

模拟喀斯特不同土壤生境胁迫对刺槐幼苗光合特性及干物质分配的影响

杭红涛^{1,2} 吴沿友^{2*} 张开艳^{1,2} 谭代军¹ 陆娜娜¹ 闵小莹¹ 郭涛¹ 陈磊¹

(¹国家喀斯特石漠化防治工程技术研究中心, 贵州师范大学喀斯特研究院, 贵阳 550001; ²环境地球化学国家重点实验室, 中国科学院地球化学研究所, 贵阳 550081)

摘要 为探讨刺槐对不同喀斯特环境的适应能力及其在生态系统构建的配置方式, 通过室内水培实验, 人工模拟干旱、高重碳酸盐、低营养、缺磷 4 种喀斯特土壤生境胁迫, 研究刺槐幼苗的光合特性、碳酸酐酶活力、 $\delta^{13}\text{C}$ 值和干物质分配对不同喀斯特生境胁迫的响应及适应策略。结果表明: 在干旱环境下, 刺槐幼苗短期内(10 天) 最为敏感且受抑制最强, 虽增加根冠比和水分利用效率, 长期内(20 天) 能够维持生存; 在高重碳酸盐环境下, 因气孔导度降低, 其通过骤增碳酸酐酶活力来增加溶液中 HCO_3^- 利用能力, 以此提高茎叶干物质分配, 长期保持较好生长力; 在低营养环境下, 短期内(10 天) 限制刺槐生长的主要因素为气孔限制, 长期内(20 天) 通过上调碳酸酐酶活力增加对 HCO_3^- 的利用能力, 提高根部干物质分配, 但其生长仍受溶液无机元素的浓度限制; 在缺磷环境下, 刺槐通过上调碳酸酐酶活力来增加 HCO_3^- 利用能力, 提高根部干物质分配, 维持较高的生长能力。刺槐幼苗在不同喀斯特环境下表现出不同的适应机制, 刺槐对 4 种模拟的喀斯特土壤环境胁迫适应性综合评价为: 重碳酸盐>缺磷>低营养>干旱。

关键词 喀斯特生境; 刺槐; 光合作用; 无机碳利用; 干物质分配

Effects of simulated karst soil habitat stresses on photosynthetic characteristics and dry matter allocation of *Robinia pseudoacacia* seedlings. HANG Hong-tao^{1,2}, WU Yan-you^{2*}, ZHANG Kai-yan^{1,2}, TAN Dai-jun¹, LU Na-na¹, MIN Xiao-ying¹, GUO Tao¹, CHEN Lei¹ (¹ State Engineering Technology Institute for Karst Desertification Control, School of Karst Science, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China; ² State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550081, China).

Abstract: To explore the adaptability of *Robinia pseudoacacia* to different karst environments and its configuration in ecosystem construction, four kinds of karst soil habitat stresses, including drought, high-carbonate, low-nutrient, and phosphorus-deficiency, were artificially simulated under indoor hydroponic experiment. We measured the photosynthetic characteristics, carbonic anhydrase activity, $\delta^{13}\text{C}$ value and dry matter allocation of seedlings under different karst habitat stresses. The results showed that under drought environment, the seedlings of *R. pseudoacacia* were the most sensitive and inhibited in the short term (10 days). Although the root-shoot ratio and water use efficiency were increased, the seedlings could survive in a longer term (20 days). Under the high bicarbonate environment, *R. pseudoacacia* seedlings increased the utilization of HCO_3^- by increasing the activity of carbonic anhydrase due to the decrease of stomatal conductance, thereby improving dry matter allocation to stems and leaves and maintaining normal growth

贵州省科技计划重大专项(黔科合重大专项字[2014]6007)、国家十三五重点研发计划课题(2016YFC0502607)、贵州省科技计划项目(黔科合基础[2017]1119)、贵州省科技计划项目(黔科合支撑[2019]2356)、贵州省教育厅青年科技人才成长项目(黔教合 KY 字[2016]137)、贵州师范大学资助博士科研项目(2017)。

收稿日期: 2018-12-29 接受日期: 2019-05-10

* 通讯作者 E-mail: wuyanyou@mail.gyig.ac.cn

for a longer term. Under low nutrient environment, stomatal factor was the main limitation for the growth of *R. pseudoacacia* in a short term (10 days). *R. pseudoacacia* increased the utilization of HCO_3^- in the solution by increasing the activity of carbonic anhydrase in the longer term (20 days), and increased dry matter allocation to roots. However, the growth was still limited by the concentration of inorganic elements in the solution. Under phosphorus-deficient environment, the *R. pseudoacacia* seedlings increased the utilization of HCO_3^- in the solution by up-regulating the activity of carbonic anhydrase, increased dry matter allocation to roots, and maintained the high growth capacity. The adaptation strategies of *R. pseudoacacia* seedlings differed under different karst environments. The results of comprehensive evaluation showed that the adaptation of *R. pseudoacacia* to four simulated karst soil stresses was in the order of high carbonate, phosphorus deficiency, low nutrition, and drought.

