

DOI: 10.5846/stxb202007131824

王佳敏,成应杰,陈金艺,刘俊婷,李金明,李素慧,刘锦春.模拟不同降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境对桢楠幼苗光合和生长的影响.生态学报, 2021, 41(18): 7348-7356.

Wang J M, Cheng Y J, Chen J Y, Liu J T, Li J M, Li S H, Liu J C. Effects of simulated karst vertical heterogeneous habitat on photosynthesis and growth of *Phoebe zhennan* S. Lee seedlings under different rainfall temporal pattern. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(18): 7348-7356.

模拟不同降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境对桢楠幼苗光合和生长的影响

王佳敏,成应杰,陈金艺,刘俊婷,李金明,李素慧,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:由于岩石裸露、地表破碎、坡度陡峻、洼地土壤堆积等因素的共同作用,喀斯特区域土壤具有明显的不连续性和高度异质性,土壤侵蚀往往较为严重。喀斯特地区高度异质性的生境为植物提供了不同的水分、肥料、空气和空间,对植物的生长和生理具有显著影响。在全球气候变化下,降雨时间格局的改变可能将进一步加剧喀斯特的生境异质性。桢楠是我国特有的国家二级保护树种,虽然它只零星分布在喀斯特地区,但由于它能在岩石间生长得很好,仍被认为是一种可能的适宜树种。以二年生桢楠(*Phoebe zhennan* S. Lee)幼苗为研究对象,研究总降水量相同条件下两种降雨时间格局(I_{2d} : 2 d 降雨间隔; I_{19d} : 19 d 降雨间隔处理)和三种垂直异质小生境(S_0 : 无石全土, $S_{1/2}$: 半石半土, $S_{3/4}$: 多石少土)对其光合生理和生长的影响。结果显示: (1) 在 I_{2d} 条件下,桢楠幼苗的光合速率在半石半土生境($S_{1/2}$)下最大,且有较大的地径和株高;而在 I_{19d} 条件下,桢楠的光合和生长(株高和地径)均随着岩溶裂隙层的增厚逐渐减小。(2) 在全土生境(S_0)下,降雨时间格局的改变并不影响桢楠的光合和株高,而在有岩溶裂隙层的生境下($S_{1/2}$ 和 $S_{3/4}$),降雨时间间隔的延长会抑制桢楠的光合和株高及地径的生长,提高气孔密度,且这种抑制或促进作用会随着岩溶裂隙层的增厚而加剧。研究表明,在降雨间隔时间短,降雨均匀充足时,有少量的岩溶裂隙能够促进桢楠的生长和光合,但降雨间隔时间延长后,这种作用丧失。另一方面,在土壤相对较厚时,降雨时间间隔的改变对桢楠的光合和生长影响不显著,但岩溶裂隙层的增加,加剧了降雨时间间隔增大对桢楠光合的负面影响。

关键词:岩溶生境;解剖学结构;气孔;光合生理;难造林地

Effects of simulated karst vertical heterogeneous habitat on photosynthesis and growth of *Phoebe zhennan* S. Lee seedlings under different rainfall temporal pattern

WANG Jiamin, CHENG Yingjie, CHEN Jinyi, LIU Juntong, LI Jinming, LI Suhui, 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: Karst regions represent a unique ecosystem, with its obviously discontinuous and highly heterogeneous limestone soil due to the combination of exposed rocks, tattered land surface, steep slopes, soil accumulation in depressions, and often severe soil erosion. Highly heterogeneous habitats in karst areas provide different water, fertilizer, air and space for plants, which have a significant impact on plant growth and physiology. Under the global climate change, variation in rainfall temporal pattern may further exacerbate habitat heterogeneity in karst regions. *Phoebe zhennan* S. Lee is an endemic, national second-class protective tree species in China. Even it only distributes in karst regions sporadically, it is still

基金项目:中央高校基本科研业务费专项(XDJK2020B037);国家自然科学基金项目(31500399)

收稿日期:2020-07-13; 修订日期:2021-07-01

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

considered to be a probable suitable tree there since it can grow well between the rocks. In this study with *P. zhennan* seedlings as the research object, we selected two kinds of rainfall temporal pattern (I_{2d} : The rainfall interval is 2 days, I_{19d} : The rainfall interval is 19 days) and three kinds of heterogeneous habitats (S_0 : all soil, $S_{1/2}$: half stone and half soil, $S_{3/4}$: more stones and less soil), to investigate the response to photosynthesis and growth. The main results are as follows: (1) under the condition of I_{2d} , the photosynthetic rate of *P. zhennan* was the largest in the half stone and half soil habitat ($S_{1/2}$), and had larger ground diameter and plant height; while under the condition of I_{19d} , the photosynthesis and growth (plant height and ground diameter) of *P. zhennan* decreased gradually with the thickening of karst fissure layer. (2) In the soil habitat (S_0), the change of rainfall pattern did not affect the photosynthesis and plant height of *P. zhennan*, however, in the habitat with karst fissure layer ($S_{1/2}$ and $S_{3/4}$), the extension of the rainfall interval inhibited the photosynthesis and the growth of plant height and ground diameter of, but increase the density of stomata, This inhibition or promotion increased with the thickening of the karst fissure layer. The above results show that: when the rainfall interval is short and the rainfall is relatively uniform and sufficient, a small number of karst fissures can promote the growth and photosynthesis of *P. zhennan*, but this effect is lost when the rainfall interval is extended. On the other hand, under the condition that the soil is thick enough, the change of rainfall time interval has no significant effect on the photosynthesis and growth of *P. zhennan*, but the increase of the karst fissure layer exacerbates the negative impact of the increase of the rainfall interval on the photosynthesis of *P. zhennan*.

