

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201405039

王铖, 尹丽娟, 朱瑞良, 等. 桧叶白发藓对不同氮源胁迫的形态和生理响应[J]. 广西植物, 2015, 35(4): 520—525

Wang C. Yin L.J., Zhu R.L. Growth and physiological responses of *Leucobryum juniperoideum* to different nitrogen stresses[J]. *Guihaia*, 2015, 35(4): 520—525

# 桧叶白发藓对不同氮源胁迫的形态和生理响应

王 铖<sup>1,2</sup>, 尹丽娟<sup>2</sup>, 朱瑞良<sup>1,3\*</sup>

(1. 华东师范大学 生命科学学院 生物系, 上海 200062; 2. 上海市园林科学研究所, 上海 200232;

3. 华东师范大学 上海市城市化过程和生态恢复重点实验室, 上海 200241)

**摘 要:** 桧叶白发藓(*Leucobryum juniperoideum*)在我国东南部常见,被认为是一种理想的、适用于庭院栽培的苔藓植物,而氮是植物必需的矿质元素,但过量摄入会对其造成伤害,近年来氮沉降水平的提高对苔藓植物的多样性造成了严重影响。该研究为揭示氮沉降加剧对桧叶白发藓的影响,以经6个月断茎培养的桧叶白发藓配子体为材料,用Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>、NH<sub>4</sub>HCO<sub>3</sub>和NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>代表三种氮源,设置2、4、8、16 gN·m<sup>-2</sup> 4个水平,以喷洒去离子水为对照,进行不同氮源的胁迫试验。结果表明:氮处理浓度的增加引起组织氮含量的显著提高,增加幅度分别为69.1%、25.7%和43.1%;同时引起植株坏死率显著上升,增加幅度分别为16.5%、12.5%和13.9%。三种氮源处理对株高和净重的影响有显著差异,低浓度的铵态氮(4 gN·m<sup>-2</sup>)引起株高和净重的显著增加,而硝态氮和混合态氮处理差异不显著;加氮浓度的进一步提高,引起株高和净重的减低,硝态氮处理的减低幅度最大,铵态氮的降低幅度最小。三种氮源处理均引起叶绿素含量先上升后下降,但同一水平铵态氮处理的叶绿素含量要高于其它两种氮处理,而且引起叶绿素含量下降的处理浓度要高于其它两种氮源;三种氮源均引起SOD活性显著增加、可溶性蛋白和脯氨酸含量先升后降,但不同氮源间生理指标的变化不同步。这说明桧叶白发藓对硝态氮胁迫的响应比铵态氮敏感,硝态氮的增加对桧叶白发藓造成严重危害,而少量的铵态氮(4 gN·m<sup>-2</sup>)则能促进桧叶白发藓的生长。研究结果可作为桧叶白发藓繁殖与生产的氮源。

**关键词:** 苔藓植物; 桧叶白发藓; 氮沉降; 生理指标**中图分类号:** Q945.79 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)04-0520-06

## Growth and physiological responses of *Leucobryum juniperoideum* to different nitrogen stresses

WANG Cheng<sup>1,2</sup>, YIN Li-Juan<sup>2</sup>, ZHU Rui-Liang<sup>1,3\*</sup>

(1. School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Shanghai Landscape Gardening Research Institute, Shanghai 200232, China; 3. Key Lab for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, School of Life Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China)

**Abstract:** *Leucobryum juniperoideum* is a common bryophyte in the southeast china, which is considered to be an ideal ornamental plant used in garden. Nitrogen (N) is a kind of necessary element to plant growth, but excess N can be capable of causing serious injury to the most plants. According to recent studies, the diversity of bryophytes was severely decreased by the more and more increasing N deposition. In order to reveal the growth and physiological responses of *L. juniperoideum* to the intensification of N deposition, three forms of nitrogen, i.e. lime nitrate (Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>) representing the nitrate N, ammonium bicarbonate (NH<sub>4</sub>HCO<sub>3</sub>) re-

收稿日期: 2014-09-19 修回日期: 2014-12-25

基金项目: 国家林业局“948”项目(2011-4-72)

