

铝胁迫对木荷幼苗光合特性的影响及添加盐基阳离子和磷的调节作用

王瑜^{1,2}, 王思荣³, 张玲玲¹, 李炯¹, 温达志^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 福建省上杭白砂国有林场, 福建 上杭 364205)

摘要: 为探讨铝(Al)胁迫对木荷(*Schima superba*)幼苗光合特征的影响, 采用营养液水培的方法, 对铝(Al)胁迫下木荷幼苗的光合响应及盐基阳离子(BC)和磷(P)的调节作用进行了研究。结果表明, 在低浓度 Al (0.25 mmol L⁻¹)处理下, 木荷幼苗的光合色素(Chl a、Chl b、Car)含量、光合作用参数(P_n、g_s、WUE、C_i/C_a)以及光响应特征参数(P_{max}、AQY、R_d、LSP)均呈下降趋势, 添加 BC 或同时添加 BC 和 P 均能缓解上述参数的降低。中、高浓度 Al (0.75、1.50 mmol L⁻¹)处理, 除光合色素含量呈增加趋势外, 光合作用参数、光响应特征参数均下降, 且下降幅度随 Al 浓度的升高而增大, 添加 P 比添加 BC 更能有效缓解 Al 胁迫对木荷幼苗的影响。这揭示了 BC、P 在缓解木荷 Al 胁迫的相对重要性。

关键词: 木荷; 铝胁迫; 光合特性; 盐基阳离子; 磷

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.01.010

Effect of Aluminum Stress on Photosynthesis of *Schima superba* Seedlings and Regulation by Adding Base Cations and Phosphorous

WANG Yu^{1,2}, WANG Si-rong³, ZHANG Ling-ling¹, LI Jiong¹, WEN Da-zhi^{1*}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Baisha National Forest Farm, Shanghang 364205, China)

Abstract: In order to understand the effect of Aluminum (Al) stress on photosynthesis of *Schima superba* seedlings, the changes in photosynthetic characteristics of *S. superba* seedlings under Al stress and regulation by adding phosphorous (P) and base cations (BC) were studied. The results showed that under low Al concentration (0.25 mmol L⁻¹) treatment, the contents of photosynthetic pigments (Chl a, Chl b, car), photosynthetic indexes (P_n, g_s, WUE, C_i/C_a) and photoresponse parameters (P_{max}, AQY, R_d, LSP) all declined, and their decrement was relieved by adding either BC or BC and P. In contrast, under moderate and high Al concentrations (0.75, 1.50 mmol L⁻¹) treatment, the contents of photosynthetic pigments increased, but photosynthetic parameters and photoresponse parameters decreased with increment of Al concentration. The addition of P was more efficient than that of BC in reduction of Al stress. These elucidated that BC or / and P played relative important role in alleviation of Al stress on *S. superba* seedlings.

Key words: *Schima superba*; Aluminum stress; Photosynthetic characteristics; Base cation; Phosphorous

铝(Al)是地壳中含量最丰富、分布最广的金属元素,其含量约占地壳金属元素总量的7%左右^[1]。

一般情况下, Al以难溶性的硅酸盐或Al₂O₃的形式存在,对植物没有危害;但当土壤酸化后(pH <

收稿日期: 2013-04-25 接受日期: 2013-05-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070409)资助

作者简介: 王瑜(1985~),女,硕士研究生,研究方向为环境生态学。E-mail: wangyu@scbg.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dzwen@scbg.ac.cn

5),难溶性 Al 可变成可溶性 Al 进入土壤溶液,从而对植物产生危害^[2]。在高温湿润的气候影响下,土壤风化作用引起的盐基阳离子淋溶流失进而导致土壤自然酸化更为强烈^[3]。此外,半个多世纪以来,全球城市化工业化消耗大量化石燃料,大量硫化物和氮化物(NO_x , NH_y)排放进入大气,经沉降后进入陆地和水域生态系统,将进一步加剧土壤酸化^[4]。酸雨引起的土壤酸化已经遍及长江以南的广大红壤地区^[5],大面积森林处于酸沉降超临界负荷的敏感区域^[6],沉积物释放的以及土壤淋失的可溶性 Al 大量增加^[7],导致植物生长受限制,甚至局部地区森林出现大面积退化现象^[8]。

有研究指出土壤溶液中 Al 浓度的增加会抑制树苗的生长和营养吸收^[9],酸化引起盐基阳离子(Base cation, BC)淋失、Al 胁迫和植物生长衰退^[10]。在衰退森林中施用含 Ca、Mg 的石灰能明显改善糖枫树(*Acer saccharum*)的健康状况^[11],后续研究^[12-13]证实了 Al 胁迫效应确实能够被一些盐基阳离子特别是 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和提高外源 P 的供应等措施所缓解。迄今,酸沉降引起的土壤酸化和 Al 胁迫对树木的影响研究主要集中在欧美温带森林和北方森林,但由于气候、地质背景和树木营养代谢等的差异,某些重要结论仍缺乏依据,如 Al 胁迫阈值是否适宜于我国温暖湿润的亚热带酸雨地区。而且,关于 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等盐基阳离子及 P 添加对不同浓度 Al 胁迫的缓解作用的差异及相对重要性的研究仍较缺乏。