Key words: karst habitat; *Robinia pseudoacacia*; photosynthesis; inorganic carbon utilization; dry matter allocation.

喀斯特生态环境问题是国际生态环境研究的热 点之一(魏兴萍等, 2014; 安显金等, 2018)。我国是 全球喀斯特连续分布最广, 发育类型最为丰富的 国家, 约有 130 多万 km^2 (卢耀如, 2010)。随着人口数 量的增加, 对于自然资源的需求越来越大, 成片森林 植被资源被破坏, 加上强烈的地质作用, 导致喀斯特 生态环境更加脆弱, 甚至向石漠化演变(Wang *et al.* 2004; 姚永慧, 2014)。喀斯特地区呈现地表 地下双层空间结构、土层浅薄且不连续、基岩裸露且 高渗透等特点, 导致地表水分赋存能力差、营养物质 易于流失(容丽等, 2008), 致使该地区的植被生长 缓慢, 种类较少, 群落结构简单, 生态系统稳定性较 差。因此, 研究植物对喀斯特脆弱环境的生长适应 机制, 对于构建稳定且复杂的生态系统及可持续发展 具有重要意义。

喀斯特生境具有脆弱性、异质性等特点, 生长在 该地区的植物具有不同的适应能力和策略, 主要表 现在其表型特征及生理生态适应性等方面(刘长成 等, 2011; 吴沿友, 2011; 杭红涛, 2015; 杭红涛等, 2018), 是植物长期适应环境的必然结果表现。不 同喀斯特环境下, 同一植物或不同植物在不同生长 阶段下的响应及适应性差异特征是筛选适生的先锋 植物种群、构建抗逆性强、稳定且复杂的生态系统 的重要前提。不同的喀斯特环境及持续周期必然影响 植物生存和正常发展, 必然影响植物群落演替及生 态系统稳定性。光合作用是植物正常生长的基础, 其活力大小反映植物对外在环境的敏感程度(Hang *et al.* 2016), 适生能力强的植物往往通过一系列体 内调节物质在外在逆境下仍然保持着较高的气孔导 度和净光合速率(杭红涛, 2015; Hang *et al.* 2016)。

水分利用效率是在某段时间内植物消耗单位含水量 生成干物质的量, 其值往往与植物对外界逆境的抵 抗力相关(Keenan *et al.* 2013), 目前可利用稳定碳 同位素组成 $\delta^{13}\text{C}$ 值来揭示植物个体在某段时间内 的水分利用情况(Sensuła, 2015)。刺槐是一种多种 用途的经济植物, 前人已对其种质资源和抗逆性做 了较多研究(Li *et al.* 2008; 朱东方, 2010; 郑元等, 2010; 杜振宇等, 2012; Wang *et al.* 2013), 而其对喀 斯特不同逆境的生理响应的研究尚未报道。邢德科 等(2016)研究了不同喀斯特逆境下麻疯树和枫杨 树幼苗的光合生理响应特征, 得出两种植物在不同 喀斯特逆境下的适应差异特征。基于此, 本研究以 贵州喀斯特地区常见植物刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.) 为对象, 人工模拟干旱(DT)、高重碳酸盐(HB)、 低营养(LN)、缺磷(PD) 4 种喀斯特环境, 从植物幼 苗的光合特性、碳酸酐酶活力和 $\delta^{13}\text{C}$ 值、干物质累 积及分配等指标, 分析了刺槐幼苗对不同喀斯特环 境的响应差异特征, 探索刺槐幼苗对不同喀斯特环 境的适应策略, 以为脆弱喀斯特生态环境植被恢 复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

2017 年从贵州省毕节市撒拉溪示范区内山上 采取成熟刺槐种子, 于中国科学院地球化学研究所 人工温室内进行种子萌发, 至胚根长至 1 cm 以上移 到用珍珠岩固定的穴盘中, 试验处理前用 1X 霍格 兰营养液培养(Li *et al.* 2015), 室内培养条件: 光照 强度 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPFD, 光周期 12 h; 昼夜 温度 $15^\circ\text{C}/28^\circ\text{C}$; 昼夜湿度 55%/70%, 培养至 2 个 月后, 选取 50 株长势一致的健康幼苗进行喀斯特环