作者简介: 王铖(1974-),男,四川名山人,博士研究生,研究方向为苔藓植物学,(E-mail)landscapeplant@163.com。

\*通讯作者: 朱瑞良,教授,博士生导师,研究方向为苔藓植物分类与系统进化,(E-mail)lejeunea@163.com。

presenting the ammonium N and ammonium nitrate ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) representing the mixed N, were used in the treatments of simulating N deposition. The gametophyte material used in this experiment was propagated by shattered fragments and cultured in the greenhouse six months ahead of the first fertilization. The gradient of N concentration was 0, 2, 4, 8, 16  $\text{gN} \cdot \text{m}^{-2}$  prepared using a solution of lime nitrate, ammonium nitrate and ammonium nitrate respectively. The results showed that the tissue N contents of *L. juniperoideum* were raised as the increasing of the three kinds of nitrogen concentration and the increasing tissue N contents of  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,  $\text{NH}_4\text{HCO}_3$  and  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  were 69.1%, 25.7% and 43.1% respectively. The dead plant rate of *L. juniperoideum* gametophyte also increased as the three kinds of nitrogen fertilization concentration rising, but there are remarkable differences among the three kinds of nitrogen treatments, and the dead plant rate of  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,  $\text{NH}_4\text{HCO}_3$  and  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  were 16.5%, 12.5% and 13.9% respectively. As well as the net weight of the *L. juniperoideum*, the plant height came out different as the three kinds of nitrogen concentration rising. The net weight and the plant height all added by the treatments of low concentration  $\text{NH}_4\text{HCO}_3$  ( $4 \text{gN} \cdot \text{m}^{-2}$ ), but not by nitrate N and mixed N treatments, and three kinds of nitrogen treatments all cause the reduction of the net weight and the plant height as the N concentration rising. The changes of the Chlorophyll (a, b) contents by three N treatments all occurred from increase to decrease, but the Chlorophyll (a, b) contents of  $\text{NH}_4\text{HCO}_3$  treatments were higher than other N forms at the same concentration, and the  $\text{NH}_4\text{HCO}_3$  concentration of decreasing Chlorophyll (a, b) content was higher than  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  and  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ . There existed an obviously similar variation tendency of the superoxide dismutase (SOD) among the three kinds of nitrogen treatments, which increased as the N concentration rising, while the soluble protein content and the proline content increased at lower N concentration and reduced at higher N concentration. These physiological indexes were not synchronous among the three N treatments. It was demonstrated in the experiments that *L. juniperoideum* was more sensitive to nitrate N than ammonium N, and small ammonium N additions ( $4 \text{gN} \cdot \text{m}^{-2}$ ) tended to increase its growth, while nitrate N additions decreased its growth. Therefore, ammonium N could be used as the N source of *L. juniperoideum* and the low concentration of nitrogen additions was critical to the fertilization of *L. juniperoideum*.

**Key words:** bryophytes; *Leucobryum juniperoideum*; nitrogen deposition; physiological indexes

苔藓植物(Bryophytes)是植物界的重要类群,在土壤形成(Rovere *et al.*, 2011)、全球碳循环(Douma *et al.*, 2007)和生物多样性保护(Slavik *et al.*, 2004; Salmane *et al.*, 2008)等方面具有重要的作用。氮(N)是植物生长发育的必需元素,氮肥是农业生产中增产增收最重要的肥料,但是氮的过量摄入会对植物造成严重伤害。相对于种子植物,苔藓植物具有独特的植物体结构,对环境变化的敏感度是种子植物的10倍(Cameron *et al.*, 1977; 吴玉环等, 2001)。因此,环境中氮浓度的变化可能会对苔藓植物的生长造成严重影响(Ayres *et al.*, 2006)。近年来,随着工农业生产的发展,大气中的氮排放量持续提高,对苔藓植物造成了严重威胁(Gundale *et al.*, 2011; Jones *et al.*, 2002),甚至引起了大量苔藓植物的灭绝(Stevens *et al.*, 2010; Schrijver *et al.*, 2011; Vellak *et al.*, 2007)。国内外已经开展了苔藓植物对氮沉降模拟的响应研究(Pearce

