

DOI: 10.5846/stxb201905281099

田秋玲, 乐佳兴, 吴焦焦, 张文, 高岚, 钱春, 刘芸. 西南丘陵地区紫色土酸性对无患子幼树生长和光合特性的影响. 生态学报, 2020, 40(11): 3756-3763.

Tian Q L, Yue J X, Wu J J, Zhang W, Gao L, Qian C, Liu Y. Effects of southwest hilly areas' s purple soil acidity on the growth and photosynthetic characteristics of *Sapindus mukorossi* Gaertn saplings. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(11): 3756-3763.

西南丘陵地区紫色土酸性对无患子幼树生长和光合特性的影响

田秋玲¹, 乐佳兴¹, 吴焦焦¹, 张 文¹, 高 岚¹, 钱 春², 刘 芸^{1,*}

1 西南大学资源环境学院, 重庆 400700

2 西南大学园艺园林学院, 重庆 400700

摘要:探讨无患子(*Sapindus mukorossi* Gaertn.)生长和光合作用对酸性土壤胁迫的响应机制,为其高效种植提供理论依据。采用随机区组实验设计,以重庆市紫色土不同程度酸性区(pH分别为7.56、5.65、4.41)3年生无患子幼树为研究对象,分析紫色土酸性对无患子幼树生长、叶性状指标和光合作用的影响。结果表明:中性区土壤速效氮(AN)、速效磷(AP)含量极显著低于酸性区,中性区叶片全氮(TN)、全钾(TK)含量极显著高于酸性区($P < 0.01$)。与中性区相比,酸性区幼树的株高、净光合速率(P_n)、总叶绿素(Chls)、叶绿素 a(Chl a)、类胡萝卜素(Cars)含量、叶绿素 a/b(Chl a/b)比值极显著减小($P < 0.01$),最大光化学效率(F_v/F_m)和非光化学淬灭系数(q_N)显著减少($P < 0.05$),而叶绿素 b(Chl b)含量和叶绿素/类胡萝卜素(Chls/Cars)比值极显著增加($P < 0.01$),冠幅、电子传递效率(ETR)、光化学淬灭系数(q_P)、实际原初光能捕获效率($Y(II)$)显著增大($P < 0.05$);与中性区相比,强酸性区叶片光饱和点(LSP)极显著下降($P < 0.01$),表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)最高,弱酸性区最低;弱酸性区的地径、比叶面积(SLA)、叶面积(LA)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)在3个试验区中均最大,且显著高于强酸性区($P < 0.05$)。紫色土酸性通过影响土壤养分转化、根系吸收能力,显著降低了酸性区无患子幼树的光合能力,而弱酸性区幼树叶片通过增大光能捕获面积,提高PS II光合电子传递速率和光能捕获效率,降低有机物质消耗,表现出较强的生态适应性。因此,无患子在重庆紫色土区种植的pH适宜范围为5.5—7.5,而在pH值低于5.5的紫色土种植时,生长发育不良。

关键词:无患子;紫色土酸性;生长;光合特性;叶性状

Effects of southwest hilly areas' s purple soil acidity on the growth and photosynthetic characteristics of *Sapindus mukorossi* Gaertn saplings

TIAN Qiuling¹, YUE Jiaying¹, WU Jiaojiao¹, ZHANG Wen¹, GAO Lan¹, QIAN Chun², LIU Yun^{1,*}

1 College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400700, China

2 College of Horticulture and Landscape, Southwest University, Chongqing 400700, China

Abstract: *Sapindus mukorossi* Gaertn. (Indian soapberry) is an important tree species with many economic and ecological applications. In recent years it has been widely planted in poor mountainous areas of southwest China in association with forest restoration programs. At the same time, purple soil acidification due to excess use of fertilizers has increased in the southwest hilly areas and this has impacted the growth of *S. mukorossi*. Photosynthesis leads to creation of plant organic matter which tends to accumulate, but when photosynthetic capacity declines there are progressive impacts on soil quality. Studying the responses of photosynthesis and growth of *S. mukorossi* to acid soil stress will provide a theoretical basis for

基金项目:中央财政林业科技推广示范项目(渝林科推[2016-04号]);国家自然科学基金(31370602);重庆市社会事业与民生保障科技创新专项项目(cstc2017shms-xdny80062)

