

INDICATION AND RESPONSE
OF BRYOPHYTES
TO THE ENVIRONMENTS

苔藓植物

对环境的指示与响应

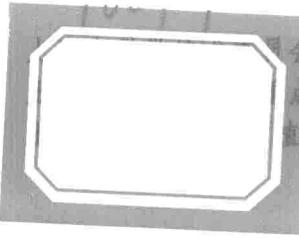
曹 同 郭水良 娄玉霞

于 晶 张元勋 左本荣

——著——



科学出版社



国家重点项目(08390513800)

重点学科(S30406)

“植物学”重点学科(J50401)、重点项目(01D03-2,02DZ47)

苔藓植物对环境的指示与响应

曹 同 郭水良 娄玉霞 著
于 晶 张元勋 左本荣

科学出版社

北京

内 容 简 介

苔藓植物是结构相对简单的绿色高等植物,由于其特殊的结构与生理特征,对环境质量和变化反应敏感,利用苔藓植物指示地区的环境质量和变化及其对环境的响应机制已成为当今世界关注和研究的热点之一。本书在介绍利用苔藓植物指示环境质量与变化的原理和基本方法基础上,重点报道了以长江三角洲为研究区域,系统全面开展苔藓植物对环境质量和变化的指示与响应研究的结果。内容包括:长江三角洲地区苔藓植物多样性及其与环境的关系;苔藓植物对环境污染的监测与指示;苔藓植物对重金属污染胁迫响应及机制;同步辐射技术在苔藓监视环境中的应用等。本书是国内有关苔藓植物指示环境的首部专著,内容为作者大量野外和实验室实验分析的第一手资料和研究成果,有重要学术和推广应用价值。

本书可作为高等院校植物学、环境科学、生态学等相关专业的和科研院所的师生及科研人员的参考书,对从事环境监测和保护工作的专业人员和其他人员也有重要参考价值。

图书在版编目(CIP)数据

苔藓植物对环境的指示与响应/曹同等著. —北京:
科学出版社, 2014. 6
ISBN 978 - 7 - 03 - 040789 - 4

I. ①苔… II. ①曹… III. ①长江三角洲—苔藓植物
—环境影响—环境质量评价 IV. ①Q949. 35②X820. 3

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 113328 号

责任编辑:陈 露 封 婷 韩书云
责任印制:徐晓晨 / 封面设计:殷 靓

科学出版社出版
北京东黄城根北街 16 号
邮政编码: 100717
<http://www.sciencep.com>
北京七彩京通数码快印有限公司 印刷
科学出版社发行 各地新华书店经销

*
2014 年 6 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16
2014 年 6 月第一次印刷 印张: 16 1/2 插页: 4
字数: 371 000

定价: 158. 00 元

The Key Project (08390513800) of Science and Technology Commission of Shanghai Municipality,

The Shanghai Leading Academic Discipline Project (S30406),

The Leading Academic Discipline Project (J50401) and Key Project (01D03 – 2, 02DZ47) of Shanghai Municipal Education Commission.

Indication and Response of Bryophytes to the Environments

Cao Tong, Guo Shuiliang, Lou Yuxia,
Yu Jing, Zhang Yuanxun, Zuo Benrong

Science Press
Beijing

前 言

苔藓植物是结构相对简单的绿色高等植物,是由水生生活方式向陆地生活方式过渡的类群,属孢子植物,介于藻类和蕨类植物之间,是植物界中一个重要门类。苔藓植物具有很强的耐寒、耐旱、耐贫瘠等抗逆性,被誉为“先锋植物”和大自然的“拓荒者”,分布十分广泛,除了海洋外,几乎分布在地球上的每个角落。苔藓植物种类丰富,是种数上仅次于被子植物的高等植物类群,全世界有191科、1230多属、21 200余种。

多数苔藓植物的叶片只由单层细胞或少数几层细胞组成,因此叶片背腹两面均可直接接触外界空气中的物质;苔藓植物缺乏疏导组织,无维管束构造,只有具支撑作用的假根,植物体近轴端腐烂,组织几乎不与地表接触,这决定了植物体直接在体表进行气体、水及营养物质的交换,尤其是树附生种类,生长基本不受其基质的干扰,加上苔藓植物体表面积-体积比高,因此吸附、保留微量元素的能力强;很多苔藓植物是多年生植物,生长季形态变化小;苔藓植物的阳离子交换能力高。这些特点使苔藓植物特别适合作为敏感种类指示环境的质量和变化。因此,国内外很多研究者利用苔藓植物的这些特点对环境污染,尤其是大气污染进行生态监测。利用苔藓植物指示地区的环境质量和变化及其对环境的响应机制已成为当今世界关注和研究的热点之一。

