

# 茂兰喀斯特地区常见蕨类植物的钙含量特征及高钙适应方式分析

王程媛<sup>1,2\*</sup> 王世杰<sup>1\*\*</sup> 容 丽<sup>3</sup> 罗绪强<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002; <sup>2</sup>中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>3</sup>贵州师范大学地理与环境科学学院, 贵阳 550001; <sup>4</sup>贵州师范学院地理与旅游学院, 贵阳 550018

**摘 要** 为了探讨喀斯特地区常见蕨类植物对石灰土高钙环境的适应方式, 以茂兰国家级自然保护区及其附近区域的11种常见蕨类植物为研究对象, 通过对比其根际土及植株钙素的含量特征, 分析了这11种植物对土壤钙素的吸收情况, 以及钙素在植株各器官间的运转和分配情况。研究显示, 在酸性土区, 肾蕨(*Nephrolepis auriculata*)根际土的钙有效度显著高于其他10种蕨类植物; 受酸性土钙含量低的影响, 厌钙植物种的植株钙含量显著低于专性钙生植物种; 除肾蕨和金星蕨(*Parathelypteris glanduligera*)外, 酸性土区各植物种的植株各器官中钙含量为成熟叶>根>幼叶, 石灰土区植株各器官的钙含量为根>成熟叶>幼叶, 广布种凤尾蕨(*Pteris cretica* var. *nervosa*)的植株器官钙含量特征在石灰土和酸性土间存在差异; 各专性钙生植物种的植株钙含量有显著的种间差异。以上结果表明, (1)肾蕨可通过富集、活化根际土钙素的方式来满足自身的需求; (2)土壤供钙条件会影响植株钙含量, 且在不同土壤钙环境下, 植株各器官钙含量特征的差异与其对土壤钙含量变化的适应行为有关; (3) 5种专性钙生植物种对钙素的需求有差异, 且其面对高钙环境起主导作用的适应方式也有所不同, 柳叶蕨(*Cyrtogonellum fraxinellum*)、贯众(*Cyrtomium fortune*)、蜈蚣草(*Pteris vittata*)具有嗜钙或喜钙的特性, 而铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*)属于低钙植物种。

**关键词** 石灰土, 植物钙含量, 专性钙生植物种, 高钙适应性

## Analyzing about characteristics of calcium content and mechanisms of high calcium adaptation of common pteridophyte in Maolan karst area of China

WANG Cheng-Yuan<sup>1,2\*</sup>, WANG Shi-Jie<sup>1\*\*</sup>, RONG Li<sup>3</sup>, and LUO Xu-Qiang<sup>1,4</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002, China; <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>3</sup>School of Geographic and Environmental Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; and <sup>4</sup>School of Geography and Tourism, Guizhou Normal College, Guiyang 550018, China

### Abstract

**Aims** Our objective was to analyze the calcium absorption and distribution characteristics of pteridophyte species, and to determine their adaptation to high calcium.

**Methods** Eleven pteridophytes were collected from Maolan National Nature Reserve and the surrounding area. We analyzed their calcium absorption and distribution behavior by comparing the calcium content in each organ and the rhizosphere.

**Important findings** In acidic soil, calcium availability in the rhizosphere of *Nephrolepis auriculata* was much higher than that of other species. Because of low calcium content in acidic soil, the calcium content of calcifuge was significantly lower than that of exclusive calciphytes. Except for *N. auriculata* and *Parathelypteris glanduligera*, the calcium content in various organs of plants that lived in acidic soil were mature leaf > roots > young leaf, and the calcium content in various organs of plants that lived in calcareous soil were roots > mature leaf > young leaf. In addition, calcium content in various organs of *Pteris cretica* var. *nervosa* had differences between calcareous and acidic soils. Calcium content of exclusive calciphytes had significant interspecific differences. Results suggested that *N. auriculata* could meet its calcium needs by enriching and activating calcium in the rhizosphere. The calcium content in plants could be reflected by the calcium supply in the soil. In different soils, the calcium-content differences in various organs might be related to their adaptive behavior towards changes of soil calcium content. The demands for calcium of the five exclusive calciphytes species were disparate. When they encountered high calcium stress, their primary adaptation behaviors differed. *Cyrtogonellum fraxinellum*,

收稿日期Received: 2011-06-07 接受日期Accepted: 2011-07-18

\* E-mail: wangchengyuanwcy@126.com

\*\* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: wangshijie@vip.skleg.cn)

*Cyrtomium fortune* and *Pteris vittata* had calciphilous features, but *Adiantum capillus-veneris* was a low calcium species.

**Key words** calcareous soil, calcium content of plant, exclusive calciphytes, high calcium content adaptation

石灰土是西南喀斯特地区广泛分布的非地带性土壤, 多因对母岩化学性质的继承性而具富钙、富镁特征(曹建华等, 2003; 李阳兵等, 2004; 周运超等, 2005)。喀斯特地区石灰土的高钙含量已成为影响该地区植物生理特征及分布情况的重要的环境因素之一(谢丽萍等, 2007)。

针对植物种在石灰土等高钙环境下生存能力的差异, 研究人员将植物种分为非钙生植物和钙生植物(Hope-Simpson, 1938; 屠玉麟, 1995), 前者只分布在酸性土等土壤钙离子浓度较低的地区, 因此亦称作厌钙植物或避钙植物(calcifuge)。根据钙生植物(calcicoid)对高钙环境依赖程度的不同, 将其分为专性钙生植物和非专性钙生植物。其中, 专性钙生植物(exclusive calciphytes)只分布于碳酸盐岩基质及钙质土中, 且对此土壤环境具有专一性(屠玉麟, 1995)。由于非专性钙生植物种在含钙量等方面存在差异, 又可被分为: 嗜钙型植物(calciphile)、喜钙植物(calciphilous plants)、随遇型植物(calcium-indifferent)等(屠玉麟, 1995; 周运超, 1997)。植物对土壤高钙环境的适应行为关系到植株对钙素的吸收、转运、积累等各个环节(姬飞腾等, 2009)。虽然上述分类可以反映石灰土上的植物与土壤间钙含量的关系, 但钙生植物和厌钙植物对 $Ca^{2+}$ 的吸收、转运及利用等方面存在的差异仍未明确, 钙生植物对石灰土高钙环境的适应方式等问题仍存在疑问, 需要进一步研究。

