

岩溶石漠化地区几种生态恢复植物的生理生态学特征

何成新¹, 黄玉清^{1,2}, 李先琨¹, 王晓英¹, 汪青^{1,3}

(1. 广西壮族自治区广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 中国科学院华南植物园, 中国科学院 广州 510650; 3. 广西师范大学生命科学学院, 广西 桂林 541004)

摘要: 选择石漠化地区树种任豆树、金银花和苦丁茶的植株为对象, 测定其光响应曲线和光合、蒸腾、气孔导度的日变化, 研究其光合、蒸腾、气孔导度与环境因子间的关系。在岩石裸露率高、地表水缺乏、白天温度极高的石漠化地区, 对任豆和苦丁茶进行光响应模拟表明, 两者的最大净光合速率分别为 $15.88 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $4.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。从气体交换特征日变化看出, 这三种植物均有光合午休现象, 任豆午休程度最弱而苦丁茶最强, 光合与气孔导度均呈显著的正相关关系; 通过对胞间 CO_2 浓度 C_i 与气孔限制 L_s 关系分析, 任豆和金银花的光合作用上午以气孔限制为主, 下午有非气孔因素影响, 而苦丁茶则以非气孔限制为主。任豆树具有较高的水分利用效率, 金银花次之, 而苦丁茶最小。通过综合分析, 认为地表缺水并不是石漠化地区简单唯一的限制因子, 高温胁迫也造成该区植物同化 CO_2 减少的原因。根系的下扎能力也应是石漠化地区植物长期存活的关键。因此通过人工诱导构建石漠化地区植物群落时一定要考虑植物本身的根系遗传性状。

关键词: 石漠化地区; 生态恢复; 蒸腾速率; 气孔导度; 水分利用效率

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2007)01-0053-09

The ecophysiological traits of three karst rocky desert restoration species

HE Cheng-Xin¹, HUANG Yu-Qing^{1,2}, LI Xian-Kun¹,
WANG Xiao-Ying¹, WANG Qing^{1,3}

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China; 2. South China Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China)

Abstract: The light curve and diurnal patterns of gas exchange were measured for 3 plant species (*Zenia insignis*, *Lonicera japonica* and *Cratoxylum pruni folium*) grown under dryland karst rocky desert conditions in Guangxi. Our objective was to characterize some of the physiological traits of these species to gain more insight into its ecophysiological characteristics, which may in turn contribute to the improvement of management practices in ecological restoration. Maximum photosynthetic rates, obtained by light curve in the morning, peaked at $15.88 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ of *Z. insignis* and $4.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ of *C. pruni folium*, suggesting that *Z. insignis* is better adaptation to rocky desert condition than *C. pruni folium* does. A marked decrease in photosynthesis was observed during midday together with a reduction in stomatal conductance and transpiration rate. It is significant correlated between P_n and g_s of three spe-

收稿日期: 2006-03-15 修回日期: 2006-08-20

基金项目: 广西科技攻关项目(桂科攻 0322021); 中科院西部之光人才培养项目(2005); 广西自然科学基金(桂科回 0575009) [Supported by Key Technologies Research and Development Program of Guangxi (0322021); the Personnel Training Plan of West Light Foundation of the Chinese Academy of Sciences (2005); Natural Science Foundation of Guangxi (0575009)]

作者简介: 何成新(1965-), 男, 广西南宁市人, 副研究员, 研究重点为喀斯特地区生态恢复, (E-mail) hecx@gxib.cn.

cies; the relationship between L_s and C_i showed that the decline in photosynthesis of *Z. insignis* and *L. japonica* were mainly the result of stomatal limitations before 14:00 but nonstomatal limitation in the afternoon, while that of *C. pruni-folium* was mainly the result of nonstomatal limitation. These limitations on photosynthetic activity are likely induced by intensive solar radiation and high temperature, and enhanced by the increasing vapor pressure deficit. Stomata of *Z. insignis* and *L. japonica* were open with a decreasing rate toward midday. However, the openness of stomata of *C. pruni-folium* remained very small and slightly decrease toward 14:20 and throughout the brief adverse conditions of midday. *Z. insignis* processed highest water use efficiency (WUE), followed by *L. japonica* and *C. pruni-folium*. With the result, we suggest that in karst rocky desert area, drought and high temperature are two main stress factors to affect plant photosynthesis, transpiration and WUE. Plant with a deep and developed root system, e. g. *Z. insignis* and *L. japonica*, was probably to uptake water from deep karst volume to allow transpiration so as to protect the photosynthetic apparatus and meanwhile to maintain high photosynthesis during midday, thereby to enhance the WUE. But plant like young *C. pruni-folium* with a shallow root distribution, is easily suffered by drought that insufficient water for transpiration may increase the leaf temperature therefore damage the photosynthetic apparatus. The result suggests that a root trait of capacity of plunge into rock gap would be a key feature for plant to survive in rocky desert terrain while plants are introduced for vegetation restoration.

Key words: rocky desert terrain; ecological restoration; transpiration rate; stomatal conductance; WUE

关于干旱引起的植物体生理生态学效应一直是许多学者关注的热点(Gauhl, 1979; Holmgren, 2000; Valladares 等, 2002), 特别是这种效应在生态系统恢复和演化过程中的表现。在自然条件下, 上层和下层植物相互间对水分的竞争可能加剧下层幼树和幼苗的存活(Burton 等, 1995; Valladares 等, 2002), 而幼树和幼苗在干旱环境下的更新能力决定植被恢复和分布特征。先锋植物的遮荫作用促进生物多样性, 由此引起植物对水分和养分竞争(Callaway, 1995)。不同树种对干旱的耐受力不同, 有的植物可通过体内调节形成复杂机制适应各种环境胁迫。植物对干旱的适应性机制可表现为形态结构上、生理学上、生态学上、生物化学和代谢过程等(Elfadl 等, 2006)。采用气体交换技术对温带和地中海式气候区植物干旱问题作了较多研究(Tenhunen 等, 1987; Somersalo 等, 1989; Breda 等, 1993; Leitsch 等, 1994)。在干旱地区, 水分不足是限制生产的关键要素, 因此很多研究主要关注植物的形态和生理对干旱的适应性(Kozlowski, 1981; Abrams, 1990; Henskens 等, 2001)。近期的研究主要包括干旱环境胁迫对光合系统和光合作用、气孔调节、荧光产量等的影响(Long 等, 1994; Horton 等, 1996)。

亚热带湿润气候带的石灰岩等碳酸盐岩类分布区造壤能力低, 在长期岩溶化作用下产生地表及地下双层空间结构, 大气降水通常快速、直接渗入地下岩溶空间, 导致地表保水能力很差。植被、土壤分布具较大的局限性和离散性。在凸起部分多裸岩分布,