长江三角洲地区是一个以上海为中心,以沪、甬、杭为主体的世界第六大城市群区域。近年来,该区域经济发展迅猛,城市化区域面

积不断扩展,环境质量发生了剧烈变化,因此,长江三角洲地区环境质量及变化备受国内外关注。2001年以来,在上海市科学技术委员会重点项目(08390513800),上海市“环境科学”重点学科(S30406),上海市教育委员会“植物学”重点学科(J50401)、重点项目(01D03-2,02DZ47)等的支持和资助下,上海师范大学生命与环境科学学院苔藓植物研究组系统地开展了长江三角洲地区的苔藓植物多样性、分布格局及其对区域环境质量指示的研究工作,研究了应用苔藓植物进行环境质量监测的技术体系和具体实施方法,以及苔藓植物在生态分布、生理和遗传学上对环境质量变化的响应特点。其间先后有娄玉霞、刘艳、徐燕云等博士研究生和陈怡、张政、李洋、刘艳、王剑、曾元元、郑园园、宋红涛、沈蕾、王敏、安丽、陈静文等十几位硕士研究生参与了这些项目的工作。

本书是上海师范大学生命与环境科学学院苔藓植物研究组全体成员分工合作和共同编著的结果。第一章(绪论)由曹同、左本荣编写;第二章(长江三角洲地区苔藓植物多样性及其与环境的关系)由郭水良编写;第三章(苔藓植物对环境污染的监测与指示)由曹同和娄玉霞编写;第四章(苔藓植物对重金属污染胁迫的响应及机制)由娄玉霞和于晶编写;第五章(同步辐射技术在苔藓监视环境中的应用)由张元勋编写。最后,由曹同、郭水良统稿。

由于编者水平有限,加之编写时间仓促,文中难免有不足之处,祈请读者批评指正。

编 者

2014年3月于上海

目 录

前 言

第一章 绪 论	1
第一节 苔藓植物多样性及其对环境的指示与响应	1
一、苔藓植物多样性	1
二、苔藓植物对环境的指示与响应	4
第二节 苔藓植物对环境指示与响应的研究方法及应用	10
一、生态监测方法	10
二、化学分析监测方法	13
三、藓袋法	14
第三节 苔藓植物对环境指示与响应的国内外研究动态	19
一、欧洲	19
二、非洲	20
三、北美洲	21
四、中国及亚洲其他地区	21
第二章 长江三角洲地区苔藓植物多样性及其与环境的关系	24
第一节 研究区域概况	24
一、地质和地貌	24
二、气候概况	24

三、土壤和植被	24
四、工业分布与大气污染特点	25
第二节 研究方法	25
一、标本采集与种类鉴定	25
二、生态调查方法	25
三、数据统计与分析	27
第三节 上海地区苔藓植物多样性及其与环境的关系	28
一、上海自然地理概况	28
二、上海地面苔藓植物分布与环境的关系	29
三、上海地区树附生苔藓植物及其与环境的关系	39
第四节 杭州市苔藓植物多样性及其与环境的关系	50
一、杭州市自然地理概况	50
二、调查范围和样点选择	50
三、杭州市苔藓植物种类及其分布特点	52
四、杭州市区地面苔藓植物分布格局及其与环境的关系	56
第五节 南京市树附生苔藓植物分布及其与环境的关系	65
一、南京市自然地理概况	65
二、南京市树附生苔藓植物多样性及其与环境的关系	65
第六节 苏州市苔藓植物多样性及其与环境的关系	71
一、苏州市自然地理概况	71
二、调查范围和样点选择	71
三、苏州市苔藓植物种类及其分布特点	73
四、苏州园林苔藓植物及其分布格局	75
第七节 无锡市苔藓植物多样性及其与环境的关系	80
一、无锡市自然地理概况	80
二、调查范围和样点选择	81
三、无锡市苔藓植物分布格局	82
四、无锡市苔藓植物的分布与环境因子的关系	85
第八节 杭嘉湖地区苔藓植物多样性及其与环境的关系	88
一、杭嘉湖地区自然地理概况	88
二、调查范围和样点选择	88
三、杭嘉湖平原苔藓植物多样性分布及其群落类型	90
四、杭嘉湖平原苔藓植物生态分布格局	94

五、莫干山苔藓植物多样性及其与环境的关系	95
第九节 江苏北部地区苔藓植物多样性及其与环境的关系	100
一、江苏北部地区自然概况	100
二、调查范围	101
三、江苏北部城市苔藓植物物种多样性	101
四、影响江苏北部地区城市苔藓多样性的环境条件分析	104
第十节 长江三角洲及邻近地区苔藓植物多样性及其分布格局	106
一、区域及数据来源	106
二、统计方法	106
三、长江三角洲及邻近地区 16 个城市苔藓植物多样性及其 区域分布	107
四、苔藓植物对长三角及邻近地区环境的生物指示意义	110
附录 长三角地区苔藓植物名录	112
第三章 苔藓植物对环境污染的监测与指示	123
第一节 苔藓植物对环境重金属污染及其时空变化的指示	123
一、苔藓植物对上海市环境重金属污染及其时空变化的指示	123
二、苔藓植物对南京市环境重金属污染及其时空变化的指示	140
三、苔藓植物对杭州市环境重金属污染的指示	148
四、长江三角洲 10 个城市小羽藓属植物体内重金属元素含量 变化及其对环境的指示分析	152
第二节 薜袋法监测大气污染	155
一、薜袋法监测上海大气重金属和 SO ₂ 污染	155
二、薜袋法监测上海市宝山工业区大气重金属和 SO ₂ 污染	163
第四章 苔藓植物对重金属污染胁迫的响应及机制	178
第一节 重金属胁迫下苔藓植物重金属元素的吸收和累积特征	179
一、实验材料与方法	179
二、苔藓植物对重金属元素的吸收和累积特征	181
三、重金属元素在苔藓叶和茎微区的精细分布特征	187
四、讨论与结论	190
第二节 重金属胁迫下苔藓植物的生理响应	192
一、实验材料与方法	192

