

DOI: 10.5846/stxb201812052660

张静, 李素慧, 宋海燕, 陈金艺, 王佳敏, 李若溪, 杨静, 陶建平, 刘锦春. 模拟喀斯特不同土壤生境下黑麦草对水分胁迫的生长和光合生理响应. 生态学报, 2020, 40(4): 1240-1248.

Zhang J, Li S H, Song H Y, Chen J Y, Wang J M, Li R X, Yang J, Tao J P, Liu J C. Growth and photosynthetic physiological responses of *Lolium perenne* L. to water stress in the simulated karst soil habitats. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(4): 1240-1248.

模拟喀斯特不同土壤生境下黑麦草对水分胁迫的生长和光合生理响应

张 静, 李素慧, 宋海燕, 陈金艺, 王佳敏, 李若溪, 杨 静, 陶建平, 刘锦春*

三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715

摘要:以多年生草本黑麦草为对象, 模拟喀斯特生境土壤特征设置浅而宽 (Shallow and wide, SW: 30×30×5 cm³) 和深而窄 (Deep and narrow, DN: 10×10×45 cm³) 两种土壤容器, 以正常降水量为对照供水 (W100%), 设减水 50% (W50%) 和减水 70% (W30%) 共 3 种水分处理进行盆栽实验, 探究了两种不同土壤生境中土壤水分变化对黑麦草生长及光合生理的影响, 以进一步理解喀斯特地区植物的适应对策。结果显示: (1) SW 生境对水分变化敏感, 随供水减少土壤含水量显著下降。轻度减水下植物叶面积增大, 光合速率提高, 地上部分生长得到促进, 但水分严重减少对其生长和光合生理有抑制作用, 但地上质量分数和水分利用效率却显著升高; (2) DN 生境保水能力较好, 随供水减少土壤水分含量下降较为平缓。叶片相对含水量、气孔导度和比叶面积在各水分处理之间差异不显著, 但严重减水条件下总生物量、地上质量分数和水分利用效率均有回升。研究表明: 浅而宽生境中植物倾向于通过提高地上部分的生长, 保持较高的光合速率, 并向地上部分分配较多生物量来应对水分胁迫; 而深而窄生境中植物会充分利用土壤空间条件, 促进根系的生长来提高对水分的吸收, 从而维持植物的生长。

关键词:石灰岩; 干旱; 地上生长; 生物量分配; 水分利用效率

Growth and photosynthetic physiological responses of *Lolium perenne* L. to water stress in the simulated karst soil habitats

ZHANG Jing, LI Suhui, SONG Haiyan, CHEN Jinyi, WANG Jiamin, LI Ruoxi, YANG Jing, TAO Jianping, LIU Jinchun*

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: In karst area, the soil thickness is uneven and the soil habitats are highly heterogeneous. Shallow soil habitats with shallow wide soil are formed on hilly slopes and deep soil habitats with deep narrow soil are formed in the rock trenches. Availabilities of underground space and soil moisture are different in different habitats. The previous studies have focused on the ecological effects of soil thickness changes. However, the underground space is also very important for plant growth, even exceeding soil resources. Therefore, studying the effects of soil thickness on plants must consider the important roles of soil moisture and soil space. In this experiment, we used the perennial grass *Lolium perenne* L. as plant material. Simulating the soil characteristics in karst habitats, we set two kinds of soil containers including shallow and wide (SW: 30×30×5 cm³) and deep and narrow (DN: 10×10×45 cm³). Taking average daily precipitation in Chongqing for the past 30 years as the control water, three water treatments were control group (normal water conditions, W100%), mild water

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31500399)

收稿日期: 2018-12-05; 网络出版日期: 2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinchun@swu.edu.cn

reduction (50% reduction, W50%), and heavy water reduction (70% reduction, W30%), respectively. The effects of soil moisture changes on the aboveground growth and photosynthetic physiology of *L. perenne* in two different soil habitats were explored to further understand the adaptation strategies of plants in karst area. The main results were as follows: (1) The SW habitats were sensitive to soil water changes, and soil water content in which decreased significantly with decreasing water application. Under mild water reduction, the growth of aboveground parts was promoted, mainly in the increase of leaf area and photosynthetic rate. However, the growth and photosynthetic physiology were inhibited under heavy water reduction, while the aboveground mass fraction and water use efficiency increased significantly. (2) The DN habitats had better water retention capacity, in which the soil water content decreased slowly with the water supply reduction. The relative leaf water content, stomatal conductance, and specific leaf area were not significantly different among three water treatments. However, the total biomass, the aboveground mass fraction, and plant water use efficiency all rebounded under heavy water reduction. Overall, the results suggested that plants in shallow and wide habitats tended to maintain higher photosynthetic rate by increasing the growth of aboveground parts, and distributing more biomass in the aboveground parts to cope with water stress; while plants in deep and narrow habitats sufficiently used soil space to promote root growth to increase water uptake for maintaining plants growth.