形成半裸露型岩溶地貌, 是亚热带湿热环境下喀斯特地区特有的土地类型。在自然动力和人为影响下, 使原本不连续的土被进一步流失, 造成大片岩溶化基岩裸露, 土地严重退化地段呈现干旱状态, 其荒凉贫瘠程度与干旱气候带的荒漠相近似, 是这一地区最主要的环境问题(李阳兵等, 2005)。和沙漠地区一样, 水分是制约岩溶石漠化地区生态恢复的关键因子之一。岩溶区占土地面积 41% 的广西, 其岩溶区经历着“石灰岩季节性雨林、常绿落叶阔叶混交林→砍伐破坏→次生季雨林、落叶阔叶林→反复破坏→藤刺灌丛→火烧→草坡”的过程(李先琨, 1995)。开展岩溶区退化生态系统恢复是目前生态学研究的前沿热点。退化岩溶生态系统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、稳定的岩溶森林生态系统类型, 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, 对被筛选植物生理生态特性的研究能为这方面工作提供可靠的科学依据(黄玉清等, 2006)。

任豆(*Zenia insignis*)、金银花(*Lonicera japonica*)和苦丁茶(*Cratoxylum pruni-folium*)因其经济价值好、生长快和岩溶环境生态适应性强, 分别在南亚热带和中亚热带石漠化地区广泛引种和推广。特别是任豆, 为落叶豆科植物, 能固氮, 在生境非常恶劣的石缝中仍可生长成大树, 具速生性, 是当地集饲用、材用和柴用为一身的优良树种。苦丁茶是近几年开发的一种常绿经济植物, 为市场苦丁茶的原料, 生长较快, 但岩溶区造林存活率不如任豆。金银花是一种落

叶藤本植物,其花为制药和制茶原料,在石漠化地区存活力强,可匍匐在裸岩表面,降低岩石温度,对小气候具调节作用。本文主要探讨这几种植物在岩溶石漠化环境条件下的生理生态响应,了解这些植物适应这种极端生境的对策,为人工诱导生态恢复提供理论依据。

1 研究地与方法

1.1 试验区概况

试验区设在国家“十五”攻关计划项目示范区——广西平果县果化镇布尧村龙何屯,地处 107°23'E、23°23'N,属典型岩溶峰丛洼地地貌。峰丛洼地由众多高低错落的联座尖峭(锥状)山峰与其间形态各异的多边形封闭洼地(当地村民称“弄”)组成。峰丛洼地底部海拔 300~400 m,石峰高可达 550 m。与示范区相距不远的右江河谷海拔只有 100 m。示范区地层主要为 P_{1q} 和 P_{1m} ,局部地区出露有 P_2 和 T_2 地层,岩石主要为纯石灰岩和硅质灰岩。由岩石风化形成的土层很薄,峰丛洼地地区土壤稀少,岩石裸露,加之人对土地资源的不合理利用,石漠化趋势明显。植被覆盖率和森林覆盖率很低,植被覆盖率不足 10%,主要为刺灌丛群落。森林覆盖率不足 1%。2001 年开始,在示范区内进行生态重建,包括农业结构调整、岩溶复合农林牧模式的构建等,在示范区试验选择了几十种具有本土性的优良乔灌草植物种类进行植被恢复造林。任豆树主要种在山腰不能种植农作物的石板上,苦丁茶主要种植在山腰土层较薄的人工梯地中,而金银花则见缝插针,在地头的裸岩处、灌丛、草丛中、撂荒地等进行人工种植。

1.2 供试植物材料的测定方法

选择成熟的落叶乔木树种任豆树、藤本植物金银花和定植三年的苦丁茶植株作为观测对象。

于 2005 年 8 月,用美国产 Li-6400 便携式光合测定系统对三种植物相同叶位的成熟、健康叶片的参数:净光合速率(P_n)、气温(T_a)、叶温(T_{leaf})、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(g_s)、蒸腾速率(E)、相对湿度($RH\%$)、大气 CO_2 浓度(C_a),光有效辐射(也称光量子通量密度,PPFD)等的日变化,即从 8:00~18:00,每隔 2 h 测定 1 次。光响应曲线模拟在 12:00 以前进行,每一种测定重复 4~5 次,同时观测环境因子。系统红蓝光源设置标准为 2 200、1 800、1 500、1 200、800、500、300、150、75、50、30、10、5 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot$

s^{-1} 的光量子通量密度,每个点间隔 4 min。利用以上参数并计算水分利用效率($WUE = P_n/E$)。数据用 SPSS 软件进行 ANOVA 分析、线性相关分析和线性回归分析。光响应曲线采用非直线双曲线模型(Walker, 1989; Takahiro, 2002)进行拟合:

$$P_n = \frac{\phi \times Q + P_{max} - \sqrt{(\phi \times Q + P_{max})^2 - 4k \times \phi \times Q \times P_{max}}}{2k} - R_{day}$$

P_n , 净光合速率; Q , 光有效辐射(PPFD); ϕ , 表观量子效率; P_{max} , 最大净光合速率; k , 曲角; R_{day} , 光下呼吸速率。

对 P_n 、PPFD 和 E 等参数进行相关和回归分析并作图。显著性检验采用 Tukey's post-hoc 指数,显著水平为 $P < 0.05$ 。

表观量子效率(AQY):指 200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 低光强下光—光合作用最初直线方程的斜率。

气孔限制值(L_s): $L_s = 1 - C_i/C_a$ 。

2 结果与分析

2.1 空气温度、叶面有效辐射和叶温日变化特征变化

一般情况下,短期内空气气象因子的变化较大,但从长期来说,同一时期空气温度、有效辐射等因子的日变化具有一定趋势。图 1:A 为三种植物叶表空气温度的日变化。8 月份该地区受到副热带高压的影响,气流常以下沉为主,局部地段飘过云彩吸收部分太阳辐射引起地面空气温度变化小量波动。但在岩溶区特别是石漠化地区,由于岩石强烈吸收太阳辐射,并以热长波辐射缓慢释放出来,所以岩溶石漠化地区的空气温度总的趋势是早上相对较凉,但午后 38℃ 以上的高温持续到 17 点以后,曲线趋势与向悟生等(2004)在桂林阳朔的研究相似。

图 1:B 显示光有效辐射的日变化因不同的观察日略有差异,其中任豆树观测的这一天,下午两点多有短时云彩遮盖,所以这个点的标准误差较大。但三种植物的叶面温度的变化趋势是一样的,均为单峰曲线。其中早晨(12:00 前)苦丁茶叶温最高,任豆最低,苦丁茶最高叶温几近 44℃,金银花的最高叶温也接近 43℃。中午 12 时,三种植物的光有效辐射接近,但任豆的叶温却比其他两者低近 5℃(图 1:C)。

