

邢德科,吴沿友,吴沿胜,等. 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[J]. 中国岩溶, 2016, 35(6): 649-656.
DOI:10.11932/karst20160606

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

邢德科¹, 吴沿友², 吴沿胜¹, 于睿¹, 黎明鸿¹, 姚香平¹

(1. 教育部现代农业装备与技术国家重点实验室/江苏大学农业装备工程学院, 江苏 镇江 212013;
2. 环境地球化学国家重点实验室环境生物科技研究中心/中国科学院地球化学研究所, 贵阳 550002)

摘 要:通过测定麻疯树和枫杨幼苗在 5 种模拟喀斯特逆境下的光合以及 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化, 分析其光合响应特征。结果表明, 第 15 天, 麻疯树幼苗在偏碱性、干旱、低磷、高重碳酸盐和低营养下的净光合速率(P_n)分别为 4.39、0.27、2.58、3.08 和 6.26 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 第 25 天则分别变为 4.09、0.66、4.57、3.83 和 4.04 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 枫杨幼苗的 P_n 和水分利用效率均低于麻疯树, 枫杨幼苗在第 25 天的 P_n 有所升高。干旱下枫杨幼苗的初始荧光(F_0)显著升高, 光系统 II 原初光能转化效率(F_v/F_m)显著下降, 与麻疯树幼苗相比, 其光合结构受到更为严重的损害。第 25 天各逆境下麻疯树幼苗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与对照相比显得更为偏正, 其对胞内 HCO_3^- 的利用能力较强。因此, 在山坡缺水环境适宜种植麻疯树, 而在沿溪涧河滩阴湿环境则适宜种植枫杨。

关键词:光合作用; 叶绿素荧光; 水分利用效率; 稳定碳同位素组成; 胁迫

中图分类号: S718.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-4810(2016)06-0649-08

0 引 言

中国喀斯特分布区达 363.1 万 km^2 , 超过全国总陆地面积的 1/3, 其中裸露的碳酸盐类岩石面积约为 130 万 km^2 , 约占全国总陆地面积的 1/7, 主要分布在以贵州高原为中心的西南地区, 是世界上最大的喀斯特集中分布区之一^[1]。喀斯特地区土壤瘠薄、偏碱性、高重碳酸盐, 还极易形成特有的干旱环境, 生境高度异质性, 致使该地区植物生长缓慢, 种群较少, 生态环境极其脆弱, 植被一旦被破坏, 很快向石漠化方向发展, 严重影响了当地人民的生活水平^[2-4]。植被恢复的最主要手段是构建各种具有生物多样性、高功能、抗逆性强、稳定的森林生态系统, 首要任务是选择合适的建群植物种类, 以保证系统能迅速地朝良性方向发展^[5]。曹建华等^[6]曾提出“水是龙头, 土是关键, 植被是根本”的综合治理对策, 同时指出合适物种选

择方面的研究工作相对薄弱。覃星铭等^[7]则提出休垦弃焚、恢复次生植被, 实施林草建设工程等措施。胡阳等^[8]通过研究发现草地和灌丛可作为水土保持的主要植被类型。鉴于西南地区石漠化面积呈加剧趋势, 喀斯特适生植物快速筛选技术的研究变得极为重要。这些植物能很好地适应喀斯特环境, 具有较高的生产力, 能在石缝中、瘠薄的石灰土以及常常出现临时性干旱的环境下生长, 其适生机制具有多样性^[9]。因此, 如何在高度异质性的喀斯特环境中合理配置物种成为高效治理退化生态系统的关键所在。

麻疯树(*Jatropha carcas*)又称小桐子、臭油桐, 属于大戟科(Euphorbiaceae)麻疯树属, 主要分布于我国西南地区^[10], 具有生长快、适应范围广等特点, 是保水固土、防止沙化、构建防护林的优良树种^[11]。另外, 作为能源植物, 麻疯树还具有较高的经济和药用价值^[12]。枫杨(*Pterocarya stenoptera*)则属胡桃

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(31301243); 国家重点基础研究发展计划(973)项目专题(2013CB956701); 贵州省社会发展攻关项目(黔科合 SY[2010]3043); 江苏大学引进人才科研启动基金(13JDG030)
第一作者简介: 邢德科(1983-), 男, 博士, 专业方向: 植物逆境生理生态。E-mail: xingdeke@ujs.edu.cn。
通信作者: 吴沿友, E-mail: wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。
收稿日期: 2016-05-28

科枫杨属,在四川、广西、云南、湖北、湖南、福建、浙江、贵州、河北等地都有广泛分布^[13]。枫杨耐湿性强,具有较强的固土防洪能力,是良好的绿化树种^[14]。麻疯树和枫杨均可作为脆弱生境植被恢复的合适建群植物种^[11,14],但目前对两者喀斯特适生性对比的研究仍未见报道。为充分发挥两个物种在西南喀斯特地区生态恢复中的作用,需要首先对其各自适生的喀斯特环境进行分析鉴别。