二、重金属胁迫下小立碗藓的生理响应	194
三、重金属铅胁迫下细叶小羽藓的生理响应	198
四、重金属铅胁迫下匐枝青藓的生理响应	200
五、结果与讨论	204
第三节 苔藓植物对环境污染响应的遗传学机制初探	206
一、材料与方法	206
二、小羽藓植物体重金属含量与聚类分析	207
三、小羽藓不同居群 DNA 的随机扩增多态性 DNA 扩增结果 与遗传多样性的分析	209
四、小羽藓种群遗传多样性与重金属因子的相关性分析	210
第五章 同步辐射技术在苔藓植物环境监测中的应用	211
第一节 同步辐射简介	211
一、同步辐射及其特点	211
二、同步辐射技术的发展与应用	212
第二节 同步辐射技术在苔藓植物环境监测中的应用	215
一、同步辐射 X 荧光测定苔藓植株中元素含量和微区精细分布	215
二、同步辐射 X 射线相衬成像观察苔藓植株显微结构	227
三、同步辐射 X 射线吸收精细结构谱研究苔藓植株元素价态	230
参考文献	237
图版	

第一章 緒論

第一节 苔蘚植物多样性及其对环境的指示与响应

一、苔蘚植物多样性

1. 苔蘚植物概况

由于苔蘚植物多数结构简单、个体矮小,又似乎没有重要的应用价值,常常被误认为是“低等植物”而不为人们重视。其实,苔蘚植物属于高等植物中一个独立的门,是植物界从水生向陆生过渡的重要类群,种类十分丰富。据最新的世界藓类名录,全世界有效报道的藓类植物约有 47 600 个名称,其中约有 29 100 种是作为新种报道的,其余的 18 500 种是重新组合形成的有效名称。随着大量异名的发现,目前藓类植物确认的种数为 12 754 种,隶属于 116 科、904 属(Crosby *et al.*, 1999);根据朱瑞良教授 2010 年的报道,目前苔类中确认的有效植物名称共计有 69 科、370 属、8029 种;角苔纲有 3 科、9 属、390 种。如果将藻苔类植物单列为一个纲,则世界苔蘚植物共有 4 纲、191 科、1233 属,21 219 种左右(Cao *et al.*, 2006; 曹同等,2006)。全世界有蕨类植物 10 000~12 000 种,世界裸子植物 850 种,被子植物全世界有 260 000 多种。因此,从种数上来讲,苔蘚植物是仅次于被子植物的高等植物类群。

苔蘚植物门传统上被分为苔纲(Hepaticae)和藓纲(Musci)。1953 年苔类学家休斯特(Schuster)认为角苔目植物(Anthocerotales)在形态构造上与苔纲和藓纲有显著差别,在系统演化上占有独特位置,将其提升为纲,称为角苔纲(Anthocerotae),从而把苔蘚植物门分为 3 纲:苔纲(Hepaticae)、角苔纲(Anthocerotae)和藓纲(Musci)(Crandall-Stoteler, 1984; Vitt, 1984)。至于藻苔目的分类地位,一直有不同的意见,2008 年的《云南植物志》中,将这类植物作为藓纲的一个类群:藻藓亚纲。

苔纲可分为二亚纲,即叶苔亚纲(Jungermanniae, 含叶苔目等 4 目)和地钱亚纲(Marchantiae, 含地钱目等 3 目)。苔类植物中叶状体类型常见种类有石地钱(*Reboulia hemisphaerica*)、钱苔(*Riccia glauca*)和毛地钱(*Dumontiera hirsuta*)等;茎叶体类型的有叶苔目的光萼苔(*Porella platyphylla*)等。角苔纲(Anthocerotae)仅 1 目,角苔目(Anthocerotales),常见的有中华角苔(*Anthoceros chinensis* (Steph.) Chen),特产于我国。

藓纲(Musci)常分为 4 个亚纲,即泥炭藓亚纲(Sphagnidae, 仅 1 目)、黑藓亚纲

(Andreaeidae, 仅 1 目)、真藓亚纲(Bryidae, 13 目)和藻藓亚纲(Takakidae, 1 目)。1980 年, Crosby 认为藓类可划分为 7 个亚纲, 将原来真藓亚纲中的四齿藓目(Tetraphidales)、烟杆藓目(Buxbaumiales)和金发藓目(Polytrichinales)分别提升为四齿藓亚纲(Tetraphidae)、烟杆藓亚纲(Buxbaumiidae)和金发藓亚纲(Polytrichidae)。

