

# 不同地质条件下植物叶片中钙形态 对比研究——以贵州茂兰为例

曹建华<sup>1,2</sup>, 朱敏洁<sup>1</sup>, 黄芬<sup>1,2</sup>, 卢茜<sup>1,2</sup>

1. 中国地质科学院 岩溶地质研究所, 国土资源部/广西壮族自治区岩溶动力学重点实验室, 广西 桂林 541004;

2. 联合国教科文组织 国际岩溶研究中心, 广西 桂林 541004

**摘要:** 贵州茂兰国家级自然保护区是全球亚热带地区少有的岩溶森林区, 对其进行岩溶生态系统研究具有重要意义。本文选择保护区岩溶区(石灰岩、白云岩)板寨地下河流域、非岩溶区(砂岩、页岩区)尧排流域, 对不同地质条件下植物叶片中钙形态进行对比研究; 采集岩溶区、非岩溶区植物品种各 13 种, 其中岩溶区、非岩溶区特有植物品种各 6 种, 分析其叶片中钙质总量、形态及分布部位(亚细胞组分)。结果显示: 1) 岩溶区植物叶片钙质含量平均为 1216.82 mg/kg, 比非岩溶区高出 58.45%; 2) 岩溶区嗜钙型植物叶片中钙以果胶酸钙形态为主, 其含量占总钙质量的 27.91%~32.82%; 而非岩溶区嫌钙型植物叶片中的钙以草酸钙形态为主, 占总钙质量的 33.69%~34.34%; 3) 岩溶区嗜钙型植物叶片中的钙主要赋存在细胞壁中, 占总钙质的 59.05%~66.54%, 而非岩溶区嫌钙型植物叶片中的钙主要赋存在胞质中, 占总钙质的 36.67%~43.77%。

**关键词:** 钙形态; 地质条件; 植物叶片; 贵州茂兰

**中图分类号:** P595 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007-2802(2011)03-0251-10

## Comparison Study on Calcium forms in Plant Leaves under Different Geological Backgrounds—A Case Study in Maolan, Guizhou Province

CAO Jian-hua<sup>1,2</sup>, ZHU Min-jie<sup>1</sup>, HUANG Fen<sup>1,2</sup>, LU Qian<sup>1,2</sup>

1. *Institute of Karst Geology, Chinese Academy of Geological Sciences, Key Laboratory of Karst Dynamics, Ministry of Land and Resources, Guilin, Guangxi 541004, China;* 2. *International Research Center on Karst under the Auspices of UNESCO, Guilin, Guangxi 541004, China*

**Abstract:** The Maolan National Natural Reserve is a rare subtropical karst forest around the world. To clarify the different conditions of calcium forms in plant leaves under different geological backgrounds, a karst area of Banzhai Underground River catchment (limestone and dolomite) and non-karst areas of Yaopai catchment (sandstone or shale) in the natural reserve were selected for comparison study. 13 different plant species were collected from the study areas, 6 of them are endemic species for karst or non-karst areas. The total contents of calcium in leaf samples, the distribution of calcium in subcellular fractions, and the forms of calcium were analyzed. The results showed that 1) the average content of calcium in the plant leaves from the karst area was 1216.82 mg/kg, which was 58.45% higher than that of leaves from the non-karst areas; 2) calcium pectate, which accounts for 27.91%—32.82% of the total calcium in the leaves of calciphile plants, is the main form of calcium in the calciphile plant leaves in the karst area; whereas, calcium oxalate, which accounts for 33.69%—34.34% of the total calcium in the calcifuge plant leaves, is the main form of calcium in the calcifuge plant leaves in the non-karst areas; 3) 59.05%—66.54% of the total calcium exists in cell-wall of calciphile plant leaves in the karst area, in contrast, 36.67%—43.77% of the total calcium exists in cytoplasm of the calcifuge plant leaves in non-karst area. The comparative research provided a new approach in better understanding of the karst ecosystem.

**Key words:** calcium; geological conditions; plant leaves; Maolan Karst Forest Natural Reserve

收稿日期: 2011-04-13 收到, 05-09 改回

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40872213); 中国地质调查局资助工作项目(1212010911062, S-2010-KP03-07-02)

第一作者简介: 曹建华(1963—), 男, 研究员, 博士生导师, 从事岩溶生态系统研究。E-mail: jhcao@karst.edu.cn.

