地(42°13' N, 126°31' E)。该地属于中温带气候区,年均降水量757~930 mm,1、7月平均气温分别为-15.7℃、22.5℃。泥炭地植物多样,以泥炭藓为优势种,大泥炭藓(*Sphagnum palustre*)、尖叶泥炭藓(*S. capillifolium*)、中位泥炭藓(*S. magellanicum*)和喙叶泥炭藓(*S. fallax*)等(Bu *et al.*,2011)。

2009年10月初,从典型的单种群样地选取藓丘种大泥炭藓、尖叶泥炭藓,丘间种喙叶泥炭藓作为实验材料。将3种苔藓样品自顶端截取9 cm,设置单种群、混合群(每2种泥炭藓以1:1比例混合)2个类型,以自然密度放置于透明圆柱形塑料杯(内径6.3 cm,高16 cm),并在其间设置标记束,即在每种泥炭藓样品中选择10株长9 cm、茎叶粗壮的个体,去除侧枝后以橡皮筋捆绑成束,以便精确测定实验样品生物量、个体高度与侧枝生产量的变化情况(Bu *et al.*,2011)。

### 1.2 实验设计

实验为析因设计,即针对每一物种而言,设置干旱与邻体(即植物相互作用)2个因素,每因素分别为2水平(湿润和干旱)和3水平(以大泥炭藓为例,单种群群落、以尖叶泥炭藓为邻体的混合群和以喙叶泥炭藓为邻体的混合群),每个处理5次重复,共计60杯实验样品。

实验中,样品放置在 HPG-400HX 人工气候箱内培养,设定的温度条件与哈泥泥炭地7月气温接近,日夜温周期27℃/20℃,相应光周期16 h/8 h,光照强度变化7200 lx/0 lx,相对湿度40%。水分条件通过人为控制水位和定期补水来设定。湿润和干旱条件下,塑料杯内水位分别为6和0 cm。每2 d向每杯样品喷洒4 mL蒸馏水,以防止过度干燥,并适时向塑料杯中添加蒸馏水,以保持杯中原始水位。此外,每周对每杯样品施加6 mL Rudolph 营养液(Rudolph *et al.*,1998),营养液每4周更新一次。

### 1.3 性状测量

实验选择生物量生产、高增长、侧枝生产、HCP四个性状反映3种泥炭藓的形态变化。在培养11周后,将样品中的标记束取出,测量各标记束中10株个体的高度,计算其平均值,参照初始高度9 cm得到高增长,同时记录各标记株的侧枝数目,以表征其侧枝生产量。之后将所有标记束个体进行截取处理,去除头状枝与底部以上8 cm后,保留中间部分,以70℃烘干24 h,并将其称重,计算生物量生产(Lindholm,1983;马进泽等,2012)。

另外,从每种泥炭藓中随机抽取3支未标记的个体,选取头状枝以下0.5 cm处侧枝的枝叶,经龙胆紫染色后制成切片,显微镜下放大400倍(大泥炭藓)、1000倍(尖叶泥炭藓、喙叶泥炭藓)观察,拍摄数码相片。运用 Adobe Photoshop 软件,计算相片中水细胞面积比例,并依此表示水细胞体积百分比(HCP)。

1.4 数据处理

数据处理采用 SPSS 13.0 完成。运用双因素方差分析(two-way ANOVA)和统计干旱、邻体对 3 种泥炭藓形态特征(生物量生产、高增长、侧枝生产、HCP)的影响,经 Tukey 检验进行多重比较,分析出现不同邻体时植物形态特征差异的显著性。运用单因素方差分析(one-way ANOVA)分别分析湿润和干旱 2 种条件下,不同邻体对植物形态特征的影响。显著性水平设定为  $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 干旱对泥炭藓生长特征的影响

干旱使得 3 种泥炭藓生物量生产(均为  $P<$

0.001)、高增长(均为  $P<0.001$ )、侧枝生产(大泥炭藓  $P<0.05$ ,尖叶泥炭藓  $P<0.01$ ,喙叶泥炭藓  $P<0.001$ )锐减(表 1,图 1),其下降幅度高达 50% 以上。

但干旱使 2 个藓丘种大泥炭藓、尖叶泥炭藓的水细胞体积百分比(HCP)显著上升(均为  $P<0.001$ ),且无论干旱与否,尖叶泥炭藓的 HCP 均大于大泥炭藓;与此相反,丘间种喙叶泥炭藓的 HCP 对于干旱条件并无明显响应,而在湿润条件下,喙叶泥炭藓的 HCP 却大于大泥炭藓,但在干旱条件下这种情形并未出现(表 1,图 1)。