随着分子系统学证据的引入, 近年来不少苔藓植物学家主张将苔藓植物分成 3 个门: 角苔类植物门(Anthocerotophyta, hornworts)、苔类植物门(Marchantiophyta, liverworts)和藓类植物门(Bryophyta, mosses)(Vanderpoorten & Goffinet, 2009; Goffinet & Shaw, 2009)。

2. 中国的苔藓植物

中国是世界上苔藓植物多样性最丰富的国家之一, 目前记载苔藓植物 125 科、572 属、3460 余种, 分别约占世界科、属和种的 65%、46% 和 16%。中国还有大量的中国和东亚特产属和种。因此, 保护中国的苔藓植物多样性, 不仅对中国而且对全世界植物多样性的保护和可持续利用有重要意义。中国的苔藓植物多样性具有以下特点。

1) 中国是世界上苔藓植物多样性最丰富的国家之一。目前中国记载苔藓植物 125 科、572 属、3460 余种, 分别约占世界科、属和种的 65%、46% 和 16% (陈邦杰, 1978; 黎兴江, 1985; 2000; Piippo, 1990; 高谦, 1994; Redfearn *et al.*, 1996; 高谦和赖明洲, 2003; 高谦, 2003; 吴鹏程和贾渝, 2005; Cao *et al.*, 2006)。这种情况与我国丰富多样的生境类型和多个气候带有关。

2) 中国苔藓植物的特有类群比较丰富。中国的特有或东亚特有的苔藓植物共有 35 属, 占中国苔藓植物属数的 6.12%。这些特有属、种在中国西南部横断山区、长江流域中游山区和东南沿海山区存在 3 个分布中心。

3) 在系统发生上居关键位置的类群多, 如原始类型藻藓目(Takakiales)藻藓科(Takakiaceae)藻藓属(*Takakia*)的两个种; 藻藓(*T. lepidozoides*)和角叶藻藓(*T. ceratophylla*)在中国西藏地区的察隅、波密、米林和云南的高寒山地都有发现。

4) 我国的苔藓植物地理成分比较复杂, 热带、亚热带和温带成分均占有相当的比例。

吴鹏程等根据中国苔藓植物各区的地理范围、自然特点及相应地理范围内苔藓植物代表性科、属和种等, 将中国苔藓植物划分成 10 个区(吴鹏程和贾渝, 2006)。① 岭南区: 位于中国南部, 包括五岭山脉南坡、雷州半岛、云南西双版纳, 向东至海南岛及台湾南端, 终年温度高于 0°C, 年降雨量在 1500~2000 mm; 本区的苔藓植物科、属、种和生态类型为中国最丰富的地区。② 华东区: 包括东南部沿海的福建、浙江、江苏、安徽及台湾的大部, 长江下游的南部及北部的少部分地区, 即海拔为 2000 m 以下的丘陵和中山地区; 本区气候四季分明, 春夏之交多梅雨, 明显受太平洋台风影响, 而在冬季则多阴雨, 苔藓植物种类丰富, 并有大量的东亚特有类群和种类, 如东亚特有苔藓植物属中的新绒苔属(*Neotrichocolea*)、台湾藓属(*Taiwanobryum*)和瓦叶藓属(*Miyabea*)等主要分布于本区(Li & Crosby, 2001)。③ 华中区: 包括湖北、湖南、陕西南部的秦岭南坡、四川东部和河南南部, 本区年降雨量可达 2000 mm, 冬季较阴湿, 气温可低于 -5°C; 植被为常绿阔叶林和落叶林交汇处, 苔藓植物多为温带和亚热带成分, 树干和树枝上大量喜湿热的种类呈悬垂和树皮上贴生, 包括光萼苔属(*Porella*)、耳叶苔属(*Frullania*), 以及羽苔属(*Plagiochila*)的一些种类, 薄壁藓属植物有大灰气藓(*Aerobryopsis subdivergens*)、反叶粗蔓