为此,本研究选择常绿阔叶林的重要组成树种同时也是主要的生物防火和优良用材树种木荷(*Schima superba*)^[14]为材料,通过设计不同 Al 浓度的水培营养液,探讨不同浓度 Al 对木荷幼苗叶片光合特性的影响,并同时比较同一 Al 浓度胁迫下添加盐基阳离子(BC)或(和)磷(P)的影响,以揭示盐基阳离子(BC)和磷(P)在缓解不同浓度 Al 胁迫方面的差异和相对重要性,这有助于揭示 Al 胁迫与植物光合作用之间的关系提供理论依据,也为遏制我国酸雨地区森林的进一步退化及已受损退化森林的恢复与持续经营提供重要的理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料与植株培养

实验于 2012 年 6-7 月在中国科学院华南

植物园田间温室内进行。供试材料木荷(*Schima superba*)幼苗来自广东省林业科学院实验苗圃内同种源自然生长的健康实生苗,基径为(0.708 ± 0.007) cm、苗高为(40.2 ± 0.6) cm,且长势基本一致。实生苗用自来水清洗干净根部后,用珍珠棉作固定板,定植于培养容器中,在基础培养液中生长适应 14 d 后,进行 Al 和 BCs、P 添加处理实验。基础营养液中,大量元素含量模拟广州土壤背景值水平配制^[15],微量元素按照 Hoagland 溶液的通用配方配制^[16],大量元素(mmol L^{-1})有 $0.2 \text{ KH}_2\text{PO}_4$, $0.06 \text{ Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, $0.09 \text{ Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $0.09 \text{ CaCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, $0.4 \text{ Na}_2\text{SO}_4$, $0.2 \text{ NH}_4\text{NO}_3$;微量元素($\mu\text{mol L}^{-1}$)有 80 EDTA-2NaFe , $46 \text{ H}_3\text{BO}_3$, $90 \text{ MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, $0.8 \text{ ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $0.3 \text{ CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $0.1 (\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 。营养液 pH 用 1 mol L^{-1} 的 HCl 和 1 mol L^{-1} 的 NaOH 调至 4.0,每天 24 h 持续通气,及时补充水分消耗,定期更换营养液。

1.2 实验处理

实验设置以下处理:①对照(Control),不添加 Al、BC 和 P;②低浓度 Al 处理(Al_1 , 0.25 mmol L^{-1}),在此浓度下添加 BC (Al_1B)、P (Al_1P)、BC 和 P (Al_1BP);③中浓度 Al 处理(Al_2 , 0.75 mmol L^{-1}),此浓度处理下添加 BC (Al_2B)、P (Al_2P)、BC 和 P (Al_2BP);④高浓度 Al 处理(Al_3 , 1.50 mmol L^{-1}),此浓度下添加 BC (Al_3B)、P (Al_3P)、BC 和 P (Al_3BP)。其中,Al 以 $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 形式添加,P 以 $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 形式添加,BC 根据 Ca、Mg、K 比值计算添加量,添加 BC 和 P 后的浓度分别为对照基础营养液的 2 倍。每处理 6 个重复,处理 28 d 后收获植株。

1.3 光合色素含量测定

2012 年 7 月 17 日在植株最上位完全展开叶用打孔器采集叶圆片(直径 6 mm),用 80% 的丙酮浸提直至叶片发白。浸提液用紫外分光光度计(Unico, UV-3802, 中国上海)分别在 440 nm、644 nm 和 662 nm 波长下测定其吸光度,并根据下列公式^[17]计算叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量: $C_a = 9.78E_{662} - 0.99E_{644}$; $C_b = 21.4E_{644} - 4.65E_{662}$; $C_c = 4.69E_{440} - 0.268C_{(a+b)}$ 。式中: C_a 为叶绿素 a (Chl a) 含量($\mu\text{g cm}^{-2}$); C_b 为叶绿素 b (Chl b) 含量($\mu\text{g cm}^{-2}$); C_c 为类胡萝卜素(Car)含量($\mu\text{g cm}^{-2}$), E_{440} 、 E_{644} 、 E_{662} 分别为 440 nm、644 nm 和 662 nm 波长下的吸光值。

1.4 光合作用的测定

2012年7月14日上午(8:30–13:30)天气晴朗,用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)设定光量子密度为 $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 选择最上位完全扩展叶,测定叶片气孔导度(g_s , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$),胞内 CO_2 浓度(C_i)和胞外 CO_2 浓度(C_a),净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)和蒸腾速率(E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$),根据 P_n/E 计算瞬时水分利用效率(WUE, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1}$)^[18-19]。为降低测定时间不同对测定结果引起的干扰,将上午(8:30–11:30)分成3个大致等同的时间段,每个时间段都对不同处理植株进行测定。