2.2 植物叶片光合特征

采用 Li-6400 所配红蓝光源对任豆和苦丁茶进行光合作用的光响应测定,对其结果进行非线性曲线拟合,结果如图 2。

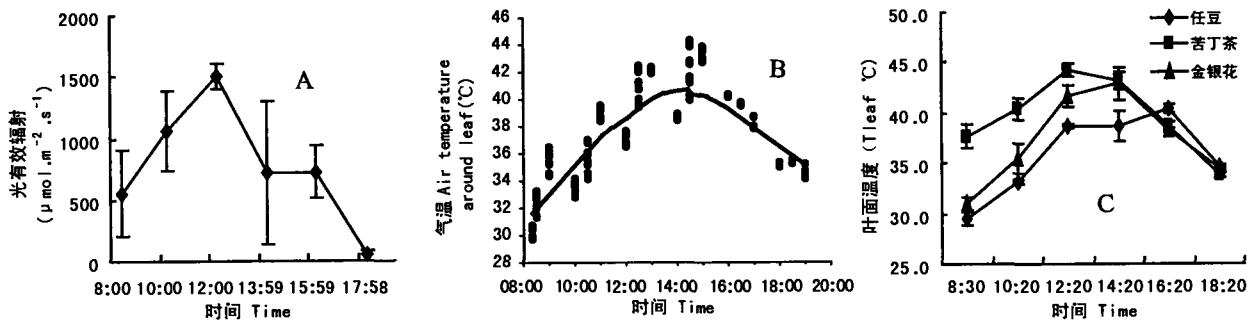


图 1 龙何 8 月份植物叶面有效辐射、叶周围空气温度和叶温日变化

Fig. 1 Diurnal courses of PPFD, air temperature around leaf and leaf temperature

A: 光有效辐射; B: 叶周围空气温度; C: 叶面温度。A: PPFD; B: Air temperature; C: Leaf temperature.

任豆与苦丁茶光曲线模型分别为:

$$\text{任豆: } P_n = \frac{0.058 \times Q + 15.88 - \sqrt{(0.058 \times Q + 15.88)^2 - 4 \times 0.919 \times 0.058 \times Q \times 15.88}}{2 \times 0.919} - 0.674$$

$$\text{苦丁茶: } P_n = \frac{0.035 \times Q + 4.58 - \sqrt{(0.035 \times Q + 4.58)^2 - 4 \times 0.035 \times 0.592 \times Q \times 4.58}}{2 \times 0.592} - 0.124$$

其中, P_n 为净光合速率, Q 为光有效辐射。

PPFD < 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的直线拟合方程分

别为: 任豆: $P_n = -0.67 + 0.06 \times \text{PPFD}$;

苦丁茶: $P_n = -0.15 + 0.03 \times \text{PPFD}$ 。

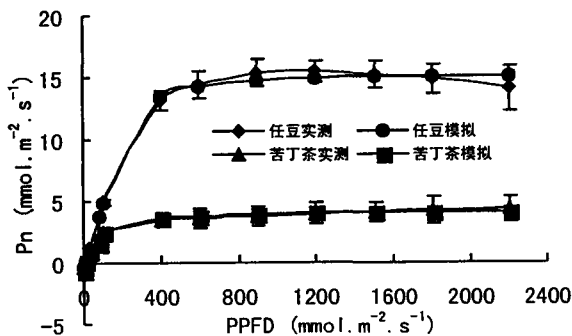


图 2 任豆、苦丁茶光拟合曲线图

Fig. 2 The gas exchange response curve of *Zenia insignnis* and *Cratoxylum prunifolium* leaves under PPFD

任豆和苦丁茶的最大净光合速率分别为 15.88、4.58 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 从图 2 看出, 任豆的最大净光合速率较苦丁茶大得多。对 PPFD > 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 两者的净光合速率进行比较, 采用 ANOVA 检验, 显示两者有极显著性差异。两种植物的暗呼吸速率 (R_{day}) 分别为 0.674 和 0.12 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。任豆在强光下维持较高净光合速率水平, 可能该植物一方面能耐较强的光辐射, 另一方面说明叶面各种器官机能正常, 其气孔开放正常 (g_s 高达 0.25 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 能保证光合作用正常进行。苦丁茶叶片的 P_n

和光合作用的饱和光强都很低, 部分原因可能是强光下叶片气孔的关闭引起了气孔导度的下降, 从而限制了 CO_2 分子的扩散, 另外也可能是所测植株受到水分胁迫导致气孔关闭, 因为其气孔导度 < 0.07 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。计算表明弱光下 (0~200 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 任豆光补偿点为 11 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($R=0.99$), 而苦丁茶为 5 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($R=0.92$), 两者的光补偿点均很低, 任豆比苦丁茶稍高; 两者的光饱和点分别为 274 和 159 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光饱和点也较低, 随 PPFD 的增强任豆 P_n 有稍轻微的减低现象, 而苦丁茶没有发生 P_n 的减低现象。表观量子效率 AQY 两者略有差异, 分别为 0.06 和 0.03。

比较任豆和苦丁茶的光拟合曲线, 当光强 > 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 两者的值具显著性差异 ($P < 0.01$), 前者比后者大两倍多, 说明任豆的光能利用率明显比苦丁茶高。比较它们所在的生境特点也说明任豆比苦丁茶具更好的适应性, 因为前者生长在石缝中, 而后者生长在耕地上, 从表面看, 无论从营养水平还是水分条件, 后者都应比前者好。从季节看, P_{max} 任豆夏季比春季的 18.09 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 小 (黄玉清等, 2006)。

2.3 光合、蒸腾与水分利用效率日变化特性

对任豆、苦丁茶和金银花的有关叶片光合、蒸腾等参数的日变化进行观测, 结果如图 3。通过三天进行三种植物的光合作用日变化观测, 三天中的光有效辐射略有差异, 特别是 14:20 这个时间点上差异较大。但总体趋势是一致的, 即中午光辐射最强, 午后

温度最高。三种植物的净光合速率均为双峰曲线,其中苦丁茶表现为较低的净光合速率,特别是中午时段。任豆的净光合速率在 10:00~12:00 维持较高的水平,最高点 12:00 达 $14 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。金银花的净光合速率介于两者之间,早上 10:00 达到峰值。蒸腾速率方面,任豆和金银花为双峰曲线,而苦丁茶为单峰曲线。与其他两者相比,苦丁茶维持着较低的蒸腾速率,而金银花有较高的蒸腾速率,两个峰值分别为 12:00 和 16:00,后者略高于前者,而任豆树的蒸腾速率介于两者之间,其两个峰值也分别在

12:00 和 16:00,但前者明显高于后者。从图上比较看出,三者的这种光合、蒸腾特点与气孔的开放程度很一致。苦丁茶一日内气孔开放水平均较低,任豆和金银花均有两个峰值,在观测数据中,两者在 8:30 开放度最高,金银花的变化显然比任豆树剧烈,12:20 两者局部关闭程度最强。水分利用效率 $\text{WUE} = \text{Pn}/\text{E}(\text{g} \cdot \text{kg}^{-1})$,16:20 以前任豆树的水分利用效率最高,这以后水分利用与三者没有显著性差异。10:00~14:20 金银花的 WUE 略高,但在 8:30 却低于苦丁茶。

