

李环,吴沿友,吴沿胜. 喀斯特露石生境下构树和桑树的光合特征[J]. 中国岩溶, 2021, 40(3): 487-494.  
DOI: 10. 11932/karst20210303

# 喀斯特露石生境下构树和桑树的光合特征

李环<sup>1,2</sup>, 吴沿友<sup>1</sup>, 吴沿胜<sup>1</sup>

(1. 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, 贵州 贵阳 550081; 2. 中国科学院大学地球与行星科学学院, 北京 100049)

**摘要:**以喀斯特适生植物构树(*Broussonetia papyrifera*)为研究对象,非喀斯特适生植物桑树(*Morus alba*)为对照,比较了不同的植物光合作用对露石生境的响应。与无露石生境相比,多露石生境土壤具有较高的水分含量和较多的有机质。分析植物光合作用的光响应曲线和二氧化碳响应曲线、叶绿素荧光参数以及叶片水势(LWP)和碳稳定同位素值( $\delta^{13}\text{C}$ )的结果表明:不同生境下,两种植物的LWP及 $\delta^{13}\text{C}$ 无显著变化;除了初始荧光参数外,同种植物的叶绿素荧光参数差异不显著;不同生境下,构树的呼吸速率和羧化效率无显著变化,而多露石生境土壤生长的桑树的呼吸速率和羧化效率明显要大于无露石生境土壤生长的;在水分亏缺下,构树以牺牲体内碳的方式来维持稳定的羧化效率,进而保持稳定的光合能力;构树比桑树对喀斯特环境有着较强的适应性。

**关键词:**喀斯特; 裸露岩石; 构树; 桑树; 光合作用

**中图分类号:**Q945.11 **文献标识码:**A

**文章编号:**1001-4810(2021)03-0487-08 **开放科学(资源服务)标识码(OSID):**



## 0 引言

喀斯特面积占全球陆地面积的12%左右,中国喀斯特以分布面积最大、发育类型最齐全、景观最秀丽和生态环境最脆弱而著称于世<sup>[1]</sup>,由于环境敏感性高、生境脆弱性大且具有高度的景观异质性,呈现出类似荒漠的石漠化景观<sup>[2-3]</sup>,加之岩石可溶性和二元三维结构,其碳循环路径有别于其他陆地生态系统<sup>[4]</sup>。随着喀斯特石漠化日益严重,地-植耦合等方面的研究显得尤为重要。喀斯特环境下存在复杂而多变的小生境,植物对不同的土壤环境有不同的光合特征反馈。干旱、高pH、高钙和高重碳酸盐是喀斯特地区限制植物生长发育的主要因子,这些因子严重影响着植物水分和营养元素的获取,碳、氮、磷及其他元素的同化等一系列生理生化过程<sup>[5]</sup>。为适应

喀斯特地区的土壤干旱、高pH、高钙和高重碳酸盐的环境,一些植物逐步进化出一套独特的适应机制和策略,这种类型的植物就是喀斯特适生植物<sup>[6-11]</sup>。

光合作用是评估绿色植物生长及生理状况的一个基本指标,能够反映植物对环境的适应能力及植株生长状况。叶绿素荧光参数可灵敏地反映出光合作用对环境的变化<sup>[12]</sup>。环境的变化会影响叶绿素的合成及分解,进而影响到光合作用<sup>[13]</sup>。顾骏飞等<sup>[14]</sup>认为高叶绿素含量的植物具有竞争优势,而植物通过叶绿素吸收的光能远超出了植物生理代谢的需求,进而会产生光抑制,影响植物的正常生长<sup>[15]</sup>。直角双曲线模型(RHM)和非直角双曲线模型(NHM)体现的是光合的表观特征<sup>[16-17]</sup>,而叶绿素荧光参数是从内在因素反映植物的光合特征<sup>[18]</sup>。恶劣的喀斯特生境还会导致植物气孔导度减小或关闭,阻碍空气中

基金项目:贵州省自然科学基金(黔科合基础[2018]1175);国家重点研发计划项目(2016YFC0502602);国家自然科学基金(U1612441)

第一作者简介:李环(1990-),女,硕士研究生,主要从事植物生理生态的研究。E-mail:18893117826@163.com。

通信作者:吴沿友(1966-),男,研究员,主要从事喀斯特生态学/生物地球化学研究。E-mail:wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。

收稿日期:2020-01-05

的CO<sub>2</sub>进入细胞,造成植物光合速率的下降<sup>[19]</sup>。植物的光合能力不仅受环境因子影响,还与植物本身的生理生化特性密切相关。构树等喀斯特适生植物进化出了高效利用重碳酸盐的机制,这是适生植物在喀斯特地区能够正常生长的关键因素<sup>[20]</sup>。

