

郑绍傑, 王琳, 石顺柔, 李乐豪, 张涛, 勾荣鑫, 张丞萌, 陈垚圯, 董琼. 不同降雨白枪杆幼苗叶片功能性状及抗氧化酶对岩溶生境的适应策略[J]. 土壤学报, 2026,

ZHENG Shaojie, WANG Lin, SHI Shunrou, LI Lehao, ZHANG Tao, GOU Rongxin, ZHANG Chengmeng, CHEN Yaoyi, DONG Qiong. Functional Traits of Leaves and Adaptation Strategies of Antioxidant Enzymes in Different Rainfall Conditions of *Fraxinus malacophylla* Seedlings to Karst Habitats[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

## 不同降雨间隔下白枪杆幼苗叶片功能性状及抗氧化酶对岩溶生境的适应策略\*

郑绍傑<sup>1,2</sup>, 王琳<sup>2</sup>, 石顺柔<sup>2</sup>, 李乐豪<sup>1</sup>, 张涛<sup>1</sup>, 勾荣鑫<sup>1</sup>, 张丞萌<sup>2</sup>, 陈垚圯<sup>2</sup>, 董琼<sup>2†</sup>

(1. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心, 南京林业大学林草学院, 南京 210037; 2. 西南林业大学林学院, 昆明 650224)

**摘要:** 为探讨岩溶区白枪杆 (*Fraxinus malacophylla*) 幼苗叶片功能性状及抗氧化酶对不同石漠化生境降雨特征的响应, 以 2 年生白枪杆幼苗为研究对象, 采用双因素随机区组试验, 设置不同岩溶生境即无石全土 S<sub>0</sub> (均为土壤层)、半石半土 S<sub>1/2</sub> (上 1/2 为土壤层, 下 1/2 为岩溶层)、多石少土 S<sub>3/4</sub> (上 1/4 为土壤层, 下 3/4 为岩溶层) 和不同降雨时间间隔即 3 d (I<sub>3d</sub>)、6 d (I<sub>6d</sub>) 和 9 d (I<sub>9d</sub>), 分析不同岩溶生境下白枪杆幼苗生长与生理变化特征。结果表明: 相同降雨时间间隔下, 白枪杆幼苗根生物量随岩溶裂隙厚度的增加而增加 ( $P < 0.05$ ), 茎叶生物量则表现为先增后减的趋势; 随岩溶厚度加强, 各器官生物量积累由高到低依次为根、茎、叶。3 d 降雨间隔下, 白枪杆幼苗叶面积、叶周长、叶长、叶宽以及各器官钾 (K<sup>+</sup>)、钙 (Ca<sup>2+</sup>)、钠 (Na<sup>+</sup>)、镁 (Mg<sup>2+</sup>) 含量随岩溶裂隙厚度的增加而增加 ( $P < 0.05$ ), 而 6 d 与 9 d 间隔降雨 S<sub>3/4</sub> 岩溶生境明显抑制白枪杆幼苗叶片性状及其 K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Na<sup>+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 含量的积累。白枪杆幼苗通过生物量分配优化, 器官间养分运输策略即 Na<sup>+</sup> 向茎转移, Ca<sup>2+</sup>/Mg<sup>2+</sup> 在叶富集, 减少叶片数 (LN) 以及超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 酶活性的激活和可溶性蛋白 (SP) 含量的增加等多种生理生化调节策略来适应不同岩溶生境。总之, 6 d 降雨间隔与半石半土生境 (I<sub>6d</sub>S<sub>1/2</sub>) 是幼苗生长的最优组合。本研究为西南岩溶区不同石漠化等级下白枪杆幼苗的栽培推广提供理论依据, 建议中度石漠化区域造林抚育采用 6 d 左右的补水间隔。

**关键词:** 岩溶生境; 养分含量; 叶片性状; 抗氧化酶; 白枪杆 (*Fraxinus malacophylla*)

中图分类号: S728.9 文献标志码: A

### Functional Traits of Leaves and Adaptation Strategies of Antioxidant Enzymes in Different Rainfall Conditions of *Fraxinus malacophylla* Seedlings to Karst Habitats

ZHENG Shaojie<sup>1,2</sup>, WANG Lin<sup>2</sup>, SHI Shunrou<sup>2</sup>, LI Lehao<sup>1</sup>, ZHANG Tao<sup>1</sup>, GOU Rongxin<sup>1</sup>, ZHANG Chengmeng<sup>2</sup>, CHEN Yaoyi<sup>2</sup>, DONG Qiong<sup>2†</sup>

\*国家自然科学基金项目 (31260191) 和云南省教育厅科学研究基金项目 (2024Y576) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31260191) and the Science Research Fund of Yunnan Provincial Department of Education, China (No. 2024Y576)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: dqyeam@swfu.edu.cn

作者简介: 郑绍傑 (1997—), 男, 云南镇雄人, 博士研究生, 主要从事植物抗逆方面研究。E-mail: zsjdmx@swfu.edu.cn

收稿日期: 2025-10-18; 收到修改稿日期: 2026-03-17; 网络首发日期 (www.cnki.net):

(1. Southern Modern Forestry Collaborative Innovation Center, School of Forestry and Grassland, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China)

**Abstract: 【Objective】** This study aimed to explore the response of functional traits of leaves and the antioxidant enzymes of *Fraxinus malacophylla* seedlings to rainfall characteristics in different rocky desertification habitats.

**【Method】** This study focused on 2-year-old *F. malacophylla* seedlings and adopted a two-factor randomized block design. Different karst habitats were set up, including no stone whole soil  $S_0$  (all soil layers), half stone half soil  $S_{1/2}$  (upper 1/2 was soil layer, lower 1/2 was Karst layer), and more stone less soil  $S_{3/4}$  (upper 1/4 was soil layer, lower 3/4 was Karst layer), as well as different rainfall time intervals of 3 days ( $I_{3d}$ ), 6 days ( $I_{6d}$ ), and 9 days ( $I_{9d}$ ). During the experiment, the growth and physiological changes characteristics of *F. malacophylla* seedlings in different Karst habitats were analyzed. **【Result】** The results showed that under the same rainfall time interval, the root biomass of *F. malacophylla* seedlings increased with the increase of rock coverage ( $P < 0.05$ ), while the stem and leaf biomass showed a trend of first increasing and then decreasing. As the thickness of Karst increases, the biomass accumulation of various organs from high to low was in the order of roots, stems, and leaves. Under a 3-day rainfall treatment, the leaf area, leaf circumference, leaf length, leaf width, and potassium ( $K^+$ ), calcium ( $Ca^{2+}$ ), sodium ( $Na^+$ ), and magnesium ( $Mg^{2+}$ ) contents in various organs of *F. malacophylla* seedlings increased with the increase of rock coverage ( $P < 0.05$ ). Also, the  $S_{3/4}$  Karst habitat with 6-day and 9-day interval rainfall significantly inhibited the leaf traits and accumulation of  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Na^+$ , and  $Mg^{2+}$  contents in *F. malacophylla* seedlings. *F. malacophylla* seedlings adapt to different Karst habitats through various physiological and biochemical regulation strategies, including biomass allocation optimization, interorgan nutrient transport strategies such as  $Na^+$  transfer to stems,  $Ca^{2+}/Mg^{2+}$  enrichment in leaves, reduction of leaf number (LN), activation of superoxide dismutase (SOD), and peroxidase (POD) enzyme activities, and increase soluble protein (SP) content. **【Conclusion】** In summary, a 6-day rainfall interval and a half stone and half soil habitat ( $I_{6d}S_{1/2}$ ) are the optimal combination for seedling growth. This study provides a theoretical basis for the cultivation and promotion of *F. malacophylla* seedlings under different levels of rocky desertification in the southwestern Karst region. It is recommended to adopt a water replenishment interval of about 6 days for afforestation and nurturing in areas with moderate rocky desertification.

**Key words:** Karst habitat; Nutrient content; Leaf traits; Antioxidant enzyme; *Fraxinus malacophylla*

岩溶区是我国生态脆弱较为突出的区域之一，该区具有大气、植被、土壤、岩溶裂隙、基岩及地下水等多种要素，从而形成高度异质性表层岩溶带<sup>[1]</sup>。正因独特的地质结构与人为干扰使岩溶区土壤保水能力明显减弱<sup>[2]</sup>。未来，伴随全球气温的逐步上升，水循环强度的改变会加剧，导致降雨格局（降雨量、降雨时间分布与极端降雨事件）发生变化<sup>[3-4]</sup>。然而，植物的生长及生理过程通常受极端气候的干扰，进而影响植被结构与生态功能<sup>[5]</sup>。

植物功能性状是环境因素与植被适应机制间的重要纽带，其生长重要器官之一是叶片，它对外界环境改变具有较强的可塑性与敏感性<sup>[6]</sup>。叶长（LL）、叶宽（LW）、叶面积（LA）、比叶面积、叶片大小、叶形指数及叶生物量（LB）等叶片性状会间接地影响植物的生长发育<sup>[7]</sup>。相关研究发现，LA、比叶面积、LB等叶片功能性状的变异规律能直接反映植物对环境变化的响应，且有效缓解逆境条件对植物造成的伤害<sup>[8]</sup>。张仕豪等<sup>[9]</sup>研究发现，影响植物叶片功能性状的主要因素是土壤水分，且随着石漠化程度的增强，土壤水分及叶面积降低，而植物生物量积累得到提高。此外，钾（ $K^+$ ）、钙（ $Ca^{2+}$ ）、钠（ $Na^+$ ）、镁（ $Mg^{2+}$ ）的亏缺对植物生长会产生抑制<sup>[10]</sup>。研究表明，增加降雨量会使碱性阳离子更多地积累在茎流中，以此缓解土壤阳离子流失，进而提升植物的养分吸收能力<sup>[11]</sup>。同时，植物会积累脯氨酸（Pro）和矿物质等营养物质来调节  $Na^+$  的毒害，保持离子分布均衡<sup>[12]</sup>，亦可通过增强植物体内抗氧化酶活性，如超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）等清除多余的活性氧，减轻氧化

