

贵州山区 3 种木本植物无机碳利用特性的比较

邢德科¹, 吴沿友^{2*}, 王 瑞³, 付为国¹, 杭红涛², Qaiser JAVED¹

(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; 3 贵阳学院食品与制药工程学院, 贵阳 550003)

摘 要:以生长在喀斯特高原地区玉舍国家森林公园内的成熟银鹊树(*Tapiscia sinensis*)、白栎(*Quercus fabri*)和亮叶桦(*Betula lumini fera*)为实验材料, 通过对光合作用、叶绿素含量、叶绿素荧光参数、羧化效率(CE)、呼吸速率(Resp)、碳酸酐酶活性(WA)以及稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)等指标的测定, 分析 3 种植物不同的无机碳利用特性, 为该区生态环境修复选择合适的建群植物种提供依据。结果显示: (1) 银鹊树、白栎和亮叶桦分布都较为广泛, 银鹊树生长的最佳土壤 pH 是 4.5~5.5, 而白栎更倾向于中性到弱酸性土壤, 肥沃的酸性土壤则更有益亮叶桦生长; 白栎和亮叶桦都能忍受干旱和贫瘠, 但是银鹊树不能忍受干旱和高温。(2) 银鹊树叶片的 P_n 、 T_r 和 G_s 显著大于白栎和亮叶桦, 亮叶桦和白栎的 P_n 、 T_r 和 G_s 分别是银鹊树的 69.5%、48.2%、66.7% 和 28.6%、21.7%、22.2%; 亮叶桦叶绿素含量均为银鹊树和白栎的 2 倍, 但 3 种植物间的 WUE 则无显著差异。(3) 3 个树种叶片净光合速率均随着 CO_2 浓度升高呈持续上升的趋势, 但它们之间的 CO_2 补偿点和饱和点明显不同。其中, 银鹊树和亮叶桦的 CO_2 补偿点均低于 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 而白栎的则在 $250 \sim 300 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间; 银鹊树的 CO_2 饱和点在 $1\ 200 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右, 亮叶桦则在 $2\ 300 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右, 而白栎的 CO_2 饱和点明显高于 $2\ 300 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。(4) 3 个树种的 CE、Resp 和 WA 均为银鹊树 > 亮叶桦 > 白栎; 而 $\delta^{13}\text{C}$ 值则以银鹊树最低, 亮叶桦和白栎较高。其中, 白栎和亮叶桦的 CE、Resp、WA 分别为银鹊树的 5.1%、25.7%、4.0% 和 45.3%、54.6%、6.8%, 且树种间差异显著; 白栎和亮叶桦的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于银鹊树。研究表明, 银鹊树能够吸收大气中的 CO_2 或者在高活性碳酸酐酶作用下转化利用细胞内的 HCO_3^- , 它拥有较高的 CO_2 利用能力及无机碳同化效率, 因而能够拥有较高的产能; 亮叶桦只能获取大气中的 CO_2 作为无机碳源, 但它对 CO_2 的利用能力也较高, 其产能仅次于银鹊树; 白栎同样只能获取大气中的 CO_2 作为无机碳源, 同时它对大气中 CO_2 的捕获、利用能力均低于银鹊树和亮叶桦, 因而白栎生长非常缓慢, 造成其本身对无机碳的需求也最低, 所以其产能最低。

关键词: 木本植物; 喀斯特地区; 碳酸酐酶; 光合作用; 稳定碳同位素

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Inorganic Carbon Utilization Traits of Three Woody Species Growing in the Mountain Area of Guizhou Province

XING Deke¹, WU Yanyou^{2*}, WANG Rui³, FU Weiguo¹, HANG Hongtao², Qaiser JAVED¹

(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 550002, China; 3 Food and Pharmaceutical Engineering Institute, Guiyang College, Guiyang 550003, China)

收稿日期: 2014-11-16; 修改稿收到日期: 2015-02-05

基金项目: 贵州省社会发展攻关项目(黔科合 SY[2010]3043); 国家自然科学基金(31301243, 31070365, 41201577); 江苏大学引进人才科研启动基金(13JDG030)