表1 不同喀斯特环境控制试验参数

Table 1 The control test parameters under different karst environments

处理	pH 值	霍格兰 营养液浓度	HCO ₃ ⁻ 浓度 (mmol · L ⁻¹)	PEG 浓度 (m/v, %)	磷相对浓度
对照/CK	8.10±0.05	1	10	0	1X
干旱/DT	8.10±0.05	1	10	6	1X
高重碳酸盐/HB	8.10±0.05	1	20	0	1X
低营养/LN	8.10±0.05	1/8	10	0	1X
缺磷/PD	8.10±0.05	1	10	0	1/16X

境处理控制试验。模拟4种喀斯特环境,并设置对照组处理,每个处理10株。试验处理如表1所示。培养液中添加的碳酸氢钠的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -6.69‰ 。每天定时更换相应的处理液,试验共持续20d。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 光合特性测定 分别在处理第10和20天09:00—11:00利用Li-6400便携式光合测量系统测定不同处理组刺槐幼苗第四片目的叶片的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$)等参数,计算出叶片的瞬时水分利用效率(WUE)= P_n/T_r ,气孔限制值(L_s)= $1-C_i/C_a$ 及表观光能利用率(LUE)= P_n/PAR 。光合作用的测定采用红蓝光源叶室和 CO_2 钢瓶,红蓝光源强度为 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度控制为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

1.2.2 碳酸酐酶活力和 $\delta^{13}\text{C}$ 值测定 将各组测完光合作用后的叶片采集下来分为两部分,一部分用于测定碳酸酐酶活力,具体测定采用改进pH法(Wu *et al.* 2011);一部分用于测定 $\delta^{13}\text{C}$ 值,具体测定方法参考文献(杭红涛 2015)。

1.2.3 干物质产量测定 于第10天和20天将各处理组的刺槐幼苗从培养穴盘中挖出并清洗干净,分为地下(根)和地上(茎、叶)两部分,108℃杀青30min后,80℃烘干至恒重。称量各处理组的刺槐幼苗干重并计算各部分所占百分比(根生物量比RMR,茎叶生物量比SLMR)及根冠比(R/S)。

1.3 数据分析

所有试验数据以平均值±标准误差显示,采用SPSS 19.0统计软件进行分析各试验参数在各处理间的差异,LSD法比较各处理间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同喀斯特环境对刺槐幼苗光合特性的影响

整个胁迫期内,不同喀斯特逆境处理显著影响刺槐幼苗的光合作用及对水分、光源的利用效率($P<0.05$) (表2)。在第10天,相对于CK处理,各逆境处理组的刺槐幼苗的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和表观光能利用率(LUE)显著降低,气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE)显著提高。各逆境处理下刺槐幼苗的 P_n 均显著低于CK处理, P_n 最低的是DT处

表2 不同喀斯特环境对刺槐幼苗光合特性的影响

Table 2 Effects of different karst environments on photosynthesis characteristics of *Robinia pseudoacacia* seedlings

时间 (d)	处理	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	气孔限制值 L_s	表观光能 利用率 LUE
10	CK	1.55±0.11 a	0.41±0.15 a	0.02±0.00 a	275.56±20.49 a	4.71±0.34 c	0.31±0.05 b	0.005±0.000 a
	DT	0.33±0.09 d	0.04±0.01 c	0.00±0.00 c	191.66±9.04 c	7.65±0.57 a	0.52±0.09 a	0.001±0.000 d
	HB	0.63±0.01 c	0.13±0.02 c	0.01±0.00 b	212.55±8.21 c	5.88±0.30 b	0.47±0.10 a	0.002±0.000 c
	LN	0.92±0.20 b	0.19±0.03 b	0.01±0.00 b	239.20±7.21 b	4.74±0.22 c	0.40±0.02 a	0.003±0.001 bc
	PD	1.07±0.19 b	0.34±0.04 a	0.02±0.00 a	284.21±12.82 a	3.08±0.20 d	0.29±0.03b	0.004±0.001 ab
20	CK	2.68±0.11 a	0.50±0.03 a	0.02±0.00 a	240.45±12.19 b	5.57±0.44 b	0.40±0.06 b	0.009±0.000 a
	DT	0.37±0.03 e	0.06±0.01 e	0.00±0.00 c	198.08±11.68 c	6.92±0.65 a	0.50±0.06 a	0.001±0.000 d
	HB	0.44±0.03 d	0.15±0.01 d	0.01±0.00 b	192.50±14.21 c	2.94±0.20 c	0.52±0.04 a	0.001±0.000 d
	LN	0.58±0.02 c	0.32±0.02 b	0.01±0.00 b	294.93±15.68 a	2.06±0.10 d	0.26±0.04 c	0.002±0.000 c
	PD	1.08±0.04 b	0.22±0.02 c	0.01±0.00 b	239.74±17.06 b	5.31±0.06 b	0.40±0.09 b	0.004±0.000 b