在喀斯特石漠化治理的植被恢复过程中, 植物种的选择至关重要。研究表明, 蕨类植物对各种极端恶劣环境有较强的适生能力, 是陆地生态系统演化过程中的先锋植物种群(陆树刚, 2007), 且蕨类植物在西南喀斯特地区分布广泛, 这些特点使得蕨类植物能够作为石漠化治理的早期植物。本研究选取生长在喀斯特地区的专性钙生植物种、厌钙植物种、广布植物种三类对石灰土环境适生能力不同的蕨类植物为研究对象, 分别测定其成熟叶、幼叶及根中的钙含量, 比较不同环境条件下各蕨类植物对钙素吸收、转运、积累的异同, 以期理解不同植物种对土壤高钙环境的适应机理和喀斯特退化生态系统

植被恢复过程中物种配置提供理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料

样本于2009年8月采自贵州茂兰喀斯特森林自然保护区及其附近区域, 地理位置 $107^{\circ}52'10''-108^{\circ}05'40''$  E,  $25^{\circ}09'20''-25^{\circ}20'50''$  N, 平均海拔 850 m 左右。研究区内分布有地带性土壤黄壤和非地带性土壤石灰土, 其中石灰土的下伏基岩为中下石炭统灰岩, 黄壤(酸性土)的下伏基岩为下石炭统砂岩、页岩。采样点如图1所示。

采样按土壤类型分别进行。在不同土壤类型中分别采集植物的成熟叶(完全伸展状, 叶色呈深绿色)、幼叶(卷曲状到近卷曲状, 叶色呈嫩绿色)和根(地下部分, 含根状茎)。具体采样方法为: 用小铲开挖整棵植株, 并按上述形态特征, 用枝剪分离各植株的成熟叶、幼叶、根(此处的叶均指蕨类植物的整片复叶, 而非小羽叶)。同一物种在同一采样地采5–7株, 并将其同一器官样本混合成样。用各采样点植物种植株的成熟叶、幼叶、根钙含量的平均值作为该植物种的植株钙含量。共采集了11种蕨类植物样本, 其中柳叶蕨(*Cyrtogonellum fraxinellum*)、贯众(*Cyrtomium fortunei*)、蜈蚣草(*Pteris vittata*)、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*)、肿足蕨(*Hypodematium crenatum*)等5种专性钙生蕨类种采自石灰土; 铁芒萁(*Dicranopteris linearis*)、乌蕨(*Stenoloma chusanum*)、狗脊(*Woodwardia japonica*)等3种厌钙蕨类种采自酸性土; 肾蕨(*Nephrolepis auriculata*)、金星蕨(*Parathelypteris glanduligera*)、凤尾蕨(*Pteris cretica* var. *nervosa*)采自石灰土和酸性土(钱崇澍和陈焕镛, 1959; 秦仁昌和邢公侠, 1990; 吴兆洪, 1999; 邢公侠, 1999; 孔宪需, 2001)。

土壤样品为植株根际土, 与植物样品同步采集。先用铁锹铲去落叶层, 然后用不锈钢土壤刀从植株基部向下挖出植株, 粘在根上的为根际土壤, 用毛刷收集到土壤袋保存(Riley & Barber, 1969, 1970)。将同一采样地同一物种的各植株根际土混合成一个样品作为该物种在该采样点的植株根际土样。