表 1 干旱及邻体作用对 3 种泥炭藓生长特征影响的双因素方差分析  
Table 1 Two-way ANOVA for effects of drought and neighbor on performance of three *Sphagnum* species

种类	指标	干旱		邻体		干旱×邻体	
		F	P	F	P	F	P
大泥炭藓	生物量生产	178.321	<0.001 *	17.208	<0.001 *	10.678	<0.001 *
	高增长	115.078	<0.001 *	5.152	0.014 *	0.140	0.870
	侧枝生产	5.026	0.034 *	5.383	0.012 *	0.565	0.576
	水细胞体积百分比	63.721	<0.001 *	1.496	0.244	5.887	0.008 *
尖叶泥炭藓	生物量生产	44.694	<0.001 *	0.634	0.539	0.213	0.810
	高增长	106.230	<0.001 *	2.969	0.070	3.512	0.046 *
	侧枝生产	10.025	0.004 *	0.205	0.816	0.205	0.816
	水细胞体积百分比	40.250	<0.001 *	24.318	<0.001 *	9.791	0.001 *
喙叶泥炭藓	生物量生产	79.930	<0.001 *	0.412	0.667	1.817	0.184
	高增长	52.401	<0.001 *	0.795	0.463	0.055	0.946
	侧枝生产	42.702	<0.001 *	0.673	0.519	2.747	0.084
	水细胞体积百分比	1.216	0.281	0.285	0.754	7.680	0.003 *

\* 表示显著性 P 值,  $P<0.05$ 。

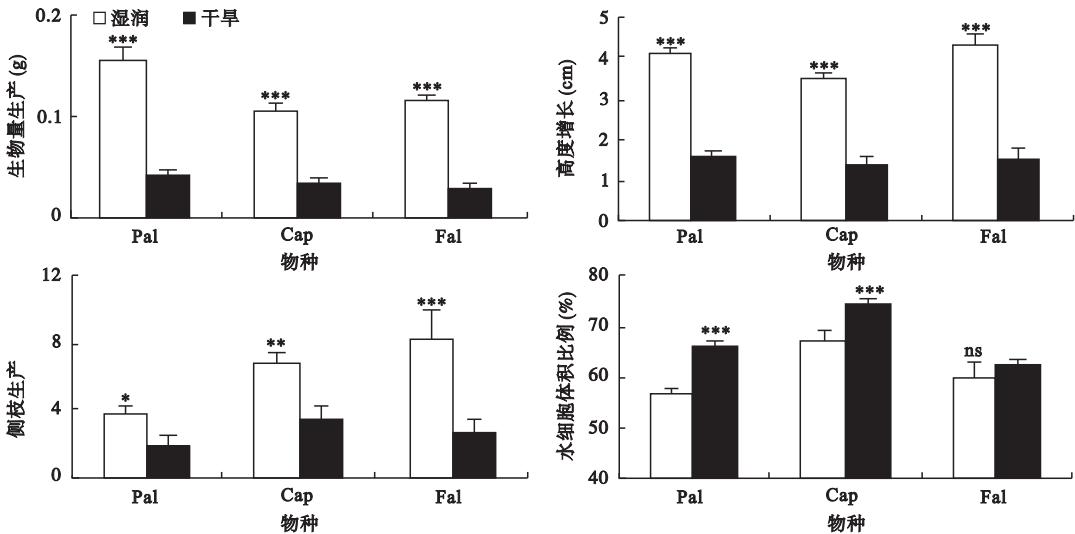


图 1 干旱对 3 种泥炭藓生物量生产、高增长、侧枝生产、水细胞体积百分比的影响  
Fig.1 Main effect of drought on biomass production, height increment, side-shoot production and leaf hyaline cell volume percentage (HCP) of three *Sphagnum* species  
Pal. 大泥炭藓; Cap. 尖叶泥炭藓; Fal. 喙叶泥炭藓; \*  $P<0.05$ ; \*\*  $P<0.01$ ; \*\*\*  $P<0.001$ ; ns 无显著性差异。下同。

2.2 邻体对泥炭藓生长特征的影响

邻体作用明显减少了大泥炭藓的生物量生产 ( $P<0.001$ ) 与侧枝生产量 ( $P<0.05$ ); 而其高增长则表现出显著的差异性变化 ( $P<0.05$ ), 即以尖叶泥炭藓为邻体时高增长下降, 而与喙叶泥炭藓相伴生时高增长加大; 但其 HCP 与邻体作用之间未呈现显著的相关性 (表 1, 图 2)。