胁迫伤害<sup>[13]</sup>。杨发荣等<sup>[14]</sup>研究发现,藜麦(*Chenopodium quinoa*)幼苗通过增强SOD、POD活性,降低丙二醛(MDA)含量等自我保护机制抵御盐胁迫。因此,探究不同降雨间隔下白枪杆幼苗如何通过碱性阳离子的积累来调控抗氧化酶活性,从而应对岩溶裂隙带来的胁迫具有重要意义。

白枪杆(*Fraxinus malacophylla*)是木犀科(Oleaceae)栲属落叶乔木植物,主要分布于广西和云南岩溶区的高山杂林中。白枪杆在石漠化山地中适应性好,成活率高,是石漠化治理的优良阔叶乔木伴生树种,具有很高的药用与生态价值<sup>[15]</sup>。喀斯特石漠化地区具有很大的岩溶裂隙,且岩溶地区比较干旱。这种恶劣环境下,白枪杆幼苗如何通过自身生物量、叶片性状、营养元素积累及酶活性的调节来适应不同岩溶区的生长尚未清楚。因此,本文探讨白枪杆幼苗在不同石漠化程度下的生长策略,为石漠化区生态修复及白枪杆幼苗的推广应用提供理论参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地概况

研究于西南林业大学(云南昆明,25°03'N,102°46'E)温室大棚内进行。研究区位于亚热带高原季风性气候区,平均海拔1954 m,霜期短,气候温暖;年平均温度16.5 °C,年降水量1035 mm,空气相对湿度为23%~67%,大气CO<sub>2</sub>浓度为400~412 μmol·mol<sup>-1</sup>,光线充足。

### 1.2 试验材料

以2年生白枪杆幼苗为研究对象,供试土壤与岩石分别为红壤与喀斯特石灰石,石灰石的粒径约5~10 mm,二者均取自典型喀斯特地貌的云南建水县。盆栽土壤理化性质为:pH 5.05,土壤容重1.08 g·cm<sup>-3</sup>,土壤有机质3.34 g·kg<sup>-1</sup>,全碳31.24 g·kg<sup>-1</sup>,全氮0.68 g·kg<sup>-1</sup>,全磷0.45 g·kg<sup>-1</sup>,钾(K<sup>+</sup>)0.84 g·kg<sup>-1</sup>,钙(Ca<sup>2+</sup>)1.02 g·kg<sup>-1</sup>,钠(Na<sup>+</sup>)0.43 g·kg<sup>-1</sup>,镁(Mg<sup>2+</sup>)0.31 g·kg<sup>-1</sup>。

### 1.3 试验设计

本研究采用双因素随机区组试验,共设置岩溶生境和降雨时间间隔两个因素。岩溶生境分为无石全土S<sub>0</sub>(均为土壤层)、半石半土S<sub>1/2</sub>(上1/2为土壤层,下1/2为岩溶层)和多石少土S<sub>3/4</sub>(上1/4为土壤层,下3/4为岩溶层)生境(表1),填充石灰石时未进行分层压实,各岩溶区的总体积保持一致。根据西南地区云南年均连续无有效降水日数为6 d左右<sup>[16]</sup>,将降雨时间间隔分别设置为增减3 d,即设置3 d(I<sub>3d</sub>)、6 d(I<sub>6d</sub>)和9 d(I<sub>9d</sub>)降雨时间间隔。昆明市6—12月平均降雨量为123.58 mm<sup>[17]</sup>,以自然降雨量、降雨分配为基准,计算每次灌水量,灌水方式为浇灌,且3种降雨间隔总降雨量相同(表1)。试验共9个处理,每个处理重复3次,每个重复10株幼苗,共270株幼苗。试验于2023年5月将苗移栽至上口径30 cm、高30 cm的容器内,每盆一株幼苗,5—6月进行炼苗处理,于7—12月开展试验研究。

表1 降雨和土壤处理

Table 1 Rainfall and soil treatment

土壤处理	土壤分配	降雨时间间隔	单次灌水量	每月灌水频次
Soil treatment	Soil allocation	Rainfall interval/d	Single irrigation volume/mL	Irrigation frequency
S <sub>0</sub>	全土	3 (I <sub>3d</sub> )	873	10
S <sub>1/2</sub>	半石半土	6 (I <sub>6d</sub> )	1 746	5
S <sub>3/4</sub>	多石少土	9 (I <sub>9d</sub> )	2 910	3

### 1.4 样品采集与测定方法

于 2023 年 12 月 28 日对每处理选取 6 株幼苗破坏性取样,对根部用清水清洗并用滤纸吸干水分,同株植物根、茎、叶分别装入信封袋中并做好标记。根、茎、叶置于温度 105 °C 烘箱内进行杀青 30 min 后调至 80 °C 烘干至恒重,称量得白枪杆幼苗根、茎、叶生物量(g)。各器官生物量之和为总生物量,根据各器官生物量和总生物量计算根、茎、叶生物量占比。叶片性状测定:每株选取中上部成熟叶 6 片,使用扫描式活体叶面积测量仪(YMJ-C,托普云农,杭州)测定白枪杆幼苗叶长、叶宽及叶面积,并计算出叶形指数=叶长/叶宽,比叶质量=叶干物质量/叶面积,比叶面积=叶面积/叶干物质量。采用 Agilent 700 ICP-OES 电感耦合等离子体发射光谱仪(720ES, Agilent Technologies, 澳大利亚)测定各器官  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Na^+$ 、 $Mg^{2+}$  含量,测定前准确称取 0.2 g 植物样品,采用  $H_2SO_4-H_2O_2$  消煮法以获取待测液。采集植物生长点下的新鲜叶片用于测定过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)活性以及可溶性蛋白(SP)、丙二醛(MDA)和脯氨酸(Pro)含量,其活性与含量均采用苏州格锐思生物科技有限公司试剂盒的分光光度计法进行测定。

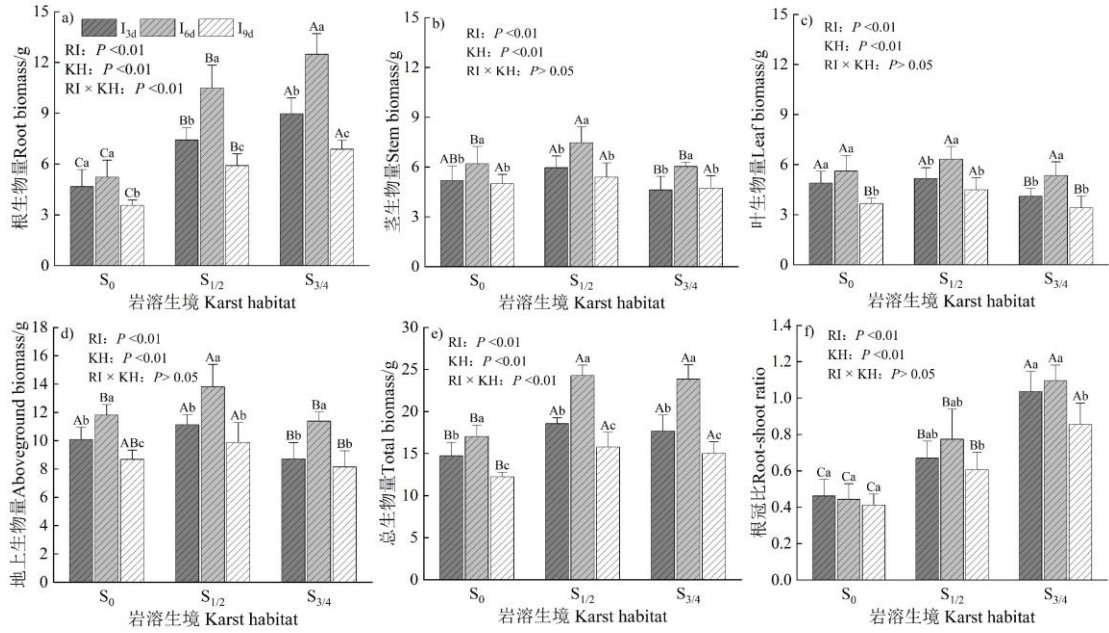
### 1.5 数据处理

利用 Amos 23.0 构建结构方程模型,探究白枪杆幼苗生长及生理间的影响程度。通过 Excel 2010 整理和计算数据,使用 SPSS 25.0 统计软件进行双因素方差分析(Two-way ANOVA),多重比较采用邓肯(Duncan)新复极差法,交互效应显著性检验采用最小显著差异(LSD)法,以  $P < 0.05$  为差异具有统计学意义,结果以平均值±标准差呈现,使用 Origin 2021 进行绘图。

## 2 结果

### 2.1 不同岩溶生境及降雨间隔对白枪杆幼苗生物量的影响

如图 1 所示,不同降雨时间间隔和岩溶生境处理下,白枪杆幼苗的根、茎、叶、地上生物量、总生物量及根冠比均具有极显著差异( $P < 0.01$ ),两者交互作用下,仅存在根生物量和总生物量有极显著差异( $P < 0.01$ ),而茎、叶和地上生物量均无显著差异( $P > 0.05$ )。相同降雨时间间隔下,白枪杆幼苗根生物量随岩溶裂隙的加深而增大,而茎、叶、地上生物量和总生物量随岩溶裂隙的增加呈先增后减的变化规律。具体而言,3 d 降雨时间间隔下,根生物量在  $S_{3/4}$  岩溶下达到最大(8.98 g),茎和叶生物量在  $S_{1/2}$  岩溶下积累最多,其值分别为 5.96 g 和 5.71 g。6 d 降雨时间间隔下,白枪杆幼苗根生物量  $S_{3/4}$  岩溶生境为  $S_0$  的 2.38 倍。9 d 降雨时间间隔下,白枪杆幼苗根、叶生物量  $S_0$  岩溶生境分别较  $S_{1/2}$  处理低 66.04%、22.34%。然而,在同一岩溶生境下,白枪杆幼苗各器官生物量随降雨时间间隔的增加呈先上升后下降的趋势,延长降雨时间间隔明显抑制生物量的积累。总之,增加岩溶裂隙厚度可促进白枪杆幼苗根生物量的积累,这是因为岩溶厚度的增加使得水分流失快,加剧了干旱程度,植物为了生存将更多的物质分配给根,使其正常生长发育,但茎、叶生物量在  $S_{3/4}$  处理下出现抑制。