Key Words: limestone; drought; aboveground growth; biomass allocation; water use efficiency

西南喀斯特地区降雨充沛,但其特殊的“双层结构”导致地表渗漏作用严重,同时因全球气候变化的影响,降雨量时空分布不均,因此,该地区植被所能利用的水资源并不充足,土壤水分是喀斯特地区植被恢复的关键限制因子^[1-2]。同时,该地区土壤的形成主要依赖碳酸盐岩的溶蚀作用,速率缓慢,并且基岩出露面积不同,土层分布厚薄不均,土壤厚度异质性明显,从而也导致了水分的异质性。在岩溶侵蚀的作用下,喀斯特地区微型生境十分复杂,形成了土面、石面、石沟、石槽、石缝等不同类型的小生境,这些生境的存在使得该地区土壤生境高度异质。其中较为典型的,一种是土坑、石土面形态的浅土小生境,由于较浅的土层可能会有较大的水平分布空间,因此这种生境呈现“浅而宽”的土壤空间分布;另一种是石沟、石缝形态的深土小生境^[3],因石沟和石缝多狭窄深长,因此这种生境的土壤呈现“深而窄”的空间分布特点。不同的土壤空间其土壤物理性质存在差异,黏粒以及微团聚体等数量不同导致土壤水分含量以及水分有效性不同^[4]。在土坑、石土面等浅而宽小生境中土壤水分表现为旱季干燥、雨季湿润,同时由于浅而宽土层水分蒸发较强,持水力差,即使在雨季也有可能出现临时性干旱^[5],有研究表明土面小生境在持续放晴7天后就会出现中度水分胁迫^[6];在石沟、石缝等深而窄小生境中,土壤水分则常年较为湿润^[4],但由于土层紧实,土壤易板结,透气性差,能供植物利用的有效性水仍然会出现缺乏。除此之外,土壤空间的异质性也会导致植物资源利用的差异,觅食行为受到影响^[7],从而在生长和生理上形成一定的适应对策。

目前已有研究逐渐关注喀斯特地区土壤厚度变化的生态作用^[8-9],认为浅土由于土层储水能力差,植物的生长和光合生理均会受到抑制^[8],深厚的土壤含有更多的水分和养分,有利于植物根系的延伸和分布范围的扩大,更有利于植被的生长和发育^[10]。然而,这些研究均通过模拟实验在控制土壤的面积一致且不对植物生长造成限制的条件下,只考虑了土壤厚度这一个因素的影响。而在喀斯特特殊生境中,如上所述,在石土、石面小生境中,植物生存的土壤空间通常浅而宽;石沟、石缝小生境中,植物生存的土壤空间通常深而窄。有研究表明,地下空间的大小对植物生长的影响也十分重要,甚至被认为超越了土壤资源^[11]。因此,在喀斯特地区,考虑土壤厚度对植物的影响必然要考虑土壤水分和土壤空间的重要作用。

喀斯特地区的植被恢复和重建研究表明,在喀斯特进行人工草地恢复的水土保持能力要高于其他植被类型^[12]。草本植物冠层可以减小雨滴动能,对自然降雨具有水分截留的作用;而地下根系十分密集,能够形成较大的根网,将根际土紧密联系在一起。因此,选择草本植物,研究不同土壤空间下植物对水分变化的生长生理响应,进一步了解喀斯特地区不同生境下植物的适应对策,对于喀斯特破碎化小生境植被的恢复和重建具

有重要意义^[13]。

因此,本研究将通过模拟“浅而宽”和“深而窄”两种土壤空间类型,探究不同地下生长空间下草本植物随水分变化的生长及光合生理响应。由于浅而宽生境水分蒸发量大,容易发生临时性干旱,但在同一时间内接受的降雨量较高,从而该生境中的植物更容易遭受到“干湿交替”的水分胁迫,而干旱后的水湿又会对植物的光合和生长产生一定的补偿作用^[14],因此,我们假设:(1)浅而宽生境中,随着供水量的减少,土壤水分含量会下降较快,并且植物根系纵向生长受到抑制,植物的生长和光合均可能会受到影响;轻度减水条件可能会对植物生长产生一定刺激作用,从而植物生长得到补偿;(2)深而窄生境中,随着供水量的减少,由于自身具有较好的保水能力,所以土壤水分含量下降可能不明显,但植物吸收水分需要穿透较厚土层,同时根系横向生长空间不足,从而地上生长和光合也可能会受到抑制。

1 材料与方法

1.1 实验材料

以禾本科多年生草本黑麦草(*Lolium perenne* L.)为植物材料,重庆市中梁山的黄色石灰土为供试土壤,基本理化性状为:pH 为 7.4 ± 0.14 ,有机质为 $0.34\% \pm 0.02\%$,全氮为 0.28 ± 0.03 g/kg,全磷为 0.39 ± 0.02 g/kg,全钾为 23.7 ± 3.22 g/kg,田间持水量为 $39.8\% \pm 2.23\%$,土壤容重约为 0.013 g/cm³。

