

杭红涛,王 瑞,邢德科,等.喀斯特生境下3种草本能源植物的光合产能及适应性[J].江苏农业科学,2018,46(17):248-254.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.17.065

喀斯特生境下3种草本能源植物的光合产能及适应性

杭红涛^{1,2},王 瑞^{2,3},邢德科⁴,吴沿友²,张开艳^{1,2},饶 森²,赵丽华²

(1.贵州师范大学喀斯特研究院,贵州贵阳 550001; 2.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 550002;
3.贵阳学院食品与制药工程学院,贵州贵阳 550003; 4.江苏大学农业装备工程学院,江苏镇江 212013)

摘要:为筛选适合喀斯特地区植被恢复和生物质能产业发展的优良草本能源植物,以诸葛菜、芥菜型油菜、续随子等3种草本能源植物为研究对象,定期测定叶片丙二醛和脯氨酸含量、光合作用日变化、叶绿素荧光、碳酸酐酶活性、稳定碳同位素组成、生物质产出、种子产油品质等,分析其在贵州喀斯特地区的光合产能及生理生态适应特性。结果表明,3种植物的生理特性表现出明显差异。丙二醛含量最低的是芥菜型油菜,最高的是诸葛菜;脯氨酸含量最高的是芥菜型油菜;净光合速率、燃烧热最高的是芥菜型油菜。续随子具有较高的 HCO_3^- 利用能力和高钙适应能力,以此可提高水分利用效率和净光合速率;诸葛菜细胞受损最为严重,虽具有高碳酸酐酶活性和高钙适应能力,但光系统 II 活性受到抑制,生物质产出最低;单位质量的植株产油量和品质最高的是诸葛菜,最低的是续随子。结果表明,这3种草本能源植物对喀斯特生境的适应能力和策略各不相同,应根据地理环境和植物生物学特性,合理开发利用植物种类。适合喀斯特地区植被恢复的植物排序为芥菜型油菜、续随子、诸葛菜;适合喀斯特地区生物质能产业开发的植物排序为诸葛菜、芥菜型油菜、续随子。

关键词:喀斯特;适生性;草本能源植物;光合作用;碳酸酐酶;稳定碳同位素组成

中图分类号: P931.5; S184 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2018)17-0248-07

我国喀斯特地貌分布范围广,以贵州省为中心的西南喀斯特地区的面积约占我国喀斯特地区总面积的 27%^[1]。由于各种地质作用的制约和人类不合理活动的干扰,喀斯特地区的土壤往往表现出岩溶干旱、高钙、低磷、高重碳酸盐、贫瘠等特点^[2],严重影响植物的生长发育。为了改善喀斯特地区的生态环境和社会经济问题,采用生态修复法治理喀斯特脆弱的生态环境已成为研究的热点^[3-4]。其中,适生植物的种类选择或适时适地种植在喀斯特地区生态修复中占据重要的地位。随着社会经济的快速发展,化石燃料被大肆使用,导致非可再生的化石能源大量消耗,寻求可再生的生物质能源已成为全球广泛研究的重点^[5-8]。种植生长快、周期短、抗逆性强、成本低、生态适应性高的一年生适生草本能源植物,对喀斯特地区的环境治理及生物质能产业的发展具有重要意义。

喀斯特地区生态环境较为脆弱,生长在该地区的植被,其生长及发育受到限制,光合作用、蒸腾作用及水分利用效率等生理参数是衡量植被在喀斯特脆弱生境下生存和生长的重要指标^[9-11]。在干旱缺水、渗透胁迫等逆境条件下,植物细胞会发生膜脂过氧化,进而导致丙二醛含量增加^[12],光合作用能力下降。为了适应不同的逆境,植物进化出不同的防御措

施或机制,如通过增加体内游离脯氨酸含量、提高抗氧化酶活性以及根部分泌有机酸等途径来提高植物对逆境的抵抗力^[13-15],其中调节 CO_2 水合反应及离子交换的碳酸酐酶(carbonic anhydrase,简称 CA)对喀斯特地区的植物生存具有重要的调控作用^[16-18]。碳酸酐酶是一种含锌金属酶,能够快速催化 HCO_3^- 与二氧化碳、水之间的可逆转化反应,进而为光合作用提供部分二氧化碳和水作为底物。如在岩溶干旱等逆境条件下,植物体内的碳酸酐酶被激活表达,促使土壤中的 HCO_3^- 快速转化成水和二氧化碳,以应对因干旱缺水引起植物叶片气孔部分关闭而造成的水分和二氧化碳供应不足^[19-21];在其他逆境条件下,碳酸酐酶也起到类似的调控作用^[18, 22-23]。因此,碳酸酐酶活性可作为一个判定植物适应喀斯特生境能力的主要生化指标。对喀斯特生境适应能力高的植物可有效发挥其生态修复作用,兼顾选择具有经济价值的植物种类,对治理当地脆弱生态环境和提高地区经济具有重要作用。

近年来,稳定碳同位素技术在植物生理生态学方面的研究取得了较好的发展^[24-25]。通过对喀斯特地区不同石漠化条件下植物的碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$)与环境因子进行相关分析得出, $\delta^{13}\text{C}$ 是研究植物对水分和无机碳利用效率的一个间接指标^[26-27],有助于在干旱缺水、高重碳酸盐、高钙等脆弱环境下筛选出高水分利用效率和高无机碳利用能力的喀斯特适生植物。

诸葛菜(*Orychophragmus violaceus* L.)是十字花科诸葛菜属植物,适生能力较强^[28],分布范围广,其菜薹可以食用,种子产油量高达 50%,是一种优良的覆被观赏型草本能源植物,受到众多学者的广泛研究^[8, 29]。芥菜型油菜(*Brassica juncea* L.)是十字花科芸薹属植物,其种子平均含油量为

收稿日期:2017-07-10

基金项目:国家自然科学基金(编号: NSFC41201577);国家重点研发计划(编号:2016YFC0502607);贵州省教育厅青年科技人才成长项目(编号:黔教合 KY 字[2016]137)。