注：不同大写字母表示相同降雨时间间隔不同岩溶生境间差异显著 ( $P < 0.05$ )，不同小写字母表示相同岩溶生境不同降雨时间间隔差异显著 ( $P < 0.05$ )。RI 代表降雨时间间隔，KH 代表岩溶生境，RI × KH 代表降雨时间间隔长与岩溶生境的交互作用。不同。Note: Different uppercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between different Karst habitats with the same rainfall interval, while different lowercase letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between different rainfall intervals in the same Karst habitat. RI represents the rainfall interval, KH represents Karst habitat, and RI × KH represents the interaction between long rainfall intervals and Karst habitat. The same below.

图 1 不同岩溶生境及降雨时间间隔对白枪杆幼苗生物量的影响

Fig. 1 Effects of different Karst habitats and rainfall interval on biomass of *Fraxinus malacophylla* seedlings

白枪杆幼苗各器官生物量分配对不同岩溶生境和降雨时间间隔表现不同(图 2)。在 S<sub>0</sub> 岩溶生境下，各器官生物量分配由高到低依次为茎、叶、根，而在 S<sub>1/2</sub> 和 S<sub>3/4</sub> 岩溶生境下则依次为根、茎、叶，受岩溶裂隙加剧的影响，白枪杆幼苗倾向于根生物量的积累。图 2 显示，同一降雨间隔下，根生物量随岩溶厚度的加大呈逐渐上升趋势，而茎和叶则相反。并且，根和茎在不同降雨时间间隔和岩溶生境下均有极显著差异( $P < 0.01$ )，叶仅在岩溶生境下差异显著。

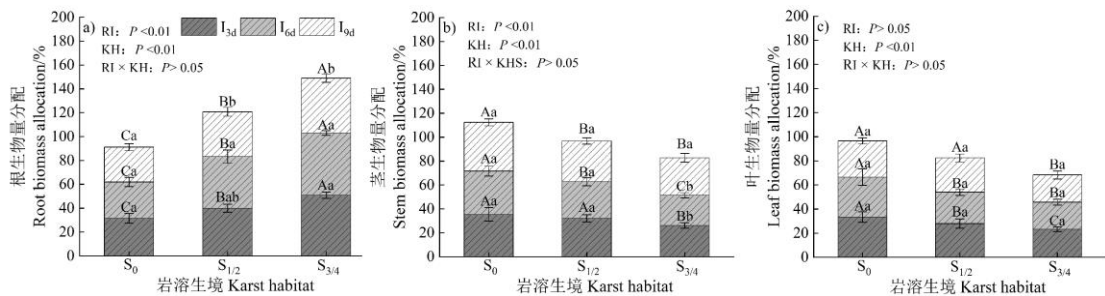


图 2 不同岩溶生境及降雨时间间隔下白枪杆幼苗各器官生物量占比

Fig. 2 Proportion of biomass of various organs in *Fraxinus malacophylla* seedlings under different Karst habitats and rainfall intervals

## 2.2 不同岩溶生境及降雨间隔对白枪杆幼苗叶片性状的影响

如表 2 所示，白枪杆幼苗的 LN、LA、LC、LL 以及 LW 在不同岩溶生境、降雨时间间隔及两者交互作用下均有极显著差异( $P < 0.01$ )，而 LSI 仅在不同岩溶生境、SLA 在不同降雨

时间间隔下有显著差异( $P < 0.05$ )。3 d 降雨间隔下, 白枪杆幼苗的 LC、LL、LW 及 SLA 随岩溶生境的增加而增加, 而 LN、LA 及 LSI 则在  $S_{1/2}$  岩溶生境下最大, 呈先升后降的规律, 其值分别为 28、35.84  $\text{cm}^2$  及 1.65。6 d 降雨间隔下,  $S_{1/2}$  岩溶生境白枪杆幼苗的 LN、LA、LC、LL 及 LW 分别较  $S_0$  岩溶生境高出了 10.71%、26.19%、30.91%、33.71% 及 47.70%,  $S_{3/4}$  岩溶生境下虽低于  $S_{1/2}$  岩溶生境, 但仍较  $S_0$  岩溶生境高, 这间接说明一定岩溶裂隙厚度能促进白枪杆幼苗叶片性状的增长。9 d 降雨间隔下, 白枪杆幼苗叶片数随岩溶厚度的增加明显出现减少趋势,  $S_{3/4}$  岩溶生境较  $S_0$  少了 50%。在  $S_0$ 、 $S_{1/2}$  岩溶生境下, 随降雨时间间隔的增加白枪杆幼苗 LN、LA、LC、LL、LW 呈先增加后减少的趋势。然而,  $S_{3/4}$  岩溶生境下, 白枪杆幼苗 LN、LC、LL、LSI 及 SLA 随降雨时间间隔的增加而减少, 且 9 d 降雨间隔下白枪杆幼苗的这些性状较 3 d 降雨间隔分别降低了 71.43%、68.46%、58.68%、32.4% 及 34.18%。总之, 3 d 降雨间隔下增加岩溶裂隙厚度能促进白枪杆幼苗叶片性状的生长, 6 d 与 9 d 降雨间隔下,  $S_{1/2}$  岩溶生境一定程度能促进白枪杆幼苗叶片性状的生长, 但在  $S_{3/4}$  岩溶生境下对其生长总体呈抑制现象。

表 2 不同岩溶生境及降雨时间间隔下白枪杆幼苗叶片性状特征

Table 2 Leaf characteristics of *Fraxinus malacophylla* seedlings under different Karst habitats and rainfall intervals

RI	KH	LN	LA/ $\text{cm}^2$	LC/cm	LL/cm	LW/cm	LSI	SLM/( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$ )	SLA/( $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ )
I <sub>3d</sub>	S <sub>0</sub>	26±2ABa	30.60±3.95Ba	12.82±1.57Bb	5.29±0.72Bab	3.32±0.37Ba	1.61±0.24Aa	0.16±0.02Aa	6.31±0.83Ba
	S <sub>1/2</sub>	28±2Ab	35.84±3.44Ab	15.29±1.89ABb	6.43±0.57Ab	3.97±0.61ABc	1.65±0.27Aa	0.15±0.03Aa	7.05±1.38Ba
	S <sub>3/4</sub>	24±2Ba	35.75±3.89Aa	17.11±2.96Aa	6.85±0.49Aa	4.46±0.63Aab	1.56±0.25Aa	0.12±0.01Bb	8.74±0.81Aa
I <sub>6d</sub>	S <sub>0</sub>	28±3Ba	33.19±4.04Ba	15.10±2.19Ba	5.87±0.96Ba	3.90±0.45Ca	1.51±0.25Aab	0.17±0.03Aa	6.08±1.48Aa
	S <sub>1/2</sub>	31±2Aa	41.89±2.99Aa	19.77±2.55Aa	7.84±0.44Aa	5.75±0.71Aa	1.38±0.22Aab	0.15±0.02ABa	6.67±0.75Aa
	S <sub>3/4</sub>	21±1Cb	38.21±4.36Aa	16.49±2.20Ba	6.05±0.75Ba	4.97±0.58Ba	1.23±0.19Ab	0.14±0.02Bab	7.21±0.81Ab
I <sub>9d</sub>	S <sub>0</sub>	21±3Ab	25.38±2.33Bb	12.27±1.58Ab	4.79±0.57ABb	3.86±0.60Ba	1.26±0.24Ab	0.15±0.02Aa	7.00±0.86Aa
	S <sub>1/2</sub>	17±2ABc	30.39±2.17Ac	13.88±1.69Ab	5.31±0.65Ac	4.85±0.55Ab	1.11±0.189Ab	0.15±0.03Aa	7.00±1.82Aa
	S <sub>3/4</sub>	14±3Bc	21.47±2.28Cb	10.16±0.85Bb	4.32±0.77Bb	3.78±0.65Bb	1.18±0.33Ab	0.16±0.04Aa	6.52±1.49Ab
F 值	RI	85.23**	60.04**	27.92**	34.58**	13.15**	13.44**	1.45ns	1.75ns
F value	KH	35.44**	16.43**	9.43**	14.90**	18.41**	1.42ns	2.89ns	3.41*
	RI×KH	5.85**	4.49**	5.42**	6.26**	4.63**	0.69ns	2.55ns	2.36ns

注: 表中数值为平均值±标准差, 同列不同大写字母表示同一降雨时间间隔下不同岩溶生境间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 不同小写字母表示相同岩溶生境下不同降雨间隔间差异显著 ( $P < 0.05$ )。\* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , ns 表示  $P > 0.05$ 。LN: 叶片数, LA: 叶面积, LC: 叶周长, LL: 叶长, LW: 叶宽, LSI: 叶形指数, SLM: 比叶质量, SLA: 比叶面积。下同。Note: The values in the table are means ± standard deviation. Different uppercase letters in the same column indicate significant differences between different Karst habitats at the same rainfall interval ( $P < 0.05$ ), while different lowercase letters indicate significant differences between different rainfall intervals at the same Karst habitat ( $P < 0.05$ ). \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , ns:  $P > 0.05$ . LN: the number of leaves, LA: leaf area, LC: leaf circumference, LL: leaf length, LW: leaf width, LSI: leaf shape index, SLM: specific leaf mass, and SLA: specific leaf area. The same below.