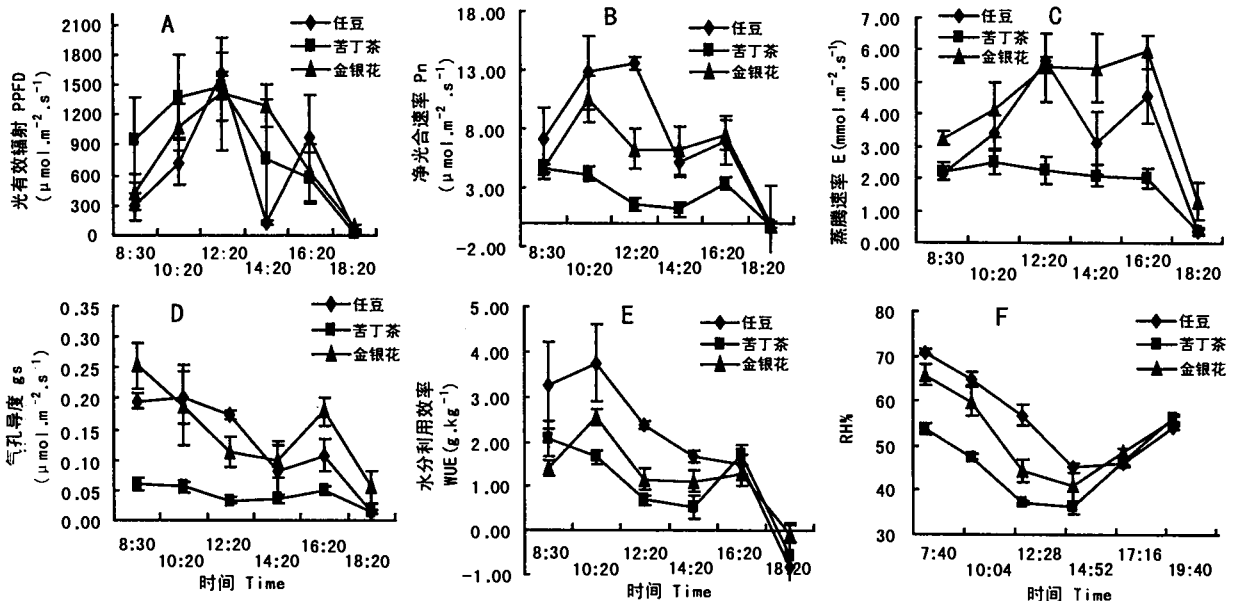


图3 三种植物光有效辐射、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率、叶周空气相对湿度日变化

Fig. 3 Diurnal courses of radiation PPFDF(A), Photosynthesis Pn(B), transpiration E(C), stomatal conductance gs(D), water use efficiency WUE(E) and related humidity RH%(F) of three species

比较光合有效辐射和叶面温度可看出,任豆树对环境温度的调节高于其他两种植物,中午叶面温度显然比其他两种植物低,图3所示的各参数表明其在10:00段最为活跃,净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率均达最高,而气孔导度在8:30~10:30一直维持较高水平。任豆气孔在14:00部分关闭,净光合速率和蒸腾速率也明显下降,这显然是由于气孔关闭造成的。苦丁茶的净光合速率一直较低,在12:20~14:20最低,但蒸腾速率变化不大,可能是苦丁茶午时叶温接近 44°C ,叶面温度过高引起叶细胞的胁迫反应,而且根系较浅,而且表土较为干燥,造成金花茶蒸腾水源不足不能缓解叶温的继续升高。净光合速率和气孔导度在8:30第一次测定值就已达最高,说明苦丁茶在温度相对较低的早晨(叶面温度 <

38°C)光合作用最为活跃,其光补偿点极低可能是其充分利用光能而避开岩溶高温和干旱胁迫的策略之一;然后随着光辐射的增强,叶面温度升高,光合作用减少到极低的水平。金银花是藤本植物,攀沿在岩石的表面,其叶温也接近 43°C 。

将 Li-6400 所测得的参数进行相关分析,结果如表1。

从表1看出,任豆树的 Pn 与 gs($r=0.80$)、E 与 gs($r=0.54$)、Pn 与 PPFDF($r=0.74$)、E 与 PPFDF($r=0.83$)、gs 与 RH%($r=0.69$)之间呈显著的正相关关系,相关系数 $r>0.5$,而 Pn 与 Ci($r=-0.71$)、E 与 Ci($r=-0.77$),以及 Ci 与 PPFDF($r=-0.67$)之间呈显著的负相关关系,相关系数 $r<-0.6$ 。苦丁茶的 Pn 与 gs($r=0.95$)、E 与 gs($r=0.77$)、E 与 PPFDF($r=0.59$),PPFD

与 E($r=0.59$), Tleaf 与 PPFD($r=0.68$)之间呈显著的正相关关系, 相关系数 $r>0.5$, 而 Pn 与 Ci($r=-0.86$)、E 与 Ci($r=-0.80$), 以及 Ci 与 Par($r=-0.53$)之间呈显著的负相关关系($r<-0.50$), 虽然苦丁茶的 Pn 与 E 也呈显著正相关, 但相关程度较弱, $r=0.31$, 显然苦丁茶的净光合速率和蒸腾速率受气孔导度和胞间 CO_2 的影响。金银花的情况为: E 与 gs($r=0.68$)、

Pn 与 PPFD($r=0.50$)、E 与 PPFD($r=0.64$)、gs 与 RH%($r=0.65$)之间呈显著的正相关关系, 相关系数 $r\geq 0.5$, 而 Pn 与 Ci($r=-0.53$)、E 与 Ci($r=-0.58$), 以及 Ci 与 PPFD($r=-0.78$)之间呈显著的负相关关系, 相关系数 <-0.5 , 但虽然 Pn 与 gs($r=0.48$)为显著正相关, 但相关程度较弱。用 SPSS 软件对部分参数进行相关关系图分析, 结果为图 4、5、6、7。