作者简介:杭红涛(1986—),男,河南商丘人,博士,讲师,主要从事喀斯特地区植物的适生性及生态利用研究。E-mail:hanghongtao86@126.com。

通信作者:吴沿友,博士,研究员,主要从事植物的喀斯特适生性研究。Tel:(0851)84391746;E-mail:wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。

36.62% 20世纪50年代以前,其种植面积超过三大类型油菜总面积的1/3 20世纪50年代以后,由于其产量较低而逐渐被甘蓝型油菜取代,但对于我国西部高原和北方等干旱缺水严重的地区,仍是一种优势油料作物^[14,30]。续随子(*Euphorbia lathyris* L.)是大戟科大戟属植物,抗逆性强,其种子含油量一般达45%左右,且油质好,是目前生产生物柴油的原料之一^[7,31]。因此,针对喀斯特地区脆弱生境和边际土壤的广泛分布,本试验选择诸葛菜、芥菜型油菜、续随子等3种草本能源植物作为研究对象,通过测定丙二醛和脯氨酸含量、碳酸酐酶活性、光合作用强度、叶绿素荧光参数、稳定碳同位素组成,并结合生物质产量及产油特性等指标,分析这3种草本能源植物生长在喀斯特边际土地上时的光合产能和适应性,以期改善喀斯特脆弱环境、筛选合理的经济植物和适地种植提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

本试验地点位于中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站(26°22' N, 105°45' E),地处黔中喀斯特地质地貌发育成熟、集中、典型的地带,海拔约1 179 m,年均气温15.1℃,年均降水量1 396.9 mm。雨热同季,湿度较大,属北亚热带季风湿润气候。贵州省安顺市普定县的碳酸盐岩裸露面积为863.7 km²,占全县总面积的64.2%,石漠化较为严重^[32]。其中,试验区内碳酸盐岩裸露面积约占全省土地总面积的20% 植被类型主要为草本植物。

1.2 试验材料

本试验供试草本能源植物为诸葛菜、芥菜型油菜和续随子,均为1年生植物,其中诸葛菜种子取自中国科学院地球化学研究所,芥菜型油菜种子来源于贵州省油菜研究所,续随子种子由贵州省亚热带作物研究所提供。于2014年9月1日在中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站播种上述3种植物。

1.3 指标测定

1.3.1 土壤主要化学性质和主要气象数据 去除表层腐殖质,采集植物根系周边0~30 cm层的土壤样品,风干后研磨过200目筛,按四分法随机选取样品并依据文献^[33]测定样品的全氮含量、全磷含量、全钾含量、有机质含量、铵态氮含量、有效磷含量、速效钾含量、交换性钙含量、pH值以及HCO₃⁻浓度,试验重复3次。在整个试验期内,监测试验区的温度和降水量2个主要气象数据。

1.3.2 主要生化指标测定 分别于播种68、115、170 d后测

定3种植物叶片的丙二醛、脯氨酸含量^[34]及碳酸酐酶活性^[35]。

1.3.3 外源HCO₃⁻利用能力及植株钙、磷含量测定 分别于播种68、115、170 d后测定3种植物叶片的稳定碳同位素组成。采用双端元模型计算植物利用土壤HCO₃⁻的能力,即利用双端元模型 $\delta_T = \delta_A - f_B \delta_A + f_B \delta_B$ 来计算 f_B ^[19],其中 δ_T 为被考察植物叶片的 $\delta^{13}C$, δ_A 为基本上不利用HCO₃⁻作无机碳源、碳酸酐酶活性极低的植物叶片的 $\delta^{13}C$, δ_B 为极少利用二氧化碳作碳源、以HCO₃⁻为主要无机碳源微藻的 $\delta^{13}C$, f_B 为植物利用外源HCO₃⁻占无机碳源的比例份额。生长至200 d后,分别收获3种植物各10株,用于测定植物的钙、磷含量。

1.3.4 光合日变化及叶绿素荧光测定 分别于播种68、115、170 d后,用便携式光合测量系统Li-6400(LI-COR, Lincoln, NE, USA)于08:00—17:00测定3种植物第4张完全展开叶的光和作用日变化。测定时控制气体流速为500 mmol/s,其余参数均为自然环境值。每隔1 h测定1次,每种植物测3株,每张叶片测3次,取其平均值。测定参数包括净光合速率、蒸腾速率、气孔导度,并计算水分利用效率。根据文献^[10]测定初始荧光、最大荧光等荧光参数,并计算光系统II(PSII)最大光化学效率及PSII潜在活性。

1.3.5 生物质产出及种子产油特性测定 3种植物生长至200 d后,每种植物采集100株,将所有植株分2部分(根茎叶、种子),分别于80℃条件下真空干燥48 h,称质量得其生物量;3种植物种子含油率的测定参照GB/T 14488.1—2008《植物油料含油量测定》;油脂酸值依据ISO 660—1996测定;每种植物随机取10株粉碎、混合,用氧弹式量热计测定燃烧热值。

1.4 数据处理

采用SPSS 19.0对数据进行方差分析;分别采用Origin 8.5、Excel 2007软件制作图表。

2 结果与分析

2.1 试验区土壤的主要化学性质与气象数据

由表1可以看出,试验区土壤偏碱性,pH值为7.79,且HCO₃⁻浓度较高,为129.93 mg/kg。参照全国第2次土壤养分分级标准对试验区的土壤全量和速效养分等指标进行分析比较,除土壤全磷含量处于极缺乏水平(<0.50 g/kg)和有效磷含量处于很缺乏水平(3.00~5.00 mg/kg)外,其余土壤全量和有效养分含量均处于丰富水平。试验区土壤的交换性钙含量为623.21 mg/kg,明显高于我国非石灰岩地区土壤交换性钙含量^[36]。