岩石裸露(露石)是喀斯特地区最常见的景观。露石改变了喀斯特地区地表土壤水分的入渗模式、降雨分配模式以及土壤水分空间格局<sup>[21]</sup>。本文选择多露石生境与无露石生境下的两种桑科植物构树(*Broussonetia papyrifera*)和桑树(*Morus alba*)为研究对象,对比研究不同生境下两种桑科植物的光合特征,探讨喀斯特适生植物对干旱的策略,以期为喀斯特植物的适生机制提供理论依据。

## 1 研究区概况

本实验以中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站为实验平台,实验区域属于亚热带季风气候,海拔在1 179.8 m左右,年均日照时数为1 164.9 h,年均气温为15.1℃,年均降水量为1 378.2 mm,无霜期约为310 d,土质属于石灰土(主要由石灰岩和白云岩发育而成)。在部分区域,有少量黄壤;土壤抗腐蚀性较差,质地较黏重;土体不连续,厚度不均匀;主要种植方式为玉米、黄豆轮作套种红薯。

## 2 研究方法

### 2.1 样地选择

野外选择两种生境作为试验地(图1,图2)。多露石的样地A为基岩裸露率在90%以上的石漠化外层样地,植被覆盖度在30%左右;无露石样地B为植被覆盖率达90%以上,此区域没有明显的基岩裸露。

### 2.2 实验材料

桑树前期在实验室进行育苗,待到长出8~9片真叶时,分别移栽到2个实验样地,同时在两实验样地选取8~9片真叶的构树作为实验材料,进行标记。待到植株长到一年左右时,对两种植物进行相关数据的测定。数据于2017年9月7日至2017年9月21号的晴天进行测量(本时间段普定地区白天大多以晴天为主)。在两个实验站点分别随机筛选出4株长势较为一致、生长相对较好的桑树和构树植株作为稳定碳同位素比值的测定;选取一片与测定光

实验材料。选取第3片完全展开叶(从植株上部数)作为测量对象。

### 2.3 测定气体交换

在实验样地,选择3株长势一致且健康的植株,选取第3片完全展开叶(从植株上部数)作为测量对象。在光照诱导1 h以后(8:00-9:00),使用便携式光合作用测定仪(LI-6400 LI-COR Inc, Lincoln NE USA)进行叶片气体交换测定。光响应曲线测定:参照陈根云等<sup>[22]</sup>研究结果,LI-6400光合测量系统设定光强为1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、CO<sub>2</sub>注入浓度为400  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,温度为27±2℃,光诱导20~30 min。CO<sub>2</sub>响应曲线测定:测量原理同光响应曲线的测定,CO<sub>2</sub>诱导浓度设置为1 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。荧光参数的测定:叶片选取与测定光合作用的叶片相同,在20:00左右,对完全暗适应下的同株叶片进行叶片最小初始叶绿素荧光(F<sub>0</sub>)及最大叶绿素荧光(F<sub>m</sub>)和PS II最大光化学效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>)进行测定。利用以上的荧光参数,分别计算实际光化学效率(ΦPS II)、光化学猝灭系数(qP)、电子传递效率(ETR)、非光化学猝灭系数(NPQ)。每项处理重复测定5次,取平均值。

### 2.4 土壤理化指标的测定

土壤含水量采用重量法进行测定。土壤水势采用Psyspro露点水势仪C-52探头进行土壤水势的测定。土壤pH参照《土壤pH的测定》(NY/T1377-2007)测定。土壤有机质和电导率分别参照《中华人民共和国国家环境保护标准》(HJ615-2011)中《土壤有机碳的测定—重铬酸钾氧化—分光光度法》和《土壤—电导率的测定—电极法》的方法进行测定,电导率仪为HANNA-HI8733便携式电导率仪。

### 2.5 植物叶片叶绿素及碳同位素值δ<sup>13</sup>C的测定

叶绿素的测定:选取植物样品的第3片完全展开叶(自上而下,叶片未受伤);叶片采取下来后,进行冰冻保存6~8 h,带回实验室进行处理。选取0.2 g放入研钵中,加入少量石英砂和碳酸钙粉末,加入5 ml 95%的乙醇研磨成浆状,继续加乙醇研磨至组织变白。静置,过滤至棕色容量瓶,将滤纸上的绿色洗净,定容,混匀,以95%的乙醇为空白,分别在665 nm、649 nm和470 nm下测定吸光度,并计算叶绿素含量<sup>[14]</sup>。合作用同叶位的植物叶片,进行烘干、粉碎、过筛,最