*et al.*, 2003; 刘滨扬等, 2009, 2011),研究表明不同种类对氮胁迫的响应方式不同(Koranda *et al.*, 2007; Salemaa *et al.*, 2008)。而且同一种苔藓植物对不同氮源胁迫的响应也可能存在差异(Paulissen *et al.*, 2004; Pearce *et al.*, 2003),但同一种苔藓植物对不同氮源胁迫响应的直接研究目前尚未见有报道。因此,开展苔藓植物对不同氮源胁迫的响应研究,可以揭示氮胁迫对苔藓植物的影响,在氮沉降趋势普遍加重的背景下,为苔藓植物的多样性保护和利用提供理论支持。

桧叶白发藓(*Leucobryum juniperoideum*)是一种分布于亚洲、欧洲、非洲和美洲的森林中常见的苔藓,在我国华东和华南地区均有分布,质地细密、周年呈绿白色,可以广泛应用于庭园绿化、园艺造型和高档盆栽等,具有极高的开发利用价值。随着氮沉降趋势的加剧,桧叶白发藓的分布也可能受到严重的威胁(Wang *et al.*, 2014)。但是,尚未见有关于

桧叶白发藓对氮沉降响应的研究报道。本研究旨在通过不同氮源胁迫的人工模拟,揭示桧叶白发藓对氮胁迫的形态和生理响应,为桧叶白发藓的保护和引种栽培提供理论基础和技术支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 胁迫处理

所用桧叶白发藓配子体种源于2011年12月采自浙江省临安市天目山自然保护区,采用断茎繁殖法在塑料大棚内进行培养,栽培介质为等体积的草炭与河沙混合配制而成。经6个月的人工培养后,选取生长健壮、植株整齐的盆栽配子体植株用于氮胁迫试验。氮胁迫模拟试验自2012年6月至2013年6月,在上海园林科研所试验大棚内进行,加氮处理浓度根据我国南方地区N沉降的水平设置(刘学炎等,2009;周婕成等,2009;陈中颖等,2010),共设置2、4、8、16  $\text{gN} \cdot \text{m}^{-2}$  4个水平,以喷洒去离子水为对照。分别以  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  代表硝态氮,以  $\text{NH}_4\text{HCO}_3$  代表铵态氮,以  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  代表两种形态混合态氮源,配制成水溶液进行喷施,每3个月喷洒1次,共喷洒4次,取样前2个月停止喷洒,每个处理设20个重复(20盆)。试验期间,大棚保持75%的遮荫率,在试验处理上覆盖地膜防止雨水接触,所有处理2~3周喷洒1次去离子水作为常规养护。

### 1.2 指标测定

1.2.1 形态指标 每个处理任选5个样本(盆)进行株高、净重和植株坏死率的测量。株高的测量方法为每盆任选5个点测定藓垫的高度,以5个点的平均值代表一个样本的株高。鲜重的测量方法为每盆切取3块  $2\text{cm} \times 2\text{cm}$  的苔藓垫测定重量,以3块藓垫重量的平均值作为一个样本的鲜重。净重的测量在实验室进行,先将  $2\text{cm} \times 2\text{cm}$  的藓垫样品用滤

纸包好放入烘箱中  $105\text{ }^\circ\text{C}$  杀青 20 min,然后在烘箱中  $60\text{ }^\circ\text{C}$  下干燥至恒重称量,以3个藓垫的净重平均值作为该样本的净重。植株坏死率的统计方法为每盆切取3块  $2\text{cm} \times 2\text{cm}$  的藓垫统计存活植株和坏死植株数量,以3个藓垫坏死植株百分比的平均值作为该样本的植株坏死率。

1.2.2 生理指标 叶绿素含量采用分光光度计法测定,组织氮含量采用凯氏定氮法测定,可溶性蛋白(soluble protein)含量采用考马斯亮蓝 G-250(Coomassie brilliant blue G-250)法(又称 Bradford)测定,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)法测定,脯氨酸含量(proline, Pro)采用磺基水杨酸法测定(王学奎,2006)。