1.2 实验方法

实验在重庆市西南大学生态园实验基地大棚(透明顶棚,四周开放)($29^{\circ}49'N$, $106^{\circ}25'E$)内进行,海拔 225 m,属亚热带季风气候。

为模拟喀斯特浅而宽(SW)和深而窄(DN)两种不同的小生境,分别制作边长为 30 cm、高为 5 cm 和边长为 10 cm、高为 45 cm 的两种规格的硬质纸箱容器,内部套有与纸箱规格一致的厚塑料袋,底部留有小孔以供重力水流走;供试土壤风干后进行碾磨,直至颗粒较小且均匀,称取相同质量(约 5 kg,与容器口平齐)倒入容器中备用。以重庆近 30 年间的日均降水量(2.63 L/m²)和降水间隔天数(3 d)为对照,按照面积大小换算出两容器每次的浇水量作为正常供水量(W100%,SW:711 mL/3 d;DN:78 mL/3 d),并在此基础上减少 50%作为轻度减水处理(W50%,SW:355.5 mL/3 d;DN:39 mL/3 d),减少 70%作为重度减水处理(W30%,SW:213.3 mL/3 d;DN:23.4 mL/3 d)。

实验于 2017 年 7 月 9 日开始播种育苗,15 d 后移栽至容器土壤的中央处,每器一株植物,进行适应生长,期间保持土壤湿润,之后选取生长一致的黑麦草(株高约 40 cm)于 9 月 21 日开始水分处理。每组 6 个处理,每个处理有 8 个重复。

1.3 指标测定

水分处理 60 d 后收获植物,收获前选择一个晴天上午使用 Li-6400 便捷式光合分析仪(Li-COR, USA)测定光合指标。每个处理选择 3 株植物,每株植物选取 1 片位于分蘖的上两层且完全展开的健康叶片,测量时取叶片中间部位置于叶室,并做好标记,每个叶片重复测 3 次。测量完剪下整片叶带回实验室用数字化扫描仪(STD1600Epson USA)扫描植物叶片并用 WinRHIZO (Version 410B)根系分析系统软件(Regent Instrument Inc., Canada)分析标记部位的面积,使用 Li-6400 File Exchange 2.04 分析软件得到各处理的光合参数。

用流水冲洗并在孔径 1 mm 筛中挑出所有根系,装入信封带回实验室,称鲜重后于 60 °C 恒温烘箱中烘干至恒重,称干重。卷尺测量株高后剪取地上部装入信封带回实验室,同样用数字化扫描仪扫描植物叶片并用 WinRHIZO 根系分析系统软件分析叶面积。其中每株植物剪取一致部位的完整成熟叶片,称鲜重后放入大试管中,注满蒸馏水于黑暗条件下完全浸泡 24 h,取出后用滤纸擦干表面水分,称单叶饱和鲜重。所有鲜叶称重后均置于 105 °C 烘箱中杀青 30 min,并于 60 °C 恒温烘箱中烘干至恒重,称量得到叶片干重。各指标计算方式如下:

土壤相对含水量(Soil relative water content, SRWC) = 土壤含水量(Soil water content, SWC)/田间持水量

(Field water holding capacity, FC) $\times 100\%$;

比叶面积 (Specific leaf area, SLA) = 总叶片面积/总叶片干重;

叶面积比率 (Leaf area ratio, LAR) = 总叶片面积/植株总重;

叶片相对含水量 (Relative leaf water content, RLWC) = (单叶鲜重 - 单叶干重) / (单叶饱和鲜重 - 单叶干重) $\times 100\%$;

水分利用效率 (WUE) = 净光合速率 (P_n) / 蒸腾速率 (T_r)。

1.4 数据分析

采用 SPSS 22.0 软件进行双因素方差分析 (Two-way ANOVA), 揭示土壤生境、水分以及土壤生境与水分的交互作用对多年生黑麦草的叶片生长、生物量积累与分配以及光合生理的影响; 用 Origin 2017 对每个指标进行作图。

2 结果

2.1 土壤水分状况

随着施水量减少, SW 土壤含水量显著降低, W30% 时最低, 降低了 30.38%, 达到重度干旱水平; DN 土壤含水量降低的趋势相对较弱, W30% 时降低了 15.85%, 且 W30% 与 W50% 无显著差异, 均达到轻度干旱水平 (表 1)。方差分析显示, 土壤和水分处理对土壤含水量和土壤相对含水量均有极显著影响, 且两者之间具有极显著交互作用 (表 2)。

表 1 不同水分处理对深浅两种容器中土壤水分的影响 (平均值 $\pm$ 标准误)

Table 1 Effect of different water treatments on soil moisture in two kinds of containers (SW and DN) ($M \pm SE$)