平均值±标准误差($n=5$)后面字母表示在同一显著水平 $P<0.05$ 下,通过单因素方差分析与 t 检验对同一胁迫时间同一列数据进行差异显著性分析。下同。

理,最高的是PD处理,其次为LN、HB,其中,PD、LN处理下的 P_n 无显著差异。PD处理下的 T_r 、 G_s 、 C_i 、 LUE 与CK处理没有显著差异,其余各逆境处理下的 T_r 、 G_s 、 C_i 、 LUE 显著低于CK处理组,DT处理下的 T_r 、 G_s 、 C_i 、 LUE 最低。CK、HB、LN、PD处理下的WUE显著低于DT处理组,HB处理下的WUE显著高于CK,CK和LN处理下的WUE无显著性差异,PD处理下的WUE最低。CK、PD处理下的 L_s 显著低于DT、HB、LN,CK、PD处理下的 L_s 无显著性差异,DT、HB、LN处理下的 L_s 也无显著性差异。随着胁迫时间加长,在处理第20天,各逆境处理组下的 P_n 、 T_r 、 G_s 、 LUE 均显著低于CK处理,且处理间的 P_n 、 T_r 、 G_s 、 LUE 呈显著差异,其中,DT处理下最低,PD最高,其次为LN、HB。CK、PD处理下的 C_i 无显著差异,显著低于LN处理而高于DT、HB处理,DT、LN处理间无显著差异。DT处理下WUE显著高于CK及PD处理,且CK与PD处理间无显著差异,其次为HB处理,最低为LN。DT与HB处理下的 L_s 显著高于其他处理组,且两者无显著差异,CK与PD处理下的 L_s 显著高于LN,且两者也无显著差异。

2.2 不同喀斯特环境对刺槐幼苗碳酸酐酶活力和 $\delta^{13}C$ 值的影响

碳酸酐酶(CA)能够快速催化碳酸氢根离子与 CO_2 和水的可逆反应,参与光合作用中无机碳转运的过程,与光合作用的关系紧密,在植物碳循环中起到重要作用,其活力的高低能反映出该途径的强度。表3可看出,在第10天,HB处理下刺槐幼苗的CA活力最高,DT处理下CA活力最低,且HB、PD处理下的CA活力显著高于CK,DT、LN处理下的CA活力显著低于CK,且DT、LN两组处理下CA活力无显著差异。在第20天,HB处理下的CA活力依然

最高,其次为PD,CK处理下CA活力降至最低,CK、DT处理组间CA活力无显著差异。

$\delta^{13}C$ 值能反映出植物在某一段时间内对水分的利用效率,其值的高低与水分利用效率呈正相关。不同喀斯特逆境处理下,刺槐幼苗的 $\delta^{13}C$ 值随处理种类和胁迫时间而不同。在第10天,PD处理下刺槐幼苗的 $\delta^{13}C$ 值最高,HB处理下刺槐幼苗的 $\delta^{13}C$ 值最低,且CK、DT、LN处理间的 $\delta^{13}C$ 值呈显著差异。在第20天,PD处理下刺槐幼苗的 $\delta^{13}C$ 值依然最高,CK处理下刺槐幼苗的 $\delta^{13}C$ 值最低,且DT、HB、LN处理间的 $\delta^{13}C$ 值呈显著差异。

2.3 不同喀斯特环境对刺槐幼苗干物质分配及根冠比的影响

喀斯特逆境显著影响刺槐幼苗的生物量积累($P < 0.05$)。在第10天,各逆境处理下的刺槐幼苗根干重、茎叶干重及总干重显著降低,其中,DT处理下的根干重、茎叶干重及总干重最低,CK处理下最

表3 不同喀斯特环境处理下刺槐幼苗的碳酸酐酶活力和 $\delta^{13}C$ 值比较

Table 3 Comparisons of CA activities and $\delta^{13}C$ values of *Robinia pseudoacacia* seedlings under different karst environments

时间 (d)	处理	碳酸酐酶活力 (WAU · g ⁻¹ FW)	$\delta^{13}C$ 值 (‰)
10	CK	878.60±27.82 c	-26.26±0.01 c
	DT	342.87±31.39 d	-25.40±0.01 b
	HB	2516.52±102.44 a	-26.90±0.02 e
	LN	366.85±44.97 d	-26.64±0.02 d
	PD	1853.90±35.16 b	-24.75±0.01 a
20	CK	297.97±14.37 d	-28.10±0.01 e
	DT	390.02±57.96 d	-26.13±0.01 b
	HB	3055.02±136.31 a	-27.03±0.01 c
	LN	559.39±49.07 c	-27.99±0.00 d
	PD	823.87±29.43 b	-25.83±0.02 a

表4 不同喀斯特环境下刺槐幼苗的干物质及分配比较

Table 4 Comparisons of dry matter and allocation of *Robinia pseudoacacia* seedlings under different karst environments