1.5 光响应曲线(A-PPFD)测定

2012年7月15–16日上午(8:30–11:30)天气晴朗,用 Li-6400 便携式光合测定仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)对植株最上位完全扩展叶进行气体交换特性测定。每个处理测定3株植株,每株植株至少测定1片成熟叶。光响应曲线测定时, CO_2 浓度设定为 $380 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,叶片温度为 $(30 \pm 1)^\circ\text{C}$,空气湿度为 60%~70%,叶内外蒸汽压差(VPD)为 $(2.0 \pm 0.5) \text{ kPa}$,光量子密度(PPFD)分别设置为 1500、1200、1000、800、500、300、200、120、80、50、20、0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。最大光饱和和光合速率(P_{max})根据 Lambers 等^[20]的非直角双曲线模型进行计算:

$$P_n = \frac{\Phi I + P_{\text{max}} - \sqrt{(\Phi I + P_{\text{max}})^2 - 4\theta\Phi I P_{\text{max}}}}{2\theta} - R_d$$

式中: P_n 为净光合速率($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$); I 为光量子通量密度($\mu\text{mol photos m}^{-2}\text{s}^{-1}$); Φ 为表观量子产量($\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photos}$); P_{max} 为最大光饱和光合速率($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$); R_d 为暗呼吸速率($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$); θ 为曲度系数(无量纲, $0 < \theta < 1$)。当光量子密度(PPFD)接近零时估算光补偿点(LCP),以光合速率达到 90% P_{max} 时的 PPFD 估算光饱和点(LSP)。模型的参数用 SPSS 16.0 软件(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)回归分析中的非线性回归方法进行计算。同样,为降低测定时间不同对测定结果引起的干扰,将上午(8:30–11:30)分成3个大致等同的时间段,每个时间段都对不同处理植株进行测定。

1.6 数据处理

本实验所有数据均采用 Microsoft Excel 2007

软件进行录入和核对,应用 SAS 8.2 软件对数据进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),包括不同 Al 浓度处理与对照间的差异显著性分析;相同 Al 浓度下添加 BC 或(和)P 间的差异显著性分析。平均值用 Duncan 法进行比较, $P < 0.05$ 表示显著差异。

2 结果和分析

2.1 Al 胁迫对光合色素含量的影响

由表 1 可知,与对照相比,低浓度 Al 处理(Al_1)木荷幼苗叶片叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b)含量分别下降了 31.4% 和 30.2%,且 Chl b 的下降达到显著水平;中浓度 Al 处理(Al_2), Chl a 和 Chl b 含量出现轻微上升(1.7% 和 3.0%);高浓度 Al 处理(Al_3), Chl a 和 Chl b 含量分别上升了 23.3% 和 19.5%,但均未达到显著水平。类胡萝卜素(Car)的含量在低、中和高 Al 浓度处理下分别下降了 32.8%、17.9% 和 5.2%,且 Al_1 处理的降幅达到显著差异。叶绿素 a 和 b 比率(Chl a/b)在各 Al 浓度处理下的变化不明显。此外,在低 Al 浓度(Al_1)下添加 BC 和 P (Al_1BP), Chl a、Chl b 和 Car 含量比 Al_1 处理分别提高了 20.4%、22.9% 和 20.3%;在中 Al 浓度(Al_2)下,添加 P (Al_2P)较 Al_2 处理显著提高了 Chl a (34.0%)、Chl b (21.6%)和 Car (17.8%)的含量;在高 Al 浓度(Al_3)下添加 P (Al_3P), Chl a 和 Chl b 含量比 Al_3 处理分别显著提高了 15.1% 和 22.6%。

2.2 不同 Al 浓度处理下光合作用特征参数的变化

由表 2 可知,与对照相比,随着 Al 处理浓度的升高,木荷幼苗的净光合速率(P_n)分别显著下降了 59.2% (Al_1)、80.4% (Al_2)、86.0% (Al_3);气孔导度(g_s)与 P_n 呈现相同的变化趋势,分别降低了 50.0%、81.6%、84.2%,且 Al_2 、 Al_3 处理下的 P_n 、 g_s 降幅显著大于 Al_1 处理。瞬时水分利用效率(WUE)同样出现显著下降, Al_3 (42.4%)处理下的降幅与 Al_1 (22.9%)、 Al_2 (29.2%)处理的达显著差异; C_i/C_a 在 Al_1 处理下,轻微降低了 4.3%,在 Al_2 、 Al_3 处理下分别下降了 18.6%、12.9%,达显著差异水平。此外, Al_1B 、 Al_1P 和 Al_1BP 处理的 P_n 、 g_s 和 C_i/C_a 均未比 Al_1 处理的提高, Al_1B 处理对 WUE 有 7.7% 的提高; P_n 在 Al_2B 、 Al_2P 和 Al_2BP 处理下比 Al_2 处理分别提高了 152.4%、27.0% 和 12.7%,且 Al_2B 处