### 2.3 不同岩溶生境及降雨间隔对白枪杆幼苗矿质离子的影响

如图 3 所示, 白枪杆幼苗根、茎、叶的  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量 (叶  $\text{Na}^+$  除外) 在不同岩溶裂隙、不同降雨时间间隔及两者交互作用下均具有显著差异 ( $P < 0.05$ ), 而叶  $\text{Na}^+$  含量仅在不同降雨间隔下存在极显著差异 ( $P < 0.01$ )。3 d 降雨时间间隔下, 白枪杆幼苗各器官  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量随岩溶厚度的增强而增加, 9 d 降雨时间间隔则呈相反的趋势, 这说明延长降雨间隔、增加岩溶裂隙厚度抑制白枪杆幼苗  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量的积累; 但 6 d 降雨间隔下白枪杆幼苗各器官  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量均在  $S_{1/2}$  岩溶生境下最高。在  $S_{3/4}$  岩溶生境下, 白枪杆幼苗根、茎、叶  $\text{K}^+$  含量随降雨时间间隔的增加呈显著下降趋势, 9 d 降

雨时间间隔较 3 d 降雨时间间隔根、茎、叶的  $K^+$  分别降低了 46.99%、77.96% 及 40.94%。根、茎、叶  $Ca^{2+}$  含量均在 6 d 降雨时间间隔下  $S_{1/2}$  岩溶生境中最高，其值分别为  $2.19 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $1.43 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  及  $2.69 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。 $S_{3/4}$  岩溶生境 9 d 降雨时间间隔下白枪杆幼苗根、茎、叶  $Na^+$  含量分别较 6 d 降雨时间间隔降低 43.19%、54.91% 及 47.52%。 $S_{1/2}$  岩溶生境下 6 d 降雨时间间隔白枪杆幼苗根、茎、叶  $Mg^{2+}$  含量分别较 3 d 降雨时间间隔提高 104.58%、77.47% 及 317.97%。并且，白枪杆幼苗各器官  $K^+$  含量由高到低依次为根、叶、茎， $Na^+$  含量则依次为茎、根、叶，而  $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  含量则表现为由高到低依次为叶、根、茎。

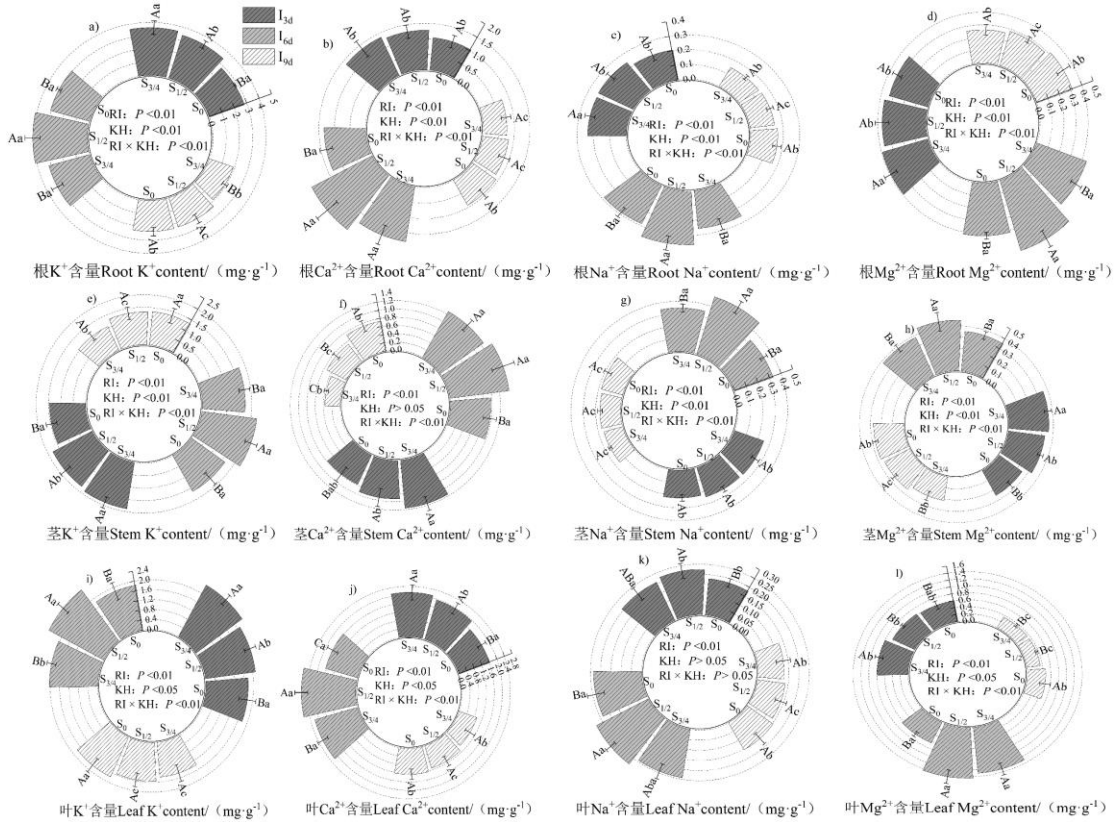


图 3 不同岩溶生境及降雨时间间隔对白枪杆幼苗钾、钙、钠、镁离子的影响

Fig. 3 Effects of different Karst habitats and rainfall interval on potassium, calcium, sodium, and magnesium ions in

*Fraxinus malacophylla* seedlings

如表 3 所示，白枪杆幼苗各器官  $K^+ : Na^+$ 、 $Ca^{2+} : Na^+$  及  $Mg^{2+} : Na^+$  在不同岩溶生境及降雨时间间隔下表现出不同差异。白枪杆幼苗根的  $K^+ : Na^+$  及  $Mg^{2+} : Na^+$  仅在不同降雨时间间隔下存在显著差异 ( $P < 0.05$ )，茎的  $K^+ : Na^+$ 、 $Ca^{2+} : Na^+$  及  $Mg^{2+} : Na^+$  在不同岩溶生境下均无显著差异 ( $P > 0.05$ )，而叶  $Mg^{2+} : Na^+$  在不同岩溶生境、降雨时间间隔及两者交互下均有显著差异 ( $P < 0.05$ )。3 d 降雨时间间隔  $S_{3/4}$  岩溶生境白枪杆幼苗根的  $K^+ : Na^+$ 、 $Ca^{2+} : Na^+$  及  $Mg^{2+} : Na^+$  分别为 15.68、5.87 及 1.67；6 d 降雨间隔下，白枪杆幼苗茎  $K^+ : Na^+$ 、 $Ca^{2+} : Na^+$  及  $Mg^{2+} : Na^+$  在  $S_{3/4}$  岩溶生境中最高，其值分别为 5.08、3.71 及 1.11；9 d 降雨间隔下，白枪杆幼苗叶  $K^+ : Na^+$  及  $Mg^{2+} : Na^+$  在  $S_0$  岩溶生境中最高，并且分别为  $S_{1/2}$  岩溶生境的 1.04 倍及 1.24 倍。研究表明，白枪杆幼苗在不同岩溶生境及降雨时间间隔下通过增加  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  的吸收以维持机体的离子平衡，其中，叶和根对  $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  的吸收大于茎，根对  $K^+$  的吸收大于茎与叶。

表 3 不同岩溶生境及降雨时间间隔对白枪杆幼苗各器官离子比值的影响

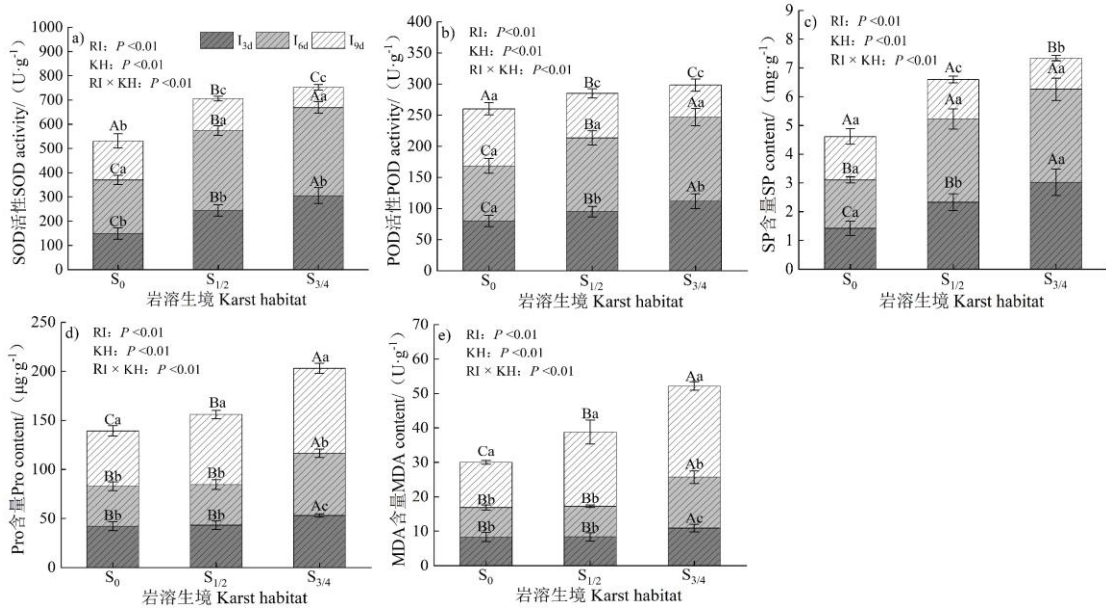
Table 3 Effects of ion ratios in various organs of *Fraxinus malacophylla* seedlings under different Karst habitats and rainfall