Key Words: karst habitat; anatomical structure; stomata; photosynthetic physiology; difficult to planting area

喀斯特地区地质背景特殊,土层浅薄且薄厚不一^[1]。以碳酸钙为主的石灰岩具有高渗透性且容易被溶蚀,导致该区域岩体存在大量岩溶裂隙^[2],降雨后表层土壤容易沿着这些裂缝被淋洗到地下通道后流失,使得原本就稀少的土壤层更为浅薄^[3]。然而,最近研究发现岩溶裂隙也具有一定的生境功能^[4]。因为浅层裂隙岩层可以截留一部分的土壤,从而为水分和养分提供了储存空间,也为植物根系穿窜提供途径,根系可以从地表土层以下浅层的岩石裂隙中得到相对稳定的水分与养分补充。

另一方面,喀斯特岩溶裂隙层的厚度差异造成该地区小生境具有极大的垂直异质性^[1],从而引起小生境中的水分、营养元素、土壤透气性和根系生长空间的差异^[5];在土层深厚而岩溶裂隙较薄区域,往往水分和养分充足,植物根系有更大的伸展空间,但是由于喀斯特土壤的通气性差,土层容易板结,甚至会形成水分胁迫^[6];而在土层浅薄且岩溶裂隙发育较厚的区域,岩溶裂隙的保水性能较弱,更易水土漏失从而导致养分缺乏^[7],同时岩石占用了部分根系的伸展空间,这些可能不利于植物生长,但另一方面,岩溶裂隙在一定程度上可以增强土壤透气性,对植物的生长产生有利影响。

全球气候变化下降雨格局正在逐渐发生改变。我国西南喀斯特地区表现出总降雨量基本不变而年雨日显著减小的趋势^[8]。由于喀斯特脆弱的生态系统对于外界环境具有高度的依赖性和敏感性^[9],降雨格局的改变极大的影响了喀斯特地区的土壤生境,从而影响植物的生存和发展^[10]。如有研究表明,低频率但高强度的降雨极易冲散土层,并携带走大量土壤,形成面蚀、片蚀甚至沟蚀,大大加强了水土流失的速度和程度^[11],从而进一步加大了喀斯特地区土壤的垂直异质性。

光合作用是植物生命活动的基础,决定植物能量吸收和有机物积累的数量,与植物生长、发育和繁殖密切相关^[12]。喀斯特地区的土壤厚度从土壤水分、养分和地下空间可利用性等方面对植物的光合生理造成影响^[13-14],进而影响植物的生长^[5]。前期的研究关注了喀斯特小生境中土层厚度对植物的影响,却忽略了既可以加速水土流失又具有一定生境功能的岩溶裂隙层的功能作用。大量的研究关注了降雨减少(干旱)喀斯特地区植物的影响,却并没有关注降雨时间格局的变化对该地区植物产生的负面作用。

桢楠(*Phoebe zhennan* S.Lee)是樟科楠属的常绿大乔木,是我国特有的珍稀树种,该树种生命周期长、幼龄期生长快,适应性较强,目前在绿化工程中广泛应用^[15]。虽然它只零星分布在喀斯特地区,但由于它能在岩

石间生长得很好,仍被认为是一种可能的适宜树种。同时有研究表明,树木幼苗阶段对环境变化最为敏感^[16]。因此,本研究采用室内模拟方法,探讨桢楠幼苗在不同降雨时间格局及不同垂直土层生境(考虑岩溶裂隙)下的光合生理和生长,以期为喀斯特地区的植被恢复和楠木资源管理提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试土壤为重庆市具有喀斯特地貌的中梁山黄色石灰土。土壤基本理化性状为:pH 为 7.4 ± 0.14 ,有机质为 $(0.34\pm0.02)\%$,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。供试岩石为喀斯特石灰石,试供植物为樟科二年生桢楠(*P.zhennan*)幼苗。

1.2 实验方法

本研究采用降雨时间格局和垂直小生境双因素随机区组试验。降雨时间格局分为 2 d 降雨间隔(I_{2d})和 19 d 降雨间隔(I_{19d})。根据重庆市 20 年来的平均降雨时间间隔,将 I_{2d} 设置为每隔 2 d 一次降雨;根据重庆市年均最长连续无有效降水日数将 I_{19d} 设置为每隔 19 d 一次降雨^[17],保持两种处理的总降雨量相一致,根据重庆市的单位面积日平均降雨量、容器的底面积以及降雨间隔天数进行施水计算(表 1)。在施水时,为了便于实施,结合实际情况,将施水量四舍五入精确到 100 mL。

表 1 降水设置
Table 1 Water treatments

处理 Treatment of irrigation	降雨间隔天数 Rainfall frequency/d	第二季度施水量 Precipitation in the second quarter/mL	第三季度施水量 Precipitation in the third quarter/mL
2 d 降雨间隔 The rainfall interval is 2 days (I_{2d})	2	3045.6972	2932.1838
19 d 降雨间隔 The rainfall interval is 19 days (I_{19d})	19	20304.648	19547.892