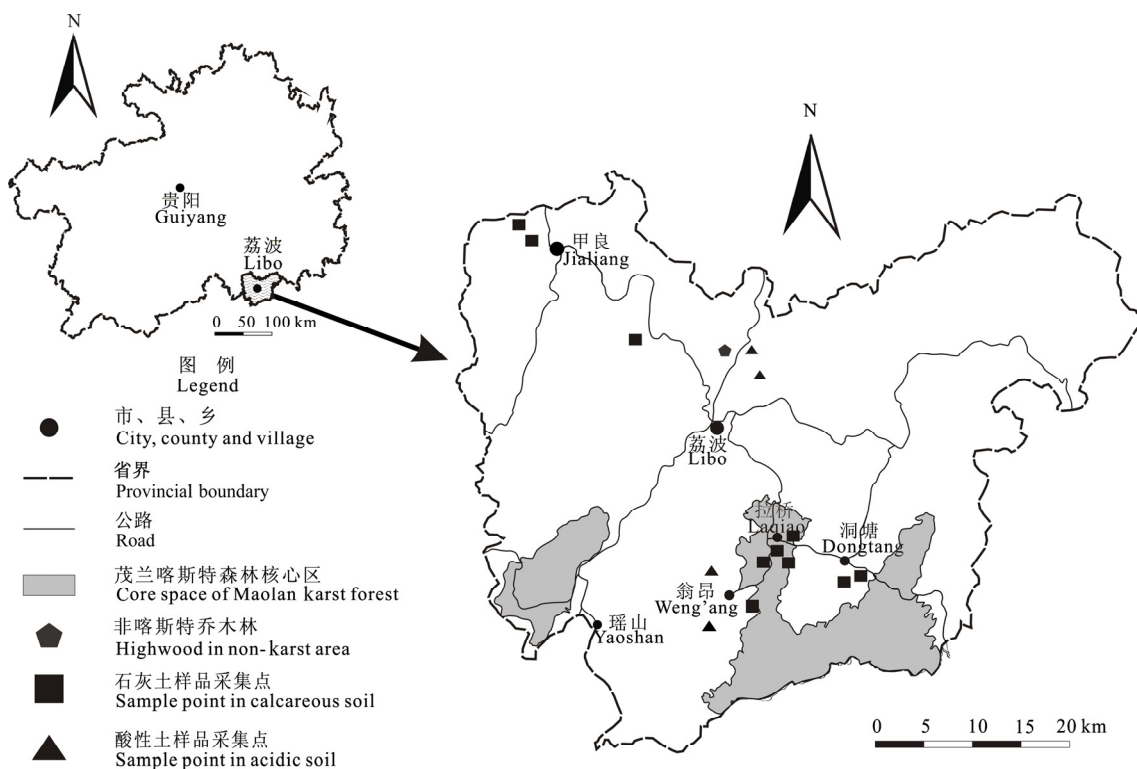


图1 采样点分布示意图。  
Fig. 1 Schematic drawing of sampling point.

### 1.2 研究方法

植物样品在实验室用去离子水洗净晾干后, 80 °C杀青, 粉碎过100目筛, 包装于密封袋内, 置于保干器中备用。土壤样品在实验室自然风干后研磨, 过60目及200目筛, 包装于密封袋内, 置于保干器中备用。

植物和土壤样品全钙含量采用混合酸(HNO<sub>3</sub>-HF)消解, 电感耦合等离子体发射光谱仪测定(Vista MPX 2000, Varian Inc. Palo Alto, State of California, USA); 土壤交换性钙含量采用1 mol·L<sup>-1</sup>醋酸铵(pH = 7.0)浸提(鲍士旦, 2000), 原子吸收分光光谱仪(PE-5100-PC AAS, Perkin Elmer Inc. Waltham, Massachusetts, USA)测定。

上述样品或参数的分析均在中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室完成。

### 1.3 数据分析

使用Excel、SPSS软件对实验数据进行处理及统计分析。单因素方差分析(one-way ANOVA)部分, 当数据方差齐时采用Duncan多重比较检验结果, 方差不齐时采用Games-Howell多重比较检验结果; 聚

类分析部分, 采用分层聚类方法中的组间平均链锁法(between-groups linkage), 并选用欧氏距离平方(squared euclidean distance)作为距离测度来测定连续变量的距离系数。

采用Origin 8.0及Coreldraw 14.0软件做图。

## 2 实验结果

### 2.1 植物根际土钙含量特征

由表1可见, 石灰土区植株根际土全钙含量均在14.0 mg·g<sup>-1</sup>以上, 显著高于酸性土区植株根际土全钙含量( $p < 0.05$ )。整体上看, 石灰土区, 植物根际土全钙含量在广布植物种与专性钙生植物种间无显著差异; 酸性土区, 植株根际土全钙含量在广布植物种与厌钙植物种间也无显著差异体现, 但前者高于后者。根际土交换性钙含量在整体上呈现出石灰土>酸性土, 同时, 酸性土区的广布植物种根际土交换性钙含量显著高于厌钙植物种( $p < 0.05$ )。

土壤钙有效度(有效率)是土壤中交换性钙的含量占钙全量的百分含量, 可用于表征土壤钙素呈生物有效性部分的多寡(陈海清, 2001)。研究区内, 多

表1 每种植物根际土壤全钙、交换性钙及植株总钙含量(平均值±标准偏差)

Table 1 Total and exchangeable calcium content in rhizosphere soil, and total calcium content in each plant (mean ± SD)