表1 土壤主要化学性质

全氮含量 (g/kg)	全磷含量 (g/kg)	全钾含量 (g/kg)	有机质含量 (g/kg)	铵态氮含量 (mg/kg)	有效磷含量 (mg/kg)	速效钾含量 (mg/kg)	交换性钙含量 (mg/kg)	pH值	HCO ₃ ⁻ 浓度 (mg/kg)
1.74±0.05	0.36±0.02	15.98±0.12	35.6±0.41	143.49±1.76	4.31±0.22	161.92±2.36	623.21±3.97	7.79±0.21	129.93±3.11

注:数据为平均值±标准差。

根据中国科学院普定喀斯特生态系统观测研究站提供的气象数据(图1)可知,试验期内的平均气温为16.14℃,最低、最高气温分别为2.3、32.5℃;生长期总降水量为196.5 mm。2月份降水11 d,总降水量为12.4 mm,出现连续

12 d未降水的天气;3月份降水16 d,降水量为73.5 mm,出现连续11 d未降水的天气;4月份有19 d内仅降水3 d,降水量为4.8 mm,出现2次连续7 d未降水的天气。

综上,该试验区的土壤呈现高钙、缺磷、高重碳酸盐

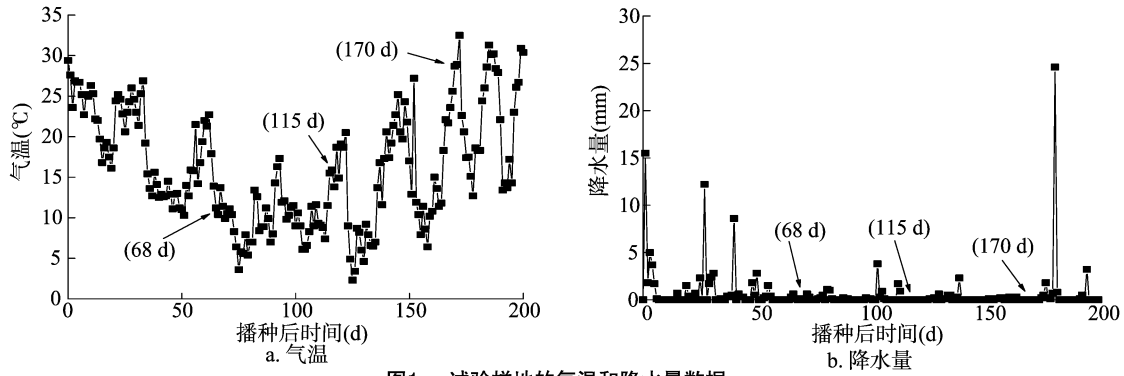
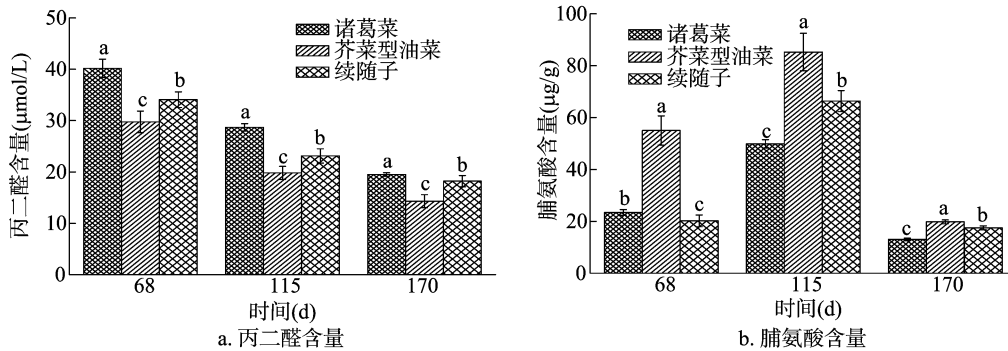


图1 试验样地的气温和降水量数据

(HCO_3^-)、碱性的特点;整个试验期内降水量较少,呈现春旱现象。

2.2 3种植物叶片中丙二醛和脯氨酸含量

由图2可知,不同植物在同一时间叶片中丙二醛含量从高到低依次为诸葛菜、续随子、芥菜型油菜,且3种植物间差异显著;3种植物叶片的丙二醛含量均随生长时间的延长呈减少趋势(图2-a)。播种115 d后,诸葛菜、续随子、芥菜型油菜叶片中丙二醛含量分别为68 d后的71.4%、66.6%、67.8%;至播种170 d后3种植物叶片中丙二醛含量分别为68 d后的48.5%、48.1%、53.4%。



不同小写字母表示同一时间不同处理之间差异显著($P < 0.05$)。图6、图7同

图2 3种植物叶片中丙二醛和脯氨酸含量的变化

2.3 植株钙、磷含量

由表2可以看出,3种植物间的钙含量差异显著($P < 0.05$),其中诸葛菜植株中钙含量最高,芥菜型油菜最低,续随子居中,3种植物的钙含量在0.83%~1.93%范围内,与已报道的喀斯特地区的植被钙含量结果^[36]相似,其中诸葛菜和续随子中钙含量均超过1.00%,说明2种植物均具有高钙特征,而诸葛菜植株表现得最明显。3种植物的磷含量相对较低,除芥菜型油菜植株外,诸葛菜和续随子均达到了喀斯特地区植被的磷含量平均值^[32],续随子植株中磷含量显著高于其

表2 3种植物植株中钙和磷的含量

植物	元素含量(%)	
	钙	磷
诸葛菜	1.93 ± 0.005a	0.095 3 ± 0.003b
芥菜型油菜	0.83 ± 0.001c	0.036 4 ± 0.001c
续随子	1.49 ± 0.002b	0.183 2 ± 0.006a