垂直小生境处理分为无石全土(S_0)、半石半土($S_{1/2}$)和多石少土($S_{3/4}$),三种生境的总体积不变, S_0 生境只有土壤层, $S_{1/2}$ 生境下半部分为岩溶裂隙层、上半部分为土壤层, $S_{3/4}$ 生境上 1/4 层为土壤层,下 3/4 为岩溶裂隙层(图 1)。容器采用底部有孔的泡沫箱(长×宽×高:54 cm×39 cm×24 cm)。

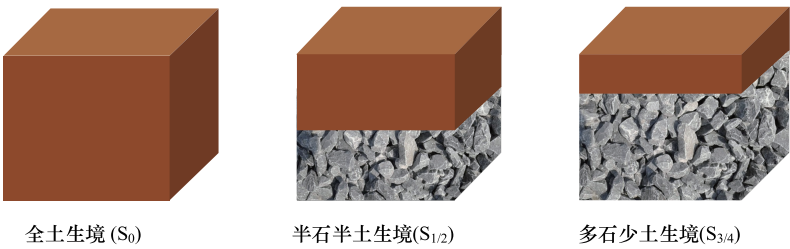


图 1 生境设置
Fig.1 habitats treatments
橙色代表土壤层,碎石代表岩溶裂隙层

2019 年 7 月 15 日选取生长状态良好、一致的幼苗进行移栽,缓苗 29 d 后进行水分处理,实验共设 24 个重复,处理 3 个月。(由于测量光合等指标时本实验还在进行中, I_{19d} 处理施水 4 次,而 I_{2d} 处理施水 31 次,故在这 3 个月处理期间 I_{19d} 处理和 I_{2d} 处理的总施水量暂时不完全相等)

1.3 指标测定

采用美国 Li-COR 公司的 Li-6400 便携式光合测定仪于晴天的上午测定桢楠的光合速率(P_n),气孔导度(G_s),蒸腾速率(T_r)以及胞间二氧化碳浓度(C_i)。测定中采用内置红蓝光源,光合有效辐射(PAR)为

$1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,通过连接缓冲瓶使得 CO_2 浓度与外界二氧化碳浓度一致,每个植株上选取位置相似并健康的成熟叶片三片进行测量,每片叶子重复测量三次,并计算水分利用效率,水分利用效率(WUE)=光合速率(P_n)/蒸腾速率(T_r)。

采用印记法测量气孔数量、气孔面积和绒毛数量。使用显微镜(Nikon Eclipse 80 i)观察数量气孔数量和面积。利用 Nikon 图像处理记录装置,在目镜(10 倍)×物镜(20 倍)中观察单位面积的绒毛数目;在目镜(10 倍)×物镜(40 倍)下观察气孔面积和单位面积的气孔数目。

土壤水分测定采用恒温箱烘干法,烘干温度为 105°C ,烘干时间为 8 h。土壤含水率(%)=(湿土重-烘干土重)/土壤干重×100%。

1.4 数据统计

数据分析采用 SPSS 22.0 对相同小生境不同降雨时间间隔中桉楠的光合生理指标和生长指标进行 t 检验(Student's t test),对相同降雨时间间隔、不同小生境的光合生理指标、生长指标以及土壤含水量进行单因素方差分析(One-way ANOVA)结合多重比较(LSD),对不同小生境下不同降雨时间间隔中桉楠的光合生理指标和生长指标进行双因素方差分析(Two-way ANOVA),用 Origin 8.6 软件作图。

2 研究结果

2.1 土壤含水量

I_{2d} 条件下,在浇水后第一天和第二天中, $S_{3/4}$ 的土壤含水量显著小于 $S_{1/2}$ 和 S_0 两种生境($P < 0.05$)。而 $S_{1/2}$ 和 S_0 生境之间始终没有显著性差异; I_{19d} 条件下,从浇水后第三天开始, $S_{3/4}$ 的土壤含水量显著小于 S_0 和 $S_{1/2}$ ($P < 0.05$),从第七天开始, $S_{3/4}$ 的土壤含水量显著小于 $S_{1/2}$ ($P < 0.05$),从第九天开始, $S_{1/2}$ 的土壤含水量显著小于 S_0 ($P < 0.05$) (图 2)。

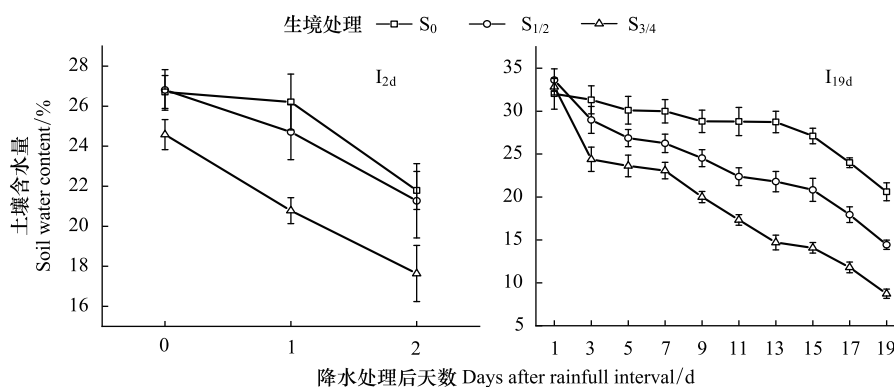


图 2 不同降雨时间间隔下三种小生境土壤含水量的影响

Fig.2 Effect of different rainfall interval on soil water content in three kinds of habitats treatments (Mean±SE)