收稿日期:2019-05-28; 网络出版日期:2020-03-31

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

effective planting. We conducted soil acid stress experiments using randomized block experimental design in a purple soil acidic region of Chongqing. Three-year-old saplings were examined growing in soils having different degrees of acidity (pH 4.4, 5.6 and 7.6). The effects of soil acidity on growth, leaf traits and photosynthesis were analyzed. The results showed that the contents of soil available nitrogen (AN) and available phosphorus (AP) in the neutral zone were significantly lower than those in the acidic zone, and the contents of total nitrogen (TN) and total potassium (TK) in the leaves of the neutral zone were significantly higher than those in the acidic zone ($P < 0.01$). Compared with neutral soils, in acidic regions the height of saplings, net photosynthetic rate of leaves (P_n), total chlorophyll content (Chls), chlorophyll a (Chl a), carotenoid (Cars), and ratio of chlorophyll a/chlorophyll b (Chl a/b) were significantly lower ($P < 0.01$). The maximum photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m) and the PS II non-photochemical fluorescence quenching coefficient (qN) were also lower ($P < 0.05$). In addition, the content of chlorophyll b (Chl b) and the ratio of chlorophyll/carotenoid (Chls/Cars) were significantly higher ($P < 0.01$). Crown width, PS II electron transfer rate (ETR), PS II photochemical fluorescence quenching coefficient (qP) and actual primary light capture efficiency ($Y(II)$) also increased ($P < 0.05$). In strongly acidic soil, the light saturation point (LSP) of leaves was significantly lower ($P < 0.01$), while the apparent quantum yield (AQY), light compensation point (LCP) and dark respiration (R_d) were the highest. AQY, LCP and R_d were lowest in the weakly acidic soil. Ground diameter, specific leaf area (SLA), leaf area (LA), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of the experimental saplings in the weakly acidic soil were the highest among the three experimental soils, and significantly higher than in the strongly acidic soil ($P < 0.05$). The acidity of purple soil significantly reduced the photosynthetic capacity of *S. mukorossi*. in acidic region by affecting soil nutrient transformation and root absorption capacity. The saplings in weak acidic region showed strong ecological adaptability owing to increasing light energy capture area, increasing photosynthetic electron transfer rate and light energy capture efficiency of PS II, and reducing organic matter consumption. We conclude that the suitable range of pH values for planting *Sapindus mukorossi* in purple soil regions of Chongqing was 5.5—7.5, while growth was poor when planted in purple soil with pH less than 5.5.

Key Words: *Sapindus mukorossi* Gaertn.; purple soil acidity; growth; photosynthetic characteristics; leaf trait

无患子 (*Sapindus mukorossi* Gaertn.) 是无患子科 (Sapindaceae) 无患子属 (*Sapindus*) 落叶乔木, 其种仁含油率高达 40%, 可用于提炼生物柴油和制备高级润滑油, 果皮提取的皂苷具有洗涤降污、洗脱重金属、抗菌抗肿瘤等多种生物活性^[1], 材质致密、花纹美观, 富含的天然皂素可自然防腐防虫, 是木质家具和工艺品的优良原料^[2], 也因树形优美、树干通直、秋季叶色金黄被广泛用作行道树^[3]。可见, 无患子是集医药化工、生物质能源、工业制造和园林绿化于一体的多用途经济树种。无患子属在全世界共 13 种, 我国有 4 种 1 变种, 适宜热带、亚热带地区生长, 分布中心位于热带美洲, 我国淮河流域以南是边缘分布区, 主要分布于东部、南部、西南部, 为低山、丘陵及石灰岩山地常见树种^[4-6]。近年来, 无患子在重庆、贵州、云南等西南贫困山区的退耕还林、植被恢复中作为重要经济生态树种被大力推广种植。

西南丘陵地区退耕还林土地以紫色土居多, 紫色土是由紫色母岩发育而成的幼年土, 风化程度低, 原生矿物和盐基离子含量丰富, 粘土矿物以蒙脱石和水云母为主使得土壤钾含量丰富, 种植经济林木效益高^[7-8]。但有研究表明, 近年来紫色土受酸沉降和氮肥施用影响, 已出现不同程度酸化, 紫色土酸化 (pH < 4.5) 后具有交换性酸和交换性盐基离子同时增多的“双面性”酸化特征, 交换性酸含量远多于同等酸度的黄壤和砖红壤^[9-11]。土壤是植物完成生活史最重要的介质, 中性紫色土尚可维持较高肥力水平, 但酸性紫色土由于交换性酸含量极高并且活化了重金属离子而对植物根系产生毒害^[12-13], 不利于植物生长发育。目前, 有关无患子的研究多集中于化学成分的作用分析和提取工艺^[14-15]、种质资源调查^[5]、物候期观测^[16]等方面, 而关于原料林培育中受酸性土壤胁迫则未见研究报道。

光合作用是绿色植物将光能和化学能转化为有机物的唯一途径, 植物受到逆境胁迫时, 光合作用减弱, 生

产力低,植物生长发育受阻。因此,本试验研究了重庆市紫色土不同程度酸性区(中性区为对照)3年生无患子幼树的生长、光合特性差异,初步探讨土壤酸性对无患子生长及光合作用的影响,为无患子在西南地区紫色土推广种植之适生区选择提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 紫色土酸性区试验选址

根据李忠意等^[17]研究,重庆市紫色土土壤 pH 范围为 3.7—8.8,土壤 pH 在 6.5—7.5 之间属中性,5.5—6.5 范围内以交换性 H⁺ 为主组成的交换性酸含量极低,属弱酸性,土壤 pH < 5.5 时交换性酸和交换性 Al³⁺ 随土壤 pH 降低呈指数增长且交换性 Al³⁺ 占土壤交换性酸的比重不断增加^[18],属强酸性。本试验根据前人研究,结合前期调查结果,分别选址重庆市北碚区西南大学水保园中性紫色土区(简称 S1)、垫江县长龙镇长堰村紫色土弱酸性区(简称 S2)、合川区西山坪镇野猫坪村紫色土强酸性区(简称 S3),上述 3 个试验区均属于川东平行岭谷区,丘陵地形,亚热带湿润季风气候,年均降水量 1230 mm,集中在 6—8 月,年均日照时间 1245.5 h,最高温 40℃,最低温 4℃,年均温 17℃。基本信息见表 1。