水分处理 Water treatments	SW		DN	
	土壤含水量 Soil water content/%	土壤相对含水量 Soil relative water content	土壤含水量 Soil water content/%	土壤相对含水量 Soil relative water content
W100%	20.24 $\pm$ 0.25a	51% FC	20.32 $\pm$ 0.77a	51% FC
W50%	16.26 $\pm$ 0.19b	41% FC	18.42 $\pm$ 0.45b	46% FC
W30%	7.37 $\pm$ 0.24c	19% FC	17.10 $\pm$ 0.33b	43% FC

SW (浅而宽土壤, Shallow and wide), DN (深而窄土壤, Deep and narrow), FC (田间持水量, Field water holding capacity); 小写字母表示在 0.05 水平上各水分处理之间具有显著差异

表 2 土壤水分状况的两因素方差分析

Table 2 Two-way analysis of variance of soil moisture

方差来源 Source of variation	F		
	土壤处理 Soil	水分处理 Water	土壤处理 $\times$ 水分处理 Soil $\times$ Water
土壤含水量 Soil water content (SWC)	7.40 **	52.23 ***	16.78 ***
土壤相对含水量 Soil relative water content (SRWC)	135.77 ***	188.60 ***	73.25 ***

** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$

2.2 叶片水分状况

随着施水量减少, SW 中黑麦草叶片相对含水量先升高后降低; DN 中没有表现出显著差异 (图 1)。方差分析表明, 土壤对叶片相对含水量没有显著影响, 水分处理对其有显著影响, 但两者之间无显著交互作用 (表 3)。

2.3 地上形态特征

随着施水量减少, SW 和 DN 中黑麦草株高、叶面积比率和比叶面积均呈现先升后降趋势, 但 DN 中三者的变化幅度明显低于 SW。方差分析表明, 土壤和水分处理对株高、叶面积比率和比叶面积均有显著影响, 但两者之间对这三个生长指标均无显著交互作用 (表 3)。

2.4 生物量积累与分配

随着施水量减少,SW 中总生物量和地上生物量逐渐降低,但地上质量分数显著升高;而 DN 中总生物量先降低,而后在 W30%时有所升高,地上生物量逐渐降低,而地上质量分数出现升高趋势。DN 中生物量积累和分配随水分变化而变化的幅度小于 SW。方差分析显示,土壤和水分处理对总生物量和地上生物量没有显著影响,且两者之间没有显著交互作用,但对地上质量分数具有极显著影响,且两者之间具有显著交互作用(表 3)。

2.5 光合生理

随着施水量减少,SW 中黑麦草净光合速率、蒸腾速率和气孔导度变化趋势基本一致,均呈先升后降趋势;在 DN 中,黑麦草净光合速率逐渐降低,相比

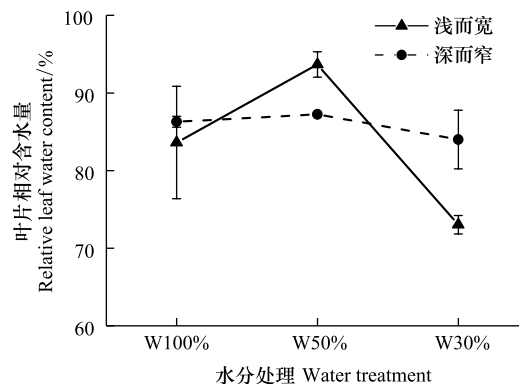


图 1 两种容器中不同水分处理对黑麦草叶片水分含量的影响

Fig.1 Effects of different water treatments on leaf water content of *L. perenne* in two kinds of containers (SW and DN)