### 1.3 数据处理

不同氮源处理对桧叶白发藓形态和生理指标的影响差异采用单因素方差分析(one way-ANOVA, LSD),采用 SPSS 13.0 软件进行数据处理,作图采用 Origin Pro 8.0 软件。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同氮源胁迫对桧叶白发藓组织氮含量的影响

三种氮源处理均引起桧叶白发藓组织氮含量的持续升高(表1)。在相同加氮水平下,铵态氮处理的组织氮含量均低于硝态氮处理,混合态氮处理则介于两者之间。当氮处理浓度低于  $8\text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  时,三种氮源处理间组织氮含量的差异不显著;当氮处理浓度达到  $8\text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  时,硝态氮处理的组织氮含量已显著高于铵态氮处理;在氮处理浓度为  $16\text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  时,三种氮源处理的组织氮含量均达到最大。相对于不加氮的对照处理,硝态氮处理组织氮含量的增加幅度为 69.1%,混合态氮为 43.1%,铵态氮为 25.7%。这说明桧叶白发藓对铵态氮的代谢效率要高于硝态氮。

表 1 不同氮源胁迫对桧叶白发藓植株组织氮含量的影响

Table 1 Effects of nitrogen stresses on the tissue nitrogen content of *Leucobryum juniperoides*

氮源处理 Nitrogen treatment	组织氮含量 Tissue nitrogen content ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-2}$ )				
	$L_0$	$L_1$	$L_2$	$L_3$	$L_4$
硝态氮 $\text{NO}_3^-$	9.2±0.71a	10.65±0.64a	13.75±0.87a	14.30±1.02a	15.56±0.82a
铵态氮 $\text{NH}_4^+$	10.33±0.67a	10.53±0.88a	10.85±0.68a	11.70±0.94b	12.98±0.84b
混合氮 $\text{NO}_3^-$ and $\text{NH}_4^+$	10.03±1.03a	10.63±0.82a	11.80±0.61a	13.05±1.00ab	14.35±1.09ab

注:  $L_0$ 、 $L_1$ 、 $L_2$ 、 $L_3$ 、 $L_4$  表示氮处理的浓度分别为 0、2、4、8、16  $\text{gN} \cdot \text{m}^{-2}$ ; 同一水平的不同氮源处理间字母差异表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。下同。

Note: Concentrations of nitrogen treatments,  $L_0$ ,  $L_1$ ,  $L_2$ ,  $L_3$  and  $L_4$ , mean 0, 2, 4, 8, 16  $\text{gN} \cdot \text{m}^{-2}$ ; Different letters among the same concentration of nitrogen treatments mean the significant differences ( $P < 0.05$ ). The same below.

表 2 不同氮源胁迫对桧叶白发藓株高的影响

Table 2 Effects of nitrogen stress on the plant heights of *Leucobryum juniperoides*

氮源处理 Nitrogen treatment	株高 Plant height (cm)				
	L <sub>0</sub>	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	L <sub>4</sub>
硝态氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	1.61±0.13a	1.63±0.14a	1.50±0.05b	1.33±0.09b	1.16±0.05c
铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	1.66±0.12a	1.73±0.10a	1.81±0.09a	1.64±0.13a	1.40±0.08a
混合氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> and NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	1.65±0.09a	1.67±0.06a	1.56±0.06ab	1.52±0.07a	1.28±0.09b

表 3 不同氮源胁迫对桧叶白发藓净重的影响

Table 3 Effects of nitrogen stress on the net weights of *Leucobryum juniperoides*

氮源处理 Nitrogen treatment	净重 Net weight (g)				
	L <sub>0</sub>	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	L <sub>4</sub>
硝态氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0.21±0.04a	0.24±0.04a	0.20±0.02b	0.18±0.02b	0.09±0.03b
铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	0.24±0.04a	0.26±0.03a	0.29±0.03a	0.23±0.02a	0.21±0.02a
混合氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> and NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	0.22±0.04a	0.24±0.03a	0.21±0.03ab	0.18±0.02b	0.11±0.05b