表 1 试验区概况

Table 1 Test area overview

试验区 Test site	S1	S2	S3
经纬度 Latitude and longitude	29°47'56"N 106°25'54"E	30°18'59"N 107°26'5"E	29°54'59"N 106°26'18"E
海拔 Altitude/m	227	411	508
坡向 Slope aspect	正南	西南	正南
土壤酸性程度 Soil acidification degree	中性(pH=7.56)	弱酸性(pH=5.65)	强酸性(pH=4.41)
土壤质地 Soil texture	中壤土	中壤土	粘壤土
土壤结构 Soil structure	团粒结构	团粒结构	微团粒结构
土壤容重 Soil bulk density/(g/cm ³)	1.22	1.38	1.49
土壤含水率 Soil moisture content/%	13.93	14.53	20.97
土壤有机质 Soil organic matter/(g/kg)	13.87	9.59	15.69
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g/kg)	0.77	0.58	0.86
土壤全磷 Soil total phosphorus/(g/kg)	0.76	0.57	0.45
土壤全钾 Soil total potassium/(g/kg)	21.67	11.60	7.82

S1: 中性紫色土区, purple soil neutral zone; S2: 紫色土弱酸性区, purple soil weakly acidic zone; S3: 紫色土强酸性区, purple soil strongly acidic zone

1.2 实验设计

3 个试验区均采用完全随机区组设计,在每个试验区选择地势平坦的地方设置 3 个实验小区,小区规格 12 m × 12 m,每小区内重复 16 株,株行距 3 m × 3 m。于 2016 年 11 月选取长势一致的 1 年生健壮幼苗,平均株高和地径分别为(95.71±3.07) cm、(10.75±0.18) mm,按试验设计随机定植于小区,共 144 株。后期采用相同田间管理措施,均无任何形式的肥料添加。2018 年 7 月初,同时对 3 个试验区的无患子进行生长和光合参数测定。

1.3 土壤理化性质测定

分别于 2016 年 11 月(幼苗种植前)、2018 年 7 月采集试验区土壤,每小区以“S”型采样法采集根际耕层(0—20 cm)土壤混匀后用四分法保留约 1 kg 土壤样品,带回实验室自然风干后过 2.00、1.00 mm 和 0.25 mm 尼龙筛备用。采用杨剑虹等^[19]的方法测定土壤理化性质。

1.4 生长、叶性状指标测定

每小区随机选取 10 株,用卷尺(1 cm 精度)测量株高和冠幅,游标卡尺(精度 0.02 mm)测量地径(从树基部向上 1 cm 处树干直径)。利用智能叶面积测量系统(浙江托普云农科技股份有限公司,中国)测量叶片的

叶面积(LA),扫描结束后置于 65 °C 烘箱内烘至恒重,用电子天平(0.0001 g 精度)称量叶干质量,比叶面积(SLA) = 叶面积/叶干重,每小区重复 5 株,每株 20 片,结果取平均值。本实验中测量叶片均为树冠中上段向阳方向复叶顶端的第 3 或第 4 片健康小叶。

1.5 叶片全氮(TN)、全磷(TP)、全钾(TK)含量测定

取小叶装入冷藏箱带回实验室,65 °C 烘箱内烘干至恒重,磨细过 2 mm 尼龙筛备用,每小区重复 3 株,每株 200 片。叶片 TN 采用凯氏法测定,叶片 TP 用 H₂SO₄-HClO₄ 消化后,钼兰比色法测定,叶片 TK 采用火焰分光光度计测定^[19]。

1.6 光响应曲线及气体交换参数测定

采用 Li-6800 光合测定系统(Li-COR,美国) 2 cm × 3 cm 叶室测定叶片光响应曲线,通过 LED 红蓝光源设置 12 个光合有效辐射(PAR, μmol m⁻² s⁻¹)强度梯度:1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50 和 0 μmol m⁻² s⁻¹,CO₂浓度 400 μmol m⁻² s⁻¹(由小型 CO₂钢瓶提供),温度 25°C,相对湿度 60% ± 5%,气体流速 500 μmol/s,测定前在 1200 μmol m⁻² s⁻¹光强下诱导 15 min,每个光强下稳定 2 min 后记录数据。利用叶子飘^[20]的光合计算方法,使用直角双曲线修正模型拟合并计算最大净光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、暗呼吸速率(R_d)、表观量子效率(AQY)及拟合决定系数(R²)。每小区重复 3 株,每株测量 3 片,结果取平均值,同时标记测量叶片。

2018 年 7 月初选取连续晴天 9:00—11:30,利用上述 Li-6800 光合测定系统测定气体交换参数,空气流速为 500 μmol/s,每个点稳定 2 min 后读数,记录净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂浓度(C_i),叶室 CO₂浓度(C_a),气孔限制值(L_s) = 1 - C_i/C_a。测定的叶片和重复数与上述光响应曲线相同。

1.7 光合色素含量及叶绿素荧光参数测定

利用 JUNIOR-PAM 便携式脉冲调制荧光仪(WALZ,德国)测定叶片荧光特性,测定前暗适应 20 min,后照射检测光测得初始荧光(F₀);然后用强饱和脉冲光(10000 μmol m⁻² s⁻¹)激发,使原初电子受体 Q_A全部处于还原状态,测定最大荧光(F_m),可变荧光 F_v = F_m - F₀,最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭系数(qN)、电子传递速率(ETR)和实际原初光能捕获效率(Y(II))均由仪器计算给出。测定的叶片和重复数与光响应曲线相同。