植物 Species	土壤性质 Soil property	根际土壤 全钙含量 Total calcium content in ri- zosphere soil (mg·g <sup>-1</sup> )	根际土壤交换性 钙含量 Exchangeable cal- cium content in ri- zosphere soil (mg·g <sup>-1</sup> )	根际土壤 钙有效度 Availability of calcium in ri- zosphere soil (%)	植株总钙含量 Total calcium content in each plant (mg·g <sup>-1</sup> )	
专性钙生蕨 类种 Exclusive calciphyte ferns	柳叶蕨 <i>Cyrtogonellum fraxinellum</i>	石灰土 Calcareous soil	24.15 ± 8.45 <sup>a</sup>	11.08 ± 4.36 <sup>ab</sup>	49.75 ± 20.45 <sup>b</sup>	8.57 ± 1.43 <sup>abc</sup>
	贯众 <i>Cyrtomium fortunei</i>	石灰土 Calcareous soil	14.31 ± 9.44 <sup>abc</sup>	6.46 ± 2.85 <sup>bc</sup>	50.97 ± 14.58 <sup>b</sup>	7.71 ± 0.81 <sup>bcd</sup>
	蜈蚣草 <i>Pteris vittata</i>	石灰土 Calcareous soil	17.65 ± 9.71 <sup>abc</sup>	5.49 ± 2.84 <sup>bcd</sup>	31.11 ± 16.52 <sup>b</sup>	8.66 ± 1.69 <sup>abc</sup>
	铁线蕨 <i>Adiantum capillus-veneris</i>	石灰土 Calcareous soil	19.53 ± 6.48 <sup>ab</sup>	6.69 ± 2.16 <sup>bc</sup>	31.29 ± 11.65 <sup>b</sup>	6.07 ± 0.77 <sup>de</sup>
	肿足蕨 <i>Hypodematum crenatum</i>	石灰土 Calcareous soil	24.26 ± 4.59 <sup>a</sup>	7.23 ± 1.68 <sup>abc</sup>	29.78 ± 3.24 <sup>b</sup>	10.42 ± 0.38 <sup>a</sup>
	厌钙蕨类种 Calcifuge ferns	铁芒萁 <i>Dicranopteris linearis</i>	酸性土 Acidic soil	2.05 ± 1.24 <sup>e</sup>	0.78 ± 0.48 <sup>e</sup>	38.56 ± 4.43 <sup>b</sup>
狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>		酸性土 Acidic soil	2.59 ± 0.99 <sup>e</sup>	0.92 ± 0.39 <sup>e</sup>	35.54 ± 2.67 <sup>b</sup>	2.95 ± 0.69 <sup>fg</sup>
乌蕨 <i>Stenoloma chusanum</i>		酸性土 Acidic soil	2.38 ± 1.67 <sup>e</sup>	1.33 ± 1.25 <sup>de</sup>	52.15 ± 17.75 <sup>b</sup>	3.41 ± 1.25 <sup>fg</sup>
广布蕨类种 Dispersed ferns		肾蕨 <i>Nephrolepis auriculata</i>	石灰土 Calcareous soil	18.29 ± 3.26 <sup>abc</sup>	10.82 ± 3.46 <sup>a</sup>	59.83 ± 18.21 <sup>ab</sup>
	金星蕨 <i>Parathelypteris glanduligera</i>	酸性土 Acidic soil	5.28 ± 2.31 <sup>bc</sup>	4.36 ± 1.54 <sup>bcd</sup>	82.53 ± 8.63 <sup>a</sup>	8.22 ± 0.75 <sup>bc</sup>
		石灰土 Calcareous soil	15.62 ± 18.03 <sup>abc</sup>	4.49 ± 2.24 <sup>bcd</sup>	40.41 ± 17.69 <sup>b</sup>	6.46 ± 1.22 <sup>cd</sup>
	凤尾蕨 <i>Pteris cretica</i> var. <i>nervosa</i>	酸性土 Acidic soil	3.96 ± 2.26 <sup>bc</sup>	1.79 ± 1.12 <sup>ede</sup>	45.17 ± 7.45 <sup>b</sup>	4.46 ± 0.70 <sup>ef</sup>
		石灰土 Calcareous soil	16.24 ± 12.20 <sup>abc</sup>	5.17 ± 2.09 <sup>bcd</sup>	38.15 ± 12.68 <sup>b</sup>	7.73 ± 1.99 <sup>bcd</sup>
	酸性土 Acidic soil	11.58 ± 1.19 <sup>bc</sup>	4.71 ± 1.76 <sup>bcd</sup>	39.95 ± 10.92 <sup>b</sup>	4.16 ± 1.03 <sup>efg</sup>	

同列数据后不同字母表示经Duncan或Games-Howell多重比较检验差异显著( $p < 0.05$ )。

Values within a column followed by different letters were significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan or Games-Howell multiple comparison test.

数植物种的根际土钙有效度介于30%–60%之间, 仅酸性土区肾蕨根际土钙有效度高达82.53%, 显著高于石灰土区肾蕨及其他植物种的根际土钙有效度( $p < 0.05$ )。金星蕨、凤尾蕨根际土钙有效度在酸性土和石灰土间差异不大。

## 2.2 植株各器官的钙含量特征

由表1可见, 厌钙植物种的植株钙含量均小于4 mg·g<sup>-1</sup>, 显著低于专性钙生植物种和广布植物种( $p < 0.05$ ); 铁线蕨的植株钙含量显著低于其余4种专性钙生植物种( $p < 0.05$ ); 广布植物种在石灰土区生长时的植株钙含量显著高于其在酸性土区时( $p < 0.05$ ); 整体上看, 石灰土区的广布植物种植株钙含量与专性钙生植物种无显著差异, 而酸性土区的广布植物种的植株钙含量显著高于厌钙植物种( $p < 0.05$ )。

不同土壤环境中各植物种植株成熟叶之间、幼

叶之间、根之间的钙含量均存在显著差异(成熟叶:  $df = 13, F = 10.763, p < 0.001$ ; 幼叶:  $df = 13, F = 3.494, p < 0.01$ ; 根:  $df = 13, F = 17.740, p < 0.001$ )。由图2可见, 整体上, 厌钙植物种的各器官含钙量均显著低于其他植物种( $p < 0.05$ )。石灰土区, 广布植物种的成熟叶钙含量略高于专性钙生植物种。三类植物间各器官钙含量的分布情况略有不同, 专性钙生植物种植株各器官钙含量有根>成熟叶>幼叶的趋势, 厌钙植物种(除乌蕨)和金星蕨的植株钙含量为: 成熟叶>根>幼叶。石灰土区的肾蕨的根钙含量略高于幼叶钙含量, 而酸性土区肾蕨的根钙含量却显著低于幼叶钙含量( $p < 0.05$ )。

单因素方差分析显示, 生长在石灰土中的肾蕨和凤尾蕨叶钙含量与生长在酸性土中的肾蕨和凤尾蕨叶钙含量差异不显著, 但其根钙含量却有显著差异(肾蕨的成熟叶:  $df = 1, F = 0.001, p = 0.984$ ; 幼