作者简介: 邢德科(1983—), 男, 博士, 助理研究员, 主要从事农业生物环境研究。E-mail: xingdeke@hotmail.com

* 通信作者: 吴沿友, 博士, 教授, 主要从事环境地球化学研究。E-mail: wuyanyou@mail.gyig.ac.cn

Abstract: The mature *Tapiscia sinensis*, *Quercus fabri* and *Betula luminifera* which grew in the Yushe National Forest Park of karst plateau area were selected as experimental materials. Differences of photosynthetic inorganic carbon utilization traits between these three species were analyzed through the determination of photosynthesis, chlorophyll content, chlorophyll a fluorescence (Chlf), carboxylation efficiency (CE), respiration rate (*Resp*), carbonic anhydrase activity (WA) and stable carbon isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$), so as to select appropriate plants for community construction, finally achieve the recovery and restoration of this ecological environment. Results showed that: (1) *T. sinensis*, *Q. fabri* and *B. luminifera* were widely distributed. The optimal soil pH for *T. sinensis* was 4.5—5.5, while *Q. fabri* would prefer neutral to sub-acidity soil and fertile acidic erinaceous soil was good for *B. luminifera*. *Q. fabri* and *B. luminifera* were resistant to drought and barren, but *T. sinensis* was not resistant to drought and high temperature. (2) P_n , T_r and G_s of leaf of *T. sinensis* were significantly higher than that of *Q. fabri* and *B. luminifera*. The P_n , T_r and G_s in *B. luminifera* and *Q. fabri* were only 69.5%, 48.2%, 66.7% and 28.6%, 21.7%, 22.2% of *T. sinensis*, respectively. The chlorophyll content of *B. luminifera* was twice of that in *T. sinensis* and *Q. fabri*, but WUE of them had no significant difference. (3) Net photosynthetic rates in leaves of these three plant species increased as CO_2 concentration increased, but the CO_2 compensation and saturation points between these three plant species were significantly different. CO_2 compensation points of *T. sinensis* and *B. luminifera* were lower than $50 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, while compensation point of *Q. fabri* was between 250—300 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. CO_2 saturation point of *T. sinensis* was approximately 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, *B. luminifera* was approximately 2 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, while saturation point of *Q. fabri* was significantly higher than 2 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. (4) CE, *Resp* and CA activities of these three plant species were in the order: *T. sinensis* > *B. luminifera* > *Q. fabri*; while $\delta^{13}\text{C}$ of *T. sinensis* was the lowest, while the values of $\delta^{13}\text{C}$ of *B. luminifera* and *Q. fabri* were higher. CE, *Resp* and CA activities in *Q. fabri* and *B. luminifera* were only 5.1%, 25.7%, 4.0% and 45.3%, 54.6%, 6.8% of *T. sinensis*, respectively, and they varied significantly with different plant species. The values of $\delta^{13}\text{C}$ of *Q. fabri* and *B. luminifera* were significantly higher than that of *T. sinensis*. The results indicated that *T. sinensis* could obtain inorganic carbon from atmospheric CO_2 or intracellular bicarbonate by CA with higher activity and its CO_2 utilization ability and inorganic carbon assimilation efficiency was also higher, as a result, its production was higher. *B. luminifera* could only absorb inorganic carbon from atmospheric CO_2 , but it had higher CO_2 utilization ability, its production was lower than that of *T. sinensis* but higher than that of *Q. fabri*. *Q. fabri* could only absorb inorganic carbon from atmospheric CO_2 too, its CO_2 capture and utilization ability was also lower than that of *T. sinensis* and *B. luminifera*. Its requirement of inorganic carbon was the least. So it grew slowly, and its production was the lowest.

Key words: woody species; karst region; carbonic anhydrase; photosynthesis; stable carbon isotope

在中国西南亚热带地区,喀斯特地形占地 34 万 km^2 ,常常遭受严重的土地沙漠化侵扰,不利于作物生长以及生态环境的可持续发展^[1]。喀斯特生境高度异质性,土壤偏碱性,喀斯特地区地表岩溶水中的 HCO_3^- 浓度大约为 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,还极易形成特有的岩溶干旱,而且土壤瘠薄,致使该地区植物生长非常缓慢^[1-3]。而玉舍国家森林公园位于素有“煤都”之称的中国水城县,植物和土壤常常遭受酸雨的影响^[4]。酸雨以及碳酸钙的快速溶解引起该喀斯特地区土壤碱性的降低,进而引起土壤溶液中 CO_3^{2-} 和 HCO_3^- 的减少^[5]。黔中喀斯特植被自然恢复演替过程中,土壤 pH 值逐渐降低,到次生乔林阶段以后趋于稳定^[6]。随着该地区土壤溶液中 HCO_3^- 浓度的降低,植物光合作用主要依赖于植物捕获大气中

CO_2 的能力。受到该喀斯特高山地区弱酸性的影响,植物不能正常生长,致使该喀斯特生态环境极易遭受破坏,生态恢复变得非常困难。因此,生物多样性的开发对于喀斯特景观保护以及退化生态系统的恢复显得极其重要^[7-8]。很多造林工程已经开展很长时间,但是受恶劣生境的影响,以及在植物生理对环境胁迫响应方面缺乏足够的调查研究工作,使得这些造林计划都不完全成功^[9]。在这些异质性环境中,选择合适的植物种类对于成功恢复植被显得至关重要^[10]。

银鹊树(*Tapiscia sinensis*)属省沽油科,是第三纪孑遗植物。它有较长的结荚期,较慢的自然更新能力,原始林又经常被砍伐,因此银鹊树变得越来越稀有,已成为中国特有的濒危植物^[11]。银鹊树在景