叶绿素荧光测定完成后,立即摘下叶片,-80°C 液氮低温保存,带回实验室立即测定光合色素,总叶绿素(Chls)、叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、类胡萝卜素(Cars)含量采用乙醇提取法测定^[21]。

1.8 统计分析

使用 Excel 软件完成数据整理、制表和绘图,SPSS 23.0 统计软件进行单因素(one-way ANOVA)方差分析、Pearson 相关性分析和 Duncan 多重比较。

2 结果与分析

2.1 土壤酸性对紫色土速效养分和叶片氮(TN)、磷(TP)、钾(TK)含量的影响

由表 1、2、3 知,各试验区土壤 TN 和 SOM 含量为 S3 > S1 > S2,与土壤 pH 均无显著相关性,酸性区土壤 TP、TK 含量低于中性区,与土壤 pH 极显著正相关(P < 0.01)。与中性区相比,酸性区土壤 AN、AP 含量极显著增加(P < 0.01),且均与土壤 pH 极显著负相关,酸性区土壤 AK 含量极显著减少,与土壤 pH 极显著正相关,不同试验区之间差异极显著(P < 0.01)。与中性区相比,酸性区叶片 TN 和 TK 含量显著减少,土壤越酸,含量越低,叶片 TP 含量在弱酸性区最高,不同试验区之间叶片 TN、TP 和 TK 含量差异均极显著(P < 0.01)。

2.2 土壤酸性对无患子幼树生长及叶性状的影响

如表 4 所示,株高为 S1 > S2 > S3,不同试验区之间差异极显著(P < 0.01),地径在 S2 最大,S3 最小,S1 与 S2 差异不显著(P > 0.05),酸性区的幼树冠幅显著高于中性区(P < 0.05)。各试验区 SLA、LA 均是:S2 > S1 > S3,LA 在不同试验区之间差异极显著(P < 0.01)。

2.3 土壤酸性对无患子幼树叶片光合色素含量及叶绿素荧光参数的影响

由表5可知,中性区幼树叶片Chl a、Chls、Cars含量以及Chl a/b比值最大,而Chl b含量和Chls/Cars比值最小,且与酸性区差异极显著($P < 0.01$),酸性区之间无显著差异($P > 0.05$)。与中性区相比,酸性区的Y(II)、ETR和qP显著增大($P < 0.05$),其中Y(II)和ETR在酸性区之间无显著差异($P > 0.05$),不同试验区qP差异极显著($P < 0.01$)。酸性区 F_v/F_m 和qN显著小于中性区,不同试验区间 F_v/F_m 差异极显著($P < 0.01$),qN表现为中性区极显著高于酸性区($P < 0.01$)。

表2 不同试验区土壤速效养分和叶片氮(TN)、磷(TP)、钾(TK)含量

Table 2 Soil available nutrients and leaf nitrogen (TN), phosphorus (TP) and potassium (TK) contents in different test areas

试验区 Test site	土壤 AN/(mg/kg)		土壤 AP/(mg/kg)		土壤 AK/(mg/kg)		叶片 TN/ (g/kg)	叶片 TP/ (g/kg)	叶片 TK/ (g/kg)
	2016 a	2018 a	2016 a	2018 a	2016 a	2018 a			
S1	111.50±9.93Aa	104.37±12.91Aa	7.86±1.08Aa	3.08±0.78Aa	107.22±2.58Aa	127.24±1.27Aa	7.69±0.51Aa	1.41±0.11Aa	8.10±0.68Aa
S2	161.77±9.29Bb	127.07±1.89Bb	56.04±1.37Bb	25.47±3.57Bb	95.27±1.80Bb	46.73±1.25Bb	6.47±0.25Bb	2.21±0.12Bb	5.89±0.77Bb
S3	173.10±2.45Bb	142.62±3.97Cc	62.06±0.89Cc	22.05±2.88Bb	32.79±3.83Cc	63.81±1.60Cc	5.81±0.48Cc	1.12±0.18Cc	3.44±0.43Cc

数据均为平均值±标准差;同一指标不同小写字母表示试验区之间差异达到0.05的显著水平,同一指标不同大写字母表示试验区之间差异达到0.01的显著水平;TN:全氮,Total nitrogen;TP:全磷,Total phosphorus;TK:全钾,Total potassium;AN:速效氮,Alkaline nitrogen;AP:速效磷,Available phosphorus;AK:速效钾,Available potassium

表3 土壤养分与土壤pH相关性分析

Table 3 Correlation analysis between soil nutrient and soil pH

土壤养分 Soil nutrients	土壤 TN	土壤 AN	土壤 TP	土壤 AP	土壤 TK	土壤 AK	SOM
土壤酸碱性 pH	-0.31	-0.795**	0.947**	-0.692**	0.951**	0.849**	-0.569

**表示在0.01级别(双尾)相关性显著,*表示在0.05级别(双尾)相关性显著;SOM:土壤有机质,Soil organic matter

表4 不同试验区无患子幼树生长及叶性状指标

Table 4 Growth and leaf traits of saplings of *S. mukorossi* in different test areas