时间 (d)	处理	根干重 (g)	茎叶干重 (g)	总干重 (g)	根生物量比 (%)	茎叶生物量比 (%)	根冠比
10	CK	3.01±0.11 a	6.30±0.14 a	9.30±0.24 a	32.33±0.51 d	67.67±0.51 b	0.48±0.01 c
	DT	2.22±0.05 c	2.54±0.02 d	4.76±0.05 d	46.70±0.64 a	53.31±0.64 e	0.88±0.02 a
	HB	2.77±0.07 b	6.24±0.19 a	9.01±0.26 a	30.79±0.32 e	69.21±0.32 a	0.45±0.01 d
	LN	2.28±0.11 c	4.56±0.27 c	6.83±0.37 c	33.38±0.27 c	66.62±0.27 c	0.50±0.01 c
	PD	2.95±0.05 a	5.07±0.10 b	8.02±0.09 b	36.82±0.67 b	63.19±0.67 d	0.58±0.02 b
20	CK	3.31±0.13 a	6.53±0.19 a	9.85±0.31 a	33.63±0.48 d	66.38±0.48 a	0.51±0.01 d
	DT	2.44±0.17 b	2.53±0.25 d	4.99±0.41 d	49.21±0.85 a	50.79±0.85 d	0.97±0.03 a
	HB	3.09±0.26 a	6.42±0.73 a	9.51±0.98 ab	32.87±0.92 d	67.13±0.92 a	0.49±0.02 d
	LN	2.46±0.29 b	4.57±0.26 c	7.04±0.65 c	35.63±0.87 c	64.38±0.87 b	0.56±0.02 c
	PD	3.23±0.19 a	5.29±0.19 b	8.53±0.38 b	37.80±0.52 b	62.20±0.52 c	0.61±0.01 b

高,PD处理下的根干重、HB处理下的茎叶干重及总干重与CK处理下无显著差异(表4)。干物质的分配比例也发生了显著差异变化($P < 0.05$)。DT、PD、LN处理下的RMR显著高于CK,其中DT最高,PD次之,而SLMR与RMR变化的顺序相反,R/S变化的规律与RMR一致。在第20天,虽各逆境处理组下的根干重、茎叶干重有增加,除了HB处理组,其余处理组下的总干重均显著低于CK处理,而DT处理下依然最低。同样,DT处理下的RMR、R/S最高,依次为PD、LN处理,且三者呈显著差异,HB处理下最低,而HB与CK无显著差异。

3 讨论

3.1 喀斯特逆境下刺槐幼苗的光合响应特性

喀斯特逆境影响植物对水分和养分的吸收利用(Leuning *et al.* 2010; 王丁等 2011),进而影响光合化学能ATP以及NADPH的生成,导致该地区的植物光合作用能力降低,最终影响自身的生物量积累。前期课题组的研究和相关学者调研发现,影响喀斯特地区的植物正常生长的关键因素不局限于光照和CO₂浓度等因子,而往往受水分条件、营养成分及土壤的酸碱程度等影响(吴沿友,2011;刘成刚等,2012;Nie *et al.* 2014;杭红涛等 2018)。

外在环境水分的缺乏(干旱、渗透胁迫等),植物吸水能力受限,为应急植物体内的水分因蒸腾作用而过多散失,植物在短期内会关闭部分G_s,提高WUE,维持光合作用进行下去(Hu 2010; Perez-Martin *et al.* 2014; Wang *et al.* 2017)。Wang等(2017)研究表明,在模拟喀斯特土壤干旱条件下,3种草本能源植物诸葛菜、芥菜型油菜、续随子随着干旱胁迫加重和胁迫时间延长,叶片细胞受伤害逐渐严重,其通过关闭部分气孔导度,降低蒸腾作用和诱导刺激瞬时水分利用效率提高以应对短期干旱胁迫;Hu等(2010)研究发现,拟南芥植物叶片中碳酸酐酶能调节大气CO₂进入叶片参与光合作用的过程;Perez-Martiin等(2014)研究表明,通过对橄榄树进行干旱和复水处理,植物碳酸酐酶和水通道蛋白能参与气孔调节,改善光合作用。本研究中,DT处理下刺槐幼苗的P_n最低,虽WUE最高,但L_s和LUE是此时限制光合能力的主要因素,随着胁迫时间的延长(20 d),其光合能力继续维持,说明刺槐幼苗在短期内(10 d)对干旱胁迫较为敏感,长期可以维持生长。HB处理下,其T_r、G_s受限,短时间内WUE得以提