观美化及科学研究方面属于珍贵物种,但是至今对于银鹊树光合作用方面的研究都较少。白栎(*Quercus fabri*)则属山毛榉科,它的果实在中国经常被用于制作不同的传统绿色食物^[12]。白栎主要生长在中国南部和西南部,属于喜光植物并能够忍受干旱及低营养的环境^[13]。亮叶桦(*Betula luminifera*)属桦木科,主要生长于中国的广东、广西、湖北、四川、重庆、贵州和云南省^[14],它比较适应温湿气候和酸性沙质土壤,也能很好地适应干旱与低营养环境。有研究表明,白桦的高产量与其较大叶面积以及冠层上部对净光合速率有较大贡献有关^[15]。目前许多研究都集中在孑遗植物的分布以及生态特性上^[16-17],如孑遗植物银杏(*Ginkgo biloba* L.)的光合能力高于其它裸子、被子植物,它广泛分布于全球各地^[18]。孑遗植物银鹊树生长分散,在喀斯特山区分布虽广,但多以零星分布为主,并作为国家三级保护乔木树种^[11]已在国内多地引种成功,玉舍国家森林公园在小面积引种造林方面也初步取得成功。白栎是喀斯特山区常见的先锋乔木树种之一,常被作为喀斯特山区植被恢复的模式植物来研究^[13],而亮叶桦在贵州山区多为野生,极少栽培,但也是山区造林的先锋树种,对喀斯特山区的水土保持具有良好的促进作用^[14]。开展银鹊树与白栎、亮叶桦光合特性的对比研究有助于我们对孑遗及濒危植物的合理保护,同时为岩溶地区植被恢复优势物种的选择提供理论依据。

光合活性能够代表植物的生长潜能^[19-20],对叶绿素荧光参数的测定能够评估植物光合结构的完整性及光合效率的大小^[21],同时反映植物的光合活性^[22]。植物的光合速率受叶绿素含量或者非气孔限制的影响,非气孔限制主要依赖于能够影响羧化效率(CE)的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶的活性大小^[23-24]。高光合活性与高 CE 则表明植物拥有较高的 CO₂ 捕获与同化效率。细胞呼吸作用是葡萄糖氧化成 CO₂ 和水的过程,该过程中释放的能量被以 ATP 的形式储存起来,并被用于细胞中所有耗能的代谢活动中,诸如光合作用、生物合成、气孔运动以及有机溶质通过隔膜的转运等^[25]。

碳酸酐酶(CA, EC 4.2.1.1)在光合作用过程中同样发挥着重要作用,较高的活性有利于植物光合作用的进行^[26]。CA 广泛分布于动物、植物、原核细菌与真核细菌中,参与各种各样的生理过程,催化细胞中 HCO₃⁻ 向 CO₂ 和水的转化^[27-28]。陆生植物对 HCO₃⁻ 的利用主要依赖于 CA 的分解调节作

用^[29-30],CA 活性越高,其转化 HCO₃⁻ 的能力就越强。稳定同位素技术可用于鉴别元素来源,植物中稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)随着碳代谢途径与光合作用过程中的无机碳来源的变化而变化^[31]。通过对外源 HCO₃⁻ 稳定碳同位素的标记,能够示踪植物获取的 CO₂ 是否来自 CA 催化转化 HCO₃⁻ 分解生成的 CO₂。通过稳定碳同位素的标记与稳定碳同位素组成的测定,能够计算获得构树 [*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent] 的 HCO₃⁻ 利用份额,通过测定 $\delta^{13}\text{C}$ 能够示踪光合作用过程中无机碳源的代谢途径^[26,32]。

植物在碳源充足及固碳效率较高的情况下能够展现出较高的光合效率。遭受喀斯特逆境情况下,许多植物气孔关闭,引起光合作用过程中碳源不足,植物生长受到抑制。然而,孑遗植物银鹊树能够在玉舍国家森林公园良好生长,本研究通过对光合作用、叶绿素荧光参数、叶绿素含量、CA 活性与 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定,考察贵州山区这 3 种木本植物的不同光合无机碳同化效率,分析 3 种木本植物 CO₂ 获取及同化特点,最终探讨这 3 个植物种不同的无机碳获取机制。

1 材料和方法

1.1 实验地点

实验在 2012 年 5 月份进行,采样点位于贵州省水城县玉舍国家森林公园(26.58°N, 104.82°E),公园主要由喀斯特地貌组成,最高海拔达 2 100 m。年降雨量在 940~1 450 mm 之间,2012 年平均降水量为 1 220 mm,最大降水量在 5~10 月份,虽然降水充足,但时空分布不均。冬冷夏凉,年平均气温在 12.3 °C 左右,最高温度 19.8 °C,最低温度 3 °C。年均日照时数 1 553.1 h,空气相对湿度 63.7%,大气压只有 78 kPa,CO₂ 浓度大约为 395 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。玉舍国家森林公园内同一地点的处于成熟期的银鹊树(6 年生)、白栎(10 年生)与亮叶桦(8 年生)被选为实验材料。土壤样品同样于 2012 年 5 月份分别取自 3 种植物根系周围,并被带回实验室检测其理化性质。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 土壤理化性质 将每种植物根系周围重复 3 次采集的土样风干、研磨后按相同比例混匀,过 0.25 mm 筛后再分成 3 份,重复 3 次测定其理化性质。土壤 pH 用电极法测定,水土比为 5 : 1; HCO₃⁻ 浓度采用中和滴定法测定;铵态氮含量采用