试验区 Test site	株高 Plant height/cm	地径 Ground diameter/mm	冠幅 Crown width/cm	比叶面积 Specific leaf area/(cm ² /g)	叶面积 Leaf area/mm ²	叶干重 Leaf dry weight/g
S1	362.28±13.99Aa	42.07±7.97Aab	118.69±29.81Aa	15.96±0.66Aa	5675±290Aa	0.36±0.03Aa
S2	322.27±40.12Bb	48.83±6.08Aa	157.24±24.25Ab	16.81±0.42Aa	7557±994Bb	0.45±0.05Aa
S3	230.03±29.82Cc	36.49±7.85Ab	144.18±27.60Ab	12.96±0.38Bb	3277±860Cc	0.25±0.06Bb

表5 不同试验区无患子幼树叶片光合色素含量及叶绿素荧光参数

Table 5 Photosynthetic pigment content and chlorophyll fluorescence parameters of leaves of *S. mukorossi* in different test areas

试验区 Test site	S1	S2	S3
叶绿素 a Chlorophyll a/(mg/g)	2.860±0.08Aa	2.050±0.10Bb	1.900±0.11Bb
叶绿素 b Chlorophyll b/(mg/g)	0.570±0.06Aa	0.710±0.02Bb	0.730±0.03Bb
总叶绿素 Total chlorophyll/(mg/g)	3.430±0.14Aa	2.760±0.10Bb	2.630±0.14Bb
类胡萝卜素 Carotenoid/(mg/g)	1.540±0.15Aa	0.450±0.01Bb	0.440±0.03Bb
叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	5.020±0.36Aa	2.880±0.15Bb	2.620±0.05Bb
总叶绿素/类胡萝卜素 Total chlorophyll/carotenoid	2.250±0.31Aa	6.150±0.39Bb	5.990±0.13Bb
电子传递速率 Electron transport rate	28.711±2.97Aa	35.289±1.29Ab	34.711±0.78Ab
光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient	0.611±0.03Aa	0.717±0.01Bb	0.830±0.04Cc
非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient	0.676±0.05Aa	0.137±0.03Bb	0.172±0.03Bb
实际原初光能捕获效率 Actual primary light capture efficiency	0.360±0.04Aa	0.442±0.02Ab	0.435±0.01Ab
最大光化学量子产量 Maximum photochemical efficiency	0.771±0.01Aa	0.644±0.03Bb	0.558±0.03Cc

2.4 土壤酸性对无患子幼树叶片光响应曲线及气体交换参数的影响

在CO₂恒定400 μmol/mol浓度和0—1800 μmol m⁻² s⁻¹光强范围内测得光响应曲线并得出拟合参数。由

图 1 可知,不同试验区叶片 P_n 随 PAR 的变化趋势基本一致,PAR 从 0 增至 400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,叶片 P_n 快速增加,PAR>400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后, P_n 缓慢增加,S3 在 PAR 趋近 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时 P_n 出现缓慢下降趋势。

如表 6 所示,与中性区相比,酸性区 $P_{n\text{max}}$ 显著减小,与中性区差异极显著 ($P<0.01$),S3 的 LSP 极显著下降 ($P<0.01$),各试验区 AQY、LCP 和 R_d 均为 $S3 > S1 > S2$,其中 AQY 和 R_d 在不同试验区之间差异极显著 ($P<0.01$);酸性区 P_n 极显著下降 ($P<0.01$),试验区之间差异达极显著水平 ($P<0.01$), T_r 表现为 S2 极显著高于 S1 和 S3 ($P<0.01$),S1 和 S3 之间差异不显著 ($P>0.05$), C_i 和 G_s 均为 $S2 > S1 > S3$,S1 和 S2 极显著高于 S3 ($P<0.01$), L_s 为 $S3 > S1 > S2$,S1 和 S2 极显著低于 S3 ($P<0.01$)。

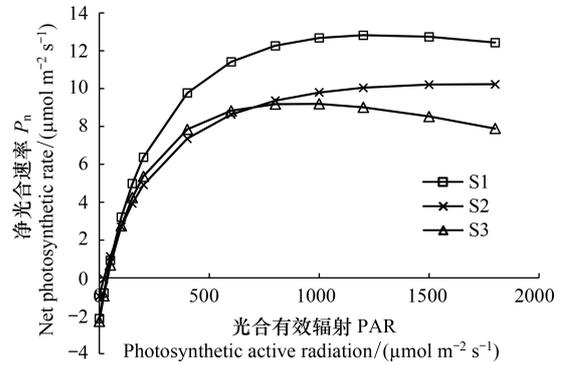


图 1 不同试验区无患子叶片净光合速率 P_n 对光照强度的响应
Fig.1 Response of net photosynthetic rate P_n to light intensity in of leaves of *S. mukorossi* in different test areas

表 6 不同试验区无患子幼树叶片光响应曲线及气体交换参数

Table 6 Light response curve and gas exchange parameters of leaves of *S. mukorossi* in different test areas