藓(*Meteoriopsis reclinata*)等。④ 华北区：指黄河流域中下游北侧，土壤和岩石以碱性为主，pH一般在7以上，除夏季外，降雨量甚少，最冷月气温可为-20℃以下，冬季受西伯利亚气候的影响很深；苔藓植物的科主要以温带的疣冠苔科(Aytoniaceae)、真藓科(Bryaceae)、丛藓科(Pottiaceae)、曲尾藓科(Dicranaceae)、绢藓科(Entodontaceae)和羽藓科(Thuidiaceae)为主，以土生和石生苔藓植物类群为主，多数属种能经常忍受较长的干旱条件。⑤ 东北区：包括我国东北辽宁、吉林、黑龙江和内蒙古部分地区，该区属温带和寒温带，气候寒冷，森林覆盖率高，在长白山和大小兴安岭林区有大量的原始森林。本区苔藓植物生态类型很丰富，最突出的为沼泽塔头生长类型，包括多种泥炭藓(*Sphagnum*)等，常杂生于苔草属植物间，或与多种镰刀藓(*Drepanocladus*)混生；在冷杉、落叶松林地低洼处，赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)、塔藓(*Hylocomium splendens*)和毛梳藓(*Ptilium crista-castrensis*)多成片生长，还常生长有沼寒藓(*Paludella squarrosa*)、牛角藓(*Cratoneuron filicinum*)、沼泽皱蒴藓(*Aulacomnium palustre*)等；水藓(*Fontinalis antipyretica*)等则根着于溪边石上，上部随溪流漂动，枝梢上垂生有垂悬白齿藓(*Leucodon pendulus*)；附生树干或枝上的种类包括平藓、扁枝藓等；少数东亚特有类型如锦丝藓(*Actinothuidium hookeri*)、褶藓(*Okamuraea hakoniensis*)等在东北区常见。⑥ 华西区：包括秦岭在内的祁连山及贺兰山以南的兰州高原，气候干旱和多风沙，年降雨量在600 mm以下，最冷月份的气温低于-20℃；苔藓植物在这一地区主要是温带分布的科，包括合叶苔科(Scapaniaceae)、叶苔科(Jungermanniaceae)、光萼苔科(Porellaceae)、牛毛藓科(Ditrichaceae)、丛藓科(Pottiaceae)、真藓科(Bryaceae)、隐蒴苔科(Cryphaeaceae)、白齿藓科(Leucodontaceae)、大帽藓科(Encalyptaceae)、羽藓科(Thuidiaceae)、青藓科(Brachytheciaceae)和灰藓科(Hypnaceae)等。⑦ 横断山区：本区跨西藏东南部、云南西北部和四川西南部，为怒江和澜沧江的核心区，深谷和高耸山峰夹杂其间，河流和山脉在该区由原来的东西向转而向南行，海拔多处于2000~3000 m或远高于3000 m，局部地区在海拔800 m以下；在低地为常绿阔叶林，而高海拔处针叶林密布。由于地理生境和海拔变化，孕育着大量特有苔藓植物的属和种，横断山区具有中国其他地区少见分布或从未有分布的苔藓植物的科，包括藻苔科(Takakiaceae)、直蒴苔科(Balantiopsidaceae)、顶苞苔科(Acrobulbaceae)、甲壳苔科(Jackiellaceae)和星孔苔科(Cleveaceae)，以及藓类的蕨藓科(Pterobryaceae)和烟杆藓科(Buxbaumiaceae)；分布于横断山区较突出的种类有藻藓(*Takakia lepidozoides*)、角叶藻藓(*Takakia ceratophylla*)、耳坠苔(*Ascidiotha blepharophylla*)等。⑧ 云贵区：包括云南高原大部、整个贵州高原及四川南部，海拔多在1000 m以上，最高海拔超过3000 m，气候一般四季分明，除海拔2000 m以上高山，一般冬季气温在0℃以上，除河谷地区冬季干旱，一般降雨量可达3000 mm；因受喜马拉雅山系明显影响，云贵区与横断山区形成了一些共同分布的特有属和种，但苔藓类型又不完全相同，在云贵区内主要的苔藓植物为剪叶苔科(Herbertaceae)、羽苔科(Plagiochilaceae)、细鳞苔科(Lejeuneaceae)、光苔科(Cyathodiaceae)、地钱科(Marchantiaceae)和角苔科(Anthocerotaceae)，以及泥炭藓科(Sphagnaceae)、曲尾藓科(Dicranaceae)、丛藓科(Pottiaceae)、扭叶藓科(Trachypodaceae)、蔓藓科(Meteoriaceae)、平藓科(Neckeraceae)、羽藓科(Thuidiaceae)、青藓科(Brachytheciaceae)、锦藓科(Sematophyllaceae)和金发藓科(Polytrichaceae)，为中国苔藓植物种类最复杂的地区之一。

一。⑨ **青藏区**:除西藏东南部和四川西南部外,包括西藏的大部分及青海和甘肃全境,这一地区基本上处于4000 m以上的高原,西侧阿里地区为广阔荒漠,终年基本上处于干旱状态;本区虽在纬度上偏南,但由于整个地区海拔较高,本区中的苔藓以高寒类型为多,代表性苔藓植物包括斜蒴对叶藓(*Distichium inclinatum*)、大帽藓(*Encalypta vulgaris*)、粗肋曲喙藓(*Rhamphidium crassicostatum*)、高山红叶藓(*Bryoerythrophyllum alpinum*)、长尖叶墙藓(*Tortula longimucronata*)、缨齿藓(*Jaffueliobryum marginatum*)、尖叶小壶藓(*Tayloria acuminata*)等。⑩ **蒙新区**:本区位于中国西北部,范围包括大兴安岭西部,跨越阴山、贺兰山,直至天山、阿尔泰山地区,本区夏季短暂,年降雨量在400 mm以下,冬季气温可为-20℃以下,地层下为永冻层;苔藓植物在本区的类型以耐旱属种为主,但也有喜冷湿的类型,以土生和石生属、种为多,本地区突出的类群为旱藓(*Indusiella thianschanica*)、缨齿藓及树干生多种木灵藓(*Orthotrichum*)等。