凯氏定氮法测定;土壤速效钾被 NH_4OAc 浸提后用火焰光度法测定;有机质含量用高温干烧法测定。

1.2.2 光合作用参数 在晴朗天气的 9:30~11:00 期间,用便携式光合测量系统 Li-6400 (Li-COR, Lincoln, NE, USA) 测定 3 种植物第 4 片完全展开叶的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 与气孔导度 (G_s), 实验重复 5 次。测量期间光合有效辐射、气温及 CO_2 浓度分别为 $1\,000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $18\ ^\circ\text{C}$ 、 $400\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。水分利用效率 (WUE) 通过方程式 (1) 计算获得:

$$WUE = P_n / T_r \quad (1)$$

同时,测定净光合速率对 CO_2 的响应曲线,据此拟合直角双曲线方程 (2),再通过方程计算 $A_{\max}$ 、 CE 以及 $Resp$:

$$A = \frac{CE \cdot C_i \cdot A_{\max}}{CE \cdot C_i + A_{\max}} - Resp \quad (2)$$

C_i 是胞间 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), $A_{\max}$ 是 CO_2 饱和时的净光合速率, $Resp$ 是叶片呼吸速率,羧化效率 (CE) 是曲线起始斜率。用于测定光合作用对 CO_2 响应曲线的 CO_2 浓度梯度为: 2 300、2 000、1 500、1 200、1 000、800、600、400、350、300、250、200、150、120、100、80、50、 $50\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。光合有效辐射与温度分别是 $1\,000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $18\ ^\circ\text{C}$ 。

1.2.3 叶绿素荧光参数 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, 每个植物种重复测定 5 次。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 最大量子产额 (F_v/F_m) 则通过 $(F_m - F_0)/F_m$ 被计算获得。

1.2.4 叶绿素含量 植物第 4、5 片完全展开叶被用于测量叶绿素含量, 每种植物重复测定 5 次。叶绿素含量测定参照李合生等^[33] 方法。用紫外分光光度计 (Labtech UV-2000, Boston, USA) 测定。

1.2.5 碳酸酐酶活性 植物的第 4、5 片完全展开叶被用于碳酸酐酶活性 (WA) 的测定, 每种植物重复测定 5 次。称取植物叶片 0.1~0.2 g, 放到预冷的研钵中, 迅速加入液氮, 再加入 3 mL $10\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 巴比妥钠缓冲液 (含巯基乙醇 $50\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 8.3) 进行研磨, 取研磨液倒入 5 mL 的离心管中, 离心管置于冰浴中 20 min 后, 在 $12\,000\ \text{g}$ 离心

5 min, 取上清液, 冷藏待用。

CA 活性的测定采用改进 pH 计法^[34-35]。保持反应系统在 $0\sim2\ ^\circ\text{C}$, 取待测上清液 $50\sim1\,000\ \mu\text{L}$, 加入到含 4.5 mL 的巴比妥钠缓冲液 ($20\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$, pH 8.3) 的反应容器中, 然后迅速加入 3 mL 预冷的 ($0\sim2\ ^\circ\text{C}$) 饱和 CO_2 蒸馏水, 用 pH 电极监测反应体系 pH 值变化, 记下 pH 值下降一个单位 (例如 pH 值从 8.2 到 7.2) 所需的时间 (记为 t), 同时记录在酶失活条件下 pH 值下降一个单位所需的时间 (记为 t_0), 酶的活力用 $WA (\text{U} \cdot \text{g}^{-1})$ 表示。

$$WA = t/t_0 - 1。$$

1.2.6 $\delta^{13}\text{C}$ 测定 植物的第 1 片完全展开叶被用于 $\delta^{13}\text{C}$ 的测定。植物叶片经烘干、粉碎、过筛后, 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。

1.3 数据分析

所有实验数据采用 SPSS 13.0 统计软件及 Excel 软件进行统计分析并做图。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质与植物生态特性的比较

测定结果表明, 3 种木本植物立地土壤呈弱酸性 (pH 5.41), 大气 CO_2 很难溶于土壤溶液中, HCO_3^- 浓度仅为 $0.02\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 远低于其它喀斯特地区背景值; 其铵态氮含量为 $11.01\ \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效钾含量 ($31.53\ \text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 也较低, 相比于中国其它地区, 有机质含量 (6.43%) 则较高。银鹊树、白栎和亮叶桦分布都较为广泛 (表 1)。孑遗植物银鹊树生长的最佳土壤 pH 是 4.5~5.5, 而白栎更倾向于中性到弱酸性土壤, 肥沃的酸性土壤则对亮叶桦的生长有益; 白栎和亮叶桦都能忍受干旱和贫瘠, 但是银鹊树不能忍受干旱和高温。

2.2 植物叶片光合作用相关参数的比较

表 2 显示, 银鹊树叶片的 P_n 、 T_r 和 G_s 显著大于白栎和亮叶桦, 亮叶桦又显著高于白栎, 亮叶桦和白栎的 P_n 、 T_r 和 G_s 分别是银鹊树的 69.5%、48.2%、66.7% 和 28.6%、21.7%、22.2%; 但 3 种植物间的 WUE 则无显著差异; 亮叶桦叶绿素含量显著高于银鹊树和白栎, 而后两者叶绿素含量相同, 它们为亮叶桦的 50.6%。银鹊树和亮叶桦 F_v/F_m 值相近, 两者均显著显著高于白栎; 而白栎的 F_0 值最大, 亮叶桦的则最低, 且三者间均存在显著性差异。