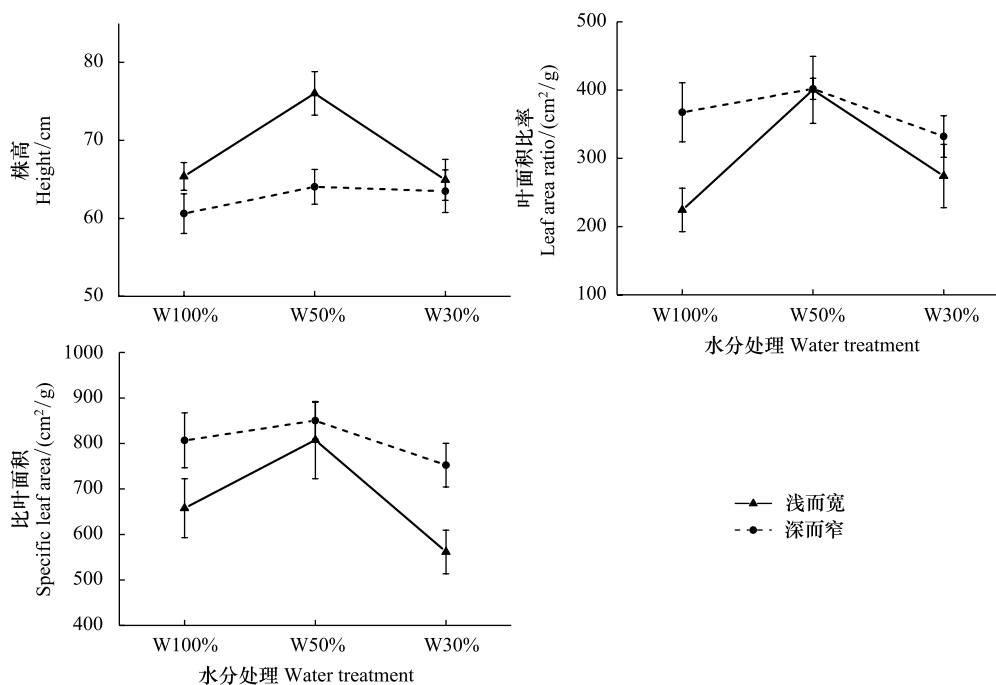


图 2 两种容器中不同水分处理对黑麦草地上部分生长形态的影响

Fig.2 Effects of different water treatments on aboveground growth morphology of *L. perenne* in two kinds of containers (SW and DN)

W100%条件分别而降低 27.72%和 40.47%,蒸腾速率和气孔导度的变化趋势与在 SW 中一致(图 4)。方差分析表明,土壤和水分均对净光合速率和蒸腾速率有显著或极显著影响,并且两者之间具有极显著交互作用,但对气孔导度没有显著影响,且两者之间也没有显著交互作用(表 3)。

随着施水量减少,SW 中黑麦草水分利用效率逐渐升高,相比 W100%条件分别升高 36.24%和 215%;DN 中在 W50%条件下比 W100%低 27.13%,而 W30%下与 W100%相差不大(图 4)。方差分析表明,土壤和水分均对水分利用效率有极显著影响,并且两者之间具有极显著交互作用(表 3)。