苔藓被誉为“先锋植物”和大自然的“拓荒者”,分布十分广泛,除了海洋外,几乎分布在地球上的每个角落。从寒冷的南北极地和高山冰川到炎热的热带雨林,从干旱的岩石表面到湿润的土地、树干,甚至叶片表面,从沼泽湿地到水沟溪流,到处都有苔藓植物的踪影。苔藓植物不但在不同生态系统中具有不可忽略的生态服务功能,表现出重要而巨大的间接价值,而且作为独特的药用植物、特殊的园林植物和敏感的环境指示植物,在人们日常生活、医疗卫生、绿化建设和环境指示和监测等领域被广泛应用,具有重要直接应用价值。世界和中国苔藓植物丰富多彩的多样性为开展苔藓植物对环境的指示和响应研究提供了坚实的物质基础和广阔的应用前景。

二、苔藓植物对环境的指示与响应

1. 苔藓植物监测环境污染的原理

(1) 苔藓植物特殊的结构和生物特性

苔藓植物体的表面积与其生物量比值高,具有很强的吸附保留重金属元素的能力。其植物体通常低矮,解剖构造也很简单,叶片一般由单层细胞或少数几层细胞构成,植物体表无蜡质的角质层覆盖,当其暴露于污染环境中时,重金属等污染物质可从背腹两面侵入叶细胞中。苔藓植物体中无维管束构造,也没有真正的根,只在植物体的末端生出单列细胞的假根,且苔藓植物体近轴端腐烂,植物组织与地表接触较少,因此与土壤等基质相关较小,而直接在其体表进行气、水、营养物质的交换吸收,尤其是树干附生种类,几乎不受基质的干扰,因而它们对各种污染相当敏感,能很快将浓缩于雨水、雾水中的污染物质借其特定的受害病症表现出来。苔藓植物的这些简单的结构特征造成了其植物体抗性弱,对环境变化敏感等特点,十分有利于大气中重金属等污染物质在其植物体内的富集(吴鹏程,1998),从而可以达到指示、监测环境污染的目的。据报道,苔藓植物对重金属等污染的敏感性是种子植物的10倍(Manning & Feder, 1980)。

此外,苔藓植物还具有一些独特的生物学特性使之更适合应用于污染的监测研究工作中。首先,由于其分化程度低,植物细胞的生长势能相对旺盛,当茎枝先端生长点休眠或死亡后,更刺激了其茎叶下部的分生组织发育,从而促进新枝条迅速生长,保持植物体终年常绿(吴鹏程,1998),因此可以提供具有代表性与应用性的全年性的指示与预报。其次,许多苔藓为多年生植物,可以作为大气污染的长期累积种(Glsomies et al., 1999),进

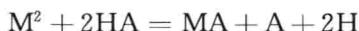
行针对某一地区或某一污染源的长期生物监测,增加了测定结果的稳定性和可靠性,芬兰(Eero & Harri, 1996; Poikolainen *et al.*, 2004)、瑞典(Röhling & Tyler, 2004)、加拿大(Pott & Turpin, 1996)等国家都曾先后对此进行过研究。

(2) 苔藓植物富集重金属污染物质的机制

苔藓植物具有很强的阳离子交换能力(CEC)(Buescher *et al.*, 1990),能从周围环境中有效地吸收金属离子。由于其独特的生理结构特点——既无角质层又无输导组织,当暴露于污染物中时,苔藓植物可以从叶表面中直接吸收重金属离子(方炎明等,2000)。Brown 指出,苔藓植物吸收离子有细胞外吸收和细胞内吸收两种方式(Brown, 1984)。

环境中的重金属离子并不直接被吸收至苔藓植物的细胞中,Richardson 的研究表明,在苔藓植物体细胞壁上存在一些带负电荷的离子交换位点,具有类似离子交换树脂的作用,可以吸附金属离子并释放氢离子和其他一些与该交换位点结合力弱的金属离子(Richardson, 1981)。而且,外界环境中的金属离子会以一种类似于离子树脂交换或微粒捕获方式被吸附,从而将环境大气中的金属微粒吸附到植物体表面上,达到生物吸附、富集污染物的效果(Brown, 1984)。例如,在泥炭藓细胞壁合成过程中就可以形成以糖醛酸为基础的离子交换位点,泥炭藓中糖醛酸含量可占其干重的 20%~30%,结合离子的能力为 900~1500 mol/g,相当于人工合成离子交换树脂的 1/10~1/3。Clough 在一系列风洞实验中确认微量元素在苔藓中的吸附和持留作用非常大,甚至该作用在死苔藓中也存在,其原因就是由于苔藓的多毛分枝结构(Clough, 1975)。