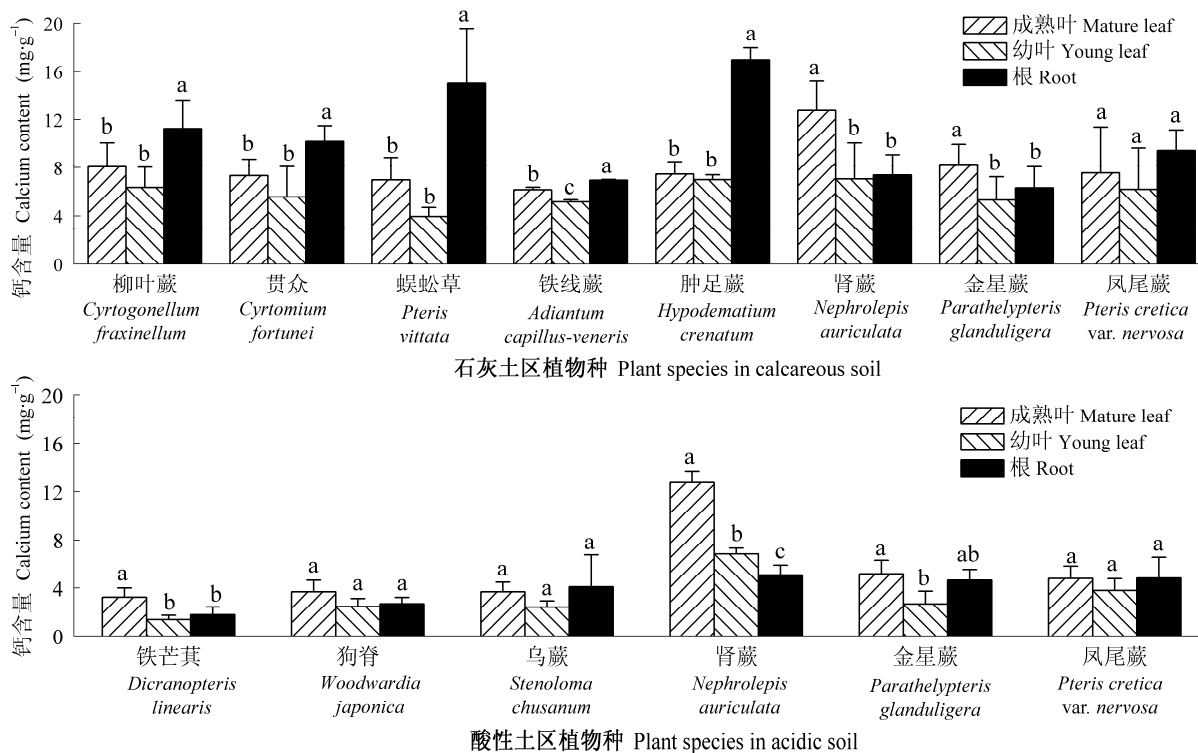


图2 植株各器官的钙含量(平均值±标准偏差)。同一生长区, 各植物项中不同字母表示经Duncan多重比较检验差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 2 Calcium content in different parts of plants (mean ± SD). In the same growing zone, different letters of each plant show significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan multiple comparison test.

叶:  $df = 1, F = 0.016, p = 0.902$ ; 根:  $df = 1, F = 4.903, p < 0.05$ 。凤尾蕨的成熟叶:  $df = 1, F = 1.067, p = 0.342$ ; 幼叶:  $df = 1, F = 2.818, p = 0.144$ ; 根:  $df = 1, F = 19.398, p < 0.01$ ; 与肾蕨和凤尾蕨不同, 金星蕨叶钙含量在酸性土和石灰土间有较显著的差异, 而其根钙含量在这两种土壤环境下无显著差异(成熟叶:  $df = 1, F = 9.686, p < 0.05$ ; 幼叶:  $df = 1, F = 5.582, p < 0.05$ ; 根:  $df = 1, F = 2.690, p = 0.132$ )。

### 2.3 各植物种植株钙含量特性分类

研究表明, 不同植物种的钙含量及钙在植株各器官中的含量均存在显著差异( $p < 0.05$ )。为了充分理解各植物种对土壤钙素的吸收及分配情况的异同, 以植株总钙含量及成熟叶、幼叶、根中的钙含量为指标, 采用欧氏距离的最短系数作为分类依据, 对不同土壤条件下的12种植物进行归类(图3), 以最短距离5为标准, 可以将这12种植物划分为5大类:

(1) 植株钙含量高, 但多集中在根系中: 肿足蕨;

(2) 植株钙含量高, 但多集中在成熟叶中: 肾蕨;

(3) 植株钙含量及根、成熟叶中钙含量均较高: 柳叶蕨、贯众、蜈蚣草、凤尾蕨(石灰土);

(4) 植株钙含量处于中等水平, 各器官钙含量较均衡: 铁线蕨、金星蕨(石灰土);

(5) 植株钙含量低, 各器官钙含量较均衡: 金星蕨(酸性土)、凤尾蕨(酸性土)、铁芒萁、狗脊、乌蕨。

## 3 讨论

### 3.1 植物种钙含量分析

受酸性土中全钙和有效钙含量显著低于石灰土这一特点的影响, 厌钙植物种的植株钙含量低于石灰土中的专性钙生植物种和广布植物种。酸性土区的肾蕨, 其植株钙含量和根际土钙有效度均显著高于厌钙植物种, 此现象反映了肾蕨的正常生理过程对钙的需求较高, 同时肾蕨可能会在土壤钙素含量较低时, 通过根系对土壤钙素的富集和活化作用, 来提高根际土中钙的可利用性, 以便于自身的