喀斯特适生植物具有多种适生机制,如无机营养机制、光合作用机制等,能够在碳酸酐酶(CA)作用下交替利用细胞内的 HCO_3^- 与大气中的 CO_2 ,维持逆境下光合作用的正常进行^[15]。其中,光合作用是物质和能量转换的过程,是一切生物赖以生存的基础,光合活性能够代表植物的生长潜能^[16],叶绿素荧光参数的变化能够反映植物光合结构的完整性以及光合活性的大小^[17-18]。有研究表明光合特性的测定可用于分析不同植物对不同喀斯特环境的适应性^[19-20]。植物光合作用过程中利用的无机碳可以来自大气中的 CO_2 或者细胞内的 HCO_3^- ^[9],植物的稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)随着碳代谢途径与光合作用过程中无机碳来源的变化而变化^[21],通过对外源 HCO_3^- 稳定碳同位素的标记,能够示踪植物获取的 CO_2 是否来自 CA 催化转化 HCO_3^- 分解生成的 CO_2 ^[22-23]。李瑞等^[24]利用稳定碳同位素技术估算出不同无机碳源对植物光合作用的贡献。当植物处于逆境时,气孔导度减小,导致大气 CO_2 进入叶肉细胞受阻,在 CA 作用下能够转化利用胞内 HCO_3^- ,为光合作用过程提供碳源,维持光合作用正常进行,这一特性可作为判断植物适应喀斯特环境与否的依据^[22,25]。

本次研究通过人工模拟高 pH 值、高重碳酸盐、干旱、低磷以及低营养等 5 种不同喀斯特逆境,同时以普通霍格兰营养液作为对照,对麻疯树和枫杨幼苗进行同步处理,测定其光合作用、叶绿素荧光参数和 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化情况,分析两种植物对 5 种逆境的光合生理响应特征,对比分析它们对 5 种逆境的适应性,以期为喀斯特地区退化生态系统植被恢复合适建群植物种的快速甄选提供依据。

1 研究材料与方法

1.1 植物培养和处理

实验于 2014 年 4—7 月期间在中国科学院地球化学研究所的人工温室内进行,其地理坐标为 26.35°N,106.42°E,麻疯树和枫杨种子均来自江苏

省宿迁市沭阳县欣婷花卉园艺中心。4 月 20 日,植物种子在 12 孔穴盘内萌发,用珍珠岩固定。待长出幼苗,控制培养条件为:夜温/昼温为 22℃/28℃,空气湿度为(65±5)%,光周期为 14 h,光照强度为 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PPFD,每天用 1/4 浓度的霍格兰营养液培养植物幼苗^[25-26]。6 月 24 日,对生长良好且一致的植物幼苗同步进行 5 种不同逆境的处理(表 1),其中添加的 NaHCO_3 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均为 -6.69‰ PDB,以霍格兰营养液作为对照,记为 CK。分别在处理后第 15、25 天进行相关参数的测定,每个指标均重复测定 5 次。

表 1 5 种不同逆境的模拟处理
Table 1 Simulation of 5 different adversities

处理	配制方法
空白对照(CK)	霍格兰营养液
改进霍格兰营养液(MH)	pH 为 8.1±0.5 的霍格兰营养液,添加 10 mM 的 NaHCO_3 , $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 的浓度为 0.25 mM
干旱(DS)	pH 为 8.1±0.5 的霍格兰营养液,添加 10 mM 的 NaHCO_3 , $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 的浓度为 0.25 mM,添加 60 g/L 的聚乙二醇(Polyethylene glycol, PEG 6000)
低磷(LP)	pH 为 8.1±0.5 的霍格兰营养液,添加 10 mM 的 NaHCO_3 , $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 的浓度为 0.02 mM
高重碳酸盐(HB)	pH 为 8.2±0.5 的霍格兰营养液,添加 20 mM 的 NaHCO_3 , $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 的浓度为 0.25 mM
低营养(LN)	pH 为 8.1±0.5 的 1/8—霍格兰营养液,添加 10 mM 的 NaHCO_3

1.2 测定方法

1.2.1 光合作用的测定

上午 9:30 到 11:00 期间,用便携式光合测量系统 Li-6400(LI-COR, Lincoln, NE, USA)测定植物第 4 片完全展开叶的净光合速率(P_n),蒸腾速率(E)与气孔导度(g_s),实验重复 5 次。水分利用效率 $WUE = P_n/E$ (详见参考文献[25])。

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定

叶绿素荧光参数用便携式光合测量系统 Li-6400 (LI-COR, Lincoln, NE, USA)测定。测量前叶片首先进行暗适应 30 min,确保所有反应中心完全打开。植物第 4 片完全展开叶被用于实验测定。在打上一个测量光束后记录初始荧光(F_0),在 0.8 s 的饱和光脉冲($6\,000\,\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)照射后测定最大荧光(F_m),光系统 II(PSII)原初光能转化效率(F_v/F_m)则通过 $(F_m - F_0)/F_m$ 计算获得。

1.2.3 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定

植物的第 1 片完全展开叶被用于 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定。植物叶片烘干,粉碎,过筛,称取一定量转化成供质谱仪分析的 CO_2 气体;在 MAT-252 质谱仪(Mat-252, Finnigan MAT, Germany)上进行测定,测量精度为小于 $\pm 0.2\text{‰}$ 。分析结果以 $\delta^{13}\text{CPDB}$ 表示(详见参考文献[27])。