后称取一定量样品转化成可供质谱仪分析的 $\text{CO}_2$ 气体;取用一部分纯化后的 $\text{CO}_2$ 气体在MAT-252质谱仪上测定 $\delta^{13}\text{C}$ 值(中国科学院地球化学研究所),标准品采用国际标准物质(Pee Dee Belemnite, PDB)。测量误差小于 $\pm 0.1\%$ ,其结果表示为:

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \left[ \left( \frac{R_{\text{样品}}}{R_{\text{标准}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

式中: $R_{\text{样品}}$ 为样品中的 $^{13}\text{C}$ 与 $^{12}\text{C}$ 的比值; $R_{\text{标准}}$ 为标准物质中 $^{13}\text{C}$ 与 $^{12}\text{C}$ 的比值。

## 2.6 数据处理

实验数据运用Excel进行录入及处理,利用SPSS软件建立模型及分析差异显著性,所有测量数据均为平均值 $\pm$ 标准差( $M \pm SD$ )表示,利用Sigmpilot软件作图。

直角双曲线模型(RHM)经常被用来模拟植物光合作用对 $\text{CO}_2$ 浓度的响应,RHM模型的表达式如下:

$$P_n = \frac{aC_i B_{\text{max}}}{aC_i + B_{\text{max}}} - R_t$$

式中: $P_n$ 为净光合值( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $a$ 为植物光合作用对 $\text{CO}_2$ 响应曲线在 $C_i=0$ 时的斜率,即 $\text{CO}_2$ 响应曲线的初始斜率,也称为初始羧化效率; $C_i$ 为胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ); $B_{\text{max}}$ 为光强一定, $\text{CO}_2$ 不定情况下的最大净光合速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $R_t$ 为总呼吸速率

( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

直角双曲线模型(NHM)被用来模拟叶片光合作用对有效光辐射强度的响应,NHM的模型公式如下:

$$P_n = \frac{bI + A_{\text{max}} - \sqrt{(bI + A_{\text{max}})^2 - 4kbIA_{\text{max}}}}{2k} - R_d$$

式中: $P_n$ 为净光合值( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $I$ 为光量子通量密度( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $b$ 为表观量子效率( $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),即光响应曲线在 $x=0$ 时的斜率, $A_{\text{max}}$ 为最大净光合速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $k$ 为代表曲线弯曲程度的曲角,取值 $[0, 1]$ ;  $R_d$ 为暗呼吸速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。

## 3 结果与分析

### 3.1 植株的生长情况以及土壤理化性质

图1表示的是样地A的多露石生境和植株的生长情况。从图1中可知,构树长势良好,叶片形态饱满,而桑树的茎干和枝干都比较纤细,叶片比较小,且颜色偏黄,桑树在此样地并未良好生长。图2表示的是样地B的无露石生境和植株的生长情况。从图2中可知,两种植物在样地B的生长情况差异明显,桑树的生长情况明显没有构树好。总体来看,样地B生长的构树与桑树生长状况都明显差于样地A。



图1 样地A两种植物的生长状况

Fig. 1 Growth status of two plants at sample site A (left. *Broussonetia papyrifera*, right. *Morus alba*)

注:左边为构树植株,右边为桑树植株。

实验样地土壤的基本理化性质见表1。由表1可知,两实验样地的土壤酸碱度(pH)及电导率(EC)差异变化不显著,都属于弱酸性土壤。按照全国第二

次土壤普查养分分级标准,实验样地的土壤有机质(SOM)平均值处于国家标准的最低一级水平( $< 6 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ),但两样地SOM的含量有显著差异。通过对比



图2 样地B两种植物的生长状况

Fig. 2 Growth status of two plants in B plot

注:左图中蓝色圈指示的为样地B构树,红色圈为桑树,右图为左图中桑树的放大图片。

两样地的土壤水势(SWP)及土壤含水量(SMC),发现两样地 SWP 和 SMC 存在一定的差异,且这种差异显

著。综合分析以上土壤的理化性质,发现样地 A 的土壤含水量和土壤水势均优于样地 B。

表1 实验样地土壤的理化性质

Table 1 Physical and chemical properties of soil of experimental sites

样地	pH	电导率/ $\text{mS}\cdot\text{m}^{-1}$	土壤有机质/ $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$	土壤水势/MPa	土壤含水量/%
A	$6.35\pm 0.03^a$	$113.88\pm 9.58^a$	$4.75\pm 0.65^a$	$-0.045\pm 0.017^a$	$18.46\pm 0.02^a$
B	$6.27\pm 0.07^a$	$120.10\pm 14.10^a$	$3.58\pm 0.33^b$	$-0.073\pm 0.010^b$	$15.51\pm 0.02^b$