表 1 3 种木本植物生态特性比较

Table 1 Comparison of ecological characteristics in three woody plants

项目 Item	银鹊树 <i>T. sinensis</i>	白栎 <i>Q. fabri</i>	亮叶桦 <i>B. luminifera</i>
孑遗植物 Relict plant	是 Yes	否 No	否 No
共同分布 Common distribution	浙江、江西、湖北、四川、云南、广西、贵州、陕西 Zhejiang, Jiangxi, Hubei, Sichuan, Yunnan, Guangxi, Guizhou, Shaanxi		
不同分布 Different distribution	安徽、福建、湖南 Anhui, Fujian, Hu'nan	安徽、福建、湖南、江苏、河南、广东 Anhui, Fujian, Hu'nan, Jiangsu, Henan, Guangdong	甘肃、广东 Gansu, Guangdong
适应 Resistant	寒冷、高湿、弱酸性土壤、高海拔 Cold, high humidity, subacidity soil, high altitude	凉爽、干旱、贫瘠、污染、灰尘、风、弱酸性土壤、高海拔 Cool, drought, barren, pollution, dust, wind, subacidity soil, high altitude	干旱、贫瘠、潮湿、富酸性沙质土、高海拔 Drought, barren, humidification, fertile acidic arenaceous soil, high altitude
不适应 Not resistant	高温、干旱、涝 High temperature, drought, waterlog	移植、涝 Transplant, waterlog	阴暗、高温、涝 Darkness, high temperature, waterlog

表 2 3 种木本植物叶片光合作用相关参数比较

Table 2 The photosynthesis related parameters in leaves of three woody plants

参数 Parameter	银鹊树 <i>T. sinensis</i>	白栎 <i>Q. fabri</i>	亮叶桦 <i>B. luminifera</i>
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	19.75±0.590a	5.64±0.830c	13.72±1.030b
蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	2.76±0.120a	0.60±0.010c	1.33±0.070b
气孔导度 $G_s/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.27±0.001a	0.06±0.009c	0.18±0.007b
水分利用效率 $WUE/(\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1})$	7.19±0.490a	9.45±1.520a	10.27±0.230a
叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg · g ⁻¹)	1.56±0.003b	1.56±0.003b	3.08±0.003a
光系统Ⅱ最大量子产额 F_v/F_m	0.82±0.002a	0.77±0.003b	0.83±0.002a
初始荧光 F_0	625.08±14.640b	703.66±5.211a	514.34±18.868c

注:数据为平均值±标准误差(n=5);同行不同字母表示树种间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。

Note: The data are mean±SE(n=5); The different letters in the same row indicate significant difference at 0.05 level. The same as below.

以上结果说明银鹊树吸收利用大气中 CO₂ 的能力明显高于白栎和亮叶桦,白栎则受限于较小的气孔导度及净光合速率,对大气中 CO₂ 的利用效率较低。银鹊树和亮叶桦对土壤弱酸性环境具有更好的适应性,而白栎光系统Ⅱ反应中心的活性受到较大影响。

2.3 植物叶片光合作用对 CO₂ 响应曲线的比较

图 1 显示,3 个树种叶片净光合速率随着 CO₂ 浓度的升高均表现出持续上升的趋势,但它们之间的 CO₂ 补偿点和饱和点明显不同。其中,银鹊树和亮叶桦都拥有较低的 CO₂ 补偿点,均低于 50 μmol · mol⁻¹,而白栎的 CO₂ 补偿点则在 250~300 μmol · mol⁻¹之间,远高于银鹊树和亮叶桦;同时,银鹊树的 CO₂ 饱和点在 1 200 μmol · mol⁻¹左右,亮叶桦则在 2 300 μmol · mol⁻¹左右,而白栎的 CO₂ 饱和点明显高于 2 300 μmol · mol⁻¹。说明 CO₂ 浓度的升高在一定程度上有助于 3 个物种净光合速率的增加,且银鹊树和亮叶桦利用大气中 CO₂ 的能力强于白栎。

2.4 植物叶片碳同化利用相关参数的比较

表 3 显示,各木本植物叶片的最大净光合速率

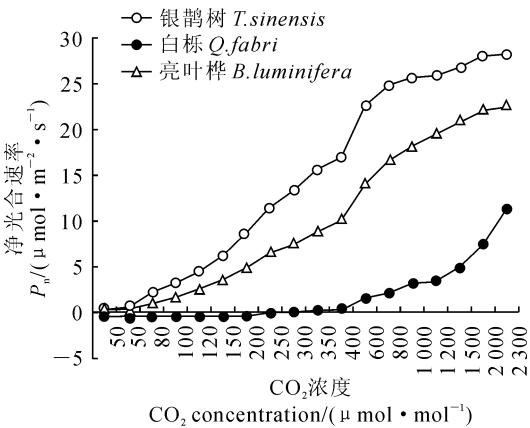


图 1 3 种木本植物叶片光合作用对 CO₂ 响应曲线

Fig. 1 The P_n -Ca curves in leaves of three woody plants (在饱和 CO₂ 浓度下的同化速率)以白栎最高(高于 50 μmol · m⁻² · s⁻¹),银鹊树居中,亮叶桦最低,且三者之间均存在显著性差异($P<0.05$)。它们的羧化效率(CE)、呼吸速率($Resp$)和碳酸酐酶活性(WA)均以银鹊树最高,亮叶桦居中,白栎最低;而稳定性同位素组成($\delta^{13}\text{C}$ 值)则以银鹊树最低,亮叶桦和白栎较高。其中,白栎的 CE、 $Resp$ 、WA 分别为银鹊树的 5.1%、25.7%和 4.0%,而亮叶桦则分