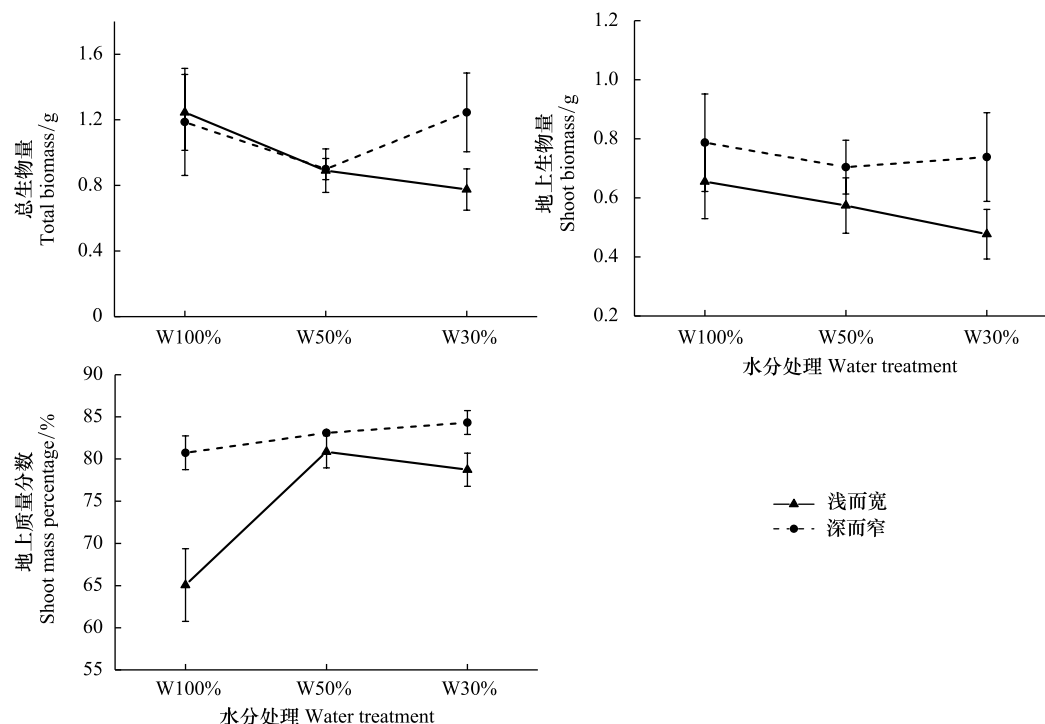


图3 两种容器中不同水分处理对黑麦草生物量积累和分配的影响

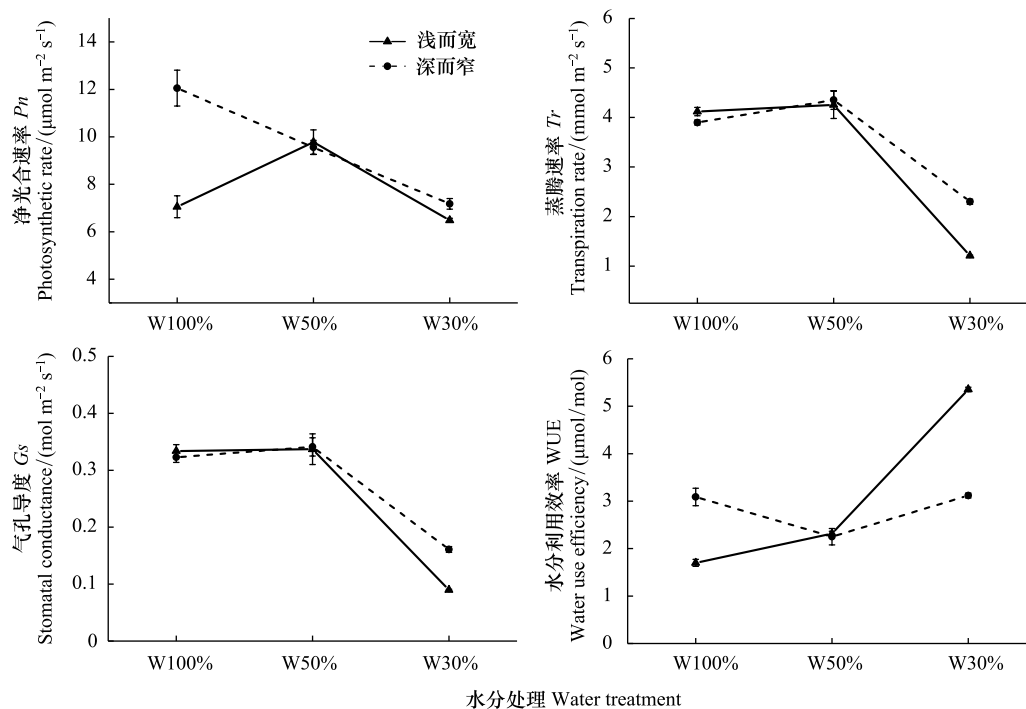
Fig.3 Effects of different water treatments on biomass accumulation and distribution of *L. perenne* in two kinds of containers (SW and DN)

图4 两种容器中不同水分处理对黑麦草光合生理的影响

Fig.4 Effects of different water treatments on photosynthetic physiology of *L. perenne* in two kinds of containers (SW and DN)

表 3 黑麦草地上部各指标的两因素方差分析

Table 3 Two-way analysis of variance of some indicators on aboveground of *L. perenne*

方差来源 Source of variation	F		
	土壤处理 Soil	水分处理 Water	土壤处理×水分处理 Soil ×Water
叶片相对含水量 Relative leaf water content(RLWC)	0.73ns	6.01 *	3.19ns
株高 Height	9.03 **	4.63 *	2.37ns
叶面积比率 Leaf area ratio(LAR)	4.75 *	4.81 *	1.77ns
比叶面积 Specific leaf area(SLA)	7.17 *	4.31 *	0.84ns
总生物量 Total biomass	0.70ns	1.25 ns	0.97ns
地上生物量 Shoot biomass	3.04ns	0.46ns	0.19ns
地上质量分数 Shoot mass percentage	17.30 **	9.83 **	4.60 **
净光合速率 Photosynthetic rate (P_n)	17.03 ***	14.77 ***	15.72 ***
蒸腾速率 Transpiration rate(T_r)	5.19 *	109.75 ***	6.71 **
气孔导度 Stomatal conductance(G_s)	1.32ns	0.54ns	1.19ns
水分利用效率 Water use efficiency(WUE)	7.99 **	116.43 ***	86.43 ***

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$; ns 表示在 0.05 水平上没有显著差异

3 讨论

3.1 不同土壤生境的保水能力和土壤水分有效性具有差异

土壤是植物生长的基质,为植物提供营养和水分,也是植物根系的生长空间,对植物的生长发育起着非常重要的作用。不同的土壤生境,由于其土壤物理性质和空间差异,保水能力存在明显差异。本研究中,在浅而宽土壤生境下,其土壤含水量随着施水量的减少而显著降低,在施水量为对照水量的 30% 时,土壤含水量达到重度干旱水平^[15]。而在深而窄土壤生境中,土壤含水量随着施水量的减少而降低的趋势相对缓和,在施水量为对照水量的 30% 时,土壤含水量也只达到中度干旱水平,且与施水量为对照水量的 50% 下的土壤含水量无显著差异。可见,浅而宽土壤生境确实因为水分蒸发强烈,保水能力较弱,深而窄土壤生境因较弱的蒸发而具有较强的保水能力。

另一方面,土壤水分对植物的有效性不仅取决于土壤含水量,也与植物根系的吸水能力有关。通常从植物生长状况可以反映出土壤水分的有效性^[16]。正常供水下,浅而宽和深而窄两种土壤生境中的土壤含水量并无明显差异,均为轻度干旱水平,土壤水分相对充足(51%FC),但浅而宽土壤生境中黑麦草的叶片相对含水量却明显低于深而窄土壤生境,叶片水分相对亏缺,从而说明在该水分条件下浅而宽土壤生境的土壤水分可利用性不如深而窄土壤生境高。可能是由于水分充足时,相较于水分环境稳定的深而窄土壤生境,浅而宽土壤生境经历干旱后过湿的水分交替,使得植物对土壤水分的利用性不强。