注:利用T检验法进行差异显著性分析比较,同一列不同小写字母之间表示差异显著水平  $P<0.05$ 。

### 3.2 植物的光合参数

分别采用非直角双曲线和直角双曲线模型对光响应曲线和  $\text{CO}_2$  响应曲线进行模拟,运用上述两种模型与 SPSS 软件相结合,可合理的模拟光及  $\text{CO}_2$  响应的全过程,得出合理的光合生理数据<sup>[22-24]</sup>。表2表示的是采用非直角双曲线和直角双曲线模型对两种桑科植物在不同喀斯特生境下的光响应曲线和  $\text{CO}_2$  响应曲线进行模拟后的光合参数。从表2可知,构树在两种环境下的表观量子效率(AQE)、光响应曲线中的最大光合值( $A_{\text{max}}$ )及  $\text{CO}_2$  响应曲线中的最大光合值( $B_{\text{max}}$ )的差异并不显著。不同生境下构树整体的最大光合值( $A_{\text{max}}$ 、 $B_{\text{max}}$ )均为  $50 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,桑树为  $37.47\sim 47.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,表明构树的光合能力比桑树强。对比暗呼吸值( $R_d$ ),发现构树在两种不同环境下的差异显著,而桑树的并不显著,且暗呼吸值都比较低。构树在两种环境下的总呼吸速率( $R_t$ )及羧化效率(CE)变化不显著,而桑树的差异变化显著,这说明桑树以降低羧化效率和总呼吸速率的模

式来应对外界胁迫,而构树以较高的暗呼吸速率和稳定的羧化效率及稳定的总呼吸速率来应对外界胁迫。

### 3.3 植物的荧光参数

基础荧光( $F_0$ )是反应中处于完全开放时的荧光产量,最大光能转换效率( $F_v/F_m$ )与植物发生光抑制现象的程度呈负相关,与光能转换效率成正相关;潜在光化学活性( $F_v/F_0$ )的变化影响着植物自身的光合作用能力;实际光化学产量( $\Phi\text{PSII}$ )反映植物对吸收光能的转化能力。光合电子传递速率(ETR)表示植物在实际光强下沿电子传递链向下传递的速率<sup>[25]</sup>。光化学猝灭系数(qP)体现光合活性的高低,而非光化学猝灭系数(NPQ)体现植物过剩光能转换为热能的能力<sup>[26]</sup>。由表3可知,两种桑科的  $F_0$  不仅种间有显著差异,且在两种环境下同种植物的差异也显著。构树在两种环境下的  $F_v/F_m$  差异显著,且在生境好的状况下,  $F_v/F_m$  值较大,表明构

表2 两种桑科植物在不同的试验样地的光合参数

Table 2 Photosynthetic parameters of two species of Moraceae at different experimental sites

	$B_{pA}$	$B_{pB}$	$M_{aA}$	$M_{aB}$
表观量子效率(AQE)/ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.10±0.00 <sup>a</sup>	0.10±0.01 <sup>a</sup>	0.12±0.00 <sup>a</sup>	0.11±0.02 <sup>a</sup>
暗呼吸速率( $R_d$ )/ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	1.33±0.01 <sup>b</sup>	1.90±0.35 <sup>a</sup>	0.26±0.09 <sup>c</sup>	0.75±0.17 <sup>c</sup>
最大光合值1( $A_{max}$ )/ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	50.00±0.00 <sup>a</sup>	50.00±0.00 <sup>a</sup>	46.77±0.27 <sup>a</sup>	37.47±4.47 <sup>b</sup>
羧化效率(CE)/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.12±0.00 <sup>a</sup>	0.11±0.01 <sup>ab</sup>	0.11±0.01 <sup>b</sup>	0.06±0.01 <sup>c</sup>
总呼吸速率( $R_t$ )/ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	4.68±0.32 <sup>ab</sup>	5.37±0.41 <sup>a</sup>	5.02±0.13 <sup>a</sup>	3.88±0.50 <sup>b</sup>
最大光合值2( $B_{max}$ )/ $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	50.00±0.23 <sup>a</sup>	50.00±0.00 <sup>a</sup>	47.05±4.03 <sup>a</sup>	41.59±3.79 <sup>a</sup>

注:利用最小差异显著性差异法进行方差分析比较,同一列不同小写字母之间表示差异显著水平  $P<0.05$ ;  $B_{pA}$ 、 $M_{aA}$  分别为生长在样地 A 的构树和桑树,  $B_{pB}$ 、 $M_{aB}$  分别为生长在样地 B 的构树和桑树。

树在相对干旱的环境下易产生光抑制现象,同时光能传递效率也会降低。两种桑科植物在两种环境下的 qP 差异都不显著,但构树的整体趋势高于桑树。同种植物间的 NPQ 差异不显著,而构树和桑树间差异显著,且桑树的值远高于构树,说明桑树有