高,但随着胁迫时间的延长,其P_n、WUE逐渐下降,L_s和LUE是HB处理下光合作用限制主要因子。LN通过减少光合作用底物及所参与生物合成的相关的酶来影响光合作用(Deng *et al.* 2012; Turan *et al.* 2013)。随着LN胁迫时间的持续,刺槐幼苗的P_n逐渐下降,虽短期内(10 d)WUE得以提高,长期(20 d)内L_s降低而增加C_i来维持生长。磷元素是植物生长发育的大量元素之一,其缺乏必定对参与的生物化学过程受阻,尤其对光合化学能ATP以及NADPH的生成产生抑制作用。PD处理下,刺槐幼苗在短期内(10 d)的L_s和WUE降低是影响P_n的主要因素,但长期(20 d)内WUE提高得以维持P_n。

3.2 喀斯特逆境下刺槐幼苗的光合无机碳利用特性

植物进行光合作用的碳源底物主要为大气CO₂,当植物遭受外界环境胁迫如干旱缺水、渗透胁迫等,根部吸收水分和营养元素能力受限,植物会激活体内调节碳代谢相关的酶来参与植物进行光合作用(Deng *et al.* 2012; Turan *et al.* 2013; Müller *et al.* 2014; Perez-Martin *et al.* 2014; Yu *et al.* 2016),其中催化碳酸氢根离子快速可逆转化CO₂和H₂O的CA对植物具有调节外界逆境作用(Hu 2010; Müller *et al.* 2014; Wang *et al.* 2017),叶片δ¹³C值也会随外界逆境种类和程度及无机碳源种类和丰度发生变化(吴沿友 2011; Hang *et al.* 2016)。

本研究中,添加的NaHCO₃的δ¹³C值为-6.69‰,经测定,培养室内大气CO₂的δ¹³C值为-14.09‰。CK处理下的刺槐幼苗,第20天的CA活力低于第10天,但其LUE和WUE显著提高,优先利用大气中的CO₂进行光合作用,其叶片δ¹³C值相对第10天偏负。DT处理下刺槐幼苗的CA活力显著低于CK处理,但其叶片δ¹³C值更偏正,说明DT处理通过刺激刺槐幼苗加强利用溶液中的碳酸氢根离子,提高WUE进行光合作用,其CA活力的降低主要受同工酶限制,关键调节催化的CA同工酶可能刺激上升表达。HB处理下,短期内(10 d),因G_s和LUE限制,刺槐幼苗通过提高CA活力,催化利用碳酸氢根离子,提高WUE,叶片δ¹³C值偏正,但长期内(20 d),高浓度的碳酸氢根对刺槐幼苗已产生胁迫,虽CA活力增加,但对碳酸氢根的催化利用相应减少,叶片δ¹³C值比第10天时偏负。LN处理下,刺槐幼苗短期(10 d)内LUE、G_s下降,虽CA活力下降,但其通过提高WUE,增加对大气CO₂的

利用, 长期下(20 d) LUE 继续下降, CA 活力得以提高, C_i 增加, 但 WUE 未能提高, 致使其 P_n 降低, 叶片 $\delta^{13}C$ 值比第 10 天时偏负, 此时主要限制于根部干物质的积累。PD 处理下, 刺槐幼苗短期刺激 CA 活力提高, 增加对碳酸氢根の利用, 叶片 $\delta^{13}C$ 值相对于 CK 偏正, 长期内 CA 活力虽然下降, 刺槐幼苗 G_s 得以维持, T_r 降低, WUE 提高, 叶片 $\delta^{13}C$ 值相对于第 10 天偏负; 这与邢德科等(2016) 研究麻疯树和枫杨对低磷、高重碳酸盐、干旱、低营养环境胁迫表现出类似的规律: 麻疯树在低磷、高重碳酸盐表现较好的光合能力, 在低营养下光合能力受抑; 枫杨短期内除干旱胁迫下, 对其他逆境较为敏感, 之后逐渐恢复。

3.3 喀斯特逆境下刺槐幼苗的干物质累积及分配特性

王丁等(2011) 通过对刺槐、构树等苗木在水分胁迫的吸水性能的研究发现, 植物降低其叶片与土壤水势差的补偿现象, 来恢复胁迫下受损器官功能的能力; 高小锋等(2010) 对不同生长期干旱胁迫下刺槐幼树干物质分配的研究发现, 短期干旱胁迫对不同生长期刺槐幼树地上干物质分配不明显, 长期及严重干旱胁迫则降低地上干物质分配, 增加了地下生物量及根冠比; 同样, 在缺磷环境下, 王天华等(1995) 发现, 缺磷对刺槐影响比其他苗木影响严重, 且随着时间延长, 生长后期的缺磷负面影响更为严重。本研究通过对比不同逆境下刺槐幼苗的干物质分配比, 相对于 CK 处理, 各逆境处理下的 RMR 随着胁迫时间加长表现出不同程度的上升, 其中 DT 处理下最高, 其次为 PD 和 LN 处理组, HB 处理下上升幅度最小, 说明幼苗时期的刺槐受到喀斯特逆境处理, 把干物质更倾向储存到根部, $SLMR$ 下降, 表现避逆境策略, 随着胁迫时间的加剧, 这种倾向性力度加大, 表明刺槐幼苗在不同喀斯特逆境下的适生应对策略。刺槐种子小, 储存的营养物质只能供发芽所需, 必需加快地上部分的发育才能维持幼苗生长。刺槐在幼苗期, 受到不同喀斯特逆境的胁迫, 营养物质和水分吸收能力等受限, 必然增加根部生物量, 有利于吸收水分和营养物质, 减少茎叶的水分因蒸腾散失, 增加 WUE , 以此维持植物生长的 P_n , 这也是植物通过增加 R/S 来提高对外界逆境的生存能力。