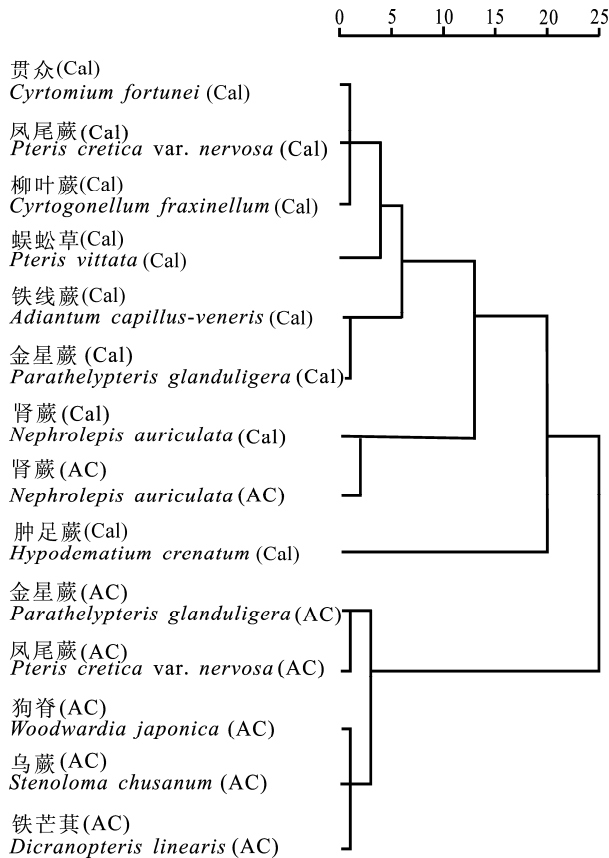


图3 植株钙含量特征的聚类分析。AC, 酸性土区样本; Cal, 石灰土区样本。  
 Fig. 3 Cluster analysis of calcium content in plants. AC, sample in acidic soil; Cal, sample in calcareous soil.

吸收。

虽然石灰土区的植物种钙含量相对较高, 但从其成熟叶中钙含量来看, 都远低于已报道的喀斯特及非喀斯特区乔木和灌(草)叶片钙含量值(周运超, 1997; 杨成等, 2007; 邓艳等, 2008; 理艳霞和刘映良, 2008; 姬飞腾等, 2009), 甚至低于茂兰酸性土壤区的森林植物平均值(张明和张风海, 1987), 与喀斯特山区植物叶钙含量平均值高低顺序: 乔木 ≥ 灌木 > 草本(谢丽萍等, 2007)相吻合。

厌钙植物种的植株钙素多富集于蒸腾作用旺盛的成熟叶中, 一方面表明在土壤钙含量较低时, 其对钙离子向上运输的效率较高, 另一方面也反映了植物种在土壤交换性钙含量较低时优先满足叶片对钙素的需求。石灰土区的广布植物种金星蕨的成熟叶钙含量较酸性土区显著上升, 且与根钙含量差异显著; 而凤尾蕨的根钙含量则较其在酸性土区有显著升高, 但叶钙含量却变化不大; 广布种在酸

性土和石灰土上均可生存, 其在这两种土壤环境下的植株各器官钙含量变化情况受植株对高钙环境的适应能力和适应方式的影响。专性钙生植物种根钙含量大于叶钙含量, 表明在石灰土环境下它们所吸收的钙倾向于在根系富集, 此现象可能与该类蕨类植物对石灰土高钙环境的适生行为有关。

5种专性钙生植物种的植株钙含量有所差异, 表明其对钙素需求的不同, 同时也反映了专性钙生植物并不一定都有喜钙或嗜钙的特性, 也可以是低钙植物种(如铁线蕨), 它们对于石灰土环境的青睐并不仅仅是因为土壤含钙量较高, 还可能与土壤其他化学性质或水热特征有关。

### 3.2 植株高钙适应方式分析

#### 3.2.1 专性钙生植物种高钙适应方式

根据之前关于植物种各器官钙含量特征的聚类分析, 对专性钙生植物种在石灰土高钙环境的适生方式进行讨论。

**铁线蕨:** 植株总钙及各器官钙含量均偏低, 表明该植物种的生理过程对钙素的需求较少, 通过减少钙吸收量、合理分配所吸收钙素的方式, 在保持各器官钙含量处于较低水平的同时维持生理活动的正常进行, 该植物种属于前人(姬飞腾等, 2009)所提出的低钙型植物种。同时, 李秀珍等(2000)的相关数据显示铁线蕨的钙生物吸收系数较低, 为28.9%, 亦表明了铁线蕨有较低的钙吸收能力。

**肿足蕨:** 植株钙含量很高, 但主要集中在根中, 根钙含量显著高于叶中钙含量, 表明该植物本身的生理活动对钙素的需求不大, 但自身抑制钙素吸收的能力有限, 其对高钙环境的适应主要是依靠控制钙素由地下部分向地上部分的运移完成的, 如通过根系的固定能力或是形成钙化根(Musetti & Favali, 2003)等方式将过量的钙结合在根中。

**柳叶蕨、贯众、蜈蚣草:** 植株总钙含量及根、成熟叶钙含量均较高。一方面, 这可能是因为这3种植物的生理活动对钙素的需求较高; 另一方面也可能反映了这3种植物对体内过量钙离子的积累和固定作用是通过根和成熟叶共同完成的。

#### 3.2.2 广布植物种高钙适应方式

广布植物种与专性钙生植物种之间最大的区别在于, 前者既能适应石灰土的高钙环境, 又能在含钙量低的酸性土中正常生存。

**肾蕨:** 在石灰土和酸性土中, 其植株钙含量均

很高,特别是成熟叶钙含量;其在酸性土中生长时,根际土中钙有效度很高,表明该植物种生理活动对钙的需求高,面对酸性土含钙量较低的情况,其可通过活化根际土中的钙素来最大限度地满足自身对钙的需求。从肾蕨各器官钙含量特征上看,其属于前人(姬飞腾等,2009)提出的“高钙型植物种”。需要指出的是,在姬飞腾等(2009)的划分体系中,将肾蕨高钙适应方式划归为低钙型,与本文的划分明显不同,这与对植株钙含量高低的判定标准有关。肾蕨成熟叶中钙含量为 $12.8 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 左右,远高于陆地植物钙含量的平均值 $5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (武维华,2007),因而在此将肾蕨定为高钙型植物种。