更多部分吸收能量被浪费掉了。同种植物的 ETR、 $\Phi\text{PSII}$  在两样地的差异不显著,而不同树种间差异显著,且构树高于桑树,说明构树在喀斯特环境下,自身光合结构的光能转化能力及光合能力强于桑树。

表3 两种桑科植物在两种生境下的叶绿素荧光参数

Table 3 Chlorophyll fluorescence parameters of two species of Moraceae in two habits

	$B_{pA}$	$B_{pB}$	$M_{aA}$	$M_{aB}$
初始荧光参数( $F_0$ )	196.09±0.29 <sup>b</sup>	162.57±7.03 <sup>c</sup>	214.56±3.89 <sup>a</sup>	197.02±2.79 <sup>b</sup>
最大光化学效率( $F_v/F_m$ )	0.81±0.00 <sup>a</sup>	0.79±0.01 <sup>b</sup>	0.79±0.01 <sup>b</sup>	0.80±0.00 <sup>b</sup>
光化学猝灭(qP)	0.79±0.04 <sup>a</sup>	0.76±0.01 <sup>a</sup>	0.67±0.08 <sup>a</sup>	0.47±0.08 <sup>a</sup>
非光化学猝灭(NPQ)	0.51±0.07 <sup>b</sup>	0.52±0.07 <sup>b</sup>	0.71±0.03 <sup>a</sup>	0.80±0.02 <sup>a</sup>
实际光化学效率( $\Phi\text{PSII}$ )	0.52±0.03 <sup>a</sup>	0.43±0.01 <sup>ab</sup>	0.33±0.02 <sup>b</sup>	0.32±0.04 <sup>b</sup>
电子传递效率(ETR)	219.81±11.09 <sup>a</sup>	179.09±3.88 <sup>ab</sup>	139.81±7.19 <sup>b</sup>	133.50±16.68 <sup>b</sup>

注:利用最小差异显著性差异法进行方差分析比较,同一列不同小写字母之间表示差异显著水平  $P<0.05$ ;  $B_{pA}$ 、 $M_{aA}$  分别为生长在样地 A 的构树和桑树,  $B_{pB}$ 、 $M_{aB}$  分别为生长在样地 B 的构树和桑树。

### 3.4 植物的叶绿素含量及稳定碳同位素值

植物通过叶绿素 A(Chla)及叶绿素 B(Chlb)收集和传递光能,并将光能转化为化学能,同时 Chla、Chlb 的含量可以体现出植物的光合能力、发育阶段及营养状况,进而指示植被受环境胁迫的状况<sup>[27]</sup>。由表 4 可知,两种桑科植物在两种环境下的 Chla、Chlb 及 Chl(a+b)都有显著差异,且样地 A 的值都高于样地 B,两种桑科植物的叶绿素参数值表现出与土壤理化性质的正相关。由两种桑科植物的 Chla、Chlb、Chl(a+b)在两样地的差异显著一致性,可知相对于样地 A,样地 B 对植物产生了环境胁迫。结合土壤理化性质,说

明两样地存在的最大差异就是干旱胁迫。而对比稳定碳同位素的比值,发现同种植物在不同微小环境变化间的差值并不显著,在喀斯特大地质背景下,不同种植物间的差异反而显著。两种桑科植物的叶片水势(LWP)对两种微小环境的变化差异并不显著,这可能与当地的气候因素有关,实验时间段为当地的雨季,大气含水量比较充足。

## 4 讨论

露石是喀斯特地区最常见的景观特征,露石具有较好的汇水作用<sup>[21]</sup>,这种汇水作用,增加了周围土

表4 桑科植物在不同试验样地的叶绿素含量和叶片碳同位素组成

Table 4 Chlorophyll content and leaf carbon isotope composition of two species of Moraceae at different experimental sites

	叶绿素 A(Chl a)	叶绿素 B(Chl b)	总叶绿素[Chl(a+b)]	稳定碳同位素比值 ( $\delta^{13}\text{C}$ )/‰	叶片水势/MPa
$Bp_A$	$0.87 \pm 0.02^b$	$0.14 \pm 0.00^b$	$1.12 \pm 0.02^b$	$-27.89 \pm 0.47^a$	$-0.90 \pm 0.05^a$
$Bp_B$	$0.71 \pm 0.05^c$	$0.11 \pm 0.01^c$	$0.92 \pm 0.07^c$	$-27.76 \pm 0.98^a$	$-0.83 \pm 0.06^a$
$Ma_A$	$1.02 \pm 0.02^a$	$0.16 \pm 0.01^a$	$1.32 \pm 0.03^a$	$-29.52 \pm 0.13^b$	$-1.02 \pm 0.16^a$
$Ma_B$	$0.80 \pm 0.01^b$	$0.14 \pm 0.00^b$	$1.05 \pm 0.01^b$	$-29.74 \pm 0.25^b$	$-0.87 \pm 0.04^a$