表 1 铝胁迫对木荷幼苗光合色素含量的影响

Table 1 Effects of aluminum stress on the content of photosynthetic pigments of *Schima superba* seedlings

| 处理 Treatment | Chl a ($\mu\text{g cm}^{-2}$) | Chl b ($\mu\text{g cm}^{-2}$) | Car ($\mu\text{g cm}^{-2}$) | Chl a/b |
|--------------------|---------------------------------|---------------------------------|-------------------------------|--------------------|
| 对照 Control | 16.16 \pm 1.03AB | 6.76 \pm 0.51A | 8.29 \pm 0.55A | 2.40 \pm 0.04A |
| Al ₁ | 11.08 \pm 0.60Ba | 4.72 \pm 0.16Ba | 5.57 \pm 0.71Ba | 2.49 \pm 0.04Aa |
| Al ₁ B | 11.29 \pm 1.08a | 5.22 \pm 0.65a | 6.66 \pm 0.72a | 2.18 \pm 0.09b |
| Al ₁ P | 10.18 \pm 1.21a | 4.57 \pm 0.36a | 6.41 \pm 0.14a | 2.21 \pm 0.09b |
| Al ₁ BP | 13.34 \pm 0.97a | 5.80 \pm 0.18a | 6.70 \pm 0.22a | 2.29 \pm 0.10ab |
| Al ₂ | 16.43 \pm 2.39Ab | 6.96 \pm 0.77Aa | 6.81 \pm 0.22Aab | 2.33 \pm 0.09Aab |
| Al ₂ B | 11.18 \pm 1.49b | 4.63 \pm 0.66b | 5.49 \pm 0.12b | 2.44 \pm 0.17ab |
| Al ₂ P | 22.01 \pm 1.66a | 8.46 \pm 0.90a | 8.02 \pm 0.04a | 2.63 \pm 0.08a |
| Al ₂ BP | 11.24 \pm 0.77b | 5.32 \pm 0.49ab | 6.08 \pm 0.70b | 2.13 \pm 0.15b |
| Al ₃ | 19.92 \pm 0.61Ab | 8.08 \pm 0.05Ab | 7.86 \pm 0.23Aa | 2.46 \pm 0.06Aa |
| Al ₃ B | 13.17 \pm 0.60d | 6.07 \pm 0.25c | 7.74 \pm 0.44a | 2.17 \pm 0.01b |
| Al ₃ P | 22.93 \pm 1.10a | 9.91 \pm 0.63a | 7.99 \pm 0.47a | 2.32 \pm 0.04ab |
| Al ₃ BP | 16.41 \pm 0.25c | 7.65 \pm 0.50b | 7.64 \pm 0.47a | 2.16 \pm 0.12b |

数据后不同大、小写字母分别表示不同铝浓度处理和相同铝浓度不同营养元素处理间差异显著($P < 0.05$) (Duncan 检验)。n = 3。下表同。

Data followed different capital and small letters indicate significant difference at 0.05 level among treatments with different Al concentrations and different P or (and) BCs at the same Al concentration, respectively, by Duncan's new multiple range test. n = 3. The same is following Tables.

表 2 木荷幼苗光合特征参数对 Al 浓度的响应

Table 2 Responses of photosynthetic parameters in *Schima superba* seedlings to different Al concentrations

| 处理 Treatment | P _n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | g _s ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) | WUE ($\text{mmol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$) | C _i /C _a |
|--------------------|---|--|--|--------------------------------|
| 对照 Control | 3.21 \pm 0.09A | 0.038 \pm 0.0024A | 2.36 \pm 0.12A | 0.70 \pm 0.010A |
| Al ₁ | 1.31 \pm 0.11Ba | 0.01938 \pm 0.0009Ba | 1.82 \pm 0.01Bab | 0.67 \pm 0.013Aa |
| Al ₁ B | 0.92 \pm 0.03b | 0.011 \pm 0.0006c | 1.96 \pm 0.15a | 0.61 \pm 0.014b |
| Al ₁ P | 0.45 \pm 0.04c | 0.016 \pm 0.0007b | 1.82 \pm 0.05ab | 0.60 \pm 0.005b |
| Al ₁ BP | 0.91 \pm 0.07b | 0.012 \pm 0.0013c | 1.53 \pm 0.11b | 0.57 \pm 0.011b |
| Al ₂ | 0.63 \pm 0.03Cb | 0.007 \pm 0.0008Cb | 1.67 \pm 0.09Ba | 0.57 \pm 0.018Ba |
| Al ₂ B | 1.59 \pm 0.11a | 0.025 \pm 0.0006a | 1.21 \pm 0.05b | 0.45 \pm 0.011c |
| Al ₂ P | 0.80 \pm 0.10b | 0.010 \pm 0.0016b | 1.65 \pm 0.09a | 0.58 \pm 0.011a |
| Al ₂ BP | 0.71 \pm 0.09b | 0.005 \pm 0.0006c | 1.41 \pm 0.15ab | 0.51 \pm 0.011b |
| Al ₃ | 0.45 \pm 0.06Ca | 0.006 \pm 0.0005Ca | 1.36 \pm 0.09Cb | 0.61 \pm 0.003Ba |
| Al ₃ B | 0.52 \pm 0.01a | 0.006 \pm 0.0006a | 1.60 \pm 0.11ab | 0.52 \pm 0.001b |
| Al ₃ P | 0.60 \pm 0.06a | 0.007 \pm 0.0007a | 1.49 \pm 0.12b | 0.61 \pm 0.006a |
| Al ₃ BP | 0.58 \pm 0.04a | 0.006 \pm 0.0005a | 1.83 \pm 0.08a | 0.49 \pm 0.009c |