注:同列数据后不同小写字母表示在0.05水平上差异显著。下表同。

在整个试验期内,3种植物叶片的脯氨酸含量随生长时间的延长呈先增加后减少的趋势(图2-b)。不同植物叶片中脯氨酸含量在播种68 d后,芥菜型油菜最高,诸葛菜次之,续随子最低;在播种115、170 d后,叶片中脯氨酸含量从低到高依次为诸葛菜、续随子、芥菜型油菜,且3种植物间差异显著。3种植物在播种115 d后,芥菜型油菜、续随子、诸葛菜叶片中脯氨酸含量分别为68 d后的154.9%、328.7%、212.9%;至播种170 d后3种植物叶片中脯氨酸含量急剧减少,芥菜型油菜、续随子、诸葛菜的叶片脯氨酸含量分别为68 d后的36.0%、86.7%、55.8%。

他2种植物($P < 0.05$)。

2.4 3种植物光合作用日变化

2.4.1 净光合速率日变化特征 光合作用是植物正常生长的基础,光合作用效率可用来描述植物光合作用强度,并可作为反映植物生产力和产出的根本因素^[10]。由图3可知,播种68 d后3种植物的叶片净光合速率日变化趋势相似,且均出现峰值,其中续随子在10:00达到峰值,为1.46 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;诸葛菜在11:00达到峰值,为5.72 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;芥菜型油菜在12:00达到峰值,为10.66 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,之后呈迅速下降,且均在17:00达到最低值。播种115 d后与播种170 d后,芥菜型油菜的叶片净光合速率日变化趋势大体一致,峰值呈上升趋势,且整体处于最高水平。播种68、115 d后,续随子的叶片净光合速率整体处于最低水平,而播种170 d后,整体高于诸葛菜,主要原因可能是续随子属喜暖植物,播种65~115 d后因低温导致叶片的净光合速率处于较低水平,在播种170 d后干热环境下,续随子比诸葛菜表现出更强的光合作用。

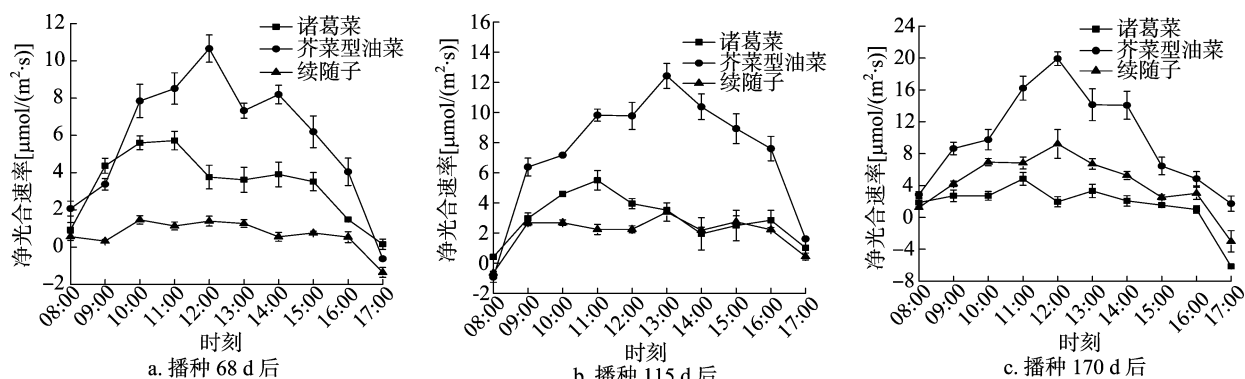


图3 3种植物叶片净光合速率日变化

2.4.2 气孔导度日变化特征 叶片上的气孔在控制 CO_2 吸收和水分损失的平衡中起着关键作用^[20]。高温、低温、高光照射度及土壤干旱等环境能引起植物叶片气孔部分关闭或光呼吸加强,进而导致植物的“光合午休”或光能利用效率降低^[37]。光合速率的降低不但与气孔导度有关,还与叶肉细胞羧化能力等相关。由图4可以看出,在播种68 d后,11:00时诸葛菜叶片的气孔导度处于最高值,为 $0.11 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;14:00时芥菜型油菜叶片的气孔导度处于最高值,为 $0.31 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;10:00时续随子叶片的气孔导度处于最高值,为 $0.04 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。之后,为适应高光照射度和高温条件,芥菜型油菜的叶片气孔导度表现出急剧下降,然后逐渐

上升至峰值再下降的趋势;诸葛菜的气孔导度骤降至最低值,之后表现为先逐渐上升再下降的变化趋势。播种115 d后,芥菜型油菜的气孔导度明显高于同一时间下的诸葛菜和续随子,其中续随子的气孔导度整体较低。播种170 d后,诸葛菜和续随子的叶片气孔导度在08:00时达到最高值,芥菜型油菜在10:00时达到最高值,之后呈下降趋势,其中续随子的叶片气孔导度整体高于诸葛菜。播种115 d后,续随子叶片气孔导度整体低于诸葛菜,而播种170 d后却整体高于诸葛菜,这可能与播种115 d后气温较低($11.5 \text{ }^\circ\text{C}$)、播种170 d后气温较高($25.6 \text{ }^\circ\text{C}$)有一定的相关关系,与净光合速率随播种后时间延长的变化趋势相似。