尖叶泥炭藓在生物量生产、高增长及侧枝生产方面, 未对邻体作用做出响应, 但其 HCP 在喙叶泥炭藓的邻体效应下, 明显低于其单独生长或与大泥

炭藓的混合群中的水平 ( $P<0.001$ ) (表 1, 图 2)。

相较 2 个藓丘种, 作为丘间种的喙叶泥炭藓在生物量生产、高增长、侧枝生产、HCP 方面, 并未受到邻体作用的显著影响 (表 1)。

2.3 干旱与邻体对泥炭藓形态特征的交互作用

干旱与邻体对 3 种泥炭藓生长特征的交互作用, 体现在大泥炭藓的生物量生产、尖叶泥炭藓的高增长和 3 种泥炭藓 HCP 的变化上 (表 1)。大泥炭藓的生物量生产在湿润条件下受到喙叶泥炭藓的强烈抑制, 但在干旱条件下不受喙叶泥炭藓影响 (图 3)。

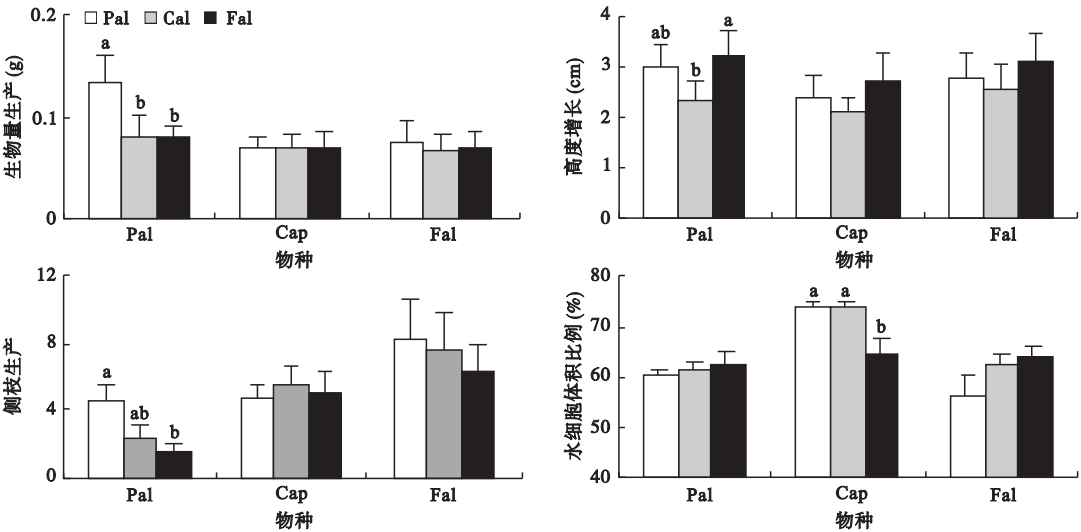


图 2 邻体作用对 3 种泥炭藓生物量生产、高增长、侧枝生产和水细胞体积百分比的影响  
Fig.2 Main effects of neighbors on biomass production, height increment, side-shoot production and leaf hyaline cell volume percentage (HCP) of three *Sphagnum* species  
不同小写字母表示处理间差异具有统计学意义。