I_{2d} : 2 d 降雨间隔; I_{19d} : 19 d 降雨间隔; S_0 : 全土生境; $S_{1/2}$: 半石半土生境; $S_{3/4}$: 多石少土生境

2.2 光合特性

I_{2d} 条件下,随着岩溶裂隙的增加,桉楠的净光合速率呈现先升高再降低的趋势,即在 $S_{1/2}$ 的生境下,桉楠的光合速率最高, $S_{3/4}$ 和 S_0 两种生境下,桉楠的光合速率没有差异。然而,尽管 $S_{3/4}$ 和 S_0 两种生境下光合速率没有差异,但 $S_{3/4}$ 生境下的气孔导度、胞间二氧化碳浓度均显著高于 S_0 生境,而该生境下的水分利用效率显著小于 S_0 生境和 $S_{1/2}$ 的生境。 I_{19d} 条件下,随着岩溶裂隙层的增加,桉楠的光合速率、气孔导度和蒸腾速率逐渐降低;胞间二氧化碳浓度先降低,后保持不变;水分利用效率先显著升高,后保持不变(图 3)。

另一方面,降雨时间格局对桉楠在不同小生境条件下的光合参数和水分利用效率也产生了影响。在 S_0 生境中,不同降雨间隔处理对桉楠的净光合速率、胞间二氧化碳浓度、蒸腾速率和水分利用效率无显著影响,

但 I_{19d} 条件下气孔导度比 I_{2d} 下显著降低了 14.32%。在岩溶裂隙生境中 ($S_{1/2}$ 和 $S_{3/4}$), 降雨时间间隔的延长显著降低了桉楠的净光合速率、胞间二氧化碳浓度、气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率等光合参数, 随着垂直层面上土层的减少和岩溶裂隙层的增厚, 这种差异更为明显 (图 3)。双因素方差分析表明: 生境和降雨时间格局处理以及二者的交互作用会对桉楠的光合生理以及水分利用效率有显著影响 (表 2)。

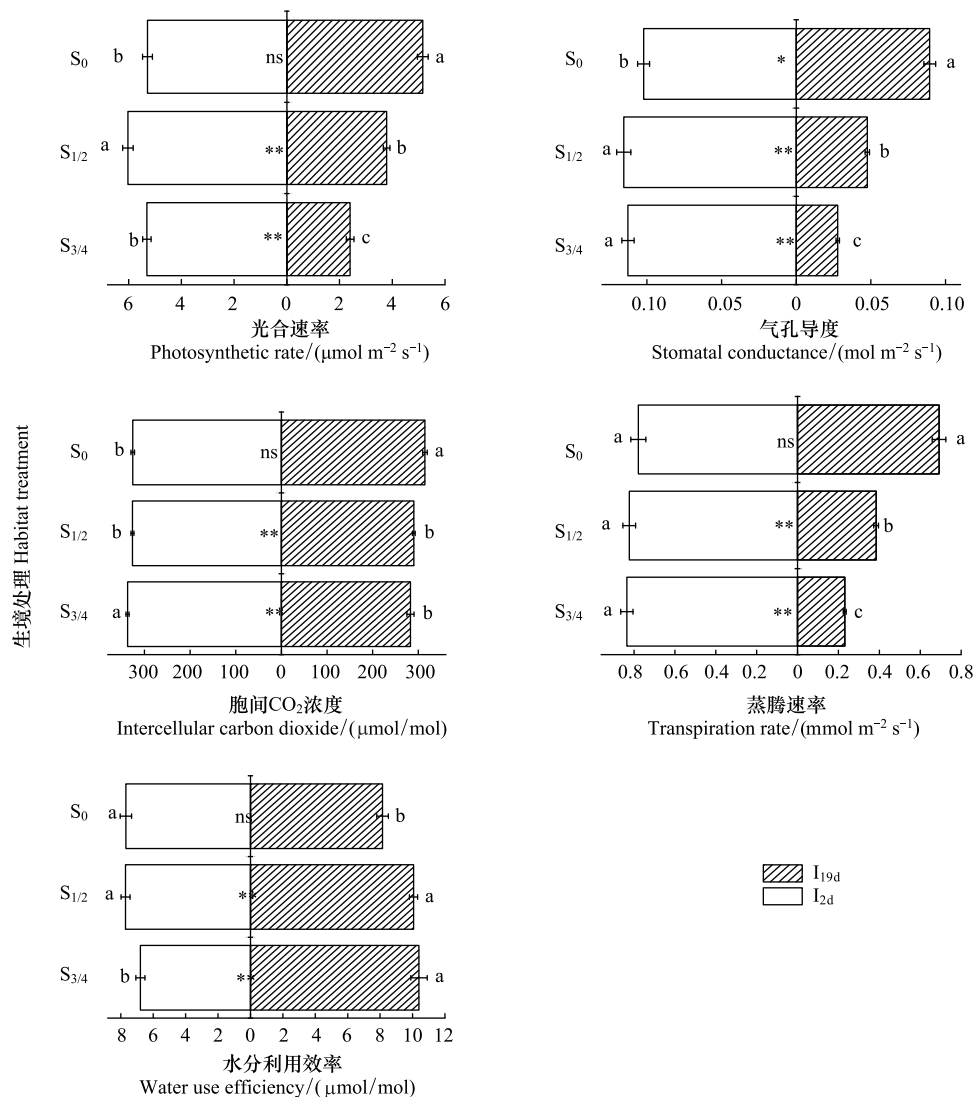


图 3 不同降雨时间间隔下三种小生境对桉楠光合生理和水分利用效率的影响

Fig.3 Effect of different rainfall interval on photosynthetic physiology and water use efficiency of *P. zennan* in three kinds of habitats treatments (Mean $\pm$ SE)