器官 organ	RI	KH	interval			
			K <sup>+</sup> : Na <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup> : Na <sup>+</sup>	Mg <sup>2+</sup> : Na <sup>+</sup>	
根 Root	I <sub>3d</sub>	S <sub>0</sub>	13.93±2.40Aa	5.08±0.53Aa	1.65±0.34Aa	
		S <sub>1/2</sub>	14.41±2.40Aab	5.45±1.45Aa	1.53±0.27Aa	
		S <sub>3/4</sub>	15.68±4.01Aa	5.87±1.51Aab	1.67±0.15Aa	
	I <sub>6d</sub>	S <sub>0</sub>	10.76±1.45Ab	4.70±0.73Ba	1.48±0.21Aa	
		S <sub>1/2</sub>	11.35±1.29Ab	6.08±1.32ABa	1.62±0.31Aa	
		S <sub>3/4</sub>	12.52±2.30Aa	7.13±1.76Aa	1.74±0.30Aa	
	I <sub>9d</sub>	S <sub>0</sub>	14.46±3.20Aa	5.65±0.97Aa	1.99±0.66Aa	
		S <sub>1/2</sub>	15.80±4.05Aa	5.74±1.95Aa	1.92±0.35Aa	
		S <sub>3/4</sub>	13.16±1.33Aa	5.14±0.60Ab	1.78±0.13Aa	
	F 值 F value	RI		7.65**	0.83ns	4.20*
		KH		0.49ns	2.29ns	0.06ns
		RI×KH		1.15ns	1.97ns	0.85ns
	茎 Stem	I <sub>3d</sub>	S <sub>0</sub>	6.60±0.46Aab	3.65±1.21Aab	1.15±0.14Bb
			S <sub>1/2</sub>	7.38±1.37Aa	3.85±1.07Aa	1.36±0.15ABa
			S <sub>3/4</sub>	7.77±1.95Aa	4.80±1.29Aa	1.46±0.22Aa
I <sub>6d</sub>		S <sub>0</sub>	5.03±0.92Ab	2.98±0.58Ab	1.09±0.17Ab	
		S <sub>1/2</sub>	4.71±0.50Ab	3.05±0.78Aa	0.95±0.17Ab	
		S <sub>3/4</sub>	5.08±0.88Ab	3.71±0.57Aa	1.11±0.21Ab	
I <sub>9d</sub>		S <sub>0</sub>	7.79±2.53Aa	4.2±0.93Aa	1.59±0.38Aa	
		S <sub>1/2</sub>	7.80±0.79Aa	3.23±0.77Ba	1.53±0.17Aa	
		S <sub>3/4</sub>	6.86±1.55Aab	2.35±0.26Cc	1.37±0.30Aab	
F 值 F value		RI		18.61**	5.50**	18.24**
		KH		0.06ns	0.43ns	0.19ns
		RI×KH		1.06ns	5.14**	2.64*
叶 Leaf		I <sub>3d</sub>	S <sub>0</sub>	10.00±2.46Aa	9.02±0.93Aa	3.32±0.62ABa
			S <sub>1/2</sub>	9.63±1.64Aa	8.86±1.35Aa	2.90±0.50Bb
			S <sub>3/4</sub>	11.80±2.44Aa	10.45±2.40Aa	3.90±0.89Ab
	I <sub>6d</sub>	S <sub>0</sub>	8.22±2.86Aa	7.36±2.51Aa	2.78±0.33Ba	
		S <sub>1/2</sub>	9.28±1.89Aa	9.65±2.05Aa	5.11±0.73Aa	
		S <sub>3/4</sub>	8.52±1.13Aa	9.29±2.00Aa	5.61±1.36Aa	
	I <sub>9d</sub>	S <sub>0</sub>	12.29±4.24Aa	8.11±1.04Aa	3.14±0.92Aa	
		S <sub>1/2</sub>	11.85±3.15Aa	8.43±2.47Aa	2.59±0.33Ab	
		S <sub>3/4</sub>	11.84±4.17Aa	7.59±2.50Aa	2.90±0.96Ab	
	F 值 F value	RI		6.13**	2.18ns	19.20**
		KH		0.20ns	1.18ns	7.84**
		RIKH		0.53ns	1.25ns	8.23**

#### 2.4 不同岩溶生境及降雨间隔对白枪杆幼苗叶片酶活性的影响

如图 4 所示, 不同岩溶生境和降雨时间间隔对白枪杆幼苗的酶活性有影响。不同降雨时间间隔、岩溶生境及两者的交互下, 白枪杆幼苗叶片 SOD、POD、SP、Pro 和 MDA 均具有极显著差异( $P < 0.01$ )。3 d 和 6 d 降雨间隔下, 白枪杆幼苗叶片 SOD、POD 和 SP 随岩溶厚

度的增加逐渐增大, 9 d 降雨间隔下表现出相反的趋势。然而, Pro 和 MDA 均随岩溶裂隙的增加呈增加趋势, 并且, 9 d 降雨间隔  $S_{3/4}$  岩溶生境处理中达最大, 其值分别为  $86.59 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  和  $26.47 \text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ 。  $S_{1/2}$  岩溶生境下, 6 d 降雨间隔处理白枪杆幼苗的 SOD、POD 和 SP 活性分别较 3 d 降雨间隔处理高 34.91%、24.56% 和 24.68%。  $S_{3/4}$  岩溶生境下, 6 d 降雨间隔处理白枪杆幼苗的 SOD、POD 和 SP 活性最高, 其值分别为  $363.83 \text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $135 \text{U}\cdot\text{g}^{-1}$  和  $3.24 \text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。总之, 增加岩溶厚度可提高白枪杆幼苗 SOD、POD 和 SP 的酶活性(除 9 d 降雨间隔外), 降低白枪杆幼苗生物膜的破坏率, 从而增强苗木对岩溶胁迫的抵抗能力, 以保证其正常生长发育, 而延长降雨时长(9 d)且在重度石漠化程度下, 白枪杆幼苗生物膜破坏性较大, 不利于白枪杆幼苗的生长。



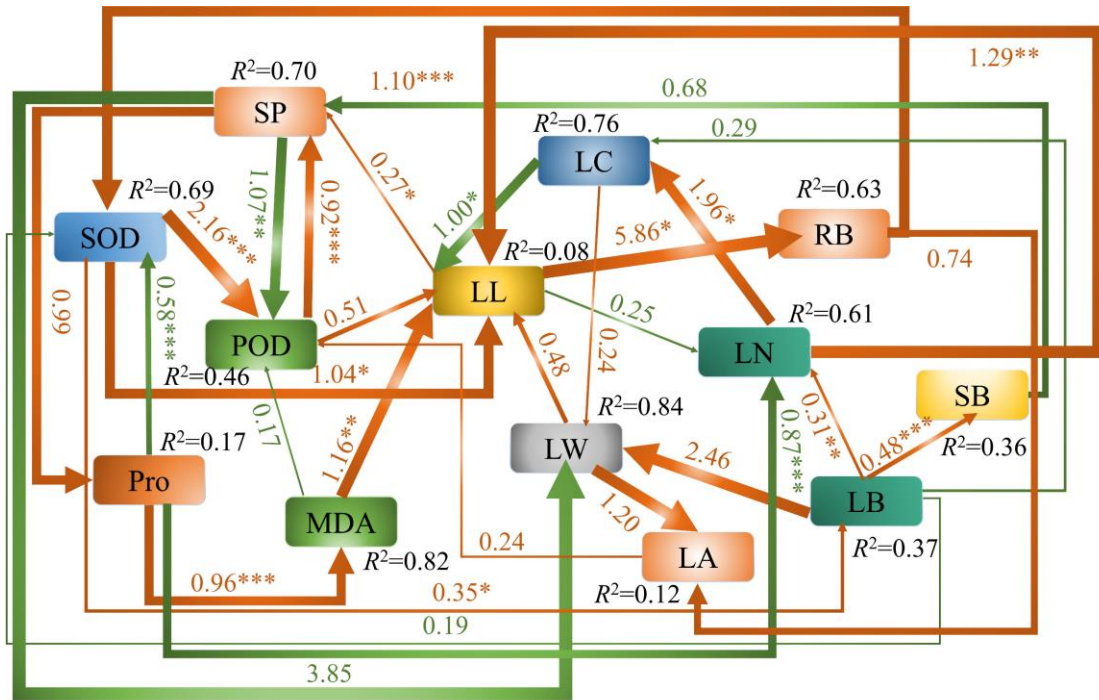
注: SOD: 超氧化物歧化酶活性, POD: 过氧化物酶, Pro: 脯氨酸, MDA: 丙二醛, SP: 可溶性蛋白。下同。Note: SOD: superoxide dismutase activity, POD: peroxidase, Pro: proline content, MDA: malondialdehyde, SP: soluble protein. The same below.