1.3 数据分析

所有实验数据采用 SPSS 13.0 统计软件及 Excel 软件进行差异显著性检验(LSD 法)及作图。

2 结果与分析

2.1 光合作用对 5 种逆境的响应

在第 15 天,麻疯树幼苗在 LN 处理下拥有最高的净光合速率(P_n),而 DS 处理下麻疯树幼苗的 P_n 则最小,LP 及 HB 处理下麻疯树幼苗的 P_n 略低于 CK 及 MH 处理下麻疯树的 P_n (表 2)。各逆境处理下枫杨幼苗的 P_n 均小于 CK 处理下枫杨的 P_n ,其中,DS 处理下枫杨幼苗的 P_n 最低,LP、HB 和 LN 处理下枫杨幼苗的 P_n 没有显著差异($P \leq 0.05$)。第 25 天,各逆境下麻疯树幼苗的 P_n 均小于 CK 处理下麻疯树的 P_n ,DS 处理下麻疯树幼苗的 P_n 仍然最低,MH、LP、HB 和 LN 处理下麻疯树幼苗的 P_n 没有显著差异($P \leq 0.05$)。各逆境处理下枫杨幼苗的 P_n 仍然均小于 CK 处理下枫杨的 P_n ,其中 MH 和 LP 处理下枫杨幼苗的 P_n 没有显著差异($P \leq 0.05$),HB 处理下枫杨幼苗的 P_n 最低,DS 处理下的枫杨幼苗植株死亡。

第 15 天, LN 处理下麻疯树幼苗的气孔导度(g_s)与 CK 处理下麻疯树的 g_s 没有显著差异($P \leq 0.05$),其余各逆境处理下麻疯树幼苗的 g_s 相对于 CK 处理下的值显著减小(表 3),DS 处理下麻疯树幼苗的 g_s 最低。而枫杨幼苗在各逆境下的 g_s 则均小于 CK 处理下的值,同样,DS 处理下枫杨幼苗的 g_s 最低,MH 和 HB 处理下枫杨幼苗的 g_s 没有显著差异($P \leq 0.05$)。第 25 天,各逆境处理下麻疯树幼苗的 g_s 相对于 CK 处理下的值均显著减小,DS 处理下麻疯树幼苗的 g_s 仍然最低,LP、HB 和 LN 处理下麻疯树幼苗的 g_s 没有显著差异($P \leq 0.05$)。MH、LP 和 LN 处理下枫杨幼苗的 g_s 最低变得显著高于 CK 处理下枫杨的 g_s ,只有 HB 处理下枫杨幼苗的 g_s 显著低于 CK 处理下枫杨的值,LP 处理下枫杨幼苗的 g_s 最高。

第 15 天,CK、MH、DS 和 LP 处理下麻疯树幼苗

表 2 不同逆境处理下麻疯树和枫杨幼苗的净光合速率($P_n, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

Table 2 Net photosynthetic rate ($P_n, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) of *Jatropha carcas* and *Pterocarya stenoptera* seedlings under different adversities

时间	处理	麻疯树幼苗	枫杨幼苗
15 天	CK	4.987 ± 0.398 b	2.728 ± 0.038 a
	MH	4.390 ± 0.066 bc	0.858 ± 0.032 f
	DS	0.271 ± 0.098 e	0.051 ± 0.012 g
	LP	2.583 ± 0.210 d	1.057 ± 0.067 e
	HB	3.075 ± 0.503 cd	1.022 ± 0.034 e
	LN	6.256 ± 0.561 a	1.137 ± 0.079 e
25 天	CK	6.717 ± 0.339 a	2.797 ± 0.054 a
	MH	4.094 ± 0.323 bc	2.502 ± 0.068 b
	DS	0.658 ± 0.101 e	—
	LP	4.570 ± 0.374 bc	2.359 ± 0.042 b
	HB	3.826 ± 0.063 c	1.780 ± 0.023 d
	LN	4.043 ± 0.428 bc	1.989 ± 0.036 c

注:—表示植物死亡,无测量数据。平均值±标准误差(n=5)后面字母表示在同一显著水平 $P \leq 0.05$ 下,通过单因素方差分析与 t 检验对同一列数据进行差异显著性分析。

表 3 不同逆境处理下麻疯树和枫杨幼苗的气孔导度($g_s, \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

Table 3 Stomatal conductance($g_s, \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) of *Jatropha carcas* and *Pterocarya stenoptera* seedlings under different adversities

时间	处理	麻疯树幼苗	枫杨幼苗
15 天	CK	0.040 ± 0.004 b	0.034 ± 0.001 c
	MH	0.022 ± 0.001 c	0.011 ± 0.000 f
	DS	0.001 ± 0.001 d	0.004 ± 0.000 g
	LP	0.023 ± 0.002 c	0.020 ± 0.000 e
	HB	0.024 ± 0.005 c	0.011 ± 0.003 f
	LN	0.041 ± 0.008 b	0.023 ± 0.004 d
25 天	CK	0.077 ± 0.004 a	0.019 ± 0.000 e
	MH	0.029 ± 0.002 c	0.025 ± 0.001 d
	DS	0.004 ± 0.001 d	—
	LP	0.034 ± 0.002 bc	0.061 ± 0.002 a
	HB	0.037 ± 0.004 bc	0.012 ± 0.002 f
	LN	0.037 ± 0.005 bc	0.050 ± 0.000 b

注:—表示植物死亡,无测量数据。平均值±标准误差(n=5)后面字母表示在同一显著水平 $P \leq 0.05$ 下,通过单因素方差分析与 t 检验对同一列数据进行差异显著性分析。