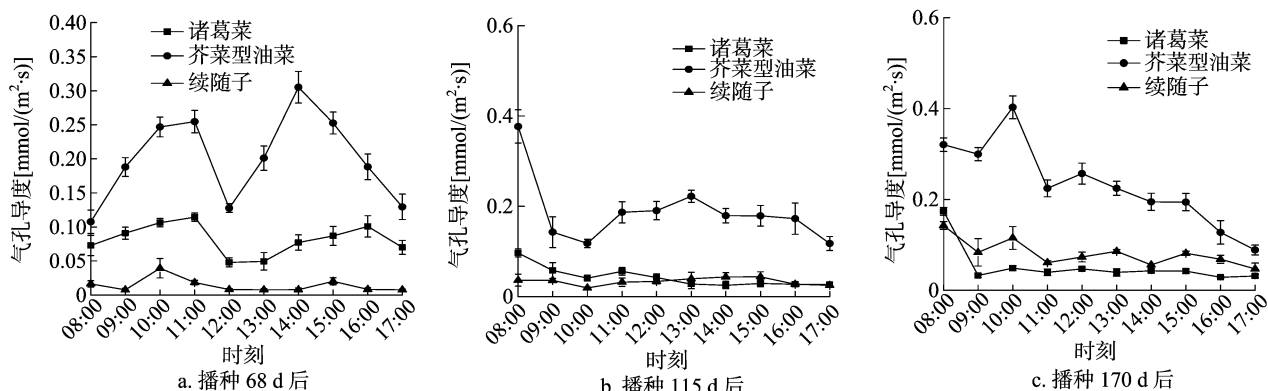


图4 3种植物叶片气孔导度日变化

2.4.3 水分利用效率日变化特征 植物叶片的水分利用效率通常指植物在一段时间内对有效水分的利用情况,其值可在一定程度上反映植物对水分的利用能力^[38]。由图5可知,播种68 d后,3种植物的水分利用效率没有明显差别,其中诸葛菜从08:00—09:00水分利用效率上升并达到最高值,然后逐渐下降;芥菜型油菜在10:00上升至最高值,然后逐渐下降;而续随子水分利用效率在12:00上升至最高点。播种115 d后,3种植物的水分利用效率均在10:00达到最高值,然后先迅速下降后缓慢下降。播种170 d后,3种植物的水分利用效率日变化与播种115 d后相似。

2.5 叶绿素荧光参数变化

叶绿素荧光参数可与光合特性、水分代谢等特性互补,用于揭示植物对环境生态的适应机制^[9-10]。由图6可知,3种植物的初始荧光和最大荧光变化趋势大致相似。在整个试验周期中,诸葛菜的初始荧光和最大荧光呈下降趋势,芥菜型油菜和续随子的初始荧光和最大荧光整体呈上升趋势,且同一

时间3种植物间的初始荧光和最大荧光差异显著($P < 0.05$)。研究表明,非逆境下植物叶片的PS II最大光化学效率应低于 0.832 ± 0.004 ,而逆境下大多植物的PS II最大光化学效率会显著降低^[9]。诸葛菜、芥菜型油菜、续随子在170 d的生长期,其叶片的PS II最大光化学效率最高值分别为 0.780 ± 0.014 、 0.823 ± 0.006 、 0.799 ± 0.004 ,均小于 0.832 ± 0.004 ,说明这3种植物均可对综合喀斯特逆境(高钙、低磷、高重碳酸盐、高pH值、春旱等)产生一定反应。播种68 d后,诸葛菜的PS II最大光化学效率(图6-c)和潜在活性(图6-d)最高,芥菜型油菜次之,续随子最低;播种115 d后,芥菜型油菜的PS II最大光化学效率和潜在活性最高,诸葛菜次之,续随子最低;播种170 d后,芥菜型油菜的PS II最大光化学效率和潜在活性依然最高,此时续随子次之,诸葛菜最低,与净光合速率随时间延长的变化趋势较为一致。