试验区 Test site	S1	S2	S3
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	14.16±0.79Aa	10.26±0.84Bb	8.32±1.61Bb
表观量子效率 Apparent quantum yield/($\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol photons}$)	0.054±0.01Aa	0.036±0.01Bb	0.076±0.01Cc
光饱和点 Light saturation point/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1587.83±40.05Aa	1524.53±82.29Aa	948.85±134.02Bb
光补偿点 Light compensation point/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	27.88±7.59Aab	17.16±2.99Aa	31.02±5.61Ab
暗呼吸速率 Dark respiration rate/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.54±0.04Aa	0.99±0.09Bb	2.47±0.22Cc
拟合决定系数 Fitting determinant coefficient	0.9976	0.9929	0.9481
净光合速率 Net photosynthetic rate/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	12.32±2.36Aa	10.27±1.14Bb	8.22±1.12Cc
蒸腾速率 Transpiration rate/($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	3.41±1.10Aa	5.94±1.15Bb	3.32±1.08Aa
胞间二氧化碳浓度 Intercellular carbon dioxide concentration/($\mu\text{mol/mol}$)	260.15±25.35Aa	270.54±30.62Aa	217.76±53.57Ab
气孔导度 Stomatal conductance/($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	0.17±0.05Aa	0.19±0.05Aa	0.11±0.04Bb
气孔限制值 Stomatal limit value	0.34±0.05Aa	0.30±0.07Aa	0.62±0.42Ab

3 讨论

土壤 pH 能够影响或指示土壤养分的转化、释放、有效性及植物根系吸收养分的能力。有研究表明,酸性紫色土中氮素更易矿化,土壤 pH 越低,氮矿化量越多^[22-23]。肖懿、Zhang 等^[24-25]认为土壤酸性会导致固定的磷素溶解,与中性和石灰性紫色土相比,酸性紫色土磷素最大吸附量、吸附缓冲容量低,磷素解吸能力高,磷素释放风险大。本研究结果发现,紫色土酸性促进了土壤氮磷元素向其有效态转化,使得土壤 AN、AP 含量高。这与李忠意等^[17]的研究结果一致。土壤酸性会加速土壤矿物分解,促进矿质态钾转变成有效态钾,而钾素极易被淋失,从而造成钾素养分库损失严重^[26-27]。本研究中,紫色土酸性区土壤 AK 与 TK 含量低可能与其长期酸性条件下钾素转化为有效态后大量淋失有关。

叶片氮作为构建叶绿素的主要成分,当其显著下降时必然导致叶绿素含量降低,不利于光能的吸收和转化^[28]。本研究结果显示,中性区幼树叶片较高的 TN 含量促进了叶绿素合成,叶片高的 Chls、Chl a 含量和 Chl a/b 比值与其高光合能力相对应^[29]。Chl a 和 Chl b 分别表征叶片光能利用和捕获能力的指标^[30],酸性区生长的无患子通过增加 Chl b 含量提高叶绿体弱光捕获能力,而 Chl a 含量极显著减少造成叶绿体光电转化效率降低,进而光合速率显著下降。Lichtenthaler 等^[31]认为陆地阳生植物叶片 Chl a/b 比值是 3.0—3.4, Chls/

Cars 比值是 3.8—4.4; 阴生植物 Chl a/b 比值为 2.4—2.7, Chls/Cars 比值为 4.8—5.7。本研究中, 中性区叶片 Chl a/b 和 Chls/Cars 比值极具阳生植物特性, 而酸性区叶片 Chl a/b 和 Chls/Cars 比值更趋向阴生植物特性。实际上, 无患子属阳生植物, 喜全光照。与中性区叶片色素含量相比, 土壤酸性导致无患子色素含量失衡, 对光照的需求表现出阴生植物特性, 即更偏爱相对低的光照和散射光。可见, 土壤酸性可通过影响无患子色素含量和比值, 进而影响其光合能力。LSP 和 LCP 的高低能够反映植物的需光特性和环境适应能力^[32]。本研究表明, 强酸性区 LSP 低, 强光利用能力弱, LCP 和 R_d 较高, 属于低生产高消耗, 生态适应性弱; 弱酸性区 LSP 高, LCP 和 R_d 最低, 光能利用能力强, 属于高生产低消耗, 生态适应性强; 中性区 LSP 高, LCP 和 R_d 较高, 弱光利用能力差, 消耗较大, 但 P_{max} 最大, 叶片有机物质积累多, 生态适应性强。可见, 本实验中, 紫色土中性区和弱酸性区是无患子生长适宜区。

叶绿素荧光参数可反映植物受逆境胁迫的光合机构响应方式^[33]。 F_v/F_m 是表征 PSII 反应中心内禀光能转化能力的指标, 非胁迫条件下一般为 0.75—0.85^[34]。本研究中, 酸性区 F_v/F_m 极显著降低, 表明无患子叶片光合潜能受土壤酸胁迫影响而下降, 与张翠萍等^[35] 研究结果相同; q_N 是 PS II 反应中心以热形式耗散过剩光能的比例^[36], 无患子幼树叶片应对土壤酸胁迫没有增加热耗散来消耗过剩激发能, 与李清雪等^[37] 研究结果相似。此外, 中性区叶片高的 Cars 含量对其通过叶黄素循环耗散过剩光能以应对夏季高光环境下光合机构免受破坏有积极作用^[38-39]。本实验范围内, 酸性区 qP 、 $Y(II)$ 和 ETR 均显著高于中性区, 说明酸性区叶片吸收的光能用于光化学传递的份额大, 酸性区无患子叶片在光能捕获量不足条件下通过调整光合结构, 以提高光合电子传递速率和光能捕获效率, 实现吸收的光能利用效率最大化。可见, 无患子在土壤酸性胁迫下, 具有一定的主动适应逆境能力。