表 1 三种植物的叶片气体交换参数之间的相关系数

Table 1 Result of correlation analysis between some gas exchange parameters

树种 Species	参数 Parameters	Pn	Gs	Ci	E	Tleaf	RH%	PPFD
任豆树 <i>Z. insignis</i>	gs	0.80 **						
	Ci	-0.71 **	-0.36 **					
	E	0.78 **	0.54 **	-0.77 **				
	Tleaf	0.04	-0.42 **	-0.51 **	0.51 **			
	RH%	0.34 **	0.69 **	0.23 **	-0.16	-0.89 **		
	PPFD	0.74 **	0.40 **	-0.67 **	0.83 **	0.45 **	-0.04	
	WUE	0.76 **	0.77 **	-0.63 **	0.38 **	-0.33 **	0.55 **	0.33 **
苦丁茶 <i>C. prunifolium</i>	gs	0.95 **						
	Ci	-0.86 **	-0.79 **					
	E	0.69 **	0.77 **	-0.80 **				
	Tleaf	-0.04	0.02	-0.37 **	0.62 **			
	RH%	0.28 **	0.17	0.14	-0.42 **	-0.90 **		
	PPFD	0.31 **	0.23 **	-0.53 **	0.59 **	0.68 **	-0.33 **	
金银花 <i>L. japonica</i>	gs	0.48 **						
	Ci	-0.53 **	0.39 **					
	E	0.68 **	0.29 **	-0.58 **				
	Tleaf	0.16	-0.55 **	-0.84 **	0.58 **			
	RH%	0.04	0.65 **	0.73 **	-0.47 **	-0.96 **		
	PPFD	0.50 **	-0.10	-0.78 **	0.64 **	0.73 **	-0.55 **	
	WUE	0.76 **	0.43 **	-0.27 **	0.10	-0.25 **	0.43 **	0.22 *

** 极显著相关($P=0.01$); * 显著相关($P=0.05$)。

** Significant at 0.01 level; * Significant at 0.05 level.

图 4 显示, 三种植物的 E-Pn 关系较为紧密, 三种植物的蒸腾速率与净光合速率达到极显著的相关关系, 相关系数任豆最大, $r=0.77$, 其他两种差别不大, 苦丁茶为 0.69, 金银花 0.68。说明这三种植物的光合作用与蒸腾作用是一致的, 这些植物是通过蒸腾耗水促进光合速率。尽管表 1 显示三种植物的 Pn 与 PPFD 的关系均为显著相关, 但从图 5 看, 三种植物的光合作用对自然光辐射的响应是不一样的。在夏季炎热气候条件下, 任豆树光合作用与自然光辐射的关系比其他两者密切得多, 相关系数 $r=0.74$, 而苦丁茶在图 5: B 上的点比较分散, 相关系数只有 $r=0.31$ 。

图 6 显示, 三种植物的 Ci 与 E 之间的关系比较密切, 说明胞间 CO_2 的扩散与蒸腾速率关系密切; 从图 7 看出, E 随着叶面温度的升高呈上升趋势, 苦丁茶叶面温度比较特别, 多数叶片的温度 $>37.5^\circ C$, 高温导致蒸腾作用加强。但绝对蒸腾速率, 任豆和金银

花的远比苦丁茶高。说明高温下叶片气孔的关闭可能引起了气孔导度的下降, 从而限制了 CO_2 分子的扩散, 进而限制了光合速率, 苦丁茶受到的高温胁迫最明显, 图 8 能很好说明这一点。

2.4 植物“午休”现象的气孔限制与非气孔限制

岩溶地区夏季中午气温很高, 所测的三种植物均表现光合午休现象(图 2: B), 同时伴随有叶气孔导度变小, 蒸腾作用也呈现午休现象。由于气温的升高加强了蒸散发作用, 导致空气相对湿度降低。各种因素综合结果影响了净光合速率和水分利用效率。但不同的植物由于其生理生态学的遗传特征, 表现出对这种极端环境胁迫的午休反应不同。从图 2: B 看出, 任豆树午休的程度最小, 而苦丁茶最大, 金银花介于两者之间。植物在一定的水分胁迫条件下, 其光合作用的同化能力明显下降。光合抑制的原因可分为气孔限制和非气孔限制(张正斌, 2003)。根据 Farquhar 等

(1982)的观点,判断光合速率下降的主要原因是气孔限制还是非气孔限制,要用两个判据,即 C_i 和 L_s 是增加还是减少,而不是气孔限制值一个判据。其中 C_i 是关键指标, C_i 降低和 L_s 升高说明是气孔限制,而 C_i 升高和 L_s 值降低则为非气孔限制(许大全,1997;张正斌,2003)。对三种植物的 C_i 和 L_s 的日变化进行比较,任豆和金银花午前 C_i 下降 L_s 升高,而下午

C_i 上升 L_s 下降,说明这两种植物为气孔限制。苦丁茶的情况比较复杂,上午 C_i 上升而 L_s 下降,12:30~14:30 两个指标均上升,14:30~16:30 C_i 下降而 L_s 上升,可见影响苦丁茶的光合速率以非气孔限制为主。但从图 10 看,三种植物的气孔导度与 P_n 变化是一致的,特别是苦丁茶相关系数 $r=0.95$,说明除了非气孔因素,

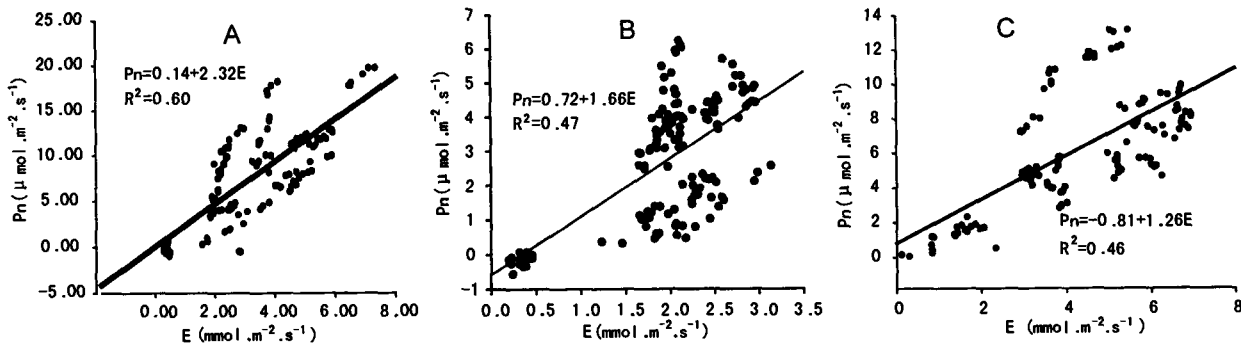


图 4 三种植物的蒸腾速率(E)与净光合速率(P_n)之间的关系

Fig. 4 The correlation between transpiration(E) and photosynthesis(P_n) of three species

A: 任豆 *Zenia insignis*; B: 苦丁茶 *Lonicera japonica*; C: 金银花 *Cratoxylum prunifolium*. The same as follows.