理与 Al₂ 处理达显著差异水平, g_s 在 Al₂B 处理下显著提高了 257.1%, 在 Al₂P 处理下提高了 42.9%; P_n 和 g_s 在 Al₃P 处理下比 Al₃ 处理提高了 33.3% 和 16.7%, 比其他处理明显, WUE 在 Al₃BP 处理下显著提高了 34.6%。

2.3 不同Al浓度下光响应特征参数的变化

由表 3 可见, 与对照相比, 木荷幼苗最大净光合速率(P_{max}) 在 Al₁、Al₂、Al₃ 处理下分别显著下降了 76.4%、82.2% 和 60.0%; 表观光合量子效率(AQY)在 Al₁、Al₃ 处理下分别显著下降了 55.1%

表3 铝胁迫对木荷幼苗光合响应特征参数的影响

Table 3 Effects of aluminum stress on photo-response parameters of *Schima superba* seedlings

| 处理 Treatment | P_{max} ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | AQY ($\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ photos}$) | R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | LCP ($\mu\text{mol photos m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | LSP ($\mu\text{mol photos m}^{-2}\text{s}^{-1}$) |
|--------------------|---|--|---|---|---|
| 对照 Control | 6.02 ± 0.37A | 0.049 ± 0.005A | 0.74 ± 0.12A | 18.0 ± 3.0B | 1100.0 ± 114.0A |
| Al ₁ | 1.42 ± 0.01Ba | 0.022 ± 0.002BCab | 0.13 ± 0.002Bc | 42.0 ± 0.5Aa | 630.0 ± 41.0Bb |
| Al ₁ B | 1.25 ± 0.05b | 0.003 ± 0.001b | 0.04 ± 0.003d | 25.0 ± 6.0b | 1300.0 ± 103.0a |
| Al ₁ P | 2.25 ± 0.50a | 0.034 ± 0.014a | 0.93 ± 0.005a | 25.0 ± 0.5b | 520.0 ± 5.0c |
| Al ₁ BP | 2.01 ± 0.20ab | 0.011 ± 0.003ab | 0.58 ± 0.02b | 47.0 ± 1.0a | 1200.0 ± 18.0a |
| Al ₂ | 1.07 ± 0.08Bc | 0.037 ± 0.011ABa | 0.54 ± 0.11ABb | 32.0 ± 8.0ABa | 890.0 ± 146.0ABa |
| Al ₂ B | 3.32 ± 0.08a | 0.046 ± 0.002a | 0.89 ± 0.02ab | 26.0 ± 1.0a | 580.0 ± 14.0 b |
| Al ₂ P | 2.21 ± 0.01b | 0.026 ± 0.001a | 0.52 ± 0.03b | 21.0 ± 0.5a | 6707.0 ± 18.0ab |
| Al ₂ BP | 2.31 ± 0.09b | 0.052 ± 0.013a | 1.22 ± 0.23a | 36.0 ± 6.0a | 320.0 ± 25.0c |
| Al ₃ | 2.41 ± 0.74Ba | 0.012 ± 0.001Cbc | 0.89 ± 0.29Aa | 27.0 ± 6.0ABa | 730.0 ± 28.0Ba |
| Al ₃ B | 1.83 ± 0.41a | 0.025 ± 0.005a | 0.83 ± 0.02a | 32.0 ± 3.0a | 770.0 ± 28.0a |
| Al ₃ P | 2.58 ± 0.53a | 0.018 ± 0.003ab | 0.75 ± 0.04a | 32.0 ± 1.0a | 730.0 ± 56.0a |
| Al ₃ BP | 1.81 ± 0.01a | 0.005 ± 0.003c | 0.49 ± 0.23a | 36.0 ± 4.0a | 580.0 ± 77.0a |