苔藓植物对金属离子的胞外离子交换吸附是一个快速、主动的物理化学过程,并不受苔藓生理活动的影响(Brown, 1984)。将苔藓放在金属盐溶液中,不需要提供能量在数分钟内便开始进行离子交换,该过程中金属离子被吸收和氢离子被释放的过程可表示为



M^2 表示进入细胞的金属离子; H 表示被释放的氢离子; A 表示阴离子团; HA 表示固定的质子化了的阴离子团,即离子交换部位; MA 表示与功能团相连接的金属离子。

相反,苔藓植物对金属离子的胞内吸收则是一个缓慢的过程。随时间的增加,吸附量增多,其吸附速率还受温度及苔藓种类影响。一般苔藓植物并不将金属物质直接吸收到细胞中去,而是以离子交换或以微粒的方式将金属累积在细胞之外。在电子显微镜下观察,可见苔藓植物能将金属微粒吸附到植物体表面,其配子体表面常常显得很粗糙,或具有许多细小的绒毛,它们是由被吸附在苔藓植物表面的金属微粒堆积而成的。

(3) 苔藓植物体富集重金属污染物的途径

1) 大气沉降。大气中的重金属污染物主要来源于工业生产、汽车尾气排放及汽车轮胎磨损产生的大量含金属的有害气体和粉尘等(丛艳国和魏立华,2002; 郑喜坤等,2002; 王维岗和亚库甫江·吐尔逊,2004; 王济和王世杰,2005)。早期研究就已表明苔藓植物体内的重金属主要来源于大气沉降,包括降水和尘埃(Röhling & Tyler, 1968; 1969)。由于苔藓着生于基质的近轴端腐烂,不能与基质表面接触,且无真正意义的根和维管组织,因此其体内富积的重金属元素主要来源于大气沉降带来的降水、扬尘等,近年来的一些实验研究更证实了这一点(Steinnes, 1995; Röhling, 2001)。Gerdol 等在测量意大利北部

苔藓植物体内部分重金属含量后发现,塔藓(*Hylocomium splendens*)中 Pb 和 Cd 含量与当地降水中的元素存在显著正相关性(Gerdol *et al.*, 2000)。2003 年,Aceto 等也在研究中发现意大利 Piedmont 地区真藓(*Bryum argenteum*)中的 Al、Fe、Mg、Mn、Ti、Zn、As、Ba、Cd、Co、Cr、Cu、Ni、Pb、Sr 等重金属的含量与当地大气沉降污染程度密切相关(Aceto *et al.*, 2003)。此外,Rieley 等对威尔士北部森林中苔藓植物的生态功能进行研究后指出,树木中的淋溶和雨水中所含的大气重金属污染物是森林中苔藓植物的主要重金属来源(Rieley *et al.*, 1979)。

2) 生长基质。苔藓植物体内重金属元素的含量是否与其生长基质有关一直是一个颇具争议性的问题。目前关于苔藓植物对生长基质中重金属元素的吸收和同化作用也常常被忽略(Bargagli, 1995)。国内祝栋林等研究表明苔藓植物体内的 Pb、Cu、Cr、Cd 等重金属元素的富集率随土中相关重金属浓度的变化并没有明显一致的规律(祝栋林等, 2003)。但也有研究说明苔藓体内重金属含量与其生长基质之间存在一定相关性。Figueira 等以苔藓植物作为生物监测器研究葡萄牙境内环境重金属污染状况及分布格局时,就苔藓体内重金属含量同当地实际参数如岩性、土壤学、植物郁闭度和气候特征等建立了关系(Figueira *et al.*, 2002)。Økland 等也证明塔藓组织中重金属元素 Cd 的含量受其基质土壤营养状况影响严重(Økland *et al.*, 1999)。Berg 等对树附生苔藓植物体内重金属含量进行测定分析,发现其中 Mn、Cu、Zn、Rb、Sr、Cs、Ba 等是由附生的维管植物从土壤中吸附之后再转移至苔藓体中(Berg *et al.*, 1995)的,说明苔藓植物还能通过高等植物间接吸收土壤中的金属离子(Steinnes, 1995)。

(4) 苔藓植物对重金属污染的生理生态反应

当苔藓植物暴露于重金属污染环境中时,悬浮的重金属微粒会沉积在植物体上,形成一层阻绝层,阻止了细胞内叶绿素对日光的吸收,从而降低了光合速率,引起植物体生长迟滞(吴鹏程, 1998)。当重金属物质进入植物体,并富集至一定浓度之后便对其产生严重的化学毒害作用。最常见的毒害作用便是引起叶绿素的降解(方炎明等, 2000),叶片出现褐化、白化、黑斑、蔫黄等症状。Stobart 等认为这是由于进入植物体的重金属抑制并影响了对叶绿素合成十分重要的原叶绿素酸酯还原酶(protochlophyllide reductase)和氨基-γ-酮戊酸(aminolaevulinicacid)的合成和活性(Stobart *et al.*, 1985)。在北欧,有人用林地常见的塔藓来监测重金属的沉积,结果表明,七分枝中只有最幼嫩的两枝呈绿色,其余的均呈褐色(Röhling *et al.*, 1987)。通常情况下,植物体各器官变化的顺序是:暴露最多的顶端叶片首先受到损害而失去叶绿素,随之是全部叶片甚至芽条部分的叶绿素降解而失活(方炎明等, 2000)。