表 4 不同氮源胁迫对桧叶白发藓植株坏死率的影响

Table 4 Effects of nitrogen stress on the dead plant rates of *Leucobryum juniperoides*

氮源处理 Nitrogen treatment	坏死率 Dead plant rate (%)				
	L <sub>0</sub>	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	L <sub>4</sub>
硝态氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	5.54±1.99a	5.60±1.74a	9.23±1.34a	11.08±1.30a	16.47±1.96a
铵态氮 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	6.54±1.91a	6.82±1.55a	6.82±1.52a	9.57±1.74a	12.47±1.81b
混合氮 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> and NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	7.31±1.84a	5.93±1.26a	8.60±2.00a	10.50±1.65a	13.90±1.93ab

## 2.2 不同氮源胁迫对桧叶白发藓形态指标的影响

施加少量的氮可以增加桧叶白发藓的株高和净重,但是,不同氮源处理对桧叶白发藓的生长量影响有差异(表 2,表 3)。在氮处理浓度为 4 gN·m<sup>-2</sup>时,铵态氮处理的株高和净重显著提高,增加的差异达到显著水平( $P < 0.05$ ),而硝态氮与混合态氮提高株高和净重的差异未达到显著水平。随着氮处理浓度的进一步提高,株高和净重则呈现出降低的趋势,在氮处理浓度为 16 gN·m<sup>-2</sup>时,硝态氮的株高和净重的降低幅度最大,分别降低了 28.0%和 57.1%,混合态氮降低了 22.4%和 50%,而铵态氮只降低了 15.7%和 12.5%。氮浓度增加引起桧叶白发藓植株坏死率的显著上升(表 4),但不同氮源处理间桧叶白发藓植株坏死率有差异,硝态氮处理引起的桧叶白发藓植株坏死率最高,铵态氮处理引起的植株坏死率最低,在氮处理浓度达到 16 gN·m<sup>-2</sup>时,硝态氮处理的植株坏死率显著高于铵态氮。这说明硝态氮对桧叶白发藓有明显的毒害作用,而铵态氮的少量增加能促进桧叶白发藓的生长。

## 2.3 不同氮源胁迫对桧叶白发藓生理指标的影响

三种氮源处理均引起桧叶白发藓叶绿素含量变化呈现出先上升后下降的趋势(图 1,图 2)。但不同

氮源处理间叶绿素含量的变化趋势不同步,硝态氮和混合态氮处理中叶绿素含量在氮处理浓度为 4 gN·m<sup>-2</sup>时即出现持续降低,而铵态氮处理的氮浓度超过 8 gN·m<sup>-2</sup>时才引起叶绿素含量的降低。在同一水平的氮处理下,铵态氮处理的叶绿素含量要显著高于其它两种氮源处理。两种叶绿素含量的变化均具有相同的趋势。

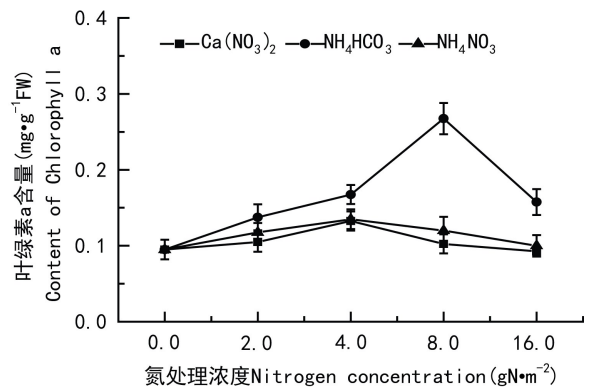


图 1 三种氮源胁迫处理对桧叶白发藓叶绿素 a 含量的影响  
Fig. 1 Effects of nitrogen treatments on the content of Chlorophyll a of *Leucobryum juniperoides*