的水分利用效率(WUE)显著低于 HB 和 LN 处理下麻疯树的值(表 4),MH、DS 和 LP 处理下麻疯树幼苗的 WUE 与 CK 处理下麻疯树的 WUE 相比没有显

表 4 不同逆境处理下麻疯树和枫杨幼苗的水分利用效率(WUE,mmol·mol⁻¹)

Table 4 Water use efficiency (WUE,mmol·mol⁻¹) of *Jatropha carcas* and *Pterocarya stenoptera* seedlings under different adversities

时间	处理	麻疯树幼苗	枫杨幼苗
15 天	CK	4.829 ± 0.147 bc	2.492 ± 0.036 c
	MH	4.196 ± 2.121 c	2.066 ± 0.079 d
	DS	3.088 ± 1.087 c	0.095 ± 0.093 f
	LP	4.845 ± 0.058 bc	1.390 ± 0.113 e
	HB	10.997 ± 1.013 a	2.080 ± 0.200 cd
	LN	12.813 ± 1.583 a	1.258 ± 0.396 e
25 天	CK	4.352 ± 0.246 bc	6.644± 0.021 a
	MH	6.584 ± 0.044 bc	4.399± 0.086 b
	DS	7.111 ± 1.322 b	—
	LP	6.663 ± 0.614 bc	1.510± 0.081 e
	HB	5.324 ± 0.253 bc	4.724± 0.027 d
	LN	5.511 ± 0.332 bc	1.304± 0.026 e

注：—表示植物死亡，无测量数据。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 检验对同一列数据进行差异显著性分析。

著差异(P ≤ 0.05),HB 和 LN 处理下麻疯树幼苗的 WUE 间也没有显著差异(P ≤ 0.05)。各逆境处理下枫杨幼苗的 WUE 均低于 CK 处理下枫杨幼苗的 WUE,其中,DS 处理下枫杨幼苗的 WUE 最低,LP 和 LN 处理下枫杨幼苗的 WUE 之间没有显著差异(P ≤ 0.05),且均高于 DS 处理下枫杨的 WUE 而低于 MH 和 HB 处理下枫杨的 WUE。第 25 天,不同处理下麻疯树幼苗的 WUE 之间均没有显著差异(P ≤ 0.05)。各逆境下枫杨幼苗的 WUE 均显著低于 CK 处理下枫杨的 WUE,其中 LP 和 LN 处理下枫杨幼苗的 WUE 最低,且两者之间没有显著差异(P ≤ 0.05),MH 和 HB 处理下枫杨幼苗的 WUE 之间也没有显著差异(P ≤ 0.05),且均高于 LP 和 LN 处理下枫杨的 WUE 而低于 CK 处理下枫杨的 WUE。

2.2 叶绿素荧光参数对 5 种逆境的响应

第 15 天,MH 处理下麻疯树幼苗的 F₀值最低,CK、DS、LP、HB 和 LN 处理下麻疯树的 F₀值没有显著差异(P ≤ 0.05)(图 1)。同样,MH 处理下枫杨幼苗的 F₀值也最低,DS 处理下枫杨的 F₀值则最高,CK 和 HB 处理下枫杨的 F₀值没有显著差异,LP 和 LN