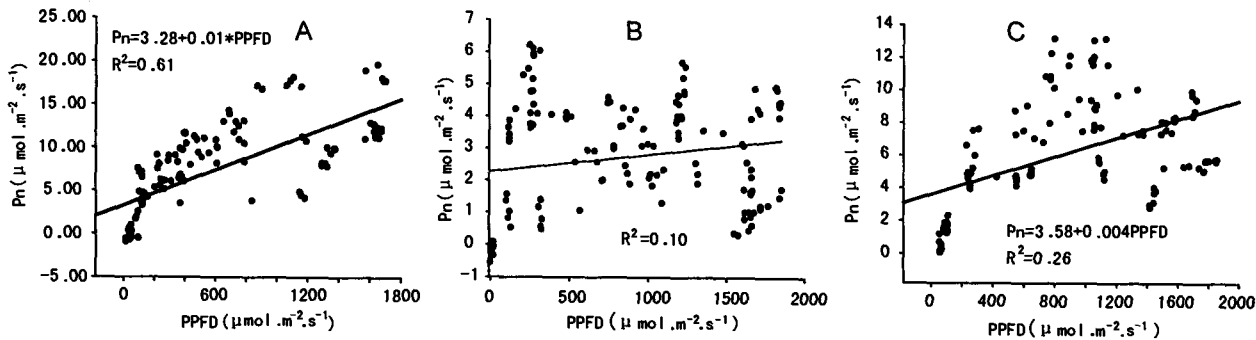


图 5 三种植物的光有效辐射(PPFD)与净光合速率(P_n)与之间的关系

Fig. 5 The correlation between radiation(PPFD) and photosynthesis(P_n) of three species

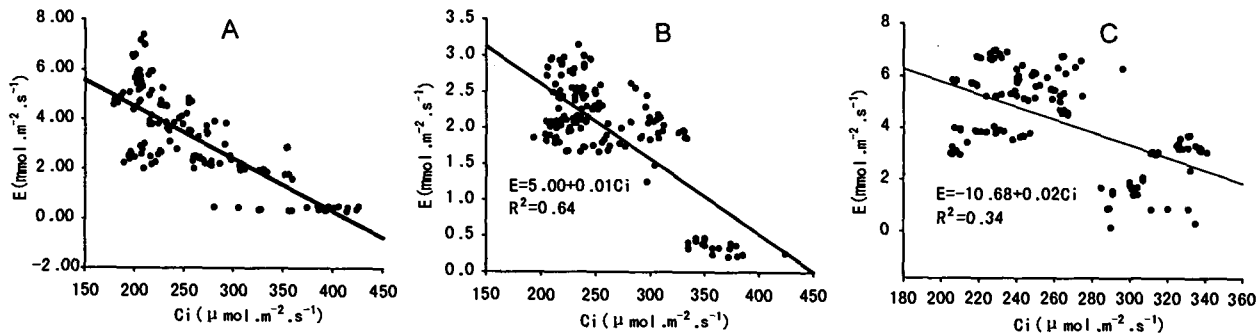


图 6 胞间 CO_2 (C_i)与蒸腾速率(E)之间的关系

Fig. 6 The correlation between cell CO_2 (C_i) and transpiration(E) of three species

气孔也影响其光合作用。大量的研究认为非气孔限制光合是指在植物长期受到较严重的水分胁迫,导致

光合作用代谢过程发生抑制和损伤变化,如叶片光合放氧能力、叶绿体 Hill 反应、PSII 及光合磷酸化活性

下降,RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶等光合酶活性下降,RuBP 再生和电子传递受阻等,近年的研究表明,植物体内活性氧自由基代谢失调而引发的生物膜结构与功能破坏,是导致非气孔限制的主要原因。

3 讨论

植物蒸腾是植物调节体内水分平衡的主要环节,植物通过调节蒸腾作用使光合作用最大化,减少水分散失并避免干旱引起的木质部栓塞等(Tyree 等,1989;Whitehead,1998;Sparks 等,1999),岩溶石漠化地区,岩石裸露率高,白天在强太阳辐射下,地面强烈吸收光能而释放以长波为主的热能,导致中午及午后

温度极高。本研究中,晴天的一天中大气(约 1.5 m) 36 °C 以上的高温持续 4 h 以上,暴露在阳光下的叶子周围空气温度 38 °C 以上高温也超过 4 h,岩石表面的温度更高。高温加速了蒸散发的速率,导致大气和土壤相对湿度的减少,从而限制了光合速率和水分利用效率。从光响应曲线可看出,任豆树具最大的净光合速率,是苦丁茶的 3 倍,因此从生产力来说,任豆树更适合岩溶石漠环境的生长。由于任豆树生长在山坡的石缝中,没有表土,而苦丁茶生长在耕地内,金银花种植在耕地的岩石地边上,就表土而言,苦丁茶的生长环境最好(土层很薄,一般 < 40 cm),金银花次之,任豆树最差。从以上分析可看出,任豆最适应这种岩溶石漠化环境,金银花次之,苦丁茶较差。

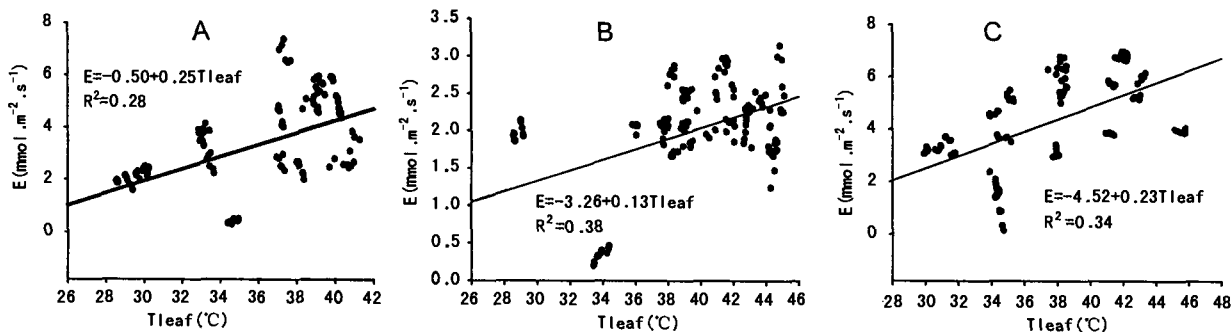


图 7 叶面温度(Tleaf)与蒸腾速率(E)之间的关系

Fig. 7 The correlation between leaf temperature(Tleaf)and transpiration(E)of three species

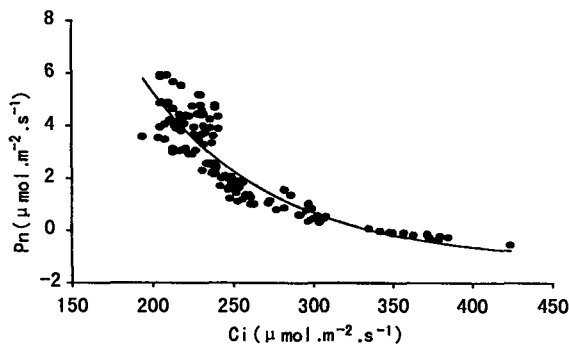


图 8 苦丁茶的 Ci 与 Pn 的关系

Fig. 8 The correlation between Ci and Pn of *Cratoxylum prunifolium*

光合作用是植物赖以生存的生理基础。水分胁迫通常导致植物光合速率的降低,对植物光合系统造成不可逆的伤害。旱生植物由于长期对干旱环境的适应,在光合速率和光合作用的调节运转机制、光合途径等方面发生相应的改变,从而更好地适应干旱环境。这几种植物均有光合午休现象,任豆树的午休程度最弱而苦丁茶最强,说明任豆比金银花更耐旱。任