纵轴上的“*”、“**”、“ns”表示相同小生境中不同时间间隔之间的差异显著性, “*”表示显著 ($P < 0.05$), “**”表示极显著 ($P < 0.01$), “ns”表示差异不显著; 条形图上的“a”、“b”、“c”表示相同降雨时间间隔下不同小生境之间的差异显著性, 不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 气孔和绒毛特性

I_{2d} 条件下, $S_{1/2}$ 、 $S_{3/4}$ 两种生境较 S_0 生境的气孔密度均显著减小; $S_{3/4}$ 生境较 S_0 和 $S_{1/2}$ 生境的气孔面积显著减小; 在 I_{19d} 条件下, 相较于 S_0 生境, $S_{1/2}$ 生境中的气孔密度显著增大 (图 4)。

此外, 在 S_0 生境中, 降雨时间间隔的延长显著增大了桉楠的绒毛密度, 而对气孔密度和气孔面积无显著的影响; 在 $S_{1/2}$ 生境中, 降雨时间间隔的延长不仅仅更大幅度地增加了桉楠的绒毛密度, 同时也显著增大了气孔密度; 随着土壤厚度进一步减小, 岩溶裂隙层进一步增加, 降雨时间间隔的延长依然提高了桉楠的气孔密度但对于绒毛密度的影响并不显著 (图 4)。双因素方差分析表明: 生境处理和降雨处理的交互作用对桉楠的气

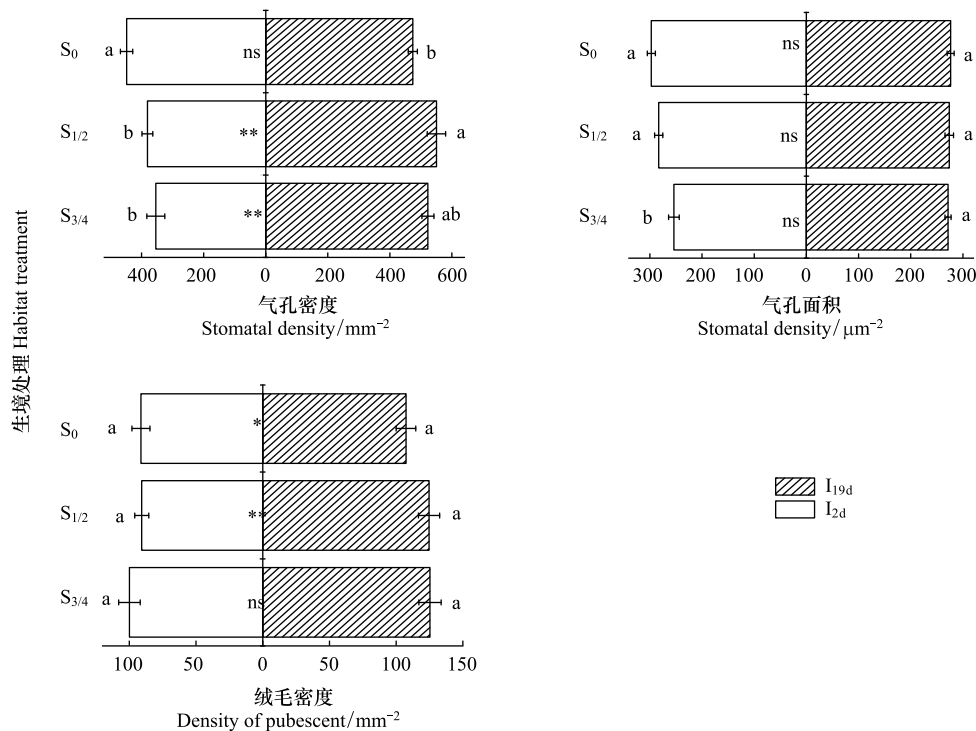


图 4 不同降雨时间间隔下三种小生境对桉楠气孔和绒毛密度的影响

Fig.4 Effect of different rainfall interval on stomata and leaf pubescent density of *P. zhennan* in three kinds of habitats treatments(Mean±SE)
图中纵轴上的“*”“*”“*”“ns”表示相同小生境中不同降雨时间间隔之间的差异显著性,“*”表示差异极显著($P<0.01$),“*”表示差异显著($P<0.05$),“ns”表示差异不显著;条形图上的“a”、“b”、“c”表示相同降雨时间间隔条件下不同小生境之间的差异显著性,不同字母表示差异显著($P<0.05$)