此外,研究发现重金属对苔藓植物的毒害作用还表现在一些其他方面。例如,Shaw 等发现重金属污染会引起角齿藓(*Ceratodon purpureus*)的叶片变小变薄,并使之生长速率降低,阻碍精子器和颈卵器的形成(Shaw *et al.*, 1991)。Meenks 等指出重金属的介入还会引起苔藓植物体内糖类物质的明显变化(Meenks *et al.*, 1991)。

对于种子植物材料,重金属污染对超微结构影响之类的报道较多,污染会造成膜系统的损伤、叶绿体破坏并富集晶体、线粒体膨胀(马德和科兹洛夫斯基, 1984; 陈荣光等, 1985; 王永兴和陈开宁, 1997; 张仲鸣等, 1997)。目前,关于重金属污染对于苔藓植物体细胞超微结构及发育造成的影响的研究还鲜见报道(Brown, 1984; Meenks *et al.*, 1991)。

2. 苔藓植物监测环境污染的材料与样点选择

(1) 典型苔藓植物应用种类

选择何种苔藓植物作为监测环境污染的指示材料时,既要考虑其分布特征,要求较为常见,又要满足所选用的苔藓植物体相对个体较大,以保证监测所需的足够数量样本(方炎明等,2000)。建议采用那些已被证实对环境污染有较强耐受性的种类,通过监测实验能较好地反映监测范围内的重金属污染状况。

塔藓(*Hylocomium splendens*)由于具备上述优点,常常被用来作为最普遍常用的指示材料进行重金属污染的监测工作(Mäkinen, 1987b; 1994)。国外如欧洲、北美、日本、俄罗斯等国家和地区在研究工作中常用作监测大气重金属污染指示材料的还有白齿泥炭藓(*Sphagnum girgensohnii*)、赤茎藓(*Pleurozium schreberi*)、泽藓(*Philonotis fontana*)、桧叶金发藓(*Polytrichum juniperinum*)、大灰藓(*Hypnum cupressiforme*)、匍匐猫尾藓(*Isothecium stoloniferum*)、密叶绢藓(*Entodon compressus*)、长叶鳞叶藓(*Taxiphyllum taxirameum*)等(Brown & Brümelis, 1996; Markert et al., 1996a; 1996b; Reimann et al., 1999; Basile et al., 2001; Hasselbach et al., 2005; Itouga et al., 2005);监测水质常用大水藓(*Fontinalis antipyretica*)、圆叶平灰藓(*Platyhypnidium ripariooides*)及大合叶苔(*Scapania paludos*) (Vanderpoorten, 1999; Samecka et al., 2002; Delépée et al., 2004; Ramiro et al., 2004)等。

我国地域辽阔,苔藓植物种类丰富,地区性差别明显。在应用其进行大气重金属污染监测时,对于树附生种类来说,建议南方可以选择锦藓(*Sematophyllum*)、网藓(*Syrrhopodon*)、高领藓(*Glyphomitrium*)、细鳞苔(*Lejeunea*)等;长江流域一带可以选择多枝藓(*Haplophyllum*)、钟帽藓(*Venturiella*)、蓑藓(*Macromitricum*)、灰藓(*Hypnum*)等;北方可选择碎米藓(*Fabronia*)、羽平藓(*Neckera*)、绢藓(*Entodon*)和棉藓(*Plagiothecium*)、薄罗藓(*Leskea*)、青藓(*Brachythecium*)等(吴玉环等,2002)。在地面生苔藓植物方面,小羽藓属(*Haplocladium*)、羽藓属(*Thuidium*)、灰藓属(*Hypnum*)、青藓属(*Brachythecium*)等多种植物在我国已用于指示和监测环境污染,取得了很好的效果(Cao et al., 2009)。现将近年来国内外研究中常用来监测环境重金属污染的苔藓植物种类列于表1-1。

表 1-1 常用于监测环境重金属污染的苔藓种类统计表

苔 蕚 种 类	国家和地区	文 献 来 源
<i>Hylocomium splendens</i>	拉脱维亚	Brown & Brümelis, 1996
<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	俄罗斯	Reimann et al., 1999
<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i> , <i>Ctenidium molluscum</i>	阿尔卑斯	Zechmeister, 1995
<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Racomitrium lanuginosum</i>	西伯利亚	Allen-Gil et al., 2003
<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	立陶宛	Čeburnis et al., 2002
<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Scleropodium purum</i> ,	德国, 波兰, 捷克,	Markert et al., 1996a
<i>Hypnum cupressiforme</i> , <i>Hylocomium splendens</i>	斯洛伐克	
<i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i> , <i>Pseudoscleropodium purum</i>	捷克	Sucharová & Suchara, 1998
<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	芬兰	Poikolainen et al., 2004