**金星蕨、凤尾蕨:**在钙含量较低的酸性土中,其植株钙含量低,且在各器官分配均衡;在石灰土中,其植株钙含量整体略有升高。表明较低的土壤钙含量已能满足二植物种生理活动的需求;在石灰土环境中,金星蕨通过控制钙素吸收的方式来维持植株钙含量处于其可适应的范围内,或者是由于金星蕨对土壤钙素的吸收能力相对较弱;而凤尾蕨则是通过限制钙素吸收及控制转运两种方式调控其植株,特别是成熟叶中的钙含量水平,亦可表明凤尾蕨根系贮存钙的能力较强。

综上所述,植株适应高钙环境最直接的方式为控制根系吸收。 $\text{Ca}^{2+}$ 进入根细胞后需要通过质外体运输的方式穿越内皮层和木质部薄壁细胞组织进入木质部,再向上运移。但是,根内皮层细胞壁上木栓化的凯氏带可阻止 $\text{Ca}^{2+}$ 的质外体运输(Moore *et al.*, 2002)。由此可见,不同植物种根系结构的某些差异导致了其吸收钙素的能力不同。已有研究显示,石灰土钙有效度可达77.91%,平均值为50.9% (曹建华等,2003;谢丽萍等,2007),而除肾蕨外,石灰土区的研究种根际土的钙有效度均低于上述石灰土钙有效度,特别是蜈蚣草、肿足蕨和铁线蕨。因此,某些石灰土区的植物种可能具有抑制其根际土钙有效性的能力,可避免植株对钙素的过量吸收,此猜想还需要后期对根系分泌物的相关研究进行证明。

同时,植株自身的钙库调节亦在适生过程中发挥着重要的作用。植株某些器官的钙含量较高,且变异系数大,即该器官有较高的钙存储能力和较大的高钙耐受限度,此现象与植株的钙库调节机制有关。植物可通过胞质 $\text{Ca}^{2+}$ 外流系统和内流系统,即

$\text{Ca}^{2+}/\text{H}^{+}$ 反向转运蛋白、 $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase和钙离子通道(尚忠林和孙大业,2002; Hetherington & Brownlee, 2004; Wang *et al.*, 2006),将过量的 $\text{Ca}^{2+}$ 运出细胞质外或储存于液泡等钙库中,维持细胞质内 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度处于正常水平。对大藻(*Pistia stratiot*)和镶边虎斑木(*Dracaena sanderiana*)的研究显示,植物含有草酸钙晶体的含晶细胞也可作为钙库,对植株钙水平有一定的调节作用(Pennisi & McConnell, 2001; Volk *et al.*, 2002),这些草酸钙晶体的晶型、大小及数量均会随生长环境中 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度的变化而变化,从而减少毗邻细胞周围的质外体中 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度(Borchert, 1986; Franceschi, 1989)。同时,忍冬(*Lonicera japonica*)和华南忍冬(*L. confusa*)成熟叶表面存在特化结构,可将一些以钙、氧、碳为主要成分的腺体排出体外,维持成熟叶细胞质中游离态 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度处于低水平(李强等,2007)。

#### 4 结论

通过对专性钙生植物种、厌钙植物种、广布种的根际土和植株各器官钙含量的比较研究,得出以下结论:

(1)广布植物种中的某些物种,如肾蕨,在土壤钙有效度较低时,可通过富集、活化根际土中钙素的方式满足自身对钙素的高需求;

(2)土壤供钙条件会影响植株钙含量,且在不同土壤钙环境下,植株各器官钙含量特征的差异与其对土壤钙含量变化的适应行为有关;

(3)石灰土上的适生植物种对高钙环境的适应方式各不相同,且是各种适生行为共同作用的结果,但不同植物种所起的主导行为不同;

(4)专性钙生植物种对钙素的需求有差异,柳叶蕨、贯众、蜈蚣草具有嗜钙或喜钙的特性,而铁线蕨属于低钙植物种。

**致谢** 国家自然科学基金(30872007、40721002和31100187)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05070400)和贵州省高层次人才科研条件特聘经费项目(TZJF2010065)资助。

#### 参考文献

- Bao SD (鲍士旦) (2000). *Agricultural Soil Analysis* (土壤农化分析) 3rd edn. China Agriculture Press, Beijing. 161-163. (in Chinese)
- Borchert R (1986). Calcium acetate induces calcium uptake and