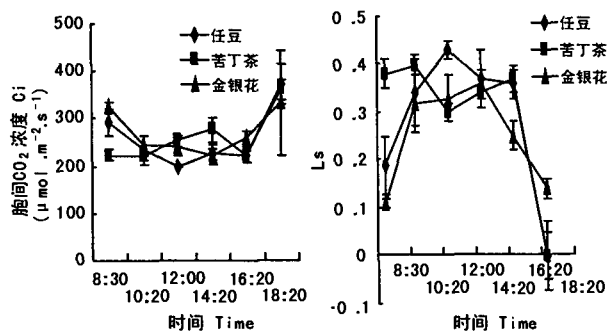
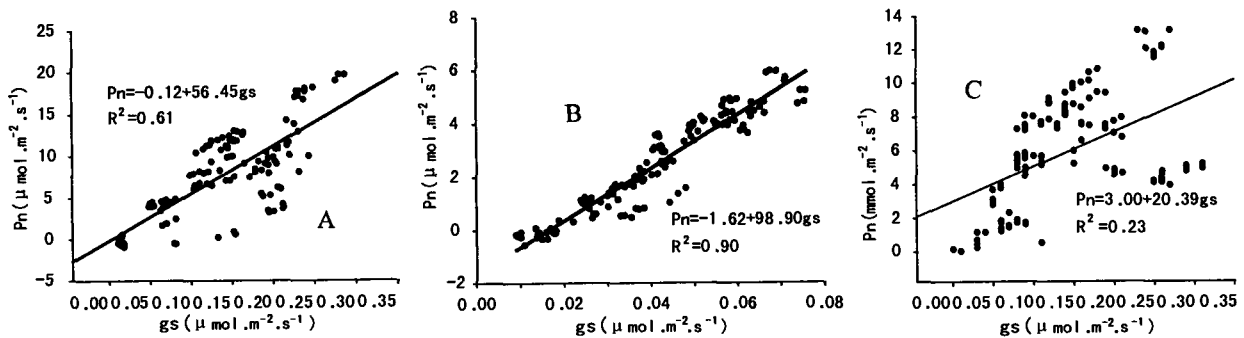


图 9 三种植物 Ci 与气孔限制值(Ls)的关系

Fig. 9 Diurnal courses of cell (CO₂) Ci and stomatal limitation (Ls) of three species

豆与金银花为气孔限制植物,气孔导度与净光合速率呈显著的正相关关系,说明这两种岩溶植物能通过气孔调节适应石漠化这种极端环境。苦丁茶为非气孔限制,这可能是苦丁茶林龄只有 3 年多,其根系主要分布在表土层(岩石以上的土层)中,连续几天剧烈的蒸散发使土壤十分干燥,高温与干旱的协同作用,使叶面温度很高,导致气孔关闭,引起胞间 CO₂ 浓度扩

图 10 三种植物气孔导度(g_s)与净光合速率(P_n)的关系Fig. 10 The correlation of stomatal conductance(g_s)and photosynthesis(P_n)of three species

散不良,使光合速率下降。任豆树发达的根系沿石缝伸到未知的地下表层岩溶带,夏季土壤表面虽然较为干燥,但尚未进入真正旱季,经常会有阵雨,据观测资料,2003年8月有阵雨的8d,2004年8月有阵雨的13d,雨水天数尚可,只是雨水从岩溶裂隙中渗入地下岩溶表层带。所以可推断,任豆树生理活跃的根区并不缺水,因此有水可蒸腾,降低叶面温度,提高光合速率和水分利用效率。金银花攀沿在岩石表面,对阻挡岩石吸收太阳辐射起到重要作用。但由于叶子密度尚不能完全盖住岩石表面,就总体而言攀在岩石上的叶子周围空气温度是较高的,其14:20前的叶面温度金银花却比苦丁茶低,这可能是与它蒸腾速率比后者大的原因,因为蒸腾可带走部分热量,从而降低叶面温度。这种现象说明金银花的根系分布比苦丁茶深广,可以吸收到裂隙中的土壤水分。

由此可见,地表缺水并不是石漠化地区唯一的限制因子,高温胁迫也是造成该区植物同化 CO_2 减少的原因。两种因子协同作用使得植物在7~10月长期在胁迫环境中,植被恢复受到限制。岩溶植物在长期的演化过程中,形成适应该区环境的结构与功能,很多植物具发达的根系系统,可沿岩石缝伸入地下岩溶表层带吸收水分和养分。在夏秋热量充足的季节,可以通过蒸腾作用,一方面降低叶面温度,另一方面保持光合速率不变,从而提高水分利用效率。根系的下扎能力是石漠化地区植被恢复保存率的关键。因此通过人工诱导构建石漠化地区群落时一定要考虑植物本身的根系遗传性状。

本研究对不同植物的光合、蒸腾和气孔导度变化及其与环境间的关系进行分析,而岩溶植物适应植物其它生化等机制尚待深入研究。

致谢 感谢陆树华、咸中华和覃家科同志参与野外数据收集工作。

参考文献:

- 李先现. 1995. 广西岩溶地区“神山”的社会生态经济效益[J]. 植物资源与环境,4(3):38-44
- 张正斌. 2003. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M]. 北京: 科学出版社:139
- Abrams MD. 1990. Adaptations and responses to drought in Quercus species of North America[J]. *Tree Physiol*, 7: 227-238
- Breda N, Cochard H, Dreyer E, et al. 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought[J]. *Can J Fore Res*, 23: 1136-1143
- Burton PJ, Bazzaz FA. 1995. Ecophysiological responses of tree seedlings invading different patches of old-field vegetation[J]. *J Ecol*, 83:99-112
- Callaway RM. 1995. Positive interactions among plants[J]. *Bot Rev*, 61:306-349
- Elfadl MA, Luukkanen O. 2006. Field studies on the ecological strategies of *Prosopis juliflora* in a dryland ecosystem: A leaf gas exchange approach[J]. *J Arid Env*, 66:1-15
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 33:317
- Gauhl E. 1979. Sun and shade ecotypes of *Solanum dulcamara* L.: photosynthetic light dependence characteristics in relation to mild water stress[J]. *Oecologia*, 39:61-70
- Henskens FL, Battaglia M, Cherry ML, et al. 2001. Physiological basis of spacing effects on tree growth and form in *Eucalyptus globulus*[J]. *Trees*, 15:365-377
- Holmgren M. 2000. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation [J]. *Oikos*, 90:67-78
- Horton P, Ruban AV, Walters RG. 1996. Regulation of light harvesting in green plants[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 47: 655-684
- Huang YQ(黄玉清), Wang XY(王晓英), Lu SH(陆树华), et al. 2006. Studies of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of some dominant species in rocky desert area, Guangxi, China(岩溶石漠化治理优良先锋植物种类光合、蒸腾及水分利用效率的初步研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), 26(2):171-177
- Kozlowski TT (ed). 1981. Water De, cit and Plant Growth (下转第 126 页 Continue on page 126)