和 75.5%; 暗呼吸速率(R_d)在 Al₁ 处理下显著下降了 82.4%, Al₂ 处理下降低了 27.0%, 在 Al₃ 处理下有 20.3% 的升高; 光补偿点(LCP)在 Al₁、Al₂、Al₃ 处理下分别显著增高 133.3%、77.8% 和 50.0%; 光饱和点(LSP)在 Al₁、Al₂、Al₃ 处理下分别下降了 42.7%、19.1% 和 33.6%, 且其在 Al₁、Al₃ 处理下的降幅达到显著水平。此外, 低 Al 浓度下, 较 Al₁ 处理, P_{max} 和 AQY 在 Al₁P 处理下分别提高了 58.5% 和 54.5%、 R_d 在 Al₁P 和 Al₁BP 处理下分别显著提高了 615.4% 和 346.2%, LCP 在 Al₁P 处理下显著降低了 40.5%, LSP 在 Al₁B 和 Al₁BP 处理下分别显著提高 106.3% 和 90.5%; 中 Al 浓度下, 较 Al₂ 处理, P_{max} 在 Al₂B、Al₂P 和 Al₂BP 处理下分别显著提高了 210.3%、106.5% 和 115.9%, R_d 在 Al₂BP 处理下显著提高了 125.9%; 高 Al 浓度下, 较 Al₃ 处理, P_{max} 在 Al₃P 处理下提高了 7.1%, AQY 在 Al₃B、Al₃P 处理下分别显著提高了 108.3%、50.0%。

2.4 净光合速率与营养液中 Al 浓度相关关系的拟合

利用各处理实际测定的 P_n 值与其对应处理生长溶液中的 Al 浓度做散点图, 通过拟合得到当 P_n 下降 25%、50% 和 75% 时, 营养液中的 Al 浓度, 用以指示木荷苗遭受不同程度 Al 胁迫时营养液中 Al 的浓度及同一程度 Al 胁迫下, BC 或(和)P 添

加对其缓解的差异性。由表 4 看出, 在只有 Al 添加的营养液(A-[Al])中, 营养液中 Al 的浓度分别是 0.11、0.30、0.55 mmol L⁻¹。在有 BC 添加的营养液(B-[Al])中, P_n 下降 25% 时, 其营养液中的 Al 浓度为 0.08 mmol L⁻¹, P_n 下降 50% 和 75% 时, 营养液中的 Al 浓度分别为 0.41、0.94 mmol L⁻¹, 均比其他处理下 P_n 下降 50% 或 75% 时的 Al 浓度高出 1 倍多。在有 P 添加的营养液(P-[Al])中, 营养液中的 Al 浓度均为几种处理中最低, 分别是 0.04 mmol L⁻¹ (25%)、0.20 mmol L⁻¹ (50%) 和 0.46 mmol L⁻¹ (75%)。在有 BC 和 P 同时添加的营养液(BP-[Al])中, P_n 下降 25% 时营养液中的 Al 浓度与 B-[Al] 营养液中相同, 为 0.08 mmol L⁻¹, P_n 下降 50% 时, Al 浓度为 0.26 mmol L⁻¹, P_n 下降 75% 时, Al 浓度为 0.51 mmol L⁻¹。

表 4 净光合速率下降与营养液中 Al 浓度(mmol L⁻¹)的拟合值
Table 4 Fitted value of Al concentrations (mmol L⁻¹) with reduction of net photosynthetic rate (P_n)

| | P_n 下降 Reduction of P_n | | |
|---------|-----------------------------|------|------|
| | 25% | 50% | 75% |
| A-[Al] | 0.11 | 0.30 | 0.55 |
| B-[Al] | 0.08 | 0.41 | 0.94 |
| P-[Al] | 0.04 | 0.20 | 0.46 |
| BP-[Al] | 0.08 | 0.26 | 0.51 |

3 讨论

光合作用是植物生长发育的基础,决定植物生产力的大小,对环境条件的变化很敏感^[21],这与植物叶片的自身因素密切相关,同时又受光照强度、气温、空气湿度等外界因素的影响,因而逆境胁迫对光合作用的影响过程是极其复杂的^[22]。本研究结果表明,Al胁迫对木荷幼苗的光合作用有一定的抑制作用,且抑制程度随Al浓度的增大而加深,同时,在Al胁迫下,添加BC或P对木荷幼苗的光合特性的恢复程度具有相对重要性。

叶绿体是植物光合作用的场所,也是对胁迫生境最敏感的细胞器^[23]。研究表明,在低Al浓度下Chl a和Chl b含量下降,而在中、高Al浓度下Chl a和Chl b含量反而上升,这与Shan^[24]、Eamus^[25]等的研究结果相同,这可能是木荷幼苗对Al的一种抗逆性反应^[26],木荷幼苗在中、高Al浓度下增加叶绿素含量的同时,降低了叶绿素在光合作用中的利用效率^[27]。在吸收光能、保护叶绿素等方面起着重要作用的Car在各浓度Al胁迫下均表现为下降,这与肖希祥^[28]的研究结果一致,Car含量的降低可能使叶绿素遭到破坏,在一定程度上抑制了植物光合作用的正常进行。因此,Al胁迫是通过降低光合色素含量或降低其利用率来阻碍叶片捕获光能,从而对光合作用产生不利影响。