4 结 论

喀斯特环境下的植物往往受到干旱、重碳酸盐、

低营养及缺磷等多重逆境的影响, 使得气孔导度降低, 蒸腾速率减弱, 根部吸水和营养元素能力受限, 导致净光合速率下降, 生物量累积下降。虽喀斯特生态环境异质多样性, 植物会通过生理调节不同无机碳源的利用方式及干物质的分配变化来达到对不同喀斯特逆境的适应。作为一种多种用途的植物, 本研究通过光合特性、碳酸酐酶活力、 $\delta^{13}C$ 值及干物质分配分析对刺槐幼苗在不同的喀斯特逆境下的光合无机碳利用方式和干物质分配策略进行比较, 得出其对某一种或几种喀斯特逆境具有很好的适应特性:

(1) 在干旱环境下, 刺槐幼苗的光合能力表现最低, CA 活力受限, 其通过增加根冠比和水分利用效率, 在短期内相对其他逆境受抑制作用最强, 经过短期的适应, 长期内能够维持生存。

(2) 在高重碳酸盐环境下, 刺槐幼苗因气孔导度受限制, 叶片对大气 CO_2 的利用能力降低, 其通过长期维持很高的 CA 活力, 增加根部对溶液中 HCO_3^- 的利用能力和茎叶干物质的累积, 以此表现出较好的生长力。

(3) 在低营养环境下, 刺槐幼苗短期内(10 天) 气孔导度和 CA 活力降低, 光合能力下降, 长期(20 天) 虽通过刺激增加 CA 活力, 改善气孔导度的限制, 增加根部对溶液中的 HCO_3^- 利用能力, 提高根部干物质累积量, 但各种元素受限, 其光合能力和生长力仅比干旱环境下较好。

(4) 在缺磷环境下, 刺槐幼苗通过刺激提高 CA 活力, 改善气孔导度, 增加根系的 HCO_3^- 利用能力, 长期保持着较好的光合能力, 以此增加根部干物质累积达到对缺磷环境的适应。

综合研究刺槐幼苗的光合特性、 CA 活力调节及干物质分配对几种喀斯特逆境的响应差异, 反映出其通过多种途径进行调节来适应不同喀斯特逆境, 研究结果可为喀斯特石漠化环境下生态系统恢复的群落构建物种选择提供科学依据。

参考文献

- 安显金, 李 维. 2018. 基于 WOS 数据库和 CSCD 的全球喀斯特研究动态. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 36(3): 14-22.
- 杜振宇, 张树岩. 2012. 刺槐抗逆性研究进展. 山东林业科技, 42(3): 116-121.
- 高小锋, 王进鑫, 张 波, 等. 2010. 不同生长期干旱胁迫对刺槐幼树干物质分配的影响. 生态学杂志, 29(6): 1103-1108.