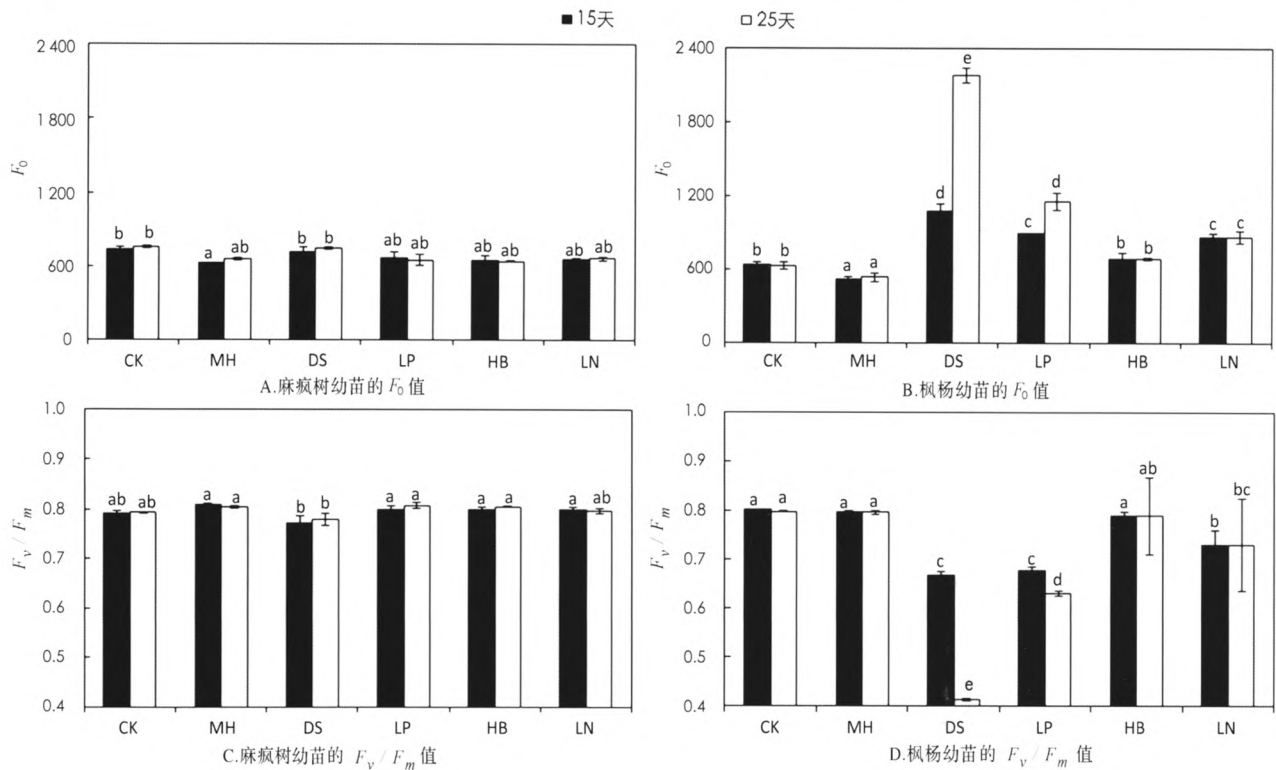


图 1 不同逆境处理下麻疯树和枫杨幼苗叶绿素荧光参数的变化

Fig. 1 Variation of chlorophyll fluorescence parameters of *Jatropha carcas* and *Pterocarya stenoptera* seedlings under different adversities(A. F₀ value of *Jatropha carcas* seedlings; B. F₀ value of *Pterocarya stenoptera* seedlings; C. F_v/F_m value of *Jatropha carcas* seedlings; D. F_v/F_m value of *Pterocarya stenoptera* seedlings)

注：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 检验对同一参数同一植物的数据进行差异显著性分析。

处理下枫杨的 F_v 值也没有显著差异($P \leq 0.05$),其中,前两者的值显著低于后两者。第 25 天,各个不同处理下麻疯树幼苗的 F_v 值均没有显著差异($P \leq 0.05$)。MH 处理下枫杨幼苗的 F_v 值仍然最低,DS 处理下枫杨的 F_v 值则最高,CK 和 HB 处理下枫杨的 F_v 值没有显著差异($P \leq 0.05$)。

在第 15 天,除了 DS 处理下麻疯树幼苗的 F_v/F_m 值相较于其他处理下的值有所降低外,其余各处理下麻疯树的 F_v/F_m 值没有显著差异($P \leq 0.05$)。CK、MH 和 HB 处理下枫杨幼苗的 F_v/F_m 值没有显著差异($P \leq 0.05$),且相比于其余各处理下的值明显较高。DS 和 LP 处理下枫杨幼苗的 F_v/F_m 值最低,且两者之间没有显著差异($P \leq 0.05$)。第 25 天,仍然是除了 DS 处理下麻疯树幼苗的 F_v/F_m 值相较于其他处理下的值有所降低外,其余各处理下麻疯树的 F_v/F_m 值没有显著差异($P \leq 0.05$)。CK、MH 和 HB 处理下枫杨幼苗的 F_v/F_m 值仍然没有显著差异($P \leq 0.05$),DS 处理下枫杨的 F_v/F_m 值明显最低。

2.3 $\delta^{13}\text{C}$ 对 5 种逆境的响应

第 15 天,MH 和 LP 处理下麻疯树幼苗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最高,DS 处理下麻疯树的 $\delta^{13}\text{C}$ 值则最低,CK、HB 和 LN 处理下麻疯树的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不明显($P \leq 0.05$) (表 5)。MH 和 HB 处理下的枫杨幼苗则拥有最高

的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,LP 和 LN 处理下枫杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低。CK 和 DS 处理下枫杨幼苗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不明显($P \leq 0.05$)。第 25 天,MH 处理下麻疯树幼苗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值仍然最高,CK 处理下麻疯树的 $\delta^{13}\text{C}$ 降为最低值,DS 和 LP 处理下麻疯树的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异不明显($P \leq 0.05$)。DS 处理下枫杨幼苗的 $\delta^{13}\text{C}$ 值则最高,而 CK、LP 和 LN 处理下枫杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低,且彼此之间差异不显著($P \leq 0.05$)。

3 讨 论

光合作用是植物赖以生存的生理基础,不同植物对不同喀斯特逆境具有不同的光合生理响应特性。无机磷的缺乏会导致 ATP 以及 NADPH 的生成受限,影响 RuBP 的再生,导致光合速率下降^[28]。麻疯树幼苗的光合能力对低磷(0.02 mM)的响应较为灵敏,并在短期(15 天)内被抑制而降低。然而受逆境胁迫诱导,喀斯特适生植物的根系可以通过分泌有机酸的方式来提升对无机磷的获取效率,以维持光合作用的进行^[29]。因此,随着低磷胁迫的持续,麻疯树幼苗的光合能力得到恢复。

与低磷处理不同的是,低营养处理下所有营养元素(如氮、磷、钾、微量元素等)相对于对照处理均有所降低,但是该处理下的磷含量相对于低磷处理却较高。麻疯树幼苗的光合能力短期内没有受到抑制,说明 0.13 mM 的磷含量水平(1/8—霍格兰营养液)不会对麻疯树的光合能力产生抑制。氮素等营养元素在长期缺乏情况不利于植物光合作用的正常进行^[30],麻疯树幼苗的光合能力受长期(25 天)低营养胁迫的影响最终出现下降趋势。