注:利用最小差异显著性差异法进行方差分析比较,同一列不同小写字母之间表示差异显著水平  $P < 0.05$ ;  $B_{pA}$ 、 $M_{aA}$  分别为生长在样地 A 的构树和桑树,  $B_{pB}$ 、 $M_{aB}$  分别为生长在样地 B 的构树和桑树。

壤的含水量,促进了植物的生长<sup>[28]</sup>。样地 A 为多露石生境,因此,样地 A 的土壤比样地 B 的土壤有着更多的水分和有机质,样地 A 植株的生长也要优于样地 B,叶片的叶绿素含量也高于样地 B。

相对于非喀斯特适生植物桑树而言,同一生境下,喀斯特适生植物构树具有较高的竞争能力。构树在土壤含水量较高的生境中,光合能力有稍微的增加,但差异并不显著。不同生境下桑树  $A_{max}$  差异显著,而  $B_{max}$  差异并不显著,说明提高植物生长环境周围的  $\text{CO}_2$  浓度,可以抵消微小环境差异所带来的影响。构树  $A_{max}$  和  $B_{max}$  在不同生境均没有显著差异,说明构树对喀斯特微小生境的变化不敏感,能更好地适应喀斯特大地质环境。本研究结果还发现喀斯特适生植物构树在土壤水分亏缺时,暗呼吸速率在增加,而总呼吸速率并未有显著变化,而桑树的总呼吸速率显著下降,表明喀斯特适生植物构树以提高暗呼吸速率来应对干旱环境,这可能是在水分亏缺时,构树气孔临时关闭,叶片的碳酸酐酶基因表达增加,利用碳酸氢根离子能力增强;随着碳酸氢根离子的利用,改善了叶肉细胞胞间的水分关系,气孔张开,充足的二氧化碳进入,继而开始利用空气的二氧化碳;交替利用碳酸氢根离子的方式,使羧化能力保持稳定<sup>[6,29-31]</sup>。而非适生植物桑树的羧化效率却严重下降,表明喀斯特适生植物有较多的代谢水补充,水碳耦合效应强,从而维持了水分亏缺下的羧化效率。在水分相对亏缺的情况下,构树自身维持着较高的二氧化碳的释放,这可能存在着“以碳换水”的适应机制:即一方面构树将体内的碳酸氢根离子转化成水和二氧化碳,用于增加胞间水分含量,促进气孔张开,外界二氧化碳可以再次进入;另一方面,构树将体内的有机碳转化成水和二氧化碳,用于光合器官

的循环利用,维持着水分逆境下的光合作用,导致表现呼吸作用的增加。因此,构树可能采用牺牲体内碳的方式来应对水分亏缺。

叶绿素荧光、光合作用及热耗散是叶片叶绿素所吸收光能耗散的主要方式,三者之间存在着密不可分的关系<sup>[32-33]</sup>。本研究发现在水分相对亏缺的无露石生境下,构树的  $F_o$ 、 $F_v/F_m$  有所下降,而  $qP$ 、 $NPQ$ 、 $\Phi PS II$ 、 $ETR$  在不同环境下变化并不显著;桑树在不同环境下的荧光参数除  $F_o$  外,都无显著变化,表明喀斯特干旱可以降低植物的初始荧光。桑树的  $NPQ$  显著的高于构树,而  $ETR$  远低于构树,表明非喀斯特适生植物桑树光合结构在水分逆境下受到了较大的伤害,因此其光合能力也受到了很大限制。

稳定碳同位素的比值( $\delta^{13}\text{C}$ )是研究植物对环境变化响应的有效手段。从众多稳定碳同位素的研究中发现,植物叶片的  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔高度的增加而增加,同种植物在海拔差异不显著的情况下, $\delta^{13}\text{C}$  差异也不显著<sup>[34-36]</sup>。表4中两样地的同一种类植物的  $\delta^{13}\text{C}$  差异不显著,表明两个样点的地理位置并不影响植物无机碳同化,两种植物之间的  $\delta^{13}\text{C}$  差异与植物不同的无机碳利用策略有关,构树具有较高的碳酸氢根利用能力,导致其有较高的  $\delta^{13}\text{C}$ <sup>[37]</sup>。

## 5 结 论

土壤含水量是导致不同喀斯特生境下植株生长和光合能力差异的关键因素。露石的汇水作用使其周围土壤具有较高的水分含量和有机质;多露石生境下,植株的生长状况优于无露石生境。构树的呼吸速率和羧化效率在两种生境下无显著变化。多露石生境土壤生长的桑树的呼吸速率和羧化效率明显要大于无露石生境土壤生长的桑树。在无露石的生