2.6 碳酸酐酶活性与 HCO_3^- 利用能力

喀斯特适生植物可借助体内碳酸酐酶的催化作用来交替

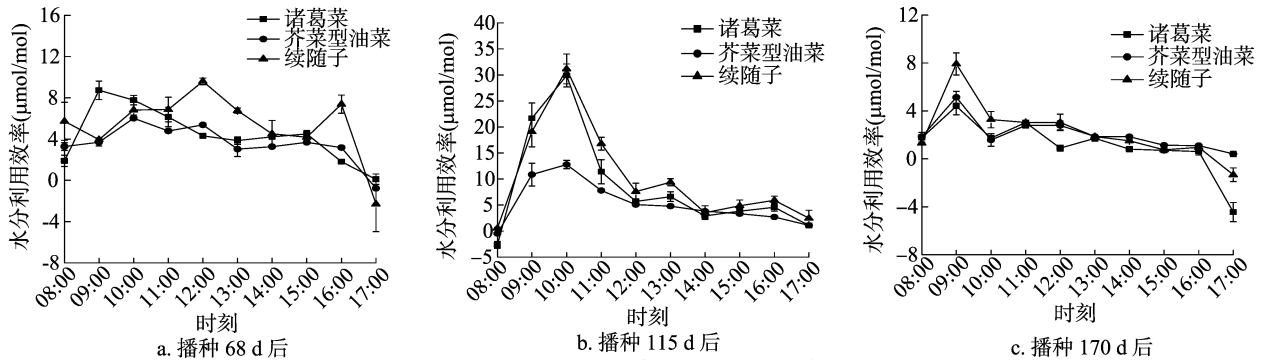


图5 3种植物叶片水分利用效率日变化

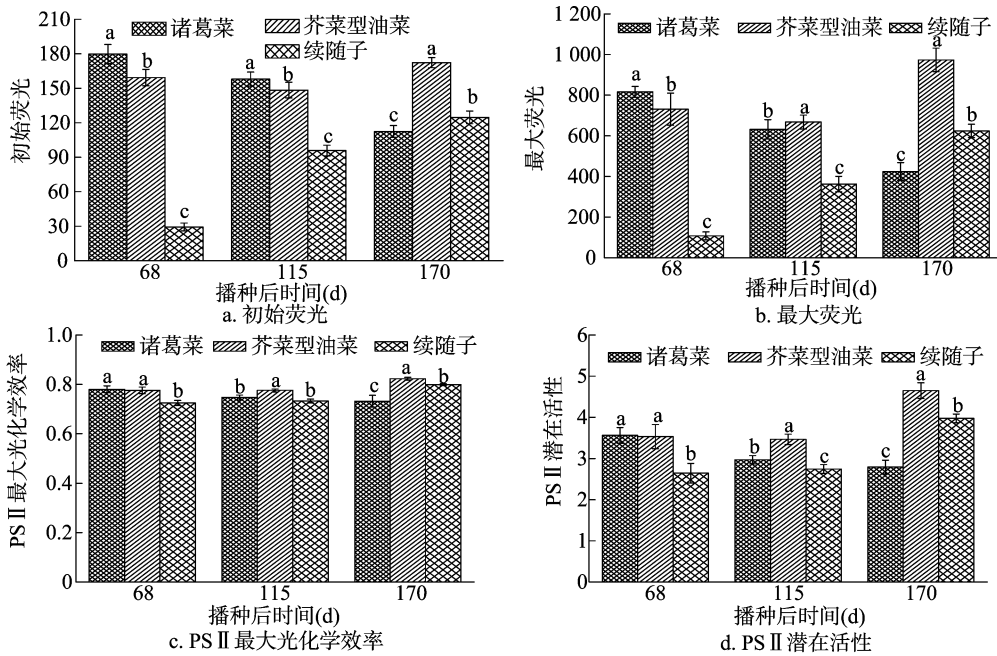


图6 3种植物叶片叶绿素荧光参数

利用土壤中的 HCO_3^- 和空气中的 CO_2 进行光合作用^[19-22]。由图 7-a 可知,同一时间不同植物叶片中碳酸酐酶活性从高到低依次为诸葛菜、芥菜型油菜、续随子,且 3 种植物间差异显著 ($P < 0.05$);播种 68 d 后,诸葛菜、芥菜型油菜、续随子叶片的碳酸酐酶活性分别为 2.483、2.264、2.028 WAU/g ,随着时间的推移,3 种植物叶片中碳酸酐酶活性呈现不同程度的上升趋势。至播种 170 d 后,诸葛菜、芥菜型油菜、续随子叶片中碳酸酐酶活性较播种 68 d 后分别增加 563.5%、261.8%、53.5%。由图 7-b 可知,3 种植物的 HCO_3^- 利用份额随着生长时间的延长均呈上升趋势。播种 170 d 后,续随子、诸葛菜、芥菜型油菜叶片的 HCO_3^- 利用份额达到最高值,分别为 31.80%、29.24%、25.51%。整体来看,在 68~170 d 之间,3 种植物的碳酸酐酶活性逐渐上升,相应的 HCO_3^- 利用份额也逐渐增加;与气孔导度随时间延长的变化趋势较为一致。

2.7 生物质产量及种子产油特性分析

由表 3 可知,3 种草本植物的生物质产量(总生物产量)从高到低依次为芥菜型油菜、续随子、诸葛菜;根茎叶产量与总生物产量的高低顺序一致,但诸葛菜的种子产量最高,续随子最低,诸葛菜和芥菜型油菜之间无显著差异。

100 株诸葛菜、芥菜型油菜、续随子的种子含油量分别为 2.41、3.15、1.04 g,而单位质量的植株产油率分别为 5.81%、4.42%、2.04%。酸值是用来表示植物干性油中游离脂肪酸含量的计量单位,是选择油料用途的重要参考指标,其值越低表示油脂转化生物柴油的成本越低。由表 3 可知,诸葛菜的酸值最低,基本可直接用于生物柴油碱催化工艺。燃烧热是植物对太阳辐射能量利用效率的重要指标,其值可反映在光合作用过程中植物对太阳辐射能的利用能力,即燃烧热高的植物,其净光合速率就高,积累有机质的能力也高,表现出较高的生物质产出。从 3 种植物的燃烧热来看,芥菜型油菜的燃烧热最高,续随子最低,诸葛菜和续随子的燃烧热无显著差异;该结果与芥菜型油菜在 3 种植物中具有最高的净光合速率相似,说明高净光合速率的植物其燃烧热也高。

3 讨论

筛选喀斯特边缘土地适生的生物质能源植物是治理修复喀斯特脆弱生态环境及促进地区生物质能源产业发展的有效途径,尤其在岩溶干旱、高钙、缺磷、高重碳酸盐等脆弱环境的喀斯特地区,因独特的地貌和气候条件,生长在该地区的植

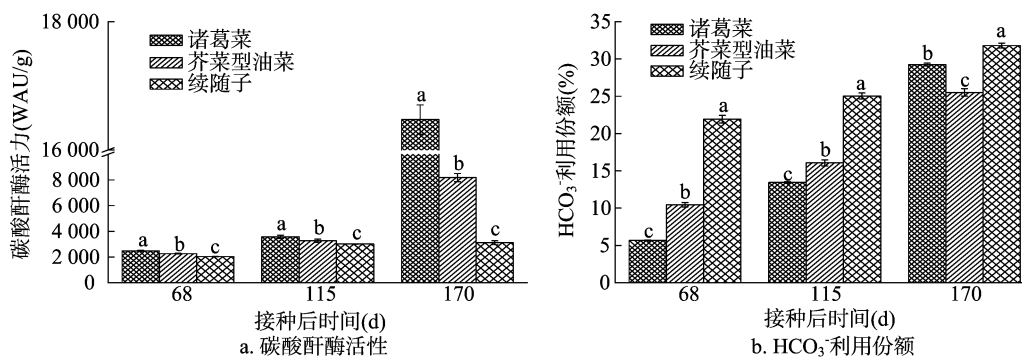
图7 3种植物叶片碳酸酐酶活性和 HCO_3^- 利用份额

表3 喀斯特逆境对3种植物生物量产量及产油特性的影响

植物	种子产量(g)	根茎叶产量(g)	总生物产量(g)	种子含油率(%)	酸值(mg/g)	燃烧热(J/g)
诸葛菜	16.95a	24.50c	41.45c	14.22 ± 1.39c	3.10c	21 994.55 ± 312.14b
芥菜型油菜	14.64a	56.66a	71.30a	21.51 ± 0.82a	7.43b	23 250.91 ± 349.59a
续随子	6.36b	44.92b	51.28b	16.42 ± 1.81b	11.17a	20 147.15 ± 566.78b