图 4 不同岩溶生境及降雨时间间隔对白枪杆幼苗活性酶的影响

Fig. 4 Effects of different karst habitats and rainfall interval on active enzymes in *Fraxinus malacophylla* seedlings

## 2.5 白枪杆幼苗生长与生理间结构方程模型

对白枪杆幼苗生物量、叶片性状及酶活性进行结构方程模型分析, 结果(图 5)表明: 白枪杆幼苗 LB 对 SB 及 LN 产生直接正效应, 路径系数分别为 0.48 ( $P < 0.01$ ) 及 0.31 ( $P < 0.01$ ), LB 虽然对 LC 无直接效应, 但通过 LN 间接地影响 LC。然而, LW 与 SOD 通过影响 LL 而间接地对 RB 产生正效应, 反之, RB 对 SOD 产生直接正效应, 路径系数为 1.10 ( $P < 0.01$ ), 这也表明 SOD 活性的增加能促进 LL 的增长, 进而间接促进 RB 的积累, 而 RB 的增加能直接增强 SOD 活性。Pro 对 MDA 产生直接正效应, 而对 SOD 产生直接负效应, 并且 MDA 对 POD 也产生负效应, 这表明 Pro 与 MDA 的增加会降低 SOD 与 POD 的活性。从图中也可以看出, LL 与 POD 对 SP 均产生正效应, 其路径系数分别为 0.27 ( $P < 0.05$ ) 与 0.92 ( $P < 0.01$ ); LW 对 LA 有直接正效应, 其路径系数为 1.20 ( $P > 0.05$ ), LC 通过影响 LW 对 LA 产生影响。此外, Pro 对 LN 产生直接的显著负效应, 其路径系数为 0.87 ( $P < 0.01$ ), 这说明 Pro 的增加抑制了白枪杆幼苗 LN 的合成。



$\chi^2=65.585, df=40, P=0.007, \chi^2/df=1.640, RMSEA=0.110, GFI=0.873, NFI=0.917$

注：橙色路径表示正效应，绿色路线表示负效应。箭头的宽度表示因果效应的强度。 $*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001$ 。 $\chi^2$ 表示卡方值， $df$ 表示自由度， $\chi^2/df$ 表示校正样本量对 $\chi^2$ 的影响，RMSEA表示近似均方根误差，GFI表示绝对拟合指标，NFI表示相对拟合指标。RB：根生物量，SB：茎生物量，LB：叶生物量，下同。Note: The orange path represents positive effects, while the green path represents negative effects. The width of the arrow indicates the strength of the causal effect.  $*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001$ .  $\chi^2$ : chi-square value,  $df$ : degrees of freedom,  $\chi^2/df$ : the effect of corrected sample size on  $\chi^2$ , RMSEA: approximate root-mean square error, GFI: absolute fitting index, and NFI: relative fitting index. RB: root biomass, SB: stem biomass, LB: leaf biomass. The same below.

图 5 不同岩溶生境及降雨时间间隔下白枪杆幼苗生长特性的结构方程模型

Fig. 5 Structural equation model of growth characteristics of *Fraxinus malacophylla* seedlings in different Karst habitats and rainfall intervals

## 2.6 不同岩溶生境及降雨间隔下白枪杆幼苗生长隶属函数

如表 4 所示，对白枪杆幼苗叶片功能性状及抗氧化酶活性进行隶属函数模糊综合分析得出，不同处理下隶属函数值大小为： $I_{6dS_{1/2}} > I_{6dS_{3/4}} > I_{3dS_{3/4}} > I_{3dS_{1/2}} > I_{6dS_0} > I_{3dS_0} > I_{9dS_0} > I_{9dS_{1/2}} > I_{9dS_{3/4}}$ 。最优处理组为  $I_{6dS_{1/2}}$ ，其次是  $I_{6dS_{3/4}}$ ，表明增加岩溶厚度能促进白枪杆幼苗生物量提高、叶片性状优化及酶活性的提高。该结果显示，3 d 降雨时间间隔下增加岩溶裂隙厚度的隶属函数值较 6 d 全土生境的大，间接表明缩短降雨间隔、增加岩溶厚度处理下白枪杆幼苗的生长较 6 d 全土生境好。此外，延长降雨时间间隔对白枪杆幼苗的生长明显有抑制作用。

表 4 不同岩溶生境及降雨时间间隔下白枪杆幼苗生长隶属函数分析

**Table 4** Analysis of growth membership degree of *Fraxinus malacophylla* seedlings in different Karst habitats and rainfall interval

指标 Index	$I_{3dS_0}$	$I_{3dS_{1/2}}$	$I_{3dS_{3/4}}$	$I_{6dS_0}$	$I_{6dS_{1/2}}$	$I_{6dS_{3/4}}$	$I_{9dS_0}$	$I_{9dS_{1/2}}$	$I_{9dS_{3/4}}$
RB	0.12	0.43	0.61	0.19	0.78	1.00	0.00	0.26	0.37
SB	0.20	0.47	0.00	0.56	1.00	0.50	0.14	0.27	0.04
LB	0.51	0.60	0.24	0.75	1.00	0.66	0.09	0.37	0.00
DB	0.34	0.53	0.10	0.65	1.00	0.57	0.10	0.31	0.00
TB	0.21	0.52	0.45	0.40	1.00	0.96	0.00	0.30	0.23

LN	0.70	0.82	0.56	0.82	1.00	0.38	0.37	0.19	0.00
LA	0.45	0.70	0.70	0.57	1.00	0.82	0.19	0.44	0.00
LC	0.28	0.53	0.72	0.51	1.00	0.66	0.22	0.39	0.00
LL	0.28	0.60	0.72	0.44	1.00	0.49	0.14	0.28	0.00
LW	0.00	0.27	0.47	0.24	1.00	0.68	0.22	0.63	0.19
RK <sup>+</sup>	0.40	0.68	0.77	0.51	1.00	0.57	0.20	0.19	0.00
RCa <sup>2+</sup>	0.20	0.36	0.42	0.40	1.00	0.72	0.12	0.06	0.00
RNa <sup>+</sup>	0.28	0.43	0.41	0.64	1.00	0.51	0.09	0.02	0.00
RMg <sup>2+</sup>	0.22	0.32	0.41	0.49	1.00	0.56	0.17	0.07	0.00
SK <sup>+</sup>	0.34	0.62	0.70	0.50	1.00	0.57	0.23	0.21	0.00
SCa <sup>2+</sup>	0.39	0.53	0.75	0.57	1.00	0.85	0.34	0.15	0.00
SNa <sup>+</sup>	0.20	0.28	0.29	0.54	1.00	0.59	0.07	0.03	0.00
SMg <sup>2+</sup>	0.17	0.50	0.62	0.60	1.00	0.70	0.25	0.17	0.00
YK <sup>+</sup>	0.31	0.60	0.83	0.36	1.00	0.53	0.31	0.13	0.00
YCa <sup>2+</sup>	0.39	0.58	0.67	0.40	1.00	0.72	0.17	0.10	0.00
YNa <sup>+</sup>	0.34	0.62	0.51	0.69	1.00	0.73	0.17	0.06	0.00
YMg <sup>2+</sup>	0.23	0.27	0.41	0.27	1.00	0.88	0.12	0.00	0.00
SOD	0.23	0.57	0.79	0.49	0.88	1.00	0.27	0.17	0.00
POD	0.34	0.52	0.72	0.44	0.80	1.00	0.48	0.24	0.00
SP	0.16	0.58	0.90	0.28	0.84	1.00	0.20	0.13	0.00
Pro	0.97	0.95	0.73	1.00	0.98	0.51	0.66	0.33	0.00
MDA	1.00	1.00	0.86	0.98	0.96	0.64	0.73	0.27	0.00
均值 Mean value	0.34	0.55	0.57	0.53	0.97	0.70	0.22	0.21	0.03
排序 Sort	6	4	3	5	1	2	7	8	9

注：表中 DB、TB、RK<sup>+</sup>、RCa<sup>2+</sup>、RNa<sup>+</sup>、RMg<sup>2+</sup>、SK<sup>+</sup>、SCa<sup>2+</sup>、SNa<sup>+</sup>、SMg<sup>2+</sup>、YK<sup>+</sup>、YCa<sup>2+</sup>、YNa<sup>+</sup>、YMg<sup>2+</sup> 分别代表地上生物量、总生物量、根 K<sup>+</sup>含量、根 Ca<sup>2+</sup>含量、根 Na<sup>+</sup>含量、根 Mg<sup>2+</sup>含量、茎 K<sup>+</sup>含量、茎 Ca<sup>2+</sup>含量、茎 Na<sup>+</sup>含量、茎 Mg<sup>2+</sup>含量、叶 K<sup>+</sup>含量、叶 Ca<sup>2+</sup>含量、叶 Na<sup>+</sup>含量、叶 Mg<sup>2+</sup>含量。Note: In the table DB, TB, RK<sup>+</sup>, RCa<sup>2+</sup>, RNa<sup>+</sup>, RMg<sup>2+</sup>, SK<sup>+</sup>, SCa<sup>2+</sup>, SNa<sup>+</sup>, SMg<sup>2+</sup>, YK<sup>+</sup>, YCa<sup>2+</sup>, YNa<sup>+</sup>, YMg<sup>2+</sup> representing aboveground biomass, total biomass, root K<sup>+</sup>content, root Ca<sup>2+</sup>content, root Na<sup>+</sup>content, root Mg<sup>2+</sup>content, stem K<sup>+</sup>content, stem Ca<sup>2+</sup>content, stem Na<sup>+</sup>content, stem Mg<sup>2+</sup>content, leaf K<sup>+</sup>content, leaf Ca<sup>2+</sup>content, leaf Na<sup>+</sup>content, and leaf Mg<sup>2+</sup>content, respectively.