喀斯特适生植物在偏碱性以及高重碳酸盐逆境下对胞内 HCO_3^- 具有较强的利用能力,提高其对无机碳的同化效率,有利于光合作用正常进行^[22],而麻疯树幼苗在偏碱性和高重碳酸盐逆境下也能够持续保持较为稳定的光合能力,不受短期以及长期逆境胁迫的影响。枫杨幼苗的光合能力对各种逆境胁迫的响应均较为灵敏,并在短期内受到不同程度的抑制,然而对各种逆境(干旱除外)长期胁迫的光合响应体现出较好的适应性。

至于干旱逆境,无论短期还是长期胁迫,都导致麻疯树和枫杨幼苗光合速率的大幅降低,对植物光合

表 5 不同逆境处理下麻疯树和枫杨幼苗的稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$,‰)

Table 5 Stable carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$,‰) of *Jatropha carcas* and *Pterocarya stenoptera* seedlings under different adversities

时间	处理	麻疯树幼苗	枫杨幼苗
15 天	CK	-29.68± 0.013	-35.28± 0.023
	MH	-28.34± 0.006	-34.01± 0.013
	DS	-32.91± 0.007	-35.16± 0.017
	LP	-28.57± 0.022	-37.01± 0.033
	HB	-29.75± 0.015	-34.89± 0.015
	LN	-29.84± 0.010	-37.02± 0.010
25 天	CK	-32.34± 0.005	-35.62± 0.002
	MH	-26.98± 0.006	-33.44± 0.016
	DS	-31.34± 0.011	-32.23± 0.009
	LP	-31.60± 0.007	-35.83± 0.017
	HB	-29.29± 0.002	-32.93± 0.012
	LN	-30.57± 0.009	-35.31± 0.003

系统造成不可逆的伤害,这与何成新等^[31]的研究结果相似。然而,相对于枫杨幼苗来说,麻疯树幼苗的净光合速率以及水分利用效率在干旱逆境下的表现均好于枫杨,干旱对枫杨光合能力的抑制程度要大于麻疯树。短期高重碳酸盐及低营养胁迫下,在气孔导度较小,大气 CO_2 进入叶肉细胞受限情况下,麻疯树幼苗通过增加水分利用效率来提高无机碳获取效率,而在偏碱性和高重碳酸盐胁迫下,长期逆境的刺激促使枫杨幼苗增加水分利用效率来提高其对无机碳的获取效率,以维持光合作用的正常进行。池永宽等^[19]的研究也表明,较高的水分利用效率是植物适应喀斯特逆境的一种表现。

PSII 反应中心的活性能够通过 F_v 的值来反映, F_v 值的增加说明 PSII 反应中心活性降低^[32],麻疯树幼苗的 PSII 反应中心活性无论在短期还是长期逆境胁迫下,都能够保持稳定,不受逆境变化的影响。而枫杨幼苗的 PSII 反应中心受短期及长期干旱、低磷和低营养的影响,而活性下降。 F_v/F_m 值的变化则能够反映植物光合结构是否遭受损害^[18]。麻疯树幼苗在不同逆境不同处理时间下的 F_v/F_m 值同样表明,其 PSII 反应中心没有受到损伤,光合结构较为稳定。而干旱和低磷逆境对枫杨幼苗的光合结构造成较大破坏,抑制了 PSII 反应中心的活性。

植物不仅能够利用大气中的 CO_2 , 同时还能利用细胞中的 HCO_3^- 作为酶的底物,为自身提供无机碳源,而陆生植物对 HCO_3^- 的利用主要依赖于 CA 的分解调节作用^[33]。植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随着碳代谢途径与光合作用过程中无机碳来源的变化而变化^[21]。本研究中添加的 NaHCO_3 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -6.69% ,经测定,培养室内大气 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -14.09% 。普通霍格兰营养液中培养的麻疯树幼苗,经过一段时间的适应及生长,其光合无机碳同化能力也有所增强,25 天时叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相对于 15 天时的值有所偏负。在添加 10 mM 的 NaHCO_3 后,麻疯树幼苗叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值变得更为偏正,说明其对胞内 HCO_3^- 的利用在增加,而枫杨幼苗对胞内 HCO_3^- 的利用效率则低于麻疯树,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值没有变得更为偏正。营养液中 NaHCO_3 浓度的增加(20 mM)短期内并没有提升麻疯树和枫杨幼苗对胞内 HCO_3^- 的利用,经过长期培养,麻疯树和枫杨对胞内 HCO_3^- 的利用都有所增加,使得

两者叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相对于对照均变得更为偏正。李瑞等^[24]的研究结果也表明,植物利用的 HCO_3^- 越多,其叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值越偏正,其中 HCO_3^- 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值也比大气 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值更为偏正。低磷及低营养逆境下,麻疯树和枫杨幼苗经过长期培养逐渐适应,光合能力有所提升,然而其叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与对照相比均没有显著差异,说明其对胞内 HCO_3^- 的利用情况均没有出现明显变化。

4 结 语

植物对异质性喀斯特逆境的适生机制具有多样性,使得其对一种或多种喀斯特环境能够同时具有较好的适应性。植物与异质性喀斯特逆境的适配,对于脆弱喀斯特生境生态修复效率的提升具有重要促进作用。