在各浓度Al胁迫下,检验植物光合作用强度的指标 P_n 显著下降,其降幅随Al浓度增大而增大,并且作为植物叶片最重要气体交换通道的 g_s 与 P_n 表现出相同的显著下降趋势,降幅均为50%~80%,符合Wong等^[29]提出的 g_s 与 P_n 之间遵循严格的线性关系的结论,可见Al胁迫下,木荷幼苗的光合能力(P_n)主要受气孔因素的限制。衡量植物生长的另一个重要指标WUE随着Al浓度的增大也逐渐降低,表明Al胁迫对木荷幼苗水分的利用也产生了不利的影响,水分利用能力的下降,将进一步影响木荷的生长^[30]。反映植物单位叶面积对 CO_2 同化潜力的 P_{max} 和指示植物利用强光能力的LSP,均表现出随着Al胁迫的增大而显著降低,反映植物对弱光利用能力的AQY和LCP也出现显著降低和升高,说明木荷幼苗叶片光能转化效率及对强光、弱光的利用能力均降低了,这意味着Al胁迫降低了木荷的光合能力^[31-32]。

低浓度Al胁迫下,添加BC与同时添加BC和

P对木荷幼苗的光合色素含量均有提高,并且其光响应特征参数值在添加P的处理下得到显著提高,这与拟合得出的当 P_n 下降25%时,B-[Al]和BP-[Al]营养液中Al浓度含量基本相同,P-[Al]营养液中Al浓度含量最低具有一致性。中、高浓度Al胁迫下,添加P对木荷幼苗光合特征参数值的提高最为显著,这与当 P_n 下降50%或75%时,拟合得到的Al浓度在P-[Al]营养液中含量最低一致。在今后对木荷Al胁迫缓解作用的研究中,需充分考虑不同森林类型受Al胁迫的程度,土壤P、Ca、Mg等盐基阳离子的组成及其含量,以确定BC、P的最适添加比例及用量,以达到预期的缓解效果。

参考文献

- [1] Guo T R, Zhang G P. Progress on the study of aluminum toxicity and tolerant mechanism in cereal crops [J]. *J. Triticeae Crops*, 2006, 26(1): 135-137.
郭天荣, 张国平. 麦类作物铝毒害及耐铝机理研究进展 [J]. *麦类作物学报*, 2006, 26(1): 135-137.
- [2] Rout G R, Samantaray S, Das P. Aluminium toxicity in plants: A review [J]. *Agronomic*, 2001, 21(1): 3-21.
- [3] Liu K H, Fang Y T, Yu F M, et al. Soil acidification in response to acid deposition in three subtropical forests of subtropical China [J]. *Pedosphere*, 2010, 20(3): 399-408.
- [4] Larssen T, Lydersen E, Tang D, et al. Acid rain in China [J]. *Environ Sci Technol*, 2006, 40(2): 418-425.
- [5] Wang W X, Tong L, Hairet. The sources and forward problems of soil pollutants [J]. *Ecol Environ*, 2005, 14(1): 1-5.
王文兴, 童莉, 海热缇. 土壤污染物来源及前沿问题 [J]. *生态环境*, 2005, 14(1): 1-5.
- [6] Hao J M, Xie S D, Duan L, et al. Critical Loading of Acid Deposition and Its Application [M]. Beijing: Tsinghua University Press, 2001: 1-6.
郝吉明, 谢邵东, 段雷, 等. 酸沉降临界负荷及其应用 [M]. 北京: 清华大学出版社, 2001: 1-6.
- [7] Wang C Y, Bi S P, Luo M B. Review on the progress of analytical methodologies for polynuclear aluminum in environmental water systems [J]. *Rev Anal Chem*, 2003, 22(1): 53-72.
- [8] Foy C D, Chaney R L, White M C. The physiology of metal toxicity in plants [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 1978, 29(1): 511-566.
- [9] Thornton F C, Schaedle M, Raynal D J. Effects of aluminum on red spruce seedlings in solution culture [J]. *Environ Exp Bot*, 1987, 27(4): 489-498.
- [10] Ouimet R, Moore J D, Duchesne L. Effects of experimental acidification and alkalization on oil and growth and health of *Acer saccharum* Marsh [J]. *J Plant Nutr Soil Sci*, 2008, 171(6):