瞬间转化表达率依次为 45.45%、25%和 36.96%。

参考文献:

- 闫新甫. 2003. 转基因植物[M]. 北京: 科学出版社, 512—515
- 翟文学, 李晓兵, 田文忠, 等. 2000. 由农杆菌介导将白叶枯病抗性基因 Xa21 转入我国的 5 个水稻品种[J]. 中国科学(C 辑), 30(2): 200—206
- Dalton SJ, Bettany AJE, Timmis E, et al. 1999. Co-transformed, diploid *Lolium perenne*, *L. multiflorum* and *L. temulenrum* plants produced by microprojectile bombardment[J]. *Plant Cell Rep*, 18: 721—726
- Devereaux A. 2002. Transformation and over expression of a MnSOD gene in perennial ryegrass[J]. *Plant Cell Tiss Org*, 95: 111—116
- Hiei Y, Komari T, Kubo T. 1997. Transformation of rice mediated by *Agrobacterium tumefaciens*[J]. *Plant Mol Biol*, 35: 205—218
- Hiei Y, Ohta S, Komari T, et al. 1994. Efficient transformation of rice mediated by *Agrobacterium* and sequence analysis of the boundaries of the T-DNA[J]. *Plant*, 6(2): 271—282
- Huang X(黄霞), Huang XL(黄学林), Li Z(李哲). 2002. Factors affecting the early phase of *Agrobacterium*-mediated genetic transformation of banana(影响根癌农杆菌介导的香蕉基因转化早期的主要因素)[J]. *Acta Sci Nat Univ Sun-yatseni* (中山大学学报自然科学版), 41(5): 68—72
- Huang YH(黄益洪), Zhou MP(周森平), Ye XG(叶兴国). 2003. Study on the development of transgenic wheat mediated by *Agrobacterium tumefaciens*(农杆菌介导法获得小麦转基因植株的研究)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), 28(4): 510—515
- James DJ, Uratsu S, Cheng J, et al. 1993. Acetosyringone and osmoprotectants like betaine or proline synergistically enhance *Agrobacterium*-mediated transformation of apple[J]. *Plant Cell Rep*, 12: 559—563
- Jefferson RA. 1987. Assaying chime rice genes in plants: The GUS gene fusion system plant[J]. *Mol Biol Rep*, 5: 387—405
- Moore GA, Jacono CC, Neidigh JL, et al. 1992. *Agrobacterium*-mediated transformation of citrus stem segments and regeneration of transgenic plant[J]. *Plant Cell Rep*, 11: 238—242
- Nong YY(农友业), He YQ(何勇强), Qin Y(覃燕), et al. 2005. Study of influence factors on transformation of maize embryogenic callus by *Agrobacterium*(影响农杆菌介导玉米愈伤组织遗传转化因素的研究)[J]. *Guihaia*(广西植物), 25(2): 142—144
- Rashid H, Yokoi S, Toriyama K, et al. 1996. Transgenic plant production mediated by *Agrobacterium* in indica rice[J]. *Plant Cell Rep*, 15: 727—730
- Tian WZ(田文忠), Iann R, Elunialai S, et al. 1994. Factors influencing the plant regeneration frequency in indica rice callus cultures(提高籼稻愈伤组织再生频率的研究)[J]. *Acta Genet Sin*(遗传学报), 21(3): 215—18
- Vain P, Michael D, John J. 1993. Osmotic treatment enhances particle bombardment mediated transient and stable transformation of maize[J]. *Plant Cell Rep*, 12: 84—88
- Wang L(王力), Zhang YS(张云孙), Chen Q(陈屹). 1999. Study on the influence factors of the frequency of *Agrobacterium*-mediated transformation in rice(*Oryza sativa* L.) (影响根癌农杆菌转化水稻频率的因素研究)[J]. *J Yunnan Univ*(云南大学学报), 21(2): 116—119
- Zhou LY(周玲艳), Jiang DG(姜大刚), Wu H(吴豪). 2003. Optimization of the conditions of *Agrobacterium*-mediated transformation in *Oryza sativa*(农杆菌介导水稻转化条件的优化)[J]. *J South China Agric Univ*(Nat Sci Edi)(华南农业大学学报自然科学版), 24(3): 43—45
- Tenhunen JD, Percy RW, Lange OL. 1987. Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments [M]//Zeiger F, Farquhar GD, Cowan IR (eds). Stomatal Function. Stanford: Stanford University Press: 323—351
- Tyree MT, Sperry JS. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 40: 19—38
- Valladares F, Percy R. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photoinhibition in a Californian shrub during a dry El Nino year [J]. *Plant Cell Environ*, 25: 749—759
- Walker L. 1989. Automated measurement of leaf photosynthetic O₂ evolution as a function of photon flux density[M]. Philosophical transactions of the Royal Society, London B, 323: 313—326
- Whitehead D. 1998. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies[J]. *Tree Physiol*, 18: 633—644
- Xiang WS(向悟生), Li XK(李先琨), Lu SH(吕仕洪), et al. 2004. The daily dynamics of primary microclimatic factors in the different successional of karst vegetation in Guangxi(广西岩溶植被演替过程中主要小气候因子日变化特征)[J]. *Ecol Sci*(生态科学), 23(1): 25—31
- Xu DQ(许大全). 1997. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis(光合作用气孔限制分析中的一些问题)[J]. *Plant Physiol Commun*(植物生理学通讯), 4: 241—244

(上接第 61 页 Continue from page 61)

[M]//Woody Plant Communities, vol. VI. New York: Academic Press Inc: 582

- Leitsch J, Schnettger B, Critchley C, et al. 1994. Two mechanisms of recovery from photoinhibition in vivo: reactivation of photosystem II related and unrelated to D1-protein turnover [J]. *Planta*, 194: 15—21
- Li YB(李阳兵), Tan Q(谭秋), Wang SJ(王世杰). 2005. Current status, problems analysis and basic framework of karst rocky desertification research(喀斯特石漠化研究现状、问题分析与基本构架)[J]. *Sci Soil Water Conserv*(中国水土保持科学), 3(3): 27—34
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 45: 633—662
- Somersalo S, Krause GH. 1989. Photoinhibition at chilling temperature: uorescence characteristics of unhardened and cold-acclimated spinach leaves[J]. *Planta*, 177: 409—416
- Sparks J P, Black RA. 1999. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation[J]. *Tree Physiol*, 19(7): 453—459
- Takahiro E, Toshinori O, Masasyuki T, et al. 2002. Estimation of net photosynthetic rate based on in-situ hyperspectral data [J]. *Agric Fore Methodol*, 41: 564—570