表 3 3 种木本植物叶片碳同化利用相关参数的比较

Table 3 The carbon assimilation related parameters in leaves of three woody plants

参数 Parameter	银鹊树 <i>T. sinensis</i>	白栎 <i>Q. fabri</i>	亮叶桦 <i>B. luminiifera</i>
最大净光合速率 $A_{\max}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	39.47±0.994b	50.00±50.039a*	32.87±0.590c
羧化效率 $CE/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.12±0.015a	0.01±0.001c	0.05±0.003b
呼吸速率 $Resp/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	5.00±1.105a	1.29±0.395c	2.73±0.358b
碳酸酐酶活性 $WA/(\text{U} \cdot \text{g}^{-1})$	8 962.91±1 267.900a	355.16±39.220c	605.19±29.650b
稳定碳同位素组成 $\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$	-28.34±0.016a	-26.16±0.009b	-26.16±0.014b

别为银鹊树的 45.3%、54.6% 和 6.8%，且树种间差异均达到显著水平 ($P < 0.05$)；白栎和亮叶桦的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著高于银鹊树，但白栎和亮叶桦之间则相同。以上结果说明在高活性碳酸酐酶的调节作用下，银鹊树拥有较高的碳同化及代谢效率，导致其稳定碳同位素组成变得更为偏负；白栎的碳合成及代谢效率最低，生长缓慢；亮叶桦的碳酸酐酶活性稍高于白栎，它能够拥有高于白栎的碳合成及代谢效率。

3 讨 论

大气中 CO_2 主要以自由扩散的方式通过气孔进入植物细胞间隙，再通过叶肉细胞壁到达羧化位点^[19]。光合作用效率随着气孔导度的季节性变化而变化^[36]。本实验中，大气中 CO_2 能够较为容易地通过气孔进入银鹊树叶片的细胞间隙，并被固定在羧化位点，相反，白栎获取以及固定大气中 CO_2 的能力最弱，亮叶桦则稍强于白栎。 WUE 反映了植物在单位水分流失情况下的无机碳获取能力^[37]，本实验结果显示银鹊树、白栎和亮叶桦在同等水分流失情况下具有相同的无机碳获取能力，但是银鹊树和亮叶桦利用大气中 CO_2 的能力强于白栎。因此，银鹊树吸收利用大气中 CO_2 的能力最强，亮叶桦次之，白栎最低。

银鹊树和亮叶桦对玉舍国家森林公园生境表现出更好的适应性。同亮叶桦相比，银鹊树的光系统 II 的光化学效率没有受到叶绿素含量减少的影响。光系统 II 反应中心的活性能够通过 F_0 的值来反映，热耗散的增加会引起 F_0 的降低，而 F_0 的增加说明光系统 II 反应中心活性降低。据此来判断，亮叶桦光系统 II 热耗散增加，白栎光系统 II 反应中心则活性降低；银鹊树能够更好地生长，白栎生长则相对较为缓慢。

有的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^[30]。高活性 CA 能够催化胞内 HCO_3^- 转化为 CO_2 ，并为植物光合作用提供另一个碳源。银鹊树利用 HCO_3^- 的能力较强，而白栎和亮叶桦则只能吸收利用大气中的 CO_2 ，银鹊树除了利用大气中的 CO_2 外，还利用了细胞内的 HCO_3^- 作为另一个无机碳源。虽然该地土壤中的 HCO_3^- 浓度非常低，然而银鹊树拥有较强的 $Resp$ ，其根系呼吸同样最强，那么由此产生的 CO_2 也最多，当 CO_2 溶于根系周围的土壤溶液中后，立即形成 HCO_3^- 并被银鹊树根部再吸收，输送到植物叶片，同时细胞质中高活性的 CA 加速催化转化 HCO_3^- 为 CO_2 ，较强的 CE 和光合作用则加速了 CO_2 的固定和同化效率。因此，白栎和亮叶桦光合作用的无机碳源只能来自大气中的 CO_2 ，而银鹊树则既能吸收大气中的 CO_2 ，同时还能转化利用细胞内的 HCO_3^- 。所以，这 3 种植物的生物量生产率大小依次为：银鹊树 ($1\,219.18\text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)^[38] > 亮叶桦 ($0.10\text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)^[39] > 白栎 ($0.05\text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)^[40]。银鹊树对于贵州省水城县玉舍国家森林公园弱酸性土壤的适应能力强于白栎和亮叶桦。