孔密度和气孔面积的影响具有显著性,而对绒毛密度的影响不显著(表 3)。

表 2 不同降雨时间间隔下三种小生境中桉楠光合指标的双因素方差分析

方差来源 Source of variation	F		
	降雨处理 Water application	生境 Habitat	降雨处理×生境 Water application×Habitat
光合速率 Photosynthetic rate (<i>P_n</i>)	154.492 **	34.019 **	35.094 **
气孔导度 Stomatal conductance(<i>G_s</i>)	356.829 **	25.647 **	55.468 **
胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular carbon dioxide(<i>C_i</i>)	77.833 **	3.75 *	10.717 **
蒸腾速率 Transpiration rate(<i>T_r</i>)	280.51 **	27.136 **	45.121 **
水分利用效率 Water use efficiency(<i>WUE</i>)	58.153 **	3.844 *	10.112 **

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

表 3 不同降雨时间间隔下三种小生境中桉楠叶片形态指标的双因素方差分析

方差来源 Source of variation	F		
	降雨处理 Water application	生境 Habitat	降雨处理×生境 Water application×Habitat
气孔密度 Stomatal density	44.223 **	0.865	6.825 **
气孔面积 Stomatal area	0.419	4.846 **	3.139 *
绒毛密度 Leaf pubescent density	17.492 **	1.664	0.732

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

2.4 株高和地径

I_{2d}条件下,S_{3/4}生境下的株高显著小于S₀和S_{1/2}生境,而地径受生境的影响不显著;在I_{19d}条件下,株高和

地径均随着岩溶裂隙层的增加显著减小。此外,在不同生境下,桢楠的株高和地径总体上在 I_{19d} 条件下均小于 I_{2d} (图 5)。双因素方差分析表明:生境处理、降雨处理及其交互作用对桢楠的株高和地径的影响均具有显著性(表 4)。

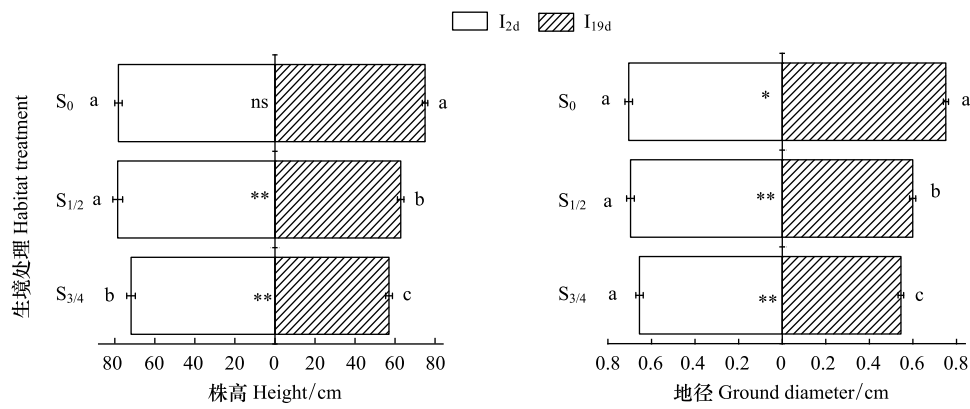


图 5 不同降雨时间间隔下三种小生境对桢楠株高和地径的影响

Fig.5 Effect of different rainfall intervals on height and ground diameter of *P. zennan* in three kinds of habitats treatments (Mean±SE)

图中纵轴上的“*”“*”“*”“ns”表示相同小生境中 2 d 降雨时间间隔与 19 d 降雨时间间隔之间的差异显著性,“***”表示差异极显著 ($P < 0.01$),“*”表示差异显著 ($P < 0.05$),“ns”表示差异不显著;条形图上的“a”、“b”、“c”表示相同降雨时间间隔下不同小生境之间的差异显著性,不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

表 4 不同降雨时间间隔下三种小生境中桢楠生长指标的双因素方差分析

Table 4 Two-way ANOVA of different rainfall interval on growth features of *P. zennan* in three kinds of habitats treatments

方差来源 Source of variation	F		
	降雨处理 Water application	生境 Habitat	降雨处理×生境 Water application×Habitat
株高 Height	58.478 **	20.545 **	5.665 **
地径 Ground diamate	21.402 **	38.214 **	14.267 **

* * 表示 $P < 0.01$

3 讨论与结论

3.1 降雨时间格局影响不同土壤小生境下桢楠的光合和生长

在 2 d 降雨时间间隔条件下,由于喀斯特地区降雨丰富,各种生境下水分均得到了及时的补充,水分并不成为主要限制因子,气、养和生存空间可能会成为影响植物的重要因素^[18-19]。全土处理下,植物虽然可获得的养分和生存空间最多,但是喀斯特土壤的透气性较差,该生境中土壤容易板结,进而造成一定的深层水分胁迫^[20];多石少土生境的土壤透气性更好,但浅薄的土层使植物的生存空间受限,且容易被降雨侵蚀冲刷,造成水土流失^[3],进而加剧土层浅薄带来的营养元素缺乏、干旱胁迫等问题;半石半土生境中的岩溶裂隙一方面截留了部分土壤和水分,为植物扎根提供了条件^[4],另一方面也提高了该生境的透气性,所以即使在此种生境下土壤养分和植物生存空间有一定程度地减少,但桢楠的光合速率、株高和地径最高。延长降雨时间间隔后,降雨总量并没有减少,但单次降雨强度较大,对于土层浅薄(即有厚的岩溶裂隙层)的区域容易形成大量缺口,面临更为严峻的水土流失^[11],而 N、P、K 等营养元素的流失会导致叶绿素减少、光吸收能力减弱、电子传递链受阻进而抑制光合作用^[21-23]。同时,土壤水分无法得到及时的补充,进而形成越来越早的水分状况,土壤机械阻力随之升高,根系延伸受到抑制,进而抑制水分的获取^[24];另一方面,土壤的养分和植物的生存空间也随之降低,即使在半土半石生境下,岩溶裂隙层的纳气作用也抵不过干旱的负面影响,因此,在延长降雨时间间隔后,岩溶裂隙层比例的增大对桢楠净光合速率的抑制作用更为显著。