物,其生存和发展受到限制,其中干旱、高钙、贫瘠等是限制植物生长的重要因素。因此,耐岩溶干旱、耐高钙、耐贫瘠的植物更易在此类地区生存发展,而这些适应性的特征不但表现在植物的生理生化方面,如脯氨酸含量、丙二醛含量、光合特性、叶绿素荧光参数、碳酸酐酶活性等^[14-16, 18, 21, 28, 35],也表现在植物的生物量产出方面,如生物量、产能等^[5, 32, 36]。

3.1 3种草本能源植物在喀斯特生境下的生长适应能力比较

通过测定喀斯特生境下3种植物的相关生理生化指标发现,植物对喀斯特生境的适应机制或策略是不同的,其适应能力不仅与植物体的生物学特性有关,也与环境胁迫的类型和强度有关。净光合速率和光系统II光化学效率的高低与植物体生物量产出及抗逆性等密切相关;植物体内的钙、磷含量可反映植物在环境胁迫条件下的适应能力以及元素的获取能力。在逆境条件下,植物体会增加丙二醛的积累量,导致细胞膜受到损害^[12],抗逆性强的植物可通过增加体内游离脯氨酸含量来缓解环境胁迫对植物细胞膜系统的危害,因此,体内游离脯氨酸的含量高低可反映植物的抗逆性^[13];具有高碳酸酐酶活性的植物在喀斯特生境下,能够交替利用土壤中的 HCO_3^- 和大气中的 CO_2 进行光合作用。本研究结果表明,不同植物在相同生长时期(播种68、115、170 d后),芥菜型油菜积累最多的脯氨酸和最少的丙二醛,诸葛菜除了在播种68 d后脯氨酸的积累量显著高于续随子外,在115、170 d后积累最少的脯氨酸和最少的丙二醛。但综合3个时间点的脯氨酸含量变化趋势,并结合试验期的气象数据发现,在播种68~115 d后,续随子叶片较诸葛菜和芥菜型油菜受低温影响更严重,但在播种115~170 d后,诸葛菜叶片较芥菜型油菜和续随子受春旱影响更严重。

植物的光合作用能够反映植物生产力的潜力,从3种植物的光合作用日变化来看,芥菜型油菜相对于其他2种植物具有较高的净光合速率、气孔导度,但其水分利用效率却整体低于诸葛菜和续随子。研究发现,诸葛菜在播种170 d后的净光合速率和气孔导度整体高于续随子,而170 d之前却整体低于续随子,结合叶绿素荧光参数数据,诸葛菜叶片净光合速率的下调不仅受气孔导度的影响,也与细胞内的PS II光化

学效率下降有关,结合此时的诸葛菜叶片脯氨酸含量来看,其体内的脯氨酸含量最低,说明此时诸葛菜受到喀斯特逆境胁迫的伤害最大,尽管此时诸葛菜叶片的碳酸酐酶活性骤增,且对土壤中 HCO_3^- 的利用能力增加,但因气孔导度和光化学效率的降低,导致其净光合速率较低。从植株的钙含量来看,诸葛菜和续随子比芥菜型油菜具有更强的高钙适应能力;从植株的磷含量来看,在同等低磷环境下,与芥菜型油菜相比,续随子和诸葛菜具有较强的获取磷的能力;从生物量产出来看,3种草本植物的总生物产量从高到低依次为芥菜型油菜、续随子、诸葛菜。

3.2 3种草本能源植物种子的含油率及品质比较

通过测定喀斯特生境下3种植物的含油率及品质指标,发现100株诸葛菜、芥菜型油菜、续随子的种子产量分别为16.95、14.64、6.36 g,含油量分别为2.41、3.15、1.04 g,单位质量的植株产油率分别为5.81%、4.42%、2.04%。芥菜型油菜植株的燃烧热最高,且显著高于其他2种植物,诸葛菜次之,续随子最低,但从酸值来看,诸葛菜最低,续随子最高,芥菜型油菜居中。

4 结论

总体来看,在高钙、严重缺磷、高重碳酸盐的喀斯特生境条件下,加上春旱的发生,3种植物叶片细胞膜系统均受到不同程度的损伤,其中诸葛菜受损程度最大,续随子次之,芥菜型油菜最小。相对于诸葛菜和芥菜型油菜,续随子的PSII受损程度在前期(播种68~115 d后)较为严重,但其对 HCO_3^- 利用能力最高,因此可改善自身的水分利用效率,缓解自身的气孔导度,最终在播种170 d后整体表现出比诸葛菜高的气孔导度和净光合速率。芥菜型油菜在喀斯特生境下,可通过在体内积累较多的脯氨酸来缓解细胞膜的受损程度,以保持较高的气孔导度,维持较高的净光合速率和PSII活性,最终表现出最高的生物量产出。诸葛菜体内积累的丙二醛最多,细胞受损最为严重,但碳酸酐酶活性依然最高。虽然诸葛菜的叶片净光合速率和植株燃烧热低于芥菜型油菜,但单位质量的植株产油率最高,且酸值最低。同一喀斯特生境下,3种草本能源植物的适应能力从高到低依次为芥菜型油菜、续随子、诸葛菜;但从3种

植物的种子产油率和催化生物柴油的成本及品质来看, 诸葛菜单位质量植株产油率最高, 且品质最高, 续随子最低, 芥菜型油菜居中。因此, 应根据其对喀斯特的适应特点和产油品质, 合理利用植物种类, 这对保护喀斯特地区生态脆弱环境和发展生物质能产业具有重要的指导意义。

参考文献:

- [1] 卢耀如. 中国喀斯特地貌的演化模式[J]. 地理研究, 1986, 5(4): 25-35.
- [2] 龙健, 江新荣, 邓启琼, 等. 贵州喀斯特地区土壤石漠化的本质特征研究[J]. 土壤学报, 2005, 42(3): 419-427.
- [3] 彭晚霞, 王克林, 宋同清, 等. 喀斯特脆弱生态系统复合退化控制与重建模式[J]. 生态学报, 2008, 28(2): 811-820.
- [4] 王荣, 蔡运龙. 西南喀斯特地区退化生态系统整治模式[J]. 应用生态学报, 2010, 21(4): 1070-1080.
- [5] 庞静, 吴沿友, 邢德科. 喀斯特环境下两种生物质能源植物的光合产能[J]. 广西植物, 2013, 33(3): 313-318.
- [6] Hall D O. Biomass energy[J]. Energy Policy, 1991, 19(8): 711-737.
- [7] Wang R, Hanna M A, Zhou W W, et al. Production and selected fuel properties of biodiesel from promising non-edible oils: *Euphorbia lathyris* L., *Sapium sebiferum* L. and *Jatropha curcas* L. [J]. Bioresource Technology, 2011, 102(2): 1194-1199.
- [8] Wang R, Wu Y Y, Hang H T, et al. *Orychophragmus violaceus* L. a marginal land-based plant for biodiesel feedstock: Heterogeneous catalysis, fuel properties, and potential [J]. Energy Conversion and Management, 2014, 84: 497-502.
- [9] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, 20(4): 14-18.
- [10] Roháček K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships [J]. Photosynthetica, 2002, 40(1): 13-29.
- [11] 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.
- [12] Janero D R. Malondialdehyde and thiobarbituric acid-reactivity as diagnostic indices of lipid peroxidation and peroxidative tissue injury [J]. Free Radical Biology & Medicine, 1990, 9(6): 515-540.
- [13] 刘旻霞, 马建祖. 逆境胁迫下的亚高山草甸植物脯氨酸累积特点分析[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2010, 46(2): 101-105.
- [14] 王瑞, 吴沿友, 邢德科, 等. 重碳酸盐胁迫下3种能源的生理特性及无机碳利用能力对比研究[J]. 地球与环境, 2015, 43(1): 21-30.
- [15] Zhao K, Wu Y Y. Rhizosphere calcareous soil P-extraction at the expense of organic carbon from root-exuded organic acids induced by phosphorus deficiency in several plant species [J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2014, 60(5): 640-650.
- [16] 李强, 何媛媛, 曹建华, 等. 植物碳酸酐酶对岩溶作用的影响及其生态效应[J]. 生态环境学报, 2011, 20(12): 1867-1871.
- [17] Liu Z H. Role of carbonic anhydrase as an activator in carbonate rock dissolution and its implication for atmospheric CO₂ sink [J]. Acta Geologica Sinica, 2001, 59(3): 275-278.
- [18] Müller W E G, Qiang L, Schroder H C, et al. Carbonic anhydrase: a key regulatory and detoxifying enzyme for karst plants [J]. Planta, 2014, 239(1): 213-229.
- [19] 吴沿友, 邢德科, 刘莹. 植物利用碳酸氢根离子的特征分析[J]. 地球与环境, 2011, 39(2): 273-277.
- [20] Hu H H, Boisson-Dernier A, Israelsson-Nordström M, et al. Carbonic anhydrases are upstream regulators in guard cells of CO₂-controlled stomatal movements [J]. Nature Cell Biology, 2010, 12: 87-93.
- [21] Wu Y Y, Vreugdenhil D, Liu C Q, et al. Expression of carbonic anhydrase genes under dehydration and osmotic stress in *Arabidopsis thaliana* leaves [J]. Advanced Science Letters, 2012, 17(1): 261-265.
- [22] And M R B, Price G D. The role of carbonic anhydrase in photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1994, 45(1): 369-392.
- [23] Wu Y Y, Li P P, Wang B L, et al. Significance of carbonic anhydrase and its distribution in the karst ecosystem [J]. WIT Transactions on Ecology and the Environment, 2005, 81: 135-141.
- [24] Hang H T, Wu Y Y. Quantification of photosynthetic inorganic carbon utilisation via a bidirectional stable carbon isotope tracer [J]. Acta Geochimica, 2016, 35(2): 130-137.
- [25] 林植芳. 稳定性碳同位素在植物生理生态研究中的应用[J]. 植物生理学通讯, 1990(3): 1-6.
- [26] 杜雪莲, 王世杰, 葛永罡, 等. 喀斯特石漠化过程的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化及其环境分析[J]. 自然科学进展, 2008, 18(4): 413-423.
- [27] 孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 等. 稳定同位素技术在植物水分利用研究中的应用[J]. 生态学报, 2005, 25(9): 2362-2371.
- [28] 吴沿友, 蒋九余, 帅世文, 等. 诸葛菜的喀斯特适生性的无机营养机制探讨[J]. 中国油料, 1997, 19(1): 47-49.
- [29] Luo P, Lan Z Q, Li Z Y. *Orychophragmus violaceus*, a potential edible-oil crop [J]. Plant Breeding, 2010, 113(1): 83-85.
- [30] 钱秀珍, 胡琼, 伍晓明. 中国芥菜型油菜的主要特性[J]. 作物品种资源, 1991(2): 14-15.
- [31] Kingsolver B E. *Euphorbia lathyris* reconsidered: its potential as an energy crop for arid lands [J]. Biomass, 1982, 2(4): 281-298.
- [32] 杜有新. 退化喀斯特生态系统植被群落特征及氮磷养分有效性——以贵州省普定县为例[D]. 南京: 南京农业大学, 2011: 28-45.
- [33] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 20-210.
- [34] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 258-261.
- [35] Wu Y Y, Shi Q Q, Wang K, et al. An electrochemical approach coupled with Sb microelectrode to determine the activities of carbonic anhydrase in the plant leaves [M]. Berlin Heidelberg: Springer, 2011: 87-94.
- [36] 姬飞腾, 李楠, 邓馨. 喀斯特地区植物钙含量特征与高钙适应方式分析[J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 926-935.
- [37] Makino A, Nakano H, Mae T, et al. Photosynthesis, plant growth and N allocation in transgenic rice plants with decreased Rubisco under CO₂ enrichment [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(S1): 383-389.
- [38] Steduto P. Water use efficiency [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1996: 193-209.