### 3 讨论

#### 3.1 不同岩溶生境及降雨间隔下白枪杆幼苗生物量及叶片性状特征

生物量是体现植物能量积累的重要指标，各器官生物量分配可反映植物的生长策略<sup>[18]</sup>。在这项研究中，白枪杆幼苗根生物量随岩溶裂隙的加深而增大，茎和叶则先增大后减少；3 d 和 6 d 降雨间隔全土生境下白枪杆幼苗总生物量积累较 S<sub>1/2</sub> 岩溶生境差（图 1e），与 Zong 和 Shi<sup>[19]</sup> 研究结果相似。可能是全土生境下，植物虽可获得较多的养分和生存空间，但土壤透气性差且容易产生板结，进而造成一定程度深层水分的胁迫<sup>[20]</sup>。增加岩溶厚度可提高土壤透气性，使白枪杆幼苗能与氧气更好地接触，促进根系生长，使白枪杆幼苗生物量积累得到提高。但是，重度石漠化(S<sub>3/4</sub>)处理明显抑制白枪杆幼苗茎、叶生物量的积累（图 1b，图 1c），与 Wu 等<sup>[21]</sup> 研究结果一致。可能是加重岩溶厚度后土壤透气性虽得到提高，但加剧了土壤水分及养分流失速度，进而出现干旱和养分匮乏问题，因此，抑制白枪杆茎叶生物量的积累。相

反, 白枪杆幼苗根生物量积累在重度石漠化中依然得到提高;  $S_{1/2}$  和  $S_{3/4}$  岩溶生境下, 白枪杆幼苗各器官生物量分配由高到低依次为根、茎、叶(图 2), 与 Zheng 等<sup>[18]</sup>研究结果一致。这可能是植物为吸收深层水分与养分, 且植物根系对幼苗起到固定与支撑作用, 因此, 植物生长会产生一定的权衡策略, 即将更多的养分分配给根, 从而缓解岩溶裂隙带来的伤害, 使白枪杆幼苗能正常生长。

植物叶片性状(LN、LA、LC、LL、LW)通常受土壤水分及养分的影响, 叶片性状的变化会间接或直接影响植物的生长与生理<sup>[7]</sup>。本研究发现, 3 d 与 6 d 降雨间隔下,  $S_{1/2}$  岩溶裂隙能促进白枪杆幼苗 LA、LC、LL 及 LW 的生长, 但 9 d 降雨间隔  $S_{3/4}$  岩溶裂隙下出现抑制现象(表 2)。可能是白枪杆属于深根系植物, 其根系可沿裂隙生长, 扩大养分吸收面积, 同时也获取更多的养分与水分, 进一步提高植物根系活力, 从而增强植物吸收养分与水分的能力, 为叶片生长提供充足的原料, 间接地促进或推动 LA、LC、LL、LW 的增长。然而, 当延长降雨时间间隔(9 d),  $S_{3/4}$  岩溶裂隙下白枪杆幼苗叶片性状生长明显受到抑制(表 2)。这可能是延长降雨间隔, 植物长时间未得到水分的补充, 加上岩溶厚度增加使植物处于一种缺水状态, 从而导致土壤水分匮乏, 这一叶片性状结果与孙梅等<sup>[22]</sup>研究的生长在土壤养分匮乏及水分短缺环境下的植物相似。而白枪杆幼苗为应对该变化, 通过减少叶片数, 缩小叶面积来减少水分蒸发(表 2); 也有可能是白枪杆利用自身深根系的优势, 使其根系充分利用岩溶带的水分以在水分短缺时提供一定的水源<sup>[23]</sup>, 使植物生长未受到严重抑制。

### 3.2 不同岩溶生境及降雨间隔下白枪杆幼苗养分含量

矿质营养元素, 如  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Na^+$ 、 $Mg^{2+}$  是植物生长发育的重要元素, 当植物遭受胁迫时, 其矿质离子间的平衡是抵抗胁迫的重要生理调节机制<sup>[10]</sup>。 $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Na^+$ 、 $Mg^{2+}$  等渗透调节离子的积累能促进植物细胞渗透, 从而防止细胞脱水; 但这些离子浓度积累过多会造成一定的离子毒害, 尤其是  $Na^+$ 。本研究表明, 3 d 降雨间隔下, 白枪杆幼苗  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Na^+$ 、 $Mg^{2+}$  在  $S_{3/4}$  岩溶生境下积累最高(图 3), 可能是 3 d 降雨间隔属于高频率降雨且  $S_{3/4}$  岩溶生境属于重度石漠化区, 其岩石较多, 多频率降雨会促进岩石中可溶性盐的溶解, 加速岩石中  $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  等原生矿物质的释放<sup>[24]</sup>; 此外, 高频率降雨导致的淋溶现象会加强岩石表层次生矿物的形成, 比如长期风化释放的  $K^+$ <sup>[25]</sup>, 这些离子以可溶性的形式在岩石或者土壤中大量积累。并且, 高频率降雨后, 土壤水分很快达到饱和状态, 但由于岩溶裂隙较大, 水分流失快, 从而造成干湿交替较为频繁, 植物为维持细胞内渗透压, 会主动吸收可溶性离子来维持水分, 进而提高植物的抗旱性<sup>[10]</sup>。因为  $K^+$  与  $Na^+$  的离子半径和离子水化能量等物理化学性质具有相似性, 从而导致  $K^+$  与  $Na^+$  在细胞膜的结合位点上会产生竞争, 但  $Na^+$  并不能取代  $K^+$  所行使的生理生化功能, 植物体内  $K^+$  积累大大减少时, 细胞内的代谢活动会受影响<sup>[26]</sup>; 并且,  $Na^+$  积累过多会对  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  产生拮抗作用, 较高的  $K^+ : Na^+$  值是判断植物耐盐碱性的重要指标<sup>[27]</sup>。本研究中, 全土生境白枪杆幼苗根、茎、叶中  $K^+ : Na^+$  值相对较低, 增加岩溶裂隙后其值明显增加(表 3), 这表明白枪杆幼苗通过增强  $K^+$  的吸收来减少对  $Na^+$  的积累, 从而提高植物的抗逆性。此外, Han 等<sup>[28]</sup>研究表明, 植物为维持自身体内矿质营养元素的平衡, 通常会通过提高对微量元素的吸收与分配来应对胁迫。本研究发现, 增加岩溶裂隙明显促进  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  等阳离子的吸收(图 3), 该结果进一步支持 Han 等<sup>[28]</sup>的观点。不同岩溶生境处理下, 白枪杆幼苗茎中  $Na^+$  含量高于茎与叶(图 3), 这表明白枪杆幼苗为防止根与叶被更多  $Na^+$  毒害, 植物通过自身的生理调节机制, 将  $Na^+$  逐步向茎中运输, 从而减少根系的损伤以促进白枪杆幼苗的生长, 该结果与茶晓飞等<sup>[29]</sup>研究一致。

### 3.3 不同岩溶生境及降雨间隔下白枪杆幼苗抗氧化酶活性

SOD、POD 是植物体内清除自由基的重要保护酶, 而 SOD 是细胞内最有效的酶, 将有毒的  $O_2^-$  催化为  $H_2O_2$ <sup>[30]</sup>。MDA 是磷脂中不饱和脂肪酸过氧化的产物, 脂质过氧化水平被用作应激条件下自由基对细胞膜损伤的指标<sup>[31]</sup>。本研究发现, 3 d 和 6 d 降雨间隔下, 白枪杆

幼苗 SOD、POD 和 SP 随岩溶厚度的增加逐渐增大 (图 4), 该结果与 Yin 等<sup>[32]</sup>研究一致。这可能是岩溶裂隙增加使植物处于一种水分短缺状态, 而水分短缺造成的干旱会促进活性氧的积累, 大量积累活性氧会对植物细胞膜、细胞核以及蛋白质产生氧化胁迫<sup>[33]</sup>, 使植物生长受到损伤; 白枪杆幼苗通过增强 POD、SOD 酶活性来缓解岩溶裂隙带来的伤害, 从而提高其抗逆能力。此外, 植物也可通过提高 SP 含量来降低自身细胞的渗透势, 使白枪杆幼苗维持细胞内水分平衡。延长降雨时间间隔的 S<sub>3/4</sub> 岩溶生境下, 白枪杆幼苗 MDA 和 Pro 含量最高 (图 4), 这与 Li 等<sup>[34]</sup>研究结果一致。表明延长降雨时间间隔、增加岩溶裂隙会破坏植物细胞膜系统的完整性和细胞结构, 促使植物叶绿体和类囊体结构遭到损害, 导致光合色素降解, 影响植物的光合作用<sup>[35]</sup>, 降低植物对养分的吸收, 从而抑制植物生长。

## 4 结 论

白枪杆幼苗通过生物量分配优化 (根生物量随岩溶裂隙增厚显著增加) 来适应不同岩溶生境与降雨间隔的复合胁迫, 且降雨间隔与岩溶生境存在显著交互效应。6 d 与 9 d 降雨间隔下重度石漠化 (S<sub>3/4</sub> 岩溶生境) 明显抑制白枪杆幼苗叶片性状及各器官 K<sup>+</sup>、Ca<sup>2+</sup>、Na<sup>+</sup>、Mg<sup>2+</sup> 含量的积累。此外, 白枪杆幼苗通过采取器官间养分运输策略即 Na<sup>+</sup> 向茎转移、Ca<sup>2+</sup> /Mg<sup>2+</sup> 在叶富集及激活抗氧化酶系统 (SOD、POD 和 SP) 来应对岩溶裂隙厚度的增加。研究表明, I<sub>6d</sub>S<sub>1/2</sub> (6 d 降雨间隔和半石半土生境) 为幼苗最优生长组合, 中度石漠化 (S<sub>1/2</sub>) 与适度降雨频率 (6 d) 可促进其生长。本研究为西南岩溶区不同石漠化等级下白枪杆幼苗的栽培与推广提供了理论依据, 建议在中度石漠化区域采用 6 d 左右的补水间隔进行造林抚育。