3.2 不同土壤小生境影响不同降雨时间格局下桉楠的光合和生长

全土生镜中,降雨时间间隔的延长对桉楠的光合和生长没有影响。这可能与该生境土层深厚,土壤蓄水能力较强,水分和养分均相对充足有关。岩溶裂隙生境中,降雨时间间隔的延长显著抑制了桉楠的净光合速率、株高及地径的生长,且随着岩溶裂隙的增加,抑制作用增强。这是因为在岩溶裂隙生境中,土壤的蓄水能力减弱,降雨间隔为 2 d 的条件下,水分可以得到及时的补充,土壤含水量始终维持在一个较高的状态;而降雨间隔 19 d 的条件下,一次性大量的降水会造成土壤养分的大量流失^[11],同时会短暂性的为植株提供充足的水分,但在后期,持续的蒸发和植物根系的消耗且水分得不到及时补充导致干旱胁迫加重。

3.3 桉楠的水分利用效率和气孔调节

水分利用效率(WUE)即单位的水分消耗量所同化的碳量,调节水分利用效率是植物对干旱胁迫的重要适应策略之一^[25-26]。在本研究中,随着土层的减少和岩溶裂隙层的增厚,在降雨时间间隔短的条件下,桉楠的水分利用效率采取先维持不变,后显著减小的策略;延长降雨时间间隔后,采取先显著增大后保持不变的策略,这说明:只有土层浅薄到一定程度时才会影响到桉楠的水分利用效率,而降雨时间间隔的延长会增大土层的减少和岩溶裂隙层的加厚对水分利用效率影响的敏感程度。随着垂直层面上土层的减少和岩溶裂隙层的增厚,不同降雨时间间隔下水分利用效率的差异逐渐产生,且当土层浅薄到一定程度时,这种差异会增大,这说明垂直层面上较薄的土层和较厚的岩溶裂隙层会加剧降雨时间间隔延长对桉楠水分利用效率的增强作用。

气孔是植物进行气体、水分交换的通道,对植物的光合、蒸腾等生理活动起着重要的调节功能,气孔密度和气孔面积与植物的抗旱性密切相关^[27]。本研究表明,在土层薄、岩溶裂隙层较厚的生境中气孔密度对降雨时间间隔的改变较为敏感:为了适应垂直层面上岩溶裂隙层的增厚和土层的减少,时间间隔较短时,桉楠采取先减小气孔密度、后减小气孔面积的策略;延长降雨时间间隔后,桉楠采取增大气孔密度的策略,这可能是由于干旱会造成气孔数量和叶面积的减小^[28],轻度干旱使桉楠叶片面积减小的程度小于气孔数量减少的程度,从而表现为气孔密度的减小,随着干旱程度的加剧,叶面积减小的程度大于气孔数量减小的程度^[29],表现为气孔密度的增大。

叶面绒毛是植物叶片表面的一种结构,受生境的湿润程度和土壤肥沃程度影响较大,是植物对环境条件适应的表现之一^[30-32]。本研究中,随着垂直层面上土层的减少和岩溶裂隙层的增厚,桉楠绒毛密度在不同降雨时间间隔中的差异先增大后减小至无明显差异,这说明延长降雨时间间隔会促进绒毛密度增大,而较薄的土层会减弱这种促进作用,虽然多石少土生境中土壤含水量较少,但可能由于时间间隔长、强度高的降水加剧水土流失导致的磷元素等的缺乏抑制绒毛的生长^[30]。

总之,桉楠对不同土壤小生境的光合和生长响应受到降雨间隔时间的影响,而降雨时间间隔对桉楠的光合和生长影响也受到土壤小生境的制约:在降雨间隔时间短的条件下,有一定的岩溶裂隙对桉楠的光合起到促进作用,延长降雨间隔时间后,岩溶裂隙会加剧降雨间隔延长对桉楠光合的抑制作用。在土壤相对较厚条件下,降雨时间间隔对桉楠的光合影响不显著,但随着岩溶裂隙层的增加,降雨时间间隔延长对桉楠光合的负面影响也更为严重。在任何不利生境下,桉楠均会采取一定的气孔调节和水分利用策略来适应环境,且在降雨间隔时间短的条件下通过其调节作用可以减弱土层减少对株高和地径的影响。

致谢:感谢陶建平教授对本研究的帮助。

参考文献(References):

- [1] 张军以,戴明宏,王腊春,苏维词,曹立国.西南喀斯特石漠化治理植物选择与生态适应性.地球与环境,2015,43(3):269-278.
- [2] Jones R J. Aspects of the biological weathering of Limestone pavement. Proceedings of the Geologists' Association, 1965, 76(4): 421-433, IN3-IN8.
- [3] 唐益群,张晓晖,周洁,余恬钰,杨坪,王建秀.喀斯特石漠化地区土壤地下漏失的机理研究—以贵州普定县陈旗小流域为例.中国岩溶,2010,29(2):121-127.