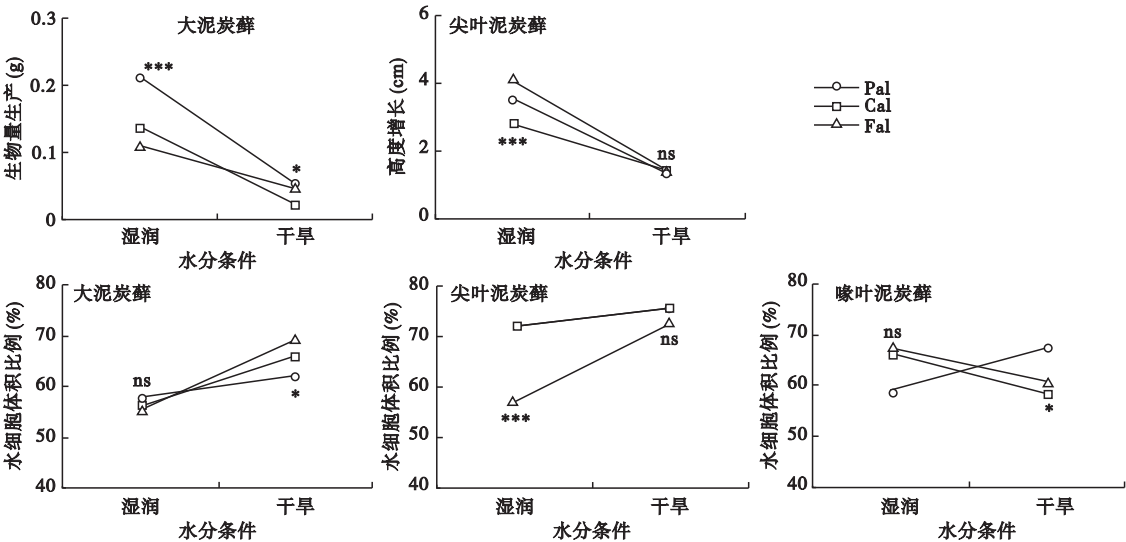


图 3 干旱及邻体对 3 种泥炭藓生物量生产、高增长、水细胞体积百分比的显著性交互作用  
Fig.3 Significant interactions between drought and neighbor in biomass production, height increment and leaf hyaline cell volume percentage (HCP) of three *Sphagnum* species



湿润条件下,大泥炭藓与喙叶泥炭藓促进尖叶泥炭藓的高增长,然而干旱条件下,二者对尖叶泥炭藓的高增长无明显作用(图3)。喙叶泥炭藓在干旱条件下明显刺激了大泥炭藓的HCP增加(图3),并在湿润条件下使尖叶泥炭藓的HCP降低,但在干旱条件下邻体未使尖叶泥炭藓的HCP发生显著变化(图3)。虽然干旱条件未对单种群喙叶泥炭藓的HCP产生直接影响,但在以大泥炭藓为邻体时,喙叶泥炭藓的HCP增大(图3)。

### 3 讨论

#### 3.1 干旱与泥炭藓形态特征的关系

水分不足会削弱苔藓植物的光合作用,降低其生物量的累积(Wagner & Titus, 1984; Jauhiainen & Silvola, 1999)。在本研究中,干旱不仅抑制了3种泥炭藓的生物量生产,同时降低其高增长和侧枝生产,后两者的减少可归因于生物量累积的不足。一般来讲,一旦泥炭藓个体的高度超越其邻体,将因蒸发加剧而大量失水(Rydin, 1993),因此,降低高度成为减少水分丧失的有效途径。而较多的侧枝生产量将增加种群密度、减少水分散失(Pedersen *et al.*, 2001)。然而,生物量生产的减弱将对侧枝生产量的扩展产生阻碍,进而影响植物对干旱的适应性。

HCP反映泥炭藓体内持水能力的大小,相比其他两种泥炭藓,尖叶泥炭藓拥有更高的HCP,反映出其作为藓丘种的强大持水能力。HCP的变化还可表征植物对干旱的形态适应。实验中,藓丘种大泥炭藓、尖叶泥炭藓均增加HCP来响应干旱胁迫。与之相似,Li等(1992)报道过干旱提高了藓丘/丘坡种中位泥炭藓(*S. magellanicum*)和丘坡种疣壁泥炭藓(*S. papillosum*)的HCP。本实验未发现喙叶泥炭藓HCP对干旱胁迫做出响应,表明该丘间种缺乏通过调整水细胞大小来适应干旱的能力,这一点可能恰恰是丘间种易遭受干旱胁迫伤害的主要原因。

#### 3.2 邻体和干旱的交互作用

尽管2藓丘种总体上均通过增加HCP来响应干旱胁迫,但邻体的出现使该响应规律变得复杂。在湿润条件下,喙叶泥炭藓降低了尖叶泥炭藓的HCP,但对大泥炭藓则无影响;在干旱条件下,却促进大泥炭藓的HCP的增加,而对尖叶泥炭藓的HCP并无明显影响。该结果一方面反映出,丘间种邻体能够改变2种藓丘种在HCP方面对水分变化的响应,另一方面也表明,2藓丘种对水分变化的响应方

式存在差异。此外,在大泥炭藓和喙叶泥炭藓互为邻体时,邻体出现均可使目标植物的HCP增加,表明二者均可通过提高HCP来响应邻体的水分竞争。在HCP方面2种藓丘种表现的差异以及大泥炭藓和喙叶泥炭藓表现的相似性尚需深入研究方能揭示其机理。