然而,当两种土壤生境均达到中度干旱水平时,生长在浅而宽土壤生境中黑麦草的叶片相对含水量明显高于深而窄土壤生境,反而保水能力好的深而窄土壤生境中黑麦草的株高生长等均较低,说明此时浅而宽土壤生境中黑麦草充分利用现有的土壤水分促进了自身地上部分的生长。深而窄土壤生境由于其自身的土壤紧实,不透气,同时草本植物根系的穿透能力较弱,从而其土壤中的水分也难以被植物吸收。这也就说明了即使在土壤相对含水量一致下,两种生境中植物所能利用的土壤水分也并不会完全相同,虽然深而窄土壤生境有一定的保水能力,在降水减少的情况下,其土壤中水分的可利用性也会降低。

3.2 浅而宽土壤生境中黑麦草的地上生长和光合受到较轻水分胁迫促进但受到较重水分胁迫抑制

与假设一致,浅而宽土壤生境中,黑麦草的生长和光合均受到了较轻水分胁迫的刺激作用,有一定的补偿生长,具体体现在株高、叶面积比率和净光合速率均在中度水分胁迫下(W50%)出现了回升趋势。很多研究表明,一定程度的干旱胁迫可能会对植物的生长具有促进作用^[17-19]。在本研究中,黑麦草具有较强的耐旱能力,中度干旱促进了其根系在水平方向上的拓展(我们先前研究已证实,但数据未给出),并提高了总根尖

数^[20]以提高其吸水能力;同时发展较大的叶面积捕获光能(比叶面积增大),提高净光合速率以充分利用水分^[21],从而促进了株高的增长和叶面积的增大。然而,有趣的是该水分条件虽然刺激了黑麦草的地上生长和光合,但植株的总生物量仍有所降低,可能是由于根系无法下扎,植株整体生长受到影响,同时植物地上部分夜间的呼吸消耗导致^[22]。但地上冠层生物量的分配却呈现上升趋势,从而也就说明叶片水分利用效率的提高相对更多的是促进了地上部分的生长,可能是因为植物在水分胁迫条件下,为提高根系的吸水能力而将较多的有机物质分配在地上部分以保持较低的渗透势^[23]而选择的分配策略。

当土壤水分含量达到重度干旱水平时,黑麦草叶片水分亏缺程度也达到最高,地上的生长和净光合速率不再受到正向刺激,而是受到了明显抑制,株高、叶面积、比叶面积、气孔导度、净光合速率和地上生物量及总生物量均显著下降,而气孔对蒸腾水分散失的影响大于对CO₂吸收的限制^[24],所以气孔导度降低,在减少水分散失的情况下仍保证了CO₂的固定量,从而植株的水分利用效率明显提高,表明此时植物采取了降低蒸发面积同时提高自身水分利用效率的策略。

3.3 深而窄土壤生境中因土壤保水能力较好黑麦草对水分胁迫的生长和光合生理响应变化迟缓

深而窄土壤生境中,如以上分析,土壤保水能力较强,随供水减少,土壤水分含量降低不明显。因此,黑麦草的生长和光合在此生境下的响应也是比较平缓的。在轻度减水条件下(46%FC),叶片含水量、株高和叶面积与W100%条件下无明显差异,净光合速率和水分利用效率随土壤水分的下降而降低为环境刺激引发的应激反应,并非是胁迫因子相对应的特殊反应^[25];而当水分进一步减少,达到43%FC时,叶片的水分利用效率才有所提高,说明在深而窄生境中,水分胁迫的过程发生相对较为缓慢,从而植物对生境下的适应性反应也相对滞后,但并没有出现补偿生长,这可能与之前分析的一样,深而窄土壤生境在降水减少的情况下,其土壤中水分的可利用性也会降低。另外,本研究也发现,随着水分含量的降低,该生境中黑麦草也会促进根系的生长以提高根系生物量的分配比例,同时以牺牲一部分光合作用为代价来提高水分利用效率。

4 结论

综上所述,浅而宽土壤生境对水分变化敏感,随供水减少土壤含水量显著下降,但轻度减水下植物的叶片生长会有有一定的提升,叶面积增大,光合速率提高且地上部分生长得到促进,水分的严重减少仍对其生长和光合生理有抑制作用,从而表明浅而宽生境中植物倾向于通过提高地上部分的生长,保持较高的光合速率,同时在地上部分分配较多生物量来应对水分胁迫。深而窄土壤生境随供水减少,土壤水分含量无明显下降,但由于自身土壤物理条件,即使在保持较高含水量下,其土壤水分也难以被吸收利用,植物生长和光合均会受到一定程度的抑制,然而植物也会充分利用土壤空间条件,促进根系的下扎来提高对水分的吸收,维持生长。