- [4] 严友进. 喀斯特石漠化区浅层岩溶裂隙及其土壤主要生态功能研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2019.
- [5] 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及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.
- [6] 曹建华, 袁道先, 潘根兴. 岩溶生态系统中的土壤. 地球科学进展, 2003, 18(1): 37-44.
- [7] 朱晓峰. 喀斯特坡地土壤-表层岩溶带产流及碳氮流失过程研究[D]. 桂林: 桂林理工大学, 2018.
- [8] 冯新灵, 罗隆诚, 冯自立. 中国近 50 年降水变化趋势及突变的 Hurst 指数试验. 干旱区地理, 2009, 32(6): 859-866.
- [9] 陆清平, 赵宇鸾, 葛玉娟. 基于栅格的喀斯特山区土地系统脆弱性评价: 以贵州普定县为例. 环境科学与技术, 2019, 42(9): 221-229.
- [10] 杨宇琼, 戴全厚, 李昌兰, 彭旭东, 严友进. 模拟降雨条件下喀斯特坡耕地氮磷元素地下漏失特征. 中国水土保持科学, 2018, 16(3): 59-67.
- [11] 任青青, 严友进, 甘艺贤, 伏文兵, 戴全厚, 高儒学, 兰雪. 短历时强降雨对典型喀斯特坡耕地侵蚀产沙的影响. 水土保持学报, 2019, 33(6): 105-112.
- [12] 李庆康, 马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化. 植物生态学报, 2002, 26(S1): 9-19.
- [13] 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.
- [14] 郑小琴, 陈文静, 曹凡, 冯刚, 李永荣, 彭方仁. 配方施肥对薄壳山核桃苗期养分含量及光合作用的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2019, 43(5): 169-174.
- [15] 丁鑫, 肖建华, 黄建峰, 李捷. 珍贵木材树种楠木的野生资源调查. 植物分类与资源学报, 2015, 37(5): 629-639.
- [16] 余华, 钟全林, 黄云波, 程栋梁, 裴盼, 张中瑞, 徐朝斌, 郑文婷. 不同种源刨花楠林下幼苗叶功能性状与地理环境的关系. 应用生态学报, 2018, 29(2): 449-458.
- [17] 刘明翰, 秦新秀, 陈燕连, 黄嘉丽. 1960—2016 年西南地区无有效降水日数变化特征. 人民珠江, 2020, 41(4): 21-29.
- [18] 陈佳. 小流域土壤水分时空格局与环境因子的关系[D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.
- [19] 宋海燕, 张静, 李素慧, 梁千慧, 李若溪, 陶建平, 刘锦春. 基于容器分区处理探究黑麦草生长对喀斯特不同土壤生境和水分的响应. 生态学报, 2019, 39(10): 3557-3565.
- [20] Zhang J, Wang J M, Chen J Y, Song H Y, Li S H, Zhao Y J, Tao J P, Liu J C. Soil moisture determines horizontal and vertical root extension in the perennial grass *Lolium perenne* L. growing in karst soil. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 629.
- [21] 任彬彬. 氮素营养影响水稻水分吸收及光合特性的机制研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- [22] 陆志峰. 钾素营养对冬油菜叶片光合作用的影响机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017.
- [23] 陈国兴. 磷素营养水平对大豆光合作用及磷素吸收积累的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
- [24] 金可默. 作物根系对土壤异质性养分和机械阻力的响应及其调控机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [25] 米娜, 温学发, 蔡福, 王阳, 张玉书. 季节性干旱对千烟洲人工林水分利用效率的影响. 林业科学, 2014, 50(12): 24-31.
- [26] Zhao B Z, Kondo M, Maeda M, Ozaki Y, Zhang J B. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in two cultivars of upland rice during different developmental stages under three water regimes. *Plant and Soil*, 2004, 261(1-2): 61-75.
- [27] 冯淑华. 三叶草对干旱胁迫的反应及适应性研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [28] 杨再强, 谭文, 刘朝霞, 陈艳秋. 土壤水分胁迫对设施番茄叶片气孔特性的影响. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1234-1240.
- [29] 王春艳, 庞艳梅, 李茂松, 王秀芬. 干旱胁迫对大豆气孔特征和光合参数的影响. 中国农业科技导报, 2013, 15(1): 109-115.
- [30] 李青林, 毛罕平, 左志宇, 张晓东, 孙俊. 基于叶片微观结构变化的番茄磷水平检测方法. 农业机械学报, 2014, 45(10): 282-287.
- [31] 刘玉冰, 李新荣, 李蒙蒙, 刘丹, 张雯莉. 中国干旱半干旱区荒漠植物叶片(或同化枝)表皮微形态特征. 植物生态学报, 2016, 40(11): 1189-1207.
- [32] Kenzo T, Yoneda R, Azani M A, Majid N M. Changes in leaf water use after removal of leaf lower surface hairs on *Mallotus macrostachyus* (Euphorbiaceae) in a tropical secondary forest in Malaysia. *Journal of Forest Research*, 2008, 13(2): 137-142.