境(水分亏缺)下,构树以牺牲体内碳的方式来维持稳定的羧化效率,进而保持稳定的光合能力;桑树的总呼吸速率和羧化效率显著下降,且光合能力受到了限制。喀斯特环境下,构树表现出更强的适应能力。

**致谢:**贵州师范大学张开艳老师及中国科学院地球化学研究所硕士生方蕾协助野外实验,在此深表感谢。

## 参考文献

- [1] 王世杰. 喀斯特石漠化: 中国西南最严重的生态地质环境问题[J]. 矿物岩石地球化学通报, 2003, 22(2): 120-126.
- [2] 何才华, 熊康宁. 贵州喀斯特生态环境脆弱性类型区及其开发治理研究[J]. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 1996, 14(1): 1-9.
- [3] 童晓伟, 王克林, 岳跃民, 等. 桂西北喀斯特区域植被变化趋势及其对气候和地形的响应[J]. 生态学报, 2014, 34(12): 3425-3434.
- [4] 王世杰, 刘再华, 倪健, 等. 中国南方喀斯特地区碳循环研究进展[J]. 地球与境, 2017, 45(1): 2-9.
- [5] 苏维词, 杨汉奎. 贵州岩溶区生态环境脆弱性类型的初步划分[J]. 环境科学研究, 1994, 7(6): 35-41.
- [6] Wu Y Y, Liu C Q, Li P P, et al. Photosynthetic characteristics involved in adaptability to Karst soil and alien invasion of paper mulberry (*Broussonetia papyrifera*)(L.) Vent in comparison with mulberry (*Morus alba* L.) [J]. Photosynthetica, 2009, 47(1): 155-160.
- [7] 吴沿友. 喀斯特适生植物诸葛菜综合研究[M]. 贵阳, 贵州科技出版社, 1997: 1-168.
- [8] 刘丛强. 生物地球化学过程与地表物质循环: 西南喀斯特土壤-植被系统生源要素循环[M]. 北京, 科学出版社, 2009: 1-618.
- [9] 何跃军, 钟章成. 喀斯特地区植被恢复过程中适生植物的生理生态学研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(5): 586-592.
- [10] 宋同清, 彭晚霞, 杜虎, 等. 中国西南喀斯特石漠化时空演变特征、发生机制与调控对策[J]. 生态学报, 2014, 34(18): 5328-5341.
- [11] 杨慧, 李青芳, 涂春艳, 等. 桂林毛村岩溶区典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. 广西植物, 2015, 35(4): 493-499, 555.
- [12] Siddiqui Z S, Shahid H, Cho J I, et al. Physiological responses of two halophytic grass species under drought stress environment[J]. Acta Botanica Croatica, 2016, 75(1): 31-38.
- [13] 吴永波, 薛建辉. 盐胁迫对3种白蜡树幼苗生长与光合作用的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2002, 26(3): 19-22.
- [14] 顾骏飞, 周振翔, 李志康, 等. 水稻低叶绿素含量突变对光合作用及产量的影响[J]. 作物学报, 2016, 42(4): 551-560.
- [15] 周振翔, 李志康, 陈颖, 等. 叶绿素含量降低对水稻叶片光抑制与光合电子传递的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(19): 3709-3720.
- [16] Thornley J H M. Mathematical Models in plant physiology [M]. Academic Press(Inc.) London, Ltd., 1976.
- [17] 朱永宁, 张玉书, 纪瑞鹏, 等. 干旱胁迫下3种玉米光响应曲线模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报, 2012, 43(1): 3-7.
- [18] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
- [19] Galle A, Florez-Sarasa I, Thameur A, et al. Effects of drought stress and subsequent rewatering on photosynthetic and respiratory pathways in *Nicotiana sylvestris* wild type and the mitochondrial complex I-deficient CMSII mutant[J]. Journal of experimental botany, 2009, 61(3): 765-775.
- [20] 邢德科, 吴沿友, 付为国, 等. 贵州喀斯特森林3种植物对不同坡位环境的光合生理响应[J]. 广西植物, 2016, 36(10): 1147-1155.
- [21] Zhao Z, Shen Y, Shan Z, et al. Infiltration patterns and ecological function of outcrop runoff in epikarst areas of southern China[J]. Vadose Zone Journal, 2018, 17(1): 1-10.
- [22] 陈根云, 俞冠路, 陈悦, 等. 光合作用对光合二氧化碳响应的观测方法探讨[J]. 植物生理与分子生物学报, 2006, 32(6): 691-696.
- [23] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报, 2005, 21(8): 76-79.
- [24] 康华靖, 陶月良, 权伟, 等. 植物光合CO<sub>2</sub>响应模型对光下(暗)呼吸速率拟合的探讨[J]. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1356-1363.
- [25] 石元豹, 曹兵. CO<sub>2</sub>浓度倍增对宁夏枸杞叶绿素荧光参数的影响[J]. 经济林研究, 2015, 33(3): 108-111.
- [26] 徐焕文, 刘宇, 姜静, 等. 盐胁迫对白桦光合特性及叶绿素荧光参数的影响[J]. 西南林业大学学报, 2015, 35(4): 21-26.
- [27] 蒋金豹, 陈云浩, 黄文江. 病害胁迫下冬小麦冠层叶片色素含量高光谱遥感估测研究[J]. 光谱学与光谱分析, 2007, 27(7): 1363-1367.
- [28] Shen Y X, Wang D J, Chen Q Q, et al. Large heterogeneity of water and nutrient supply derived from runoff of nearby rock outcrops in karst ecosystems in SW China[J]. Catena, 2019, 172: 125-131.
- [29] Wu Y Y, Zhao X Z, Li P P, et al. A study on the activities of carbonic anhydrase of two species of bryophytes, *Tortula sinensis* (Müll. Hal.) Broth. and *Barbula convoluta* Hedw [J]. Cryptogamie. Bryologie, 2006, 27(3): 349-355.
- [30] Wu Y Y, Wu X M, Li P P, et al. Comparison of photosynthetic activity of *Orychophragmus violaceus* and oil-seed rape [J]. Photosynthetica, 2005, 43(2): 299-302.
- [31] 吴沿友, 梁铮, 邢德科. 模拟干旱胁迫下构树和桑树的生理特