叶性状与植物资源利用策略及生存环境适应能力间存在一定协调性。无患子在土壤酸胁迫影响下, 其叶片表现出具有一定适应性的表型可塑性。钾在增大叶面积、延长叶的功能期、提高叶片叶绿素含量和气孔开张灵活度等方面起重要作用, 从而提高净光合速率, 促进有机物质积累^[40-41]。本研究中, 强酸性区叶片 TK 含量低可能与其 T_r 、 G_s 下降有关, 同时 LA、SLA、Chls 和 Chl a 含量减小, 使得光合生产力下降, 植株生长受阻; 弱酸性区幼树叶片大的 LA、SLA 有利于拦截光能^[42], 从而补偿较低光量子通量密度造成的光合速率下降, 薄而大的叶片 T_r 和 G_s 高, 使其运输水分、养分的量和速率增加, 并且 CO_2 供应充足, 与其高光合速率相适应^[43], 有利于光合产物积累, 表现出地径和冠幅均最大。酸性区幼树株高显著减小, 但冠幅显著增大, 可能是土壤酸性影响了植物激素合成而削弱了无患子树体的顶端优势, 关于这一点, 有待进一步研究。

4 结论

紫色土酸性通过影响土壤养分转化、根系吸收能力显著降低了无患子幼树的光合能力; 强酸性区幼树叶片氮、钾含量低, 导致其光能利用能力差, 光能捕获总量低, 有机物质消耗大, 不利于无患子生长; 弱酸性区幼树叶片通过增大光能捕获面积, 提高 PS II 光合电子传递速率和光能捕获效率, 降低有机物质消耗, 表现出较强的生态适应性。研究表明, 无患子在重庆紫色土区种植的 pH 适宜范围为 5.5—7.5, 而在 pH 值低于 5.5 的紫色土种植无患子, 对其生长发育不利。

参考文献 (References):

- [1] Huang H C, Wu M D, Tsai W J, Liao S C, Liaw C C, Hsu L C, Wu Y C, Kuo Y H. Triterpenoid saponins from the fruits and galls of *Sapindus mukorossi*. *Phytochemistry*, 2008, 69(7): 1609-1616.
- [2] 黄素梅, 王敬文, 杜孟浩, 张金萍, 姜景民. 无患子的研究现状及其开发利用. *林业科技开发*, 2009, 23(6): 1-5.
- [3] 尹道刚, 马开敏, 张彦林. 无患子播种繁育及造林技术. *四川林业科技*, 2011, 32(3): 121-123.
- [4] 贾黎明, 孙操稳. 生物柴油树种无患子研究进展. *中国农业大学学报*, 2012, 17(6): 191-196.
- [5] 刘济铭, 孙操稳, 何秋阳, 贾黎明, 翁学煌, 余建平. 国内外无患子属种质资源研究进展. *世界林业研究*, 2017, 30(6): 12-18.
- [6] 夏念和, 罗献瑞. 中国无患子科的地理分布. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(1): 13-28.
- [7] 唐时嘉, 孙德江, 罗有芳, 周大海, 何熔, 毛建华, 罗英. 四川盆地紫色土肥力与母质特性的关系. *土壤学报*, 1984, 21(2): 123-133.