#### 3.3 泥炭藓形态可塑性与环境变化

因主动获取水分能力的不足,苔藓植物生长离不开湿润环境。但在水分条件充满变化的环境中,苔藓植物面临巨大的挑战。在过去40年中,全球范围内受干旱影响的区域面积不断加大(Dai *et al.*, 2004),据预测,未来干旱发生的频率及强度都将呈上升趋势(Solomon, 2007),这也将对泥炭地优势植物泥炭藓的生存构成威胁。本研究发现,3种泥炭藓能够在短期内对干旱胁迫做出响应,包括降低生物量生产、高增长和侧枝生产,这在自然生境中将十分重要,因为小个体水分损失也会较小。此外,更为重要的是,2种藓丘种面临干旱时能够迅速增加HCP,提高植物体的持水能力,反映出2种藓丘种可凭借很强的形态可塑性在干旱环境中获得明显的竞争优势。在未来干旱威胁增加的背景下,丘间种的优势度可能下降,进而可能改变泥炭地植被格局,影响泥炭地生态系统的碳累积功能。

**致谢** 实验材料采集与室内处理分别得到赵高林和刘汉国的帮助,两位匿名审稿人对论文提出了改进意见,特此致谢。

#### 参考文献

- 马进泽,卜兆君,郑星星,等. 2012. 遮阴对两种泥炭藓植物生长及相互作用的影响. 应用生态学报, **23**(2): 357-362.
- 吴玉环,黄国宏,高 谦. 2001. 苔藓植物对环境变化的响应及适应性研究进展. 应用生态学报, **12**(6): 943-946.
- Andrus RE. 1986. Some aspects of *Sphagnum* ecology. *Canadian Journal of Botany*, **64**: 416-426.
- Bu ZJ, Rydin H, Chen X. 2011. Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland bryophytes. *Oecologia*, **166**: 555-563.
- Dai A, Trenberth KE, Qian T. 2004. A global dataset of Palmer Drought Severity Index for 1870-2002: Relationship with soil moisture and effects of surface warming. *Journal of Hydrometeorology*, **5**: 1117-1130.
- Glime JM. 2007. Bryophyte Ecology. [EB/OL]. [2014-03-10]. <http://www.bryocol.mtu.edu/>
- Hayward PM, Clymo RS. 1982. Profiles of water content and pore size in *Sphagnum* and peat, and their relation to peat

- bog ecology. *Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences*, **215**: 299–325.
- Jauhainen J, Silvola J. 1999. Photosynthesis of *Sphagnum fuscum* at long-term raised CO<sub>2</sub> concentrations. *Annales of Botanici Fennici*, **36**: 11–19.
- Li Y, Glime JM, Liao C. 1992. Responses of two interacting *Sphagnum* species to water level. *Journal of Bryology*, **17**: 59–70.
- Lindholm T. 1983. Variation in *Sphagnum* shoot numbers and shoot bulk density in hummocks of a raised bog. *Suo*, **34**: 73–77.
- Luken JO. 1985. Zonation of *Sphagnum* mosses: Interactions among shoot growth, growth form, and water balance. *Bryologist*, **88**: 374–379.
- Pedersen B, Hanslin HM, Bakken S. 2001. Testing for positive density-dependent performance in four bryophyte species. *Ecology*, **82**: 70–88.
- Rudolph H, Kirchhoff M, Gliesmann S. 1998. *Sphagnum* culture techniques// Glime JM. ed. *Methods in Bryology*. Nichinan; Hattori Botanical Laboratory: 25–34.
- Rydin H, Jeglum J. 2006. *The Biology of Peatlands*. Oxford: Oxford University Press.
- Rydin H. 1985. Effect of water level on desiccation of *Sphagnum* in relation to surrounding *Sphagna*. *Oikos*, **45**: 374–379.
- Rydin H. 1993. Mechanisms of interactions among *Sphagnum* species along water-level gradients. *Advances in Bryology*, **5**: 153–185.
- Solomon S. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Titus JE, Wagner DJ. 1984. Carbon balance for two *Sphagnum* mosses: Water balance resolves a physiological paradox. *Ecology*, **65**: 1765–1774.
- Wagner DJ, Titus JE. 1984. Comparative desiccation tolerance of two *Sphagnum* mosses. *Oecologia*, **62**: 182–187.
- Wallén B, Falkengren-Grerup U, Malmer N. 1988. Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water levels on a South Swedish peat bog. *Ecography*, **11**: 70–76.
- 
- 作者简介** 葛佳丽, 女, 1990年生, 硕士研究生, 主要从事湿地生态学与自然地理学研究。E-mail: gejl327@nenu.edu.cn
- 责任编辑** 王 伟
-