- 858–871.
- [11] Long R P, Horsley S B, Lilja P R. Impact of forest liming on growth and crown vigor of sugar maple and associated hardwoods [J]. *Can J For Res*, 1997, 27(10): 1560–1573.
- [12] Kinraide T B. Three mechanisms for the calcium alleviation of mineral toxicities [J]. *Plant Physiol*, 1998, 118(2): 513–520.
- [13] Liao H, Wan H Y, Shaff J, et al. Phosphorus and aluminum interactions in soybean in relation to aluminum tolerance: Exudation of specific organic acids from different regions of the intact root system [J]. *Plant Physiol*, 2006, 141(2): 674–684.
- [14] Ni J. Relationship between geographical distribution of *Schima superba*, its forest and climate in China [J]. *J Plant Res Environ*, 1996, 5(3): 28–34.
倪健. 中国木荷及木荷林的地理分布与气候的关系 [J]. *植物资源与环境*, 1996, 5(3): 28–34.
- [15] Xu Y G, Zhou G Y, Wu Z M, et al. Chemical composition of precipitation, throughfall and soil solutions at two forested sites in Guangzhou, south China [J]. *Water Air Soil Poll*, 2001, 130(1): 1079–1084.
- [16] Guo S R. *Cultivation of Soilless* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 1–98.
郭世荣. 无土栽培学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 1–98.
- [17] Fadeel A A. Location and properties of chloroplasts and pigment determination in roots [J]. *Physiol Plant*, 1962, 15(1): 130–147.
- [18] Deng X, Ye W H, Feng H L, et al. Gas exchange characteristics of the invasive species *Mikania micrantha* and its indigenous congener *M. cordata* (Asteraceae) in south China [J]. *Bot Bull Acad Sin*, 2004, 45(3): 213–220.
- [19] Farquhar G D, Caemmerer S V, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species [J]. *Planta*, 1980, 149(1): 78–90.
- [20] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology* [M]. New York: Springer Verlag, 1998: 1–540.
- [21] Liu Z L, Fang J M, Yu M K, et al. Diurnal variations of environmental factors and photosynthetic parameters of *Camellia sinensis* in three forest-tea mixed stands [J]. *J Plant Res Environ*, 2009, 18(2): 62–67.
刘志龙, 方建民, 虞木奎, 等. 三种林-茶复合林分中环境因子和茶的光合特征参数的日变化规律 [J]. *植物资源与环境学报*, 2009, 18(2): 62–67.
- [22] Zhao H E, He L Y, Zhang A Q, et al. Advance in the study of effects of aluminum stress on plant photosynthesis and its mechanism [J]. *J Huazhong Agri Univ*, 2008, 27(1): 155–160.
赵会娥, 贺立源, 章爱群, 等. 铝胁迫对植物光合作用的影响及其机理的研究进展 [J]. *华中农业大学学报*, 2008, 27(1): 155–160.
- [23] Liu J F, Tang Q L, Ni S B, et al. Effect of water stress on the kinetic parameter of fluorescence in chlorophyll a of macadamia [J]. *J Huaqiao Univ (Nat Sci)*, 2003, 24(3): 305–309.
刘建福, 汤青林, 倪书邦, 等. 水分胁迫对澳洲坚果叶绿素a荧光参数的影响 [J]. *华侨大学学报: 自然科学版*, 2003, 24(3): 305–309.
- [24] Shan Y F, Feng Z W, Izuta T, et al. The individual and combined effects of ozone and simulated acid rain on growth, gas exchange rate and water-use efficiency of *Pinus armandi* Franch [J]. *Environ Poll*, 1996, 91(3): 355–361.
- [25] Eamus D, Fowler D. Photosynthetic and stomatal conductance responses to acid mist of red spruce seedlings [J]. *Plant Cell Environ*, 1990, 13(4): 349–357.
- [26] Yang Z D, Fang X R, Mou J P. Effect of aluminum on the growth and some physiological characters of *Eucalyptus* seedlings [J]. *Guangxi Sci*, 2003, 24(3): 30–33.
杨振德, 方小荣, 牟继平. 铝对桉树幼苗生长及某些生理特性的影响 [J]. *广西科学*, 1996, 3(4): 30–33.
- [27] Shan Y. Effects of simulated acid rain on *Pinus densiflora*: Inhibition of net photosynthesis by the pheophytization of chlorophyll [J]. *Water Air Soil Poll*, 1998, 103(1/2/3/4): 121–127.
- [28] Xiao X X, Liu X H, Yang Z W, et al. Effect of aluminum stress on the photosynthesis of longan seedlings [J]. *Chin J Trop Crops*, 2005, 26(1): 63–69.
肖祥希, 刘星辉, 杨宗武, 等. 铝胁迫对龙眼幼苗光合作用的影响 [J]. *热带作物学报*, 2005, 26(1): 63–69.
- [29] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity [J]. *Nature*, 1994, 282(5737): 242–246.
- [30] Ying X F, Liu P. Effects of aluminum stress on photosynthetic characters of soybean [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2005, 16(1): 166–170.
应小芳, 刘鹏. 铝胁迫对大豆叶片光合特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2005, 16(1): 166–170.
- [31] Li W C, Jiang H, Zeng B, et al. Effects of simulated acid rain on photosynthesis in *Schima superba* and *Quercus glauca* [J]. *J Southwest Univ (Nat Sci)*, 2008, 30(7): 98–103.
李万超, 江洪, 曾波, 等. 模拟酸雨对青冈和木荷幼苗光合响应特性的影响 [J]. *西南大学学报: 自然科学版*, 2008, 30(7): 98–103.
- [32] Yin X M, Yi L T, Yu S Q, et al. Effects of acid rain stress on gas exchange and chlorophyll fluorescence in leaves of *Schima superba* seedlings [J]. *Ecol Environ Sci*, 2010, 19(7): 1556–1562.
殷秀敏, 伊力塔, 余树全, 等. 酸雨胁迫对木荷叶片气体交换和叶绿素荧光参数的影响 [J]. *生态环境学报*, 2010, 19(7): 1556–1562.