综上所述，本研究中的 3 种木本植物都能够适应贵州省水城县玉舍国家森林公园弱酸性的土壤环境，并且分布广泛。但它们拥有不同的光合无机碳利用特性。银鹊树的净光合速率、气孔导度、羧化效率、呼吸速率、光系统 II 最大量子产额与碳酸酐酶活性都最高，它既能吸收利用大气中的 CO_2 又能在碳酸酐酶作用下转化利用细胞内的 HCO_3^- ，所以银鹊树吸收和同化利用无机碳的效率最高，产能最高。亮叶桦只能吸收利用大气中的 CO_2 ，但是它同化利用 CO_2 的效率和产能仅次于银鹊树。白栎对喀斯特环境的适应能力最弱，白栎吸收以及同化利用 CO_2 的效率也最低，但是白栎生长缓慢，所以它对无机碳的需求同时也是最低的，其产能也最低。

参考文献:

- [1] YUAN D X. On the Karst ecosystem[J]. *Acta Geologica Sinica*, 2001, **75**(3): 336—338.
- [2] LIU C C, LIU Y G, FAN D Y, *et al.* Plant drought tolerance assessment for re-vegetation in heterogeneous karst landscapes of southwestern China[J]. *Flora*, 2012, **207**(1): 30—38.
- [3] YAN J H, LI J M, YE Q, *et al.* Concentrations and exports of solutes from surface runoff in Houzhai Karst Basin southwest China[J]. *Chemical Geology*, 2012, 304/305: 1—9.
- [4] ZHAO H Y(赵宏娅), LI X(李 霄). A preliminary analysis of urban acid rain situation in Guizhou[J]. *Journal of Guizhou Meteorology* (贵州气象), 2009, **33**(4): 29—30 (in Chinese).
- [5] KIEBER R J, RUDOLPH K A, BURGESS S K, *et al.* Effect of acid rain on alkalinity and calcium carbonate dissolution in the albemarle sound of North Carolina, USA[J]. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 1998, **114**(2): 63—71.
- [6] SI B(司 彬), YAO X H(姚小华), *et al.* A study on soil physical and chemical properties in the process of vegetation succession in Karst area in central Guizhou. [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2008, **30**(6): 1 122—1 125 (in Chinese).
- [7] LI C, XIONG, K N, *et al.* Process of biodiversity research of karst areas in China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(4): 192—200.
- [8] ZHANG C Y, ZHAO Y Z, *et al.* Species-habitat associations in a northern temperate forest in China[J]. *Silva Fennica*, 2012, **46**(4): 501—519.
- [9] LI X M, CHEN M J, LI J, *et al.* Effect of endophyte infection on chlorophyll a fluorescence in salinity stressed rice[J]. *Biologia Plantarum*, 2014, **58**(3): 589—594.
- [10] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究[M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 2003: 54—55.
- [11] XIE CH P(谢春平). A review of research advances in rare and endangered plant *Tapiscia sinensis*[J]. *Subtropical Plant Science* (亚热带植物科学), 2006, **35**(4): 71—74 (in Chinese).
- [12] WANG Y R(汪玉如), LIU R L(刘仁林), LIAO W M(廖为明). Dynamic principle of mineral elements accumulating in the fruit of *Quercus fabri*[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis* (江西农业大学学报), 2009, **31**(1): 104—108 (in Chinese).
- [13] XIANG W H(项文化), TIAN D L(田大伦), YAN W D(闫文德), *et al.* Photosynthetic responses of *Quercus fabri* leaves to increase in CO₂ concentration and temperature[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 2004, **21**(3): 247—253 (in Chinese).
- [14] LI CH L(李成林). Study on the seedling growth rhythm of *Betula luminifera* H. Winkl. [J]. *Jour. of Fujian Forestry Sci. and Tech.* (福建林业科技), 2009, **36**(3): 41—43 (in Chinese).
- [15] WANG T L, TIGERSTEDT P M A, VIHERÄ-AARNIO A. Photosynthesis and canopy characteristics in genetically defined families of silver birch (*Betula pendula*)[J]. *Tree Physiology*, 1995, **15**(10): 665—671.
- [16] DÍTĚ D, HÁJEK M, HÁJKOVÁ P, *et al.* The occurrence of the relict plant, *Trichophorum pumilum*, in the Western Carpathians in the context of its distribution and ecology in Eurasia[J]. *Preslia*, 2013, **85**(3): 333—348.
- [17] GARCÍA M B. Life history and population size variability in a relict plant. Different routes towards long-term persistence[J]. *Diversity and Distributions*, 2008, **14**(1): 106—113.
- [18] JIN J(金 静), JIANG H(江 洪), YU SH Q(余树全), *et al.* Sex-linked photosynthetic physiologic research and the evolutionary ecological analysis in relict plant *Ginkgo biloba* L. [J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(3): 1 128—1 136 (in Chinese).
- [19] MOONEY H A. The carbon balance of plants[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1972, 3: 315—346.
- [20] 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: 219—231.
- [21] ROHÁČEK K, BARTÁK M. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence; basic concepts, useful parameters, and some applications[J]. *Photosynthetica*, 1999, **37**(3): 339—363.
- [22] 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.
- [23] GITELSON A A, GRITZ Y, MERZLYAK M N. Relationships between leaf chlorophyll content and spectral reflectance and algorithms for non-destructive chlorophyll assessment in higher plant leaves[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, **160**(3): 271—282.
- [24] LI Y F, LUO A C, MUHAMMAD J H, *et al.* Effect of phosphorus deficiency on leaf photosynthesis and carbohydrates partitioning in two rice genotypes with contrasting low phosphorus susceptibility[J]. *Rice Science*, 2006, **13**(4): 283—290.
- [25] TERRY N, ULRICH A. Effects of phosphorus deficiency on the photosynthesis and respiration of leaves of sugar-beet[J]. *Plant Physiology*, 1973, **51**(1): 43—47.
- [26] 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.
- [27] BADGER M R, PRICE G D. The role of carbonic anhydrase in photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45: 369—392.
- [28] SASAKI H, HIROSE T, WATANABE Y, *et al.* Carbonic anhydrase activity and CO₂-transfer resistance in Zn-deficient rice leaves[J]. *Plant Physiology*, 1998, **118**(3): 929—934.