可溶性蛋白含量(图 3)在三种氮源处理下均表现为先增加后降低,但不同氮源的处理间可溶性蛋

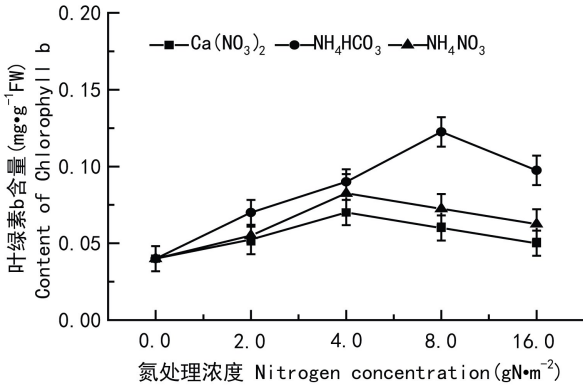


图2 不同氮源胁迫对桧叶白发藓叶绿素 b 含量的影响  
Fig. 2 Effects of nitrogen treatments on the content of Chlorophyll b of *Leucobryum juniperoides*

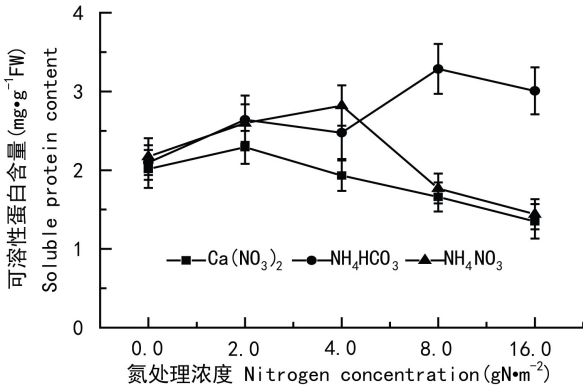


图3 不同氮源胁迫对桧叶白发藓可溶性蛋白含量的影响  
Fig. 3 Effects of nitrogen treatments on the content of soluble protein of *Leucobryum juniperoides*

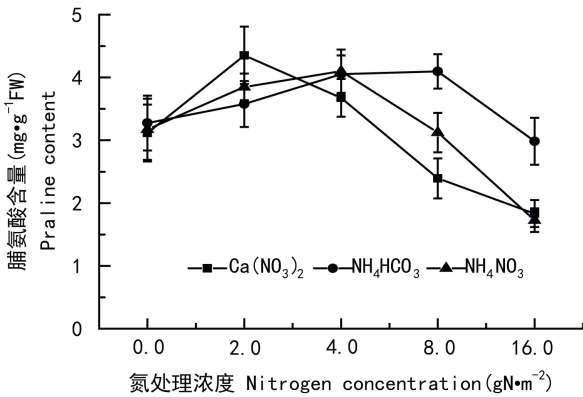


图4 不同氮源胁迫对桧叶白发藓脯氨酸含量的影响  
Fig. 4 Effects of nitrogen treatments on the content of praline of *Leucobryum juniperoides*

白含量的变化趋势不同步,硝态氮浓度为  $2 \text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  时可溶性蛋白含量达最大值,混合态氮在  $4 \text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  时达最大值,而铵态氮则在  $8 \text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  时达

最大。

在三种氮源处理下脯氨酸含量与可溶性蛋白含量的变化具有相同的趋势(图4)。

三种不同氮源处理下,桧叶白发藓 SOD 活性的变化均表现为随着氮处理浓度的提高而持续增加,但不同氮源处理间 SOD 活性的增加幅度不同,氮浓度增加到  $2 \text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  后硝态氮处理 SOD 活性的增加幅度比铵态氮和混合态氮处理快,氮浓度为  $16 \text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$  时,硝态氮处理 SOD 活性增加了 98.2%,铵态氮增加了 49%,混合态氮则增加了 53.9%(图5)。