(1)在根系周围环境中 HCO_3^- 浓度增加的情况下,麻疯树幼苗对胞内 HCO_3^- 的利用能力要高于枫杨幼苗,而低磷及低营养环境对两种植物利用胞内 HCO_3^- 的能力不产生影响。麻疯树幼苗对两种无机碳源的利用能够增加自身光合固碳效率及生长潜力,提升其对逆境的适应能力。

(2)麻疯树幼苗在低磷、偏碱性和高重碳酸盐环境中表现出较好的光合能力,当各种营养元素同时显著减少的情况下,麻疯树的光合能力受抑。枫杨幼苗的光合能力短期内受到几种逆境(干旱除外)的影响,之后逐渐恢复,形成适应性。干旱对两种植物光合结构的伤害都是不可逆的,相对来讲,麻疯树幼苗的光合能力要好于枫杨。

因此,在山坡缺水环境适宜种植麻疯树,而在沿溪涧河滩阴湿环境则适宜种植枫杨。

参考文献

- [1] 罗维均,王世杰,刘秀明.喀斯特洞穴系统碳循环的烟囱效应研究现状及展望[J].地球科学进展,2014,29(12):1333-1340.
- [2] 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.
- [3] 王德炉,喻理飞.喀斯特环境生态脆弱性数量评价[J].南京林业大学学报(自然科学版),2015,29(6):23-26.
- [4] Yuan D X. On the karst ecosystem[J]. Acta Geologica Sinica, 2001,75(3):336-338.
- [5] Liu C C, Liu Y G, Fan D Y, et al. Plant drought tolerance as-

assessment for re-vegetation in heterogeneous karst landscapes of southwestern China[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*,2012,207(1): 30-38.

[6] 曹建华,袁道先,童立强. 中国西南岩溶生态系统特征与石漠化综合治理对策[J]. *草业科学*,2008,25(9): 40-50.

[7] 覃星铭,蒋忠诚,何丙辉,等. 南洞流域东部重点区石漠化现状及治理对策[J]. *中国岩溶*,2014,33(4): 456-462.

[8] 胡阳,邓艳,蒋忠诚,等. 典型岩溶山区植被恢复对土壤团聚体分布及稳定性的影响[J]. *水土保持通报*,2015,35(1): 61-67.

[9] 吴沿友. 喀斯特适生植物固碳增汇策略[J]. *中国岩溶*,2011,30(4): 461-465.

[10] Pandey V C,Singh K,Singh J S,et al. *Jatropha curcas*: A potential biofuel plant for sustainable environmental development [J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*,2012,16(5): 2870-2883.

[11] 何文淑,肖荣贵,杨晓琼,等. 麻疯树在贫困地区农村发展和生态建设中的开发前景[J]. *中国中医药信息杂志*,2002,9(10): 33-36.

[12] 王琼,刘伯斌,孔倩倩,等. 能源植物麻疯树分子育种研究进展[J]. *生物技术通报*,2014,(3): 1-8.

[13] Li C X,Wei H,Geng Y H,et al. Effects of submergence on photosynthesis and growth of *Pterocarya stenoptera* (Chinese wingnut) seedlings in the recently-created Three Gorges Reservoir region of China[J]. *Wetlands Ecology and Management*, 2010,18(4): 485-494.

[14] 李纪元,饶龙兵,王惠雄,等. 枫杨种源苗期生长及生物量地理变异研究[J]. *林业科学研究*,2001,14(1): 60-66.

[15] 吴沿友,刘丛强,王世杰. 诸葛菜的喀斯特适生性研究[M]. 贵阳:贵州科技出版社,2004:1-153.

[16] Walters M B,Kruger E L,Reich P B. Relative growth rate in relation to physiological and morphological traits for northern hardwood tree seedlings: species,light environment and ontogenetic considerations[J]. *Oecologia*,1993,96(2): 219-231.

[17] Roháček K,Barták M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts,useful parameters,and some applications[J]. *Photosynthetica*,1999,37(3): 339-363.

[18] Panda D,Sharma S G,Sarkar R K. Chlorophyll fluorescence parameters,CO₂ photosynthetic rate and regeneration capacity as a result of complete submergence and subsequent reemergence in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Aquatic Botany*,2008,88(2): 127-133.

[19] 池永宽,熊康宁,张锦华,等. 喀斯特石漠化地区三种豆科牧草光合与蒸腾特性的研究[J]. *中国草地学报*,2014,36(4):116-120.

[20] 张显强,王世杰,孙敏. 干旱和复水对喀斯特石生反叶扭口藓 (*Barbula fallax* Hedw.)叶绿素荧光特性的影响:以贵阳市花溪区附近严重石漠化区域为例[J]. *中国岩溶*,2014,33(1): 77-81.

[21] Schwender J,Goffman F,Ohlrogge J B,et al. Rubisco without the Calvin cycle improves the carbon efficiency of developing green seeds[J]. *Nature*,2004,432(7018): 779-782.

[22] 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(50): 587-594.

[23] Motomura H,Ueno O,Kagaw A,et al. Carbon isotope ratios and the variation in the diurnal pattern of malate accumulation in aerial roots of CAM species of *Phalaenopsis* (Orchidaceae) [J]. *Photosynthetica*,2008,46(4): 531-536.

[24] 李瑞,于爽,孙平安,等. 贵州茂兰板寨水城水生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 特征及光合作用固定 HCO_3^- 碳量估算[J]. *中国岩溶*,2015,34(1): 9-16.