- [29] 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): 1 659—1 668.
- [30] 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**(12): A1 148—A1 148.
- [31] 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**(7 018): 779—782.
- [32] 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.
- [33] 李合生, 孙 群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 134—137.
- [34] WILBUR K M, ANDERSON N G. Electrometric and colorimetric determination of carbonic anhydrase[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1948, **176**(1): 147—154.
- [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]//ZENG D. Future Intelligent Information Systems. LNEE 86. Pp. 87—94. Springer, Berlin 2011.
- [36] AUBUCHON R R, THOMPSON D R, HINCKLEY T M. Environmental influences on photosynthesis within the crown of a white oak [J]. *Oecologia*, 1978, **35**(3): 295—306.
- [37] GUO W H, LI B, ZHANG X S, *et al.* Effects of water stress on water use efficiency and water balance components of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* in the soil-plant-atmosphere continuum[J]. *Agroforestry Systems*, 2010, **80**(3): 423—435.
- [38] TAO J CH(陶金川), ZONG SH X(宗世贤), YANG ZH B(杨志斌). The allocation of the biomass and energy in *Tapiscia sinensis*[J]. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 1990, **14**(4): 319—327(in Chinese).
- [39] NING CH(宁 晨), YAN W D(闫文德), YE SH J(叶生晶), *et al.* Biomass and productivity of *Betula luminifera* and Italian popular mixed-forests ecosystem in karst city[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology* (中南林业科技大学学报), 2011, **31**(5): 161—166(in Chinese).
- [40] XU W J(徐雯佳), LIU Q J(刘琪璟), MA Z Q(马泽清), *et al.* Biomass of *Quercus fabri* population under different ecological restoration regimes in subtropical China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(3): 459—466(in Chinese).

(编辑: 裴阿卫)

封面植物介绍——秦岭石蝴蝶

秦岭石蝴蝶(*Petrocosmea qinlingensis* W. T. Wang), 隶属于苦苣苔科, 石蝴蝶属, 是本属分布最北缘的种, 为多年生宿根草本。叶 7~12 枚, 具长或短柄; 叶片草质, 宽卵形、菱状卵形或近圆形, 长 0.7~3 cm, 宽 0.7~2.8 cm, 顶端圆形或钝, 基部宽楔形, 边缘浅波状或有不明显圆齿, 两面疏被贴服短柔毛。花序 2~6, 顶生 1 花。花萼 5 裂达基部, 外面疏被短柔毛; 花冠淡紫色, 外面疏被贴服短柔毛, 内面在上唇被白色柔毛; 花冠筒长约 2.8 mm, 上唇长约 4.8 mm, 2 深裂, 下唇与上唇近等长, 3 深裂, 所有裂片近长圆形, 顶端圆形。可育雄蕊 2, 着生于近花冠基部。雌蕊长约 5 mm, 子房与花柱被开展的白色柔毛, 柱头小, 球形。花期 8~9 月。秦岭石蝴蝶花冠筒内面被毛, 与其近缘种中华石蝴蝶(*P. sinensis* Oliv.) 的区别是后者花冠筒内面无毛。

秦岭石蝴蝶是由我国著名分类学家王文采教授在 20 世纪 80 年代描述并命名的新物种。模式标本产地为陕西省勉县茶店, 之后近 30 年间的调查中, 均未发现其野生居群。直到近年, 在陕西省第二次野生植物资源调查和汉中市极小种群野生植物秦岭石蝴蝶、庙台槭资源调查中被重新发现。

秦岭石蝴蝶是秦岭地区特有的珍稀濒危野生植物, 一般生长于阴湿山谷岩石上, 群落上层为落叶阔叶林, 郁闭度比较高。由于其野生居群地理分布极为狭窄, 个体数量稀少, 已经被列入第一批国家二级重点保护野生植物, 具有较高的科研价值。

(图文分别由陕西理工学院 王勇、杨培君, 略阳县野生动植物保护管理站 李长波和勉县野生动植物保护管理站 樊荣 提供)