## 参考文献 (References)

- [1] Yang W, Peng X D, Dai Q H, et al. Leaching and input effects of exposed rock surface flow on soil nitrogen and phosphorus at rock-soil interface in rocky desertification mountainous area[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61(1): 86-97. [杨威, 彭旭东, 戴全厚, 等. 石漠化山区露石岩面流对岩-土界面土壤氮磷淋溶与输入作用的研究[J]. *土壤学报*, 2024, 61(1): 86-97.]
- [2] Wang S J, Lu H M, Zhou Y C, et al. Spatial variability of soil organic carbon and representative soil sampling method in Maolan karst virgin forest[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2007, 44(3): 475-483. [王世杰, 卢红梅, 周运超, 等. 茂兰喀斯特原始森林土壤有机碳的空间变异性与代表性土样采集方法[J]. *土壤学报*, 2007, 44(3): 475-483.]
- [3] Legg S. IPCC, 2021: Climate change 2021-the physical science basis[J]. *Interaction*, 2021, 49(4): 44-45.
- [4] Shu Z K, Li W X, Zhang J Y, et al. Historical changes and future trends of extreme precipitation and high temperature in China[J]. *Chinese Journal of Engineering Science*, 2022, 24(5): 116.
- [5] Boonman C C F, Huijbregts M A J, Benítez-López A, et al. Trait-based projections of climate change effects on global biome distributions[J]. *Diversity and Distributions*, 2022, 28(1): 25-37.
- [6] Akram M A, Wang X T, Shrestha N, et al. Variations and driving factors of leaf functional traits in the dominant desert plant species along an environmental gradient in the drylands of China[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 897: 165394.
- [7] Xu L S, He P, Duan Y H, et al. Synergy of different leaf traits determines the particulate matter retention capacity and its susceptibility to rain wash-off[J]. *Science of the Total Environment*, 2024, 906: 167365.
- [8] Kramp R E, Liancourt P, Herberich M, et al. Functional traits and their plasticity shift from tolerant to avoidant under extreme drought[J]. *Journal of Ecology*, 2022, 103(12): e3826.
- [9] Zhang S H, Xiong K N, Zhang Y, et al. Response of plant community species diversity and leaf traits of dominant species to environmental factors in different grades of rocky desertification areas[J]. *Guihaia*, 2019, 39(8): 1069-1080. [张仕豪, 熊康宁, 张俞, 等. 不同等级石漠化地区植物群落物种多样性及优势种叶片性状对环境因子的响应[J]. *广西植物*, 2019,

- 39(8): 1069-1080.]
- [10] Jēkabsone A, Karlsons A, Osvalde A, et al. Effect of Na, K and Ca salts on growth, physiological performance, ion accumulation and mineral nutrition of *Mesembryanthemum crystallinum*[J]. *Plants*, 2024, 13(2): 190.
- [11] Belay A M, Selassie Y G, Tsegaye E A, et al. Soil pH mapping as a function of land use, elevation, and rainfall in the lake Tana basin, northwestern of Ethiopia[J]. *Agrosystems, Geosciences & Environment*, 2023, 6(4): e20420.
- [12] Chen S Y, Lu Y, Wu S F, et al. Effects of seed soaking in Fe<sub>3</sub>O<sub>4</sub> nanoparticle on tomato seed germination and seedling protective enzyme system under saline stress[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2024, 61(4): 1166-1178. [陈思远, 鲁尧, 武思凡, 等. 纳米级 Fe<sub>3</sub>O<sub>4</sub> 分散液浸种对 NaCl 胁迫下番茄种子萌发及幼苗保护酶系统的影响[J]. *土壤学报*, 2024, 61(4): 1166-1178.]
- [13] Song X T, Kong F Y, Liu B F, et al. Antioxidants alleviated low-temperature stress in microalgae by modulating reactive oxygen species to improve lipid production and antioxidant defense[J]. *Bioresource Technology*, 2024, 413: 131451.
- [14] Yang F R, Liu W Y, Huang J, et al. Physiological responses of different quinoa varieties to salt stress and evaluation of salt tolerance[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, 26(12): 77-88. [杨发荣, 刘文瑜, 黄杰, 等. 不同藜麦品种对盐胁迫的生理响应及耐盐性评价[J]. *草业学报*, 2017, 26(12): 77-88.]
- [15] Huang C L, Chen Q. Afforestation technology of *Fraxinus malacophylla* in semi-arid warm rocky desertification areas[J]. *Practical Forestry Technology*, 2014(12): 20-22. [黄春良, 陈强. 半干旱暖热石漠化地区白枪杆造林技术[J]. *林业实用技术*, 2014(12): 20-22.]
- [16] Liu M H, Qin N X, Chen Y L, et al. Study on change characteristics of non effective precipitation days in southwest China from 1960 to 2016[J]. *Pearl River*, 2020, 41(4): 21-29. [刘明翰, 秦年秀, 陈燕连, 等. 1960—2016 年西南地区无有效降水日数变化特征[J]. *人民珠江*, 2020, 41(4): 21-29.]
- [17] Li B F. Temporal and spatial distribution characteristics of annual precipitation in Kunming City [C]// Proceedings of the 2016 Academic Annual Meeting of Yunnan Water Conservancy Society. Kunming Branch of Yunnan Provincial Hydrological and Water Resources Bureau, 2016: 11. [李宝芬. 昆明市年降水量时空分布特征[C]//云南省水利学会. 云南省水利学会 2016 年度学术年会论文集. 云南省水文水资源局昆明分局, 2016: 11.]
- [18] Zheng S J, Cha X F, Dong Q, et al. Effects of rainfall patterns in dry and rainy seasons on the biomass, ecostoiichiometric characteristics, and NSC content of *Fraxinus malacophylla* seedlings[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1344717.
- [19] Zong N, Shi P L. Soil properties rather than plant production strongly impact soil bacterial community diversity along a desertification gradient on the Tibetan Plateau[J]. *Grassland Science*, 2020, 66(4): 197-206.
- [20] Zhao Z M, Zhang J. The response mechanism of plants under rock stress in Karst ecosystem: A study based on the effects of aboveground rocks on root phenotypes and leaf water potential[J]. *Forests*, 2025, 16(8): 1313.
- [21] Wu F Z, Bao W K, Li F L, et al. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63(1/2/3): 248-255.
- [22] Sun M, Tian K, Zhang Y, et al. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(6): 940-949. [孙梅, 田昆, 张贇, 等. 植物叶片功能性状及其环境适应研究[J]. *植物科学学报*, 2017, 35(6): 940-949.]
- [23] Wu Z, Lv T R, Zeng S B, et al. Differential responses in water-use strategies of evergreen (*Ligustrum lucidum*) and deciduous (*Robinia pseudoacacia*) trees to tunnel excavation in a subtropical karst trough valley[J]. *Journal of Hydrology*, 2024, 636: 131323.
- [24] Bai Y X, Zhou Y C, Zhou X W, et al. Differentiating karst soil and soil in karst region—A case study of Houzhai River watershed in Puding County of Guizhou Province[J]. *Soils*, 2020, 52(2): 414-420. [白云星, 周运超, 周鑫伟, 等. 喀斯特土壤与喀斯特区域土壤关系的探讨——以贵州省普定县后寨河小流域为例[J]. *土壤*, 2020, 52(2): 414-420.]
- [25] White A F, Blum A E, Schulz M S, et al. Chemical weathering of the Panola Granite: Solute and regolith elemental fluxes and the weathering rate of biotite[M]. *Water Rock Interactions, Ore Deposits, and Environmental Geochemistry: A Tribute to David A. Crerar*, 2002: 37-59.
- [26] Choudhary S, Wani K I, Naeem M, et al. Cellular responses, osmotic adjustments, and role of osmolytes in providing salt

- stress resilience in higher plants: Polyamines and nitric oxide crosstalk[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2023, 42(2): 539-553.
- [27] Zhou J Y, Ning Q, Li X, et al. Effects of different organic materials on salinity, fertility and soybean growth in coastal saline soil[J]. *Soils*, 2025, 57(3): 612-620. [周佳逸, 宁琪, 李祥, 等. 不同有机物料施用对滨海盐渍土降盐培肥及大豆促生抗逆的影响[J]. *土壤*, 2025, 57(3): 612-620. ]
- [28] Han Y, Yin S Y, Huang L. Towards plant salinity tolerance-implications from ion transporters and biochemical regulation[J]. *Plant Growth Regulation*, 2015, 76(1): 13-23.
- [29] Cha X F, Sun L J, Guo H X, et al. Effect of calcium stress on growth and mineral ion metabolism of *Fraxinus malacophylla* seedlings[J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2024, 52(11): 21-29. [茶晓飞, 孙丽娟, 郭焕仙, 等. 钙胁迫对白枪杆幼苗生长及矿质离子代谢的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2024, 52(11): 21-29. ]
- [30] Zheng S Z, Liu C F, Zhou Z W, et al. Physiological and transcriptome analyses reveal the protective effect of exogenous trehalose in response to heat stress in tea plant (*Camellia sinensis*)[J]. *Plants*, 2024, 13(10): 1339.
- [31] Luo X, Luo Y, Xu A D, et al. Enhancing antioxidant defense systems and regulating fatty acid unsaturation: Salicylic acid-mediated alleviation of low-temperature stress in *Pitaya* seedlings[J]. *BMC Plant Biology*, 2025, 25(1): 1028.
- [32] Yin L N, Wang S W, Tanaka K, et al. Silicon-mediated changes in polyamines participate in silicon-induced salt tolerance in *Sorghum bicolor* L[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2016, 39(2): 245-258.
- [33] Rao M J, Duan M, Zhou C, et al. Antioxidant defense system in plants: Reactive oxygen species production, signaling, and scavenging during abiotic stress-induced oxidative damage [J]. *Horticulturae*, 2025, 11(5): 477.
- [34] Li B Y, Feng Y N, Zong Y Z, et al. Elevated CO<sub>2</sub>-induced changes in photosynthesis, antioxidant enzymes and signal transduction enzyme of soybean under drought stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 154: 105-114.
- [35] Jiang D X, Gao W W, Chen G X. Toxic effects of lanthanum (III) on photosynthetic performance of rice seedlings: Combined chlorophyll fluorescence, chloroplast structure and thylakoid membrane protein assessment[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 267: 115627.

(责任编辑: 陈荣府)