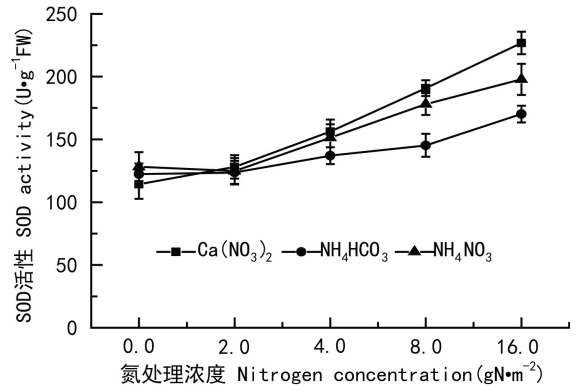


图5 不同氮源胁迫对桧叶白发藓 SOD 活性的影响  
Fig. 5 Effects of nitrogen treatments on the SOD activity of *Leucobryum juniperoides*

桧叶白发藓生理指标对三种氮源胁迫的响应表明,桧叶白发藓对氮胁迫浓度的增加敏感。但不同氮源对桧叶白发藓生理活动影响有明显的差异,硝态氮浓度的提高对桧叶白发藓的危害要高于铵态氮和混合态氮。

### 3 讨论

氮是植物正常生长的必需元素,短期内施加少量的氮通常能刺激苔藓植物的生长(Jones *et al.*, 2002;刘滨扬等,2009)。但是,不同种类的苔藓植物忍受生境中氮增加的能力有显著差异(Salemaa *et al.*, 2008),某些种类对生境中氮的增加比较敏感。研究表明生境中氮浓度的小幅提高引起塔藓(*Hylacomium splendens*) (Koranda *et al.*, 2007)、砂藓(*Racomitrium lanuginosum*) (Pearce *et al.*, 2003)和赤茎藓(*Pleurozium schreberi*) (Gundale *et al.*, 2011)生长量的显著降低,长期处于氮胁迫的环境会使苔藓植物生长显著降低(Jones *et al.*, 2002; Arróniz-Crespo *et al.*, 2008)。本研究也发现施氮

处理对桧叶白发藓的生长有显著的影响,施加少量的氮可以增加桧叶白发藓的生长量,随着加氮量的增加,桧叶白发藓的生长量迅速降低。但是,不同氮源对桧叶白发藓生长的影响不同,硝态氮处理引起桧叶白发藓生长量下降的浓度要远低于铵态氮。而且,在相同氮处理浓度下,硝态氮处理的植株死亡率要高于铵态氮。但是,也有些苔藓植物对生境中氮浓度的变化不敏感,氮浓度的提高对其生长没有明显的影响,如羽藓(*Thuidium tamariscinum*) (Koranda *et al.*, 2007)、粗叶泥炭藓(*Sphagnum squarrosum*)和金发藓(*Polytrichum commune*) (Paulissen *et al.*, 2004)、刺边小金发藓拟刺亚种(*Pogonatum cirratum* subsp. *fuscatum*)和石地钱(*Reboulia hemisphaerica*) (刘滨扬等, 2009)等,造成这一差异的原因可能是苔藓植物对不同形态氮源的利用效率有差异(Paulissen *et al.*, 2004),因此,需要对不同氮源胁迫的影响作全面的研究。

氮胁迫引起苔藓植物生理指标的变化,不同种类的苔藓植物对氮胁迫的生理响应不同,加氮处理引起了大灰藓(*Hypnum plumaeforme*)可溶性蛋白含量的增加。但是,对石地钱可溶性蛋白含量则没有显著的影响(刘滨扬等, 2009)。本试验发现加氮处理引起了桧叶白发藓可溶性蛋白含量和脯氨酸含量的显著增加。加氮处理还引起了桧叶白发藓叶绿素含量的增加,这与 Arróniz-Crespo *et al.* (2008) 在大绢藓(*Pseudoscleropodium purum*)上的实验结果相同。随着加氮浓度的进一步增加,桧叶白发藓的叶绿素、可溶性蛋白和脯氨酸含量降低,而 SOD 活性则随着加氮量的增加持续升高,说明氮胁迫对桧叶白发藓的生理造成了严重的负面影响。