[25] Xing D K,Wu Y Y. Photosynthetic response of three climber plant species to osmotic stress induced by polyethylene glycol (PEG) 6000[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*,2012,34(5): 1659-1668.

[26] Hoagland D R,Arnon D I. The water-culture method for growing plants without soil[J]. *California Agricultural Experiment Station*,1950,347(5406): 357-359.

[27] 邢德科,吴沿友,王瑞,等. 贵州山区 3 种木本植物无机碳利用特性的比较[J]. *西北植物学报*,2015,35(3): 579-586.

[28] 潘晓华,石庆华,郭进耀,等. 无机磷对植物叶片光合作用的影响及其机理的研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*,1997,3(3): 201-208.

[29] 赵宽,吴沿友. 根系分泌的有机酸及其对喀斯特植物、土壤碳汇的影响[J]. *中国岩溶*,2011,30(4): 466-471.

[30] 李强,罗延宏,余东海,等. 低氮胁迫对耐低氮玉米品种苗期光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. *植物营养与肥料学报*,2015,21(5): 1132-1141.

[31] 何成新,黄玉清,李先琨,等. 岩溶石漠化地区几种生态修复植物的生理生态学特征[J]. *广西植物*,2007,27(1): 53-61.

[32] 孙晓方,何家庆,黄训端,等. 不同光强对加拿大一枝黄花生长和叶绿素荧光的影响[J]. *西北植物学报*,2008,28(4):752-758.

[33] Wu Y Y,Zhao K,Xing D K. Does carbonic anhydrase affect the fractionation of stable carbon isotope[J]. *Geochimica Et Cosmochimica Acta*,2010,74(11): A1148.

Photosynthetic physiological response of *Jatropha carcas* and *Pterocarya stenoptera* seedlings to five simulated karst adversities

XING Deke¹, WU Yanyou², WU Yansheng¹, YU Rui¹, LI Minghong¹, YAO Xiangping¹

(1. Key Laboratory of Modern Agricultural Equipment and Technology, Ministry of Education/Institute of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang, Jiangsu 212013, China;

2. Research center for Environmental Bio-Science and Technology, State Key Laboratory of Environmental Geochemistry/Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang, Guizhou 550002, China)

Abstract The karst ecosystem is vulnerable and rocky desertification in karst regions develops rapidly. The situation of karst ecosystem becomes increasingly severe. In order to quickly build a stable forest ecosystem, it is better to select the appropriate plant species to carry out revegetation. Research on photosynthetic response traits can help to quickly identify plant adaptability to karst environment. In this study, 5 different karst adversities including high pH, high bicarbonate, drought, low phosphorus (P) and low nutrient were simulated, and Hoagland solution was taken as control. *Jatropha carcas* and *Pterocarya stenoptera* seedlings were cultivated with these treatment solutions synchronously. Photosynthetic response traits of these two plant species to 5 different simulated adversities were analyzed through determining the photosynthetic characteristics and variation of stable carbon isotopic compositions ($\delta^{13}\text{C}$). On the 15th day, the net photosynthetic rates (P_n) of *J. carcas* seedlings under alkalescent, drought, low P, high bicarbonate and low nutrient were 4.39, 0.27, 2.58, 3.08, 6.26 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. On the 25th day, the values became 4.09, 0.66, 4.57, 3.83, 4.04 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. P_n and water use efficiency (WUE) of *P. stenoptera* seedlings were all lower than *J. carcas* seedlings. P_n of *P. stenoptera* seedlings under alkalescent, low P, high bicarbonate and low nutrient excepted for drought condition all increased on the 25th day compared to the values on the 15th day. On 25 days from the onset of adversity treatment, WUE of *J. carcas* seedlings under drought stress increased significantly, and was higher than the value under other adversities. However, WUE of *P. stenoptera* seedlings under drought stress remained the lowest compared to the values of WUE under other adversities. Initial fluorescence (F_o) and primary conversion of light energy of PSII (F_v/F_m) values in *J. carcas* seedlings were independent of adversities, there was no significant change. But the value of F_o of *P. stenoptera* seedlings under drought stress increased significantly and F_v/F_m value decreased significantly, photosynthetic apparatus of *P. stenoptera* seedlings suffered more serious damage under drought stress than *J. carcas* seedlings. On the 25th day, $\delta^{13}\text{C}$ values of *J. carcas* seedlings under those adversities were more positive compared to that under control, the intracellular bicarbonate use capacity of *J. carcas* seedlings was higher than *P. stenoptera* seedlings. The utilization of two different inorganic carbon resources in *J. carcas* seedlings enhanced its photosynthetic carbon fixation efficiency and growth potential, improved the adaptability of *J. carcas* seedlings to adversities. Meanwhile, higher WUE under drought stress conditions helped improve the inorganic carbon capture efficiency of *J. carcas* seedlings. And the damage of drought stress on photosynthetic apparatus of these two plant species was irreversible, but *J. carcas* seedlings exhibited better photosynthetic capacity under drought stress conditions compared to *P. stenoptera* seedlings. Therefore, in the water deficit hillside environments, it is better to plant *J. carcas*, whereas along the river streams dank environments, it is better to plant *P. stenoptera*.

Key words photosynthesis, chlorophyll fluorescence, water use efficiency, stable carbon isotopic composition, stress

(编辑 黄晨晖)