- 杭红涛. 2015. 喀斯特逆境下两种植物的碳酸酐酶基因表达及无机碳利用(博士学位论文). 北京: 中国科学院大学.
- 杭红涛, 吴沿友, 邢德科, 等. 2018. 贵州玉舍国家森林公园三种造林植物光合生理特征研究. *广西植物*, **38**(1): 36-47.
- 刘长成, 刘玉国, 郭柯. 2011. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性. *植物生态学报*, **35**(10): 1070-1082.
- 刘成刚, 吴永波, 薛建辉, 等. 2012. 刺槐滇柏混交林及纯林土壤酶与养分相关性研究. *土壤通报*, **43**(6): 1427-1431.
- 卢耀如. 2010. 中国喀斯特. 北京: 高等教育出版社.
- 容丽, 王世杰, 卢红梅. 2008. 喀斯特峡谷区石漠化过程中土壤的生物地球化学特征. *矿物岩石地球化学通报*, **27**(s1): 501-503.
- 王丁, 姚健, 杨雪, 等. 2011. 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化. *生态学报*, **31**(8): 2216-2226.
- 王天华, 李玫, 王沙生, 等. 1995. 不同营养条件下杨槐混交对生长和杨树光合作用的影响. *北京林业大学学报*, **17**(4): 62-66.
- 魏兴萍, 刘文. 2014. 当前国际岩溶洞穴学界研究热点—袁道先院士访谈录. *重庆师范大学学报: 自然科学版*, **31**(1): 1-5.
- 吴沿友. 2011. 喀斯特适生植物固碳增汇策略. *中国岩溶*, **30**(4): 461-465.
- 邢德科, 吴沿友, 吴沿胜, 等. 2016. 麻疯树和枫杨幼苗对5种模拟喀斯特逆境的光合生理响应. *中国岩溶*, **35**(6): 649-656.
- 姚永慧. 2014. 中国西南喀斯特石漠化研究进展与展望. *地理科学进展*, **33**(1): 76-84.
- 郑元, 赵忠, 周慧, 等. 2010. 刺槐树冠光合作用的空间异质性. *生态学报*, **30**(23): 6399-6408.
- 朱东方. 2010. 刺槐种质资源评价及良种选育(硕士学位论文). 泰安: 山东农业大学.
- Deng B, Du W, Liu C, et al. 2012. Antioxidant response to drought, cold and nutrient stress in two ploidy levels of tobacco plants: Low resource requirement confers polytolerance in polyploids. *Plant Growth Regulation*, **66**: 37-47.
- Hang HT, Wu YY. 2016. Quantification of photosynthetic inorganic carbon utilisation via a bidirectional stable carbon isotope tracer. *Acta Geochimica*, **35**: 130-137.
- Hu H. 2010. Carbonic anhydrases are upstream regulators of CO₂-controlled stomatal movements in guard cells. *Nature Cell Biology*, **12**: 87-93.
- Keenan TF, Hollinger DY, Bohrer G, et al. 2013. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise. *Nature*, **499**: 324-327.
- Leuning R, Kelliher FM, Pury DGG, et al. 2010. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: Scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell & Environment*, **18**: 1183-1200.
- Li H, Cheng Z. 2015. Hoagland nutrient solution promotes the growth of cucumber seedlings under light-emitting diode light. *Acta Agriculturae Scandinavica*, **65**: 74-82.
- Li KR, Wang HH, Han G, et al. 2008. Effects of brassinolide on the survival, growth and drought resistance of *Robinia pseudoacacia* seedlings under water-stress. *New Forests*, **35**: 255-266.
- Müller WEG, Qiang L, Schröder HC, et al. 2014. Carbonic anhydrase: A key regulatory and detoxifying enzyme for Karst plants. *Planta*, **239**: 213-229.
- Nie YP, Chen HS, Wang KL, et al. 2014. Rooting characteristics of two widely distributed woody plant species growing in different karst habitats of southwest China. *Plant Ecology*, **215**: 1099-1109.
- Perez-Martin A, Michelazzo C, TorresRuiz JM, et al. 2014. Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: Correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins. *Journal of Experimental Botany*, **65**: 3143-3156.
- Sensuła BM. 2015. Spatial and short-temporal variability of δ¹³C and δ¹⁵N and water-use efficiency in pine needles of the three forests along the most industrialized part of Poland. *Water, Air & Soil Pollution*, **226**: 1-13.
- Turan M, Güllüce M, Çakmak R, et al. 2013. Effect of plant growth-promoting rhizobacteria strain on freezing injury and antioxidant enzyme activity of wheat and barley. *Journal of Plant Nutrition*, **36**: 731-748.
- Wang SJ, Liu QM, Zhang DF. 2004. Karst rocky desertification in southwestern China: Geomorphology, landuse, impact and rehabilitation. *Land Degradation & Development*, **15**: 115-121.
- Wang Z, Wang M, Liu L, et al. 2013. Physiological and proteomic responses of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) subjected to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, **14**: 20299-20325.
- Wang R, Wu YY, Xing DK, et al. 2017. Biomass production of three biofuel energy plants' use of a new carbon resource by carbonic anhydrase in simulated karst soils: Mechanism and capacity. *Energies*, **10**: 1370-1383.
- Wu YY, Shi QQ, Wang K, et al. 2011. An electrochemical approach coupled with Sb microelectrode to determine the activities of carbonic anhydrase in the plant leaves. *Future Intelligent Information Systems*, **86**: 87-94.
- Yu W, Liu Y, Song L, et al. 2016. Effect of differential light quality on morphology, photosynthesis, and antioxidant enzyme activity in *Camptotheca acuminata* seedlings. *Journal of Plant Growth Regulation*, **36**: 1-13.

作者简介 杭红涛,男,1986年生,博士,主要研究喀斯特植物适生性及生态修复方向。E-mail: hanghongtao86@126.com
责任编辑 魏中青