通常提高氮胁迫的浓度都会引起苔藓植物组织氮含量的显著增加(Gordon *et al.*, 2001; Granath *et al.*, 2012; Armitage *et al.*, 2012)。本研究也发现随着加氮量增加,桧叶白发藓植株组织氮的含量增加。但不同于蝎尾藓(*Scorpidium scorpioides*)和长毛砂藓(*Racomitrium lanuginosum*)对两种氮源胁迫的响应(Paulissen *et al.*, 2004; Pearce *et al.*, 2003),在相同水平的加氮处理下,硝态氮处理的桧叶白发藓植株组织氮的含量显著高于铵态氮的处理,而与 Forsum *et al.* (2006)对塔藓(*Hylocomium splendens*)的研究结果相同。这一结果说明苔藓植物的不同种类对不同形态氮的吸收有显著的差异,桧叶白发藓对硝态氮的吸收能力比铵态氮强。因此,硝

态氮对桧叶白发藓的毒害作用比铵态氮要强。

桧叶白发藓对氮胁迫浓度的提高比较敏感,氮沉降的加剧可能会导致桧叶白发藓的消失,因此桧叶白发藓可以作为氮沉降污染程度监测的工具,此外,在氮沉降趋势普遍加重的背景下,对于选择适合桧叶白发藓生产栽培和推广应用的区域要充分考虑氮沉降的水平。由于桧叶白发藓对不同氮源的响应存在明显的差异,硝态氮对桧叶白发藓的毒害作用要远高于铵态氮,少量的铵态氮( $4 \text{ gN} \cdot \text{m}^{-2}$ )则能提高桧叶白发藓的生长量,因此,在引种栽培中可以采用铵态氮作为桧叶白发藓的氮肥。

## 参考文献:

- Armitage HF, Britton AJ, Woodin SJ, *et al.* 2012. Nitrogen deposition enhances moss growth, but leads to an overall decline in habitat condition of mountain moss-sedge heath [J]. *Glob Change Biol*, **18**:290—300
- Arróniz-Crespo M, Leake JR, Horton P, *et al.* 2008. Bryophyte physiological responses to, and recovery from, long-term nitrogen deposition and phosphorus fertilisation in acidic grassland [J]. *New Phytol*, **180**:864—874
- Ayres E, van der Wal R, Sommerkorn M, *et al.* 2006. Direct uptake of soil nitrogen by mosses [J]. *Biol Lett*, **2**:286—288
- Cameron A J, Nickless G. 1977. Use of mosses as collectors of airborne heavy metals near a smelting complex [J]. *Water Air Soil Poll*, **7**(1):117—125
- Chen ZY (陈中颖), Li KM (李开明), Lin WS (林文实), *et al.* 2010. Atmospheric dry and wet deposition of nitrogen and phosphorus in the Pearl River Estuary (珠江口大气氮磷干湿沉降通量及其污染特征) [J]. *Environ Poll Control* (环境污染与防治), **32**(11):53—57
- Douma JC, van Wijk MT, Lang SI, *et al.* 2007. The contribution of mosses to the carbon and water exchange of arctic ecosystems: quantification and relationships with system properties [J]. *Plant Cell Environ*, **30**:1 205—1 215
- Forsum Å, Dahlman L, Näsholm T, *et al.* 2006. Nitrogen utilization by *Hylocomium splendens* in a boreal forest fertilization experiment [J]. *Funct Ecol*, **20**:421—426
- Gordon C, Wynn JM, Woodin SJ. 2001. Impacts of increased nitrogen supply on high Arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability [J]. *New Phytol*, **149**:461—471
- Granath G, Strengbom J, Rydin H. 2012. Direct physiological effects of nitrogen on *Sphagnum*: a greenhouse experiment [J]. *Funct Ecol*, **26**:353—364
- Gundale MJ, Deluca TH, Nordin A. 2011. Bryophytes attenuate anthropogenic nitrogen nputs in boreal forests [J]. *Glob Change Biol*, **17**:2 743—2 753
- Jones MLM, Oxley ERB, Ashenden TW. 2002. The influence of nitrogen deposition, competition and desiccation on growth and regeneration of *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid [J]. *Environ Poll*, **120**:371—378

(下转第 470 页 Continue on page 470)