- 征比较[J]. 广西植物, 2011, 31(1): 92-96.
- [32] 种培芳, 李毅, 苏世平. 荒漠植物红砂叶绿素荧光参数日变化及其与环境因子的关系[J]. 中国沙漠, 2010, 30(3): 539-545.
- [33] 于凤, 高丽, 闫志坚, 等. 库布齐沙地6种植物叶绿素荧光参数比较[J]. 草业科学, 2012, 29(1): 83-87.
- [34] 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展[J]. 地理科学进展, 2011, 30(11): 1431-1439.
- [35] 颜侃, 陈宗瑜, 王娟, 等. 不同生态区烤烟叶片温度碳同位素组成特征[J]. 生态学报, 2015, 35(11): 3846-3853.
- [36] Zhu L, Li S H, Liang Z S, et al. Relationship between carbon isotope discrimination, mineral content and gas exchange parameters in vegetative organs of wheat grown under three different water regimes [J]. Journal of agronomy and crop science, 2010, 196(3): 175-184.
- [37] Wu Y Y, Xing D K. Effect of bicarbonate treatment on photosynthetic assimilation of inorganic carbon in two plant species of Moraceae [J]. Photosynthetica, 2012, 50(4): 587-594.

## Photosynthetic characteristics of *Broussonetia papyrifera* and *Morus alba* under rock outcrop habitat in karst area

LI Huan<sup>1,2</sup>, WU Yanyou<sup>1</sup>, WU Yansheng<sup>1</sup>

(1. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang, Guizhou 550081, China; 2. College of Earth and Planetary Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract** Taking the karst-adaptable plant species, *Broussonetia papyrifera* as the target, and the non-karst-adaptable plant (*Morus alba*) as the contrast, this study compared photosynthetic responses of different plant species to rock outcrop habits. Research suggests that the soil in a rock outcrop habit has higher water content and more organic matter than that in a non-rock outcrop habit. The light response curve and carbon dioxide response curve of photosynthesis, chlorophyll fluorescence parameters, water potential (LWP) and carbon stable isotope values ( $\delta^{13}\text{C}$ ) of leaves were measured. Results show that there is no significant difference in LWP and  $\delta^{13}\text{C}$  between different habitats in the two plant species, while there exists a significant difference in chlorophyll fluorescence parameters of the same plant species except for the initial fluorescence parameter ( $F_0$ ). The respiration rate and carboxylation efficiency (CE) of *Broussonetia papyrifera* do not change significantly in different habitats, while that of *Morus alba* growing in the soil of rock outcrop habit are significantly higher than those growing in the soil of non-rock outcrop habit. *Broussonetia papyrifera* can maintain stable CE at the expense of carbon in the plant, thus maintaining stable photosynthetic capacity under water deficit of a non-rock outcrop habit. The karst-adaptable plant species, *Broussonetia papyrifera*, is more adaptable to the karst environment than *Morus alba*.

**Key words** karst, rock outcrop habitat, *Broussonetia papyrifera*, *Morus alba*, photosynthesis

(编辑 黄晨晖)