- formation of calcium-oxalate crystals in isolated leaflets of *Gleditsia tracanthos* L. *Planta*, 168, 571–578.
- Cao JH (曹建华), Yuan DX (袁道先), Pan GX (潘根兴) (2003). Some soil features in karst ecosystem. *Advance in Earth Sciences* (地球科学进展), 18, 37–44. (in Chinese with English abstract)
- Chen HQ (陈海清) (2001). *Effect of HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> and Ca<sup>2+</sup> on the Growth of Rhododendron* (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>和Ca<sup>2+</sup>对杜鹃生长的影响). Master Degree Dissertation, China Agricultural University, Beijing. 61. (in Chinese)
- Deng Y (邓艳), Jiang ZC (蒋忠诚), Lan FN (蓝芙宁), Luo WQ (罗为群), Qin XM (覃星铭) (2008). Biogeochemical characteristics of elements in soil-plant system in tropical and subtropical typical karst area in Guangxi. *Ecology and Environment* (生态环境), 17, 1140–1145. (in Chinese with English abstract)
- Franceschi VR (1989). Calcium oxalate formation is a rapid and reversible process in *Lemna minor* L. *Protoplasma*, 148, 130–137.
- Hetherington AM, Brownlee C (2004). The generation of Ca<sup>2+</sup> signals in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 55, 401–427.
- Hope-Simpson JF (1938). A chalk flora on the lower Greensand: its use in interpreting the calcicole habit. *Journal of Ecology*, 26, 218–235.
- Ji FT (姬飞腾), Li N (李楠), Deng X (邓馨) (2009). Calcium contents and high calcium adaptation of plants in karst areas of China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 926–935. (in Chinese with English abstract)
- Kong XX (孔宪需) (2001). *Flora of China* (中国植物志), Tomus 5. Science Press, Beijing. 182, 205. (in Chinese)
- Li Q (李强), Deng Y (邓艳), Yu LJ (余龙江), Liu Y (刘玉), Cao JH (曹建华) (2007). Research on structure of leaf epidermis of two species of Flos Lonicerae by SEM and its ecological adaptation. *Guihaia* (广西植物), 27, 146–151. (in Chinese with English abstract)
- Li XZ (李秀珍), Xiao DN (肖笃宁), Wan GJ (万国江) (2000). Landscape geochemistry in the carbonate rock region, central Guizhou. In: Wan GJ (万国江) ed. *Carbonate Rock and Environment II* (碳酸盐岩与环境 卷二). Earthquake Press, Beijing. 16–27. (in Chinese)
- Li YB (李阳兵), Wang SJ (王世杰), Li RL (李瑞玲) (2004). Some soil features of karst ecosystem. *Ecology and Environment* (生态环境), 13, 434–438. (in Chinese with English abstract)
- Li YX (理艳霞), Liu YL (刘映良) (2008). Analysis of the calcium density in leaves of dominant species in Maolan karst forest. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)* (贵州师范大学学报(自然科学版)), 26, 6–9. (in Chinese with English abstract)
- Lu SG (陆树刚) (2007). *Pteridology* (蕨类植物学). Higher Education Press, Beijing. 15–24. (in Chinese)
- Moore CA, Bowen HC, Scrase-Field S, Knight MR, White PJ (2002). The deposition of suberin lamellae determines the magnitude of cytosolic Ca<sup>2+</sup> elevations in root endodermal cells subjected to cooling. *Plant Journal*, 30, 457–466.
- Musetti R, Favali MA (2003). Cytochemical localization of calcium and X-ray microanalysis of *Catharanthus roseus* L. infected with phytoplasmas. *Micron*, 34, 387–393.
- Pennisi SV, McConnell DB (2001). Inducible calcium sinks and preferential calcium allocation in leaf primordia of *Dracaena sanderiana* Hort. Sander ex M. T. Mast. (Dracaenaceae). *HortScience*, 36, 1187–1191.
- Qian CS (钱崇澍), Chen HY (陈焕镛) (1959). *Flora of China* (中国植物志), Tomus 2. Science Press, Beijing. 118, 275. (in Chinese)
- Qin RC (秦仁昌), Xing GX (邢公侠) (1990). *Flora of China* (中国植物志), Tomus 3. Science Press, Beijing. 37, 214. (in Chinese)
- Riley D, Barber SA (1969). Bicarbonate accumulation and pH changes at the soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) root-soil interface. *Soil Science Society of American Journal*, 33, 905–908.
- Riley D, Barber SA (1970). Salt accumulation at the soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) root-soil interface. *Soil Science Society of American Proceeding*, 34, 154–155.
- Shang ZL (尚忠林), Sun DY (孙大业) (2002). Calcium channels in plant cells. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 38, 625–630. (in Chinese with English abstract)
- Tu YL (屠玉麟) (1995). A analysis of flora and ecological characteristics of karst scrubs in Guizhou Province. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Science)* (贵州师范大学学报(自然科学版)), 13, 1–8. (in Chinese with English abstract)
- Volk GM, Lynch-Holm VJ, Kostman TA, Goss LJ, Franceschi VR (2002). The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biology*, 4, 34–45.
- Wang H, Inukai Y, Yamauchi A (2006). Root development and nutrient uptake. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25,



- 279–301.
- Wu WH (武维华) (2007). *Plant Physiology* (植物生理学) 3rd edn. Science Press, Beijing. 86. (in Chinese)
- Wu ZH (吴兆洪) (1999). *Flora of China* (中国植物志), Tomus 4. Science Press, Beijing. 203. (in Chinese)
- Xie LP (谢丽萍), Wang SJ (王世杰), Xiao DA (肖德安) (2007). Ca covariant relation in plant-soil system in a small karst catchment. *Earth and Environment* (地球与环境), 35, 26–32. (in Chinese with English abstract)
- Xing GX (邢公侠) (1999). *Flora of China* (中国植物志), Tomus 4. Science Press, Beijing. 3. (in Chinese)
- Yang C (杨成), Liu CQ (刘丛强), Song ZL (宋照亮), Liu ZM (刘占民) (2007). Characteristics of the nutrient element contents in plants from Guizhou karst mountainous area of China. *Ecology and Environment* (生态环境), 16, 503–508. (in Chinese with English abstract)
- Zhang M (张明), Zhang FH (张凤海) (1987). The soil under Maolan karst forest. In: Zhou ZX (周政贤) ed. *Study Set of Maolan Karst Forest* (茂兰喀斯特森林科学考察集). Guiyang People's Publishing House, Guiyang. 111–123. (in Chinese)
- Zhou YC (周运超) (1997). A study on the part plants main nutrient elements content of Guizhou karst region. *Journal of Guizhou Agricultural College* (贵州农学院学报), 16, 11–16. (in Chinese with English abstract)
- Zhou YC (周运超), Zhou XH (周习会), Zhou W (周玮) (2005). Guizhou karst soil formation and its sustainable utilization. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* (山地农业生物学报), 24, 419–425. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 郭 柯 责任编辑: 王 葳