- [8] 王齐齐,徐虎,马常宝,薛彦东,王传杰,徐明岗,张文菊. 西部地区紫色土近 30 年来土壤肥力与生产力演变趋势分析. 植物营养与肥料学报, 2018, 24(6): 1492-1499.
- [9] 汪文强,王子芳,高明,黄利玲. 施肥对紫色土交换性酸及盐基饱和度的影响. 水土保持学报, 2014, 28(3): 138-142.
- [10] 程永毅,李忠意,白颖艳,刘莉. 电渗析法研究紫色土、黄壤和砖红壤的酸化特征. 中国农业科学, 2018, 51(7): 1325-1333.
- [11] Abdulaha-Al Baquy M, Li J Y, Xu C Y, Mehmood K, Xu R K. Determination of critical pH and Al concentration of acidic Ultisols for wheat and canola crops. *Solid Earth*, 2017, 8(1): 149-159.
- [12] Sutradhar A, Lollato R P, Butchee K, Arnall D B. Determining critical soil pH for sunflower production. *International Journal of Agronomy*, 2014.
- [13] Zhu H H, Chen C, Xu C, Zhu Q H, Huang D Y. Effects of soil acidification and liming on the phytoavailability of cadmium in paddy soils of central subtropical China. *Environmental Pollution*, 2016, 219: 99-106.
- [14] 董振浩,印杰,李斌,马跃龙,薛峰. 响应面法优化超声提取无患子油工艺研究. 广州化工, 2017, 45(12): 55-58.
- [15] 秦愉,庞丽蓉,符少团,贺飞翔,葛浩毅,姚瑰玮. 无患子种仁油的提取工艺优化及脂肪酸组成分析. 中国油脂, 2018, 43(1): 13-15, 38-38.
- [16] 刁松峰,姜景民,伊焕,岳华峰,董汝湘,孙洪刚,邵文豪. 浙江低山地区多用途植物无患子的开花物候特征. 生态学报, 2016, 36(19): 6226-6234.
- [17] 李忠意,程永毅,杨剑虹. 重庆地区中性紫色土酸化特征. 水土保持学报, 2012, 26(6): 234-237, 242-242.
- [18] 谭孟溪,刘莉,王朋顺,程永毅,谢德体,李忠意. 微地形作用下紫色母岩发育土壤的酸化特征. 土壤学报, 2018, 55(6): 1441-1449.
- [19] 杨剑虹,王成林,代亨林. 土壤农化分析与环境监测. 北京: 中国大地出版社, 2008.
- [20] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [21] 李合生. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- [22] Urakawa R, Ohte N, Shibata H, Isobe K, Tateno R, Oda T, Hishi T, Fukushima K, Inagaki Y, Hirai K, Oyanagi N, Nakata M, Toda H, Kenta T, Kuroiwa M, Watanabe T, Fukuzawa K, Tokuchi N, Ugawa S, Enoki T, Nakanishi A, Saigusa N, Yamao Y, Kotani A. Factors contributing to soil nitrogen mineralization and nitrification rates of forest soils in the Japanese archipelago. *Forest Ecology and Management*, 2016, 361: 382-396.
- [23] 张名豪,卢吉文,赵秀兰. 有机物料对两种紫色土氮素矿化的影响. 环境科学, 2016, 37(6): 2291-2297.
- [24] 肖懿,唐家良,朱波,王芮,王艳强. 丘陵紫色土不同土地利用方式下磷的吸附解吸特性. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2015, 40(1): 58-64.
- [25] Zhang Y T, He X H, Liang H, Zhao J, Zhang Y Q, Xu C, Shi X J. Long-term tobacco plantation induces soil acidification and soil base cation loss. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(6): 5442-5450.
- [26] 黄运湘,曾希柏,张杨珠,林志灵,孙楠,王道龙. 湖南省丘岗茶园土壤的酸化特征及其对土壤肥力的影响. 土壤通报, 2010, 41(3): 633-638.
- [27] Curtin D, Campbell C A, Jalil A. Effects of acidity on mineralization: pH-dependence of organic matter mineralization in weakly acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, 30(1): 57-64.
- [28] Mirkovic T, Ostroumov E E, Anna J M, Van Grondelle R, Govindjee, Scholes G D. Light absorption and energy transfer in the antenna complexes of photosynthetic organisms. *Chemical Reviews*, 2017, 117(2): 249-293.
- [29] 谢春,周长芳,龙水云,王文琳,夏秦冬,平措桑珠,徐紫萱. 挺水植物与浮叶植物光合荧光特性的差异. 生态学报, 2018, 38(7): 2493-2502.
- [30] 白宇清,谢利娟,王定跃. 不同遮荫、土壤排水处理对毛棉杜鹃幼苗生长及光合特性的影响. 林业科学, 2017, 53(2): 44-53.
- [31] Lichtenhaler H K, Ač A, Marek M V, Kalina J, Urban O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2007, 45(8): 577-588.
- [32] 黄秦军,黄国伟,丁昌俊,张新叶. 美洲黑杨杂种不同生长势无性系光合特征. 林业科学, 2013, 49(3): 56-62.
- [33] 王振夏,魏虹,吕茜,李昌晓,周珺,高伟,陈伟. 枫杨幼苗对土壤水分“湿-干”交替变化光合及叶绿素荧光的响应. 生态学报, 2013, 33(3): 888-897.
- [34] 吴甘霖,段仁燕,王志高,张中信,吴礼凤. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响. 生态学报, 2010, 30(14): 3941-3946.
- [35] 张翠萍,孟平,李建中,万贤崇. 磷元素和土壤酸化交互作用对核桃幼苗光合特性的影响. 植物生态学报, 2014, 38(12): 1345-1355.
- [36] Brestic M, Zivcak M, Kunderlikova K, Allakhverdiev S I. High temperature specifically affects the photoprotective responses of chlorophyll b-deficient wheat mutant lines. *Photosynthesis Research*, 2016, 130(1/3): 251-266.
- [37] 李清雪,兰岚,贾志清,刘涛,冯莉莉,何凌仙子,李虹. 4 种锦鸡儿属植物幼苗叶绿素荧光参数对重复低温胁迫的响应. 林业科学, 2016, 52(10): 31-37.
- [38] Jahns P, Holzwarth A R. The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2012, 1817(1): 182-193.
- [39] Joubert C, Young P R, Eyéghé-Bickong H A, Vivier M A. Field-grown grapevine berries use carotenoids and the associated xanthophyll cycles to acclimate to UV exposure differentially in high and low light (shade) conditions. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 1-17.
- [40] 陈培元,蒋永罗,李英,付左. 钾对小麦生长发育、抗旱性和某些生理特性的影响. 作物学报, 1987, 13(4): 322-328.
- [41] 饶立华,蒋德安,薛建明,洪捷. 钾营养对水稻光合器功能的效应与谷粒产量的影响. 植物生理学报, 1989, 15(2): 191-197.
- [42] 李晓玲,温浩然,王雪松,杨进,黄成名. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. 生态学报, 2018, 38(10): 3581-3591.
- [43] 任悦,赵成章,李雪萍,张晶,雷蕾. 秦王川湿地滨藜叶脉性状与蒸腾速率关系对种群密度的响应. 生态学报, 2018, 38(16): 5819-5827.