参考文献(References):

- [1] 陈洪松,傅伟,王克林,张继光,张伟. 桂西北岩溶山区峰丛洼地土壤水分动态变化初探. 水土保持学报, 2006, 20(4): 136-139.
- [2] 赵中秋,蔡运龙,白中科,付梅臣. 典型喀斯特地区不同土地利用类型土壤水分性能对植物生长及其生态特征的影响. 水土保持研究, 2007, 14(6): 38-40.
- [3] 周运超,王世杰,卢红梅. 喀斯特石漠化过程中土壤的空间分布. 地球与环境, 2010, 38(1): 1-7.
- [4] 刘方,王世杰,罗海波,刘元生,刘鸿雁. 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性. 土壤学报, 2008, 45(6): 1055-1062.
- [5] 杜雪莲,王世杰,罗绪强. 黔中喀斯特石漠化区不同小生境常见木本植物水分来源特征. 长江流域资源与环境, 2015, 24(7): 1168-1176.
- [6] 李安定,卢永飞,韦小丽,喻理飞. 花江喀斯特峡谷地区不同小生境土壤水分的动态研究. 中国岩溶, 2008, 27(1): 56-62.
- [7] 盘邹. 喀斯特生态系统的生境异质性与植物适应性[D]. 桂林: 广西师范大学, 2006.
- [8] 李周,赵雅洁,宋海燕,张静,陶建平,刘锦春. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响. 生态学报, 2018, 38(2): 721-732.
- [9] 赵雅洁,李周,宋海燕,张静,梁千慧,刘锦春. 喀斯特地区土壤厚度降低和水分减少对两种草本植物混种后光合的影响. 草业科学, 2017, 34(7): 1475-1486.

- [10] Berendse F, Möller F. Effects of competition on root-shoot allocation in *Plantago lanceolata* L.: adaptive plasticity or ontogenetic drift? *Plant Ecology*, 2009, 201(2): 567-573.
- [11] McConnaughay K D M, Bazzaz F A. Is physical space a soil resource? *Ecology*, 1991, 72(1): 94-103.
- [12] Yang J, Xu X L, Liu M X, Xu C H, Zhang Y H, Luo W, Zhang R F, Li X Z, Kiely G, Wang K L. Effects of "Grain for Green" program on soil hydrologic functions in karst landscapes, southwestern China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2017, 247: 120-129.
- [13] 刘济明. 贵州喀斯特地区小蓬竹生态特性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2010.
- [14] 安玉艳, 梁宗锁. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略. *应用生态学报*, 2012, 23(10): 2907-2915.
- [15] 李柏贞, 周广胜. 干旱指标研究进展. *生态学报*, 2014, 34(5): 1043-1052.
- [16] 闫伟明. 黄土区植物生长与土壤水分协同关系及土壤水分有效性评价[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2017.
- [17] 刘锦春, 钟章成. 水分胁迫和复水对石灰岩地区柏木幼苗根系生长的影响. *生态学报*, 2009, 29(12): 6439-6445.
- [18] 牛素贞, 宋勤飞, 樊卫国, 陈正武. 干旱胁迫对喀斯特地区野生茶树幼苗生理特性及根系生长的影响. *生态学报*, 2017, 37(21): 7333-7341.
- [19] 牛晓丽, 胡田田, 刘亭亭, 吴雪, 冯璞玉, 刘杰, 李康, 张富仓. 适度局部水分胁迫提高玉米根系吸水能力. *农业工程学报*, 2014, 30(22): 80-86.
- [20] 魏清江, 冯芳芳, 马张正, 苏受婷, 宁少君, 辜青青. 干旱复水对柑橘幼苗叶片光合、叶绿素荧光和根系构型的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(8): 2485-2492.
- [21] 张晶, 赵成章, 李雪萍, 任悦, 雷蕾. 嘉峪关草湖湿地芦苇净光合速率与叶面积和叶厚度的关系. *生态学报*, 2018, 38(17): 6084-6091.
- [22] 熊伟, 王彦辉, 于澎涛. 树木水分利用效率研究综述. *生态学杂志*, 2005, 24(4): 417-421.
- [23] 邵艳军, 山仑, 李广敏. 干旱胁迫与复水条件下高粱、玉米苗期渗透调节及抗氧化比较研究. *中国生态农业学报*, 2006, 14(1): 68-70.
- [24] 安玉艳, 郝文芳, 龚春梅, 韩蕊莲, 梁宗锁. 干旱-复水处理对杠柳幼苗光合作用及活性氧代谢的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(12): 3047-3055.
- [25] Kreps J A, Wu Y J, Chang H S, Zhu T, Wang X, Harper J F. Transcriptome changes for arabidopsis in response to salt, osmotic, and cold stress. *Plant Physiology*, 2002, 130(4): 2129-2141.