钙作为重要的生命元素,在食品品质、生命元素动植物体内迁移及功能研究方面一直备受关注<sup>[1~3]</sup>。近年来在生态环境研究方面,尤其关注钙的研究,土壤环境中钙含量及钙/铝比值是反映区域植被组成和多样性的指标<sup>[4]</sup>。在贵州普定、花江、荔波和罗甸等地采集和分析了岩溶区 14 种优势灌木和草本植物<sup>[5]</sup>,对其地上部分与地下部分钙含量的差异性及其与土壤交换性钙含量的相关关系进行了研究,并据此将优势植物对土壤高钙的适应方式分为 3 种类型:随遇型、高钙型和低钙型;而区域环境中钙的来源及迁移动态主要受地质岩性-土壤类型的制约<sup>[6]</sup>。为了深入揭示钙在生态环境中的行为及对资源环境的影响,钙同位素也得到初步的应用<sup>[7~8]</sup>。

岩溶区以富钙、偏碱区别于地带性生态环境,所生长的植物普遍具有喜钙和嗜钙的特征<sup>[9~10]</sup>。高浓度  $\text{Ca}^{2+}$  (50 mmol/L) 溶液能促进伞花木 (*Eurycorymbus caraleriel*) 的生长,而对大白杜鹃 (*Rhododendron decorum*) 的生长却产生抑制作用<sup>[11]</sup>。

候学煜<sup>[12]</sup> 根据植物生长对土壤钙质的依赖程度,将植物划分为 5 类:①嗜钙植物 (Calciphile): 只分布在富含碳酸钙的基质上;②喜钙植物 (Calcicole): 在多钙土壤上才能生长正常,较少生长在酸性土地区;③嫌钙植物 (Calcifuge): 在酸性土壤生长良好,土中含钙稍多即受害;④亚嫌钙性植物: 在酸性土壤上生长茂盛,很少见于石灰岩或强钙性土壤上;⑤中间型 (不择土性植物): 对土壤含钙量多少没有明显反应。但缺乏定量的划分标准。

喜钙植物钙调蛋白和钙通道的特异性可能有助于植物适应高钙环境<sup>[13]</sup>,形成草酸钙等晶体沉积有可能是缓解钙毒害和对其体内钙进行精细调节的策略之一<sup>[14,15]</sup>;另外,喜钙植物细胞间隙可能具有

相对较高的阳离子交换量,这些特征可能源于相对较高的游离羧基,使得喜钙植物能够容纳很高含量的钙<sup>[16]</sup>。最新的研究表明岩溶区喜钙植物叶片可能具有泌钙腺体<sup>[17]</sup>,分泌植物体内多余的钙。对于能够生长在岩溶区但不吸收大量钙素的植物,还可能形成所谓的钙化根 (Calcified root),钙化根是由  $\text{CaCO}_3$  溶解到根际和  $\text{CaCO}_3$  结合到皮层细胞形成的,能够增强难溶性养分的移动性,还能保护地上组织免受过量钙的毒害<sup>[18]</sup>。

本文选取贵州茂兰自然保护区中只生长在岩溶区石灰土土壤上的植物、只生长在地带性红黄壤上的植物、两种土壤上都生长良好的植物,测定其叶片中钙总量、钙形态、亚细胞组分钙含量等指标,拟从植物调节策略了解岩溶植物对高钙环境的适应机制,并试图就植物对钙依赖程度的划分提供定量数据。

## 1 研究区概况

贵州茂兰国家级自然保护区位于贵州省荔波县黔桂交界处,贵州高原南部向广西丘陵平原过渡的斜坡地带,地处东经  $107^{\circ}52'10'' \sim 108^{\circ}05'40''$ ,北纬  $25^{\circ}09'20'' \sim 25^{\circ}20'50''$ ,最高海拔 1078.6 m,最低海拔 430 m,平均海拔在 800 m 以上;属中亚热带季风湿润气候,年均气温  $15.3^{\circ}\text{C}$ ,年均降水量 1 320.5 mm,年均蒸发量 1 343.6 mm<sup>[19]</sup>。

在保护区内选择岩溶区板寨流域、非岩溶区尧排流域作为研究区,两区相距 35 km。板寨流域的基岩主要由石炭系、二叠系灰岩及白云岩构成,土壤为黑色、棕色石灰土(表 1),土层浅薄且分散,pH 为 7.5~8.0,土壤中 Ca、Mg 含量较高,而 K、P 较低。尧排流域的基岩主要由下石炭组的石英砂岩和页岩组成,风化形成的土壤为地带性的红黄壤(表 1),土壤呈酸性,pH 为 5.5~6.1。

表 1 研究区石灰土及地带性红黄壤基本理化性质<sup>[20,21]</sup>

Table 1 Basic properties of limestone soil and red-yellow soil

土壤类型	$\text{SiO}_2$	$\text{Fe}_2\text{O}_3$	$\text{Al}_2\text{O}_3$	CaO	MgO	$\text{K}_2\text{O}$	$\text{P}_2\text{O}_5$	%
红黄壤	40.23	12.94	28.04	0.15	0.46	1.79	0.09	
棕色石灰土	45.45	8.34	26.59	1.58	1.95	0.55	0.05	

## 2 材料与方法

### 2.1 样品的采集

2009 年 8 月,分别采集只生长在岩溶区的植物 6 种,只生长在非岩溶区的植物 6 种,在岩溶区、非岩溶区均能生长的植物 7 种(表 2)。物种的采集和分类是在茂兰保护区管理局的植物分类学家带领

下,依照候学煜的分类方法完成,只生长在岩溶区的植物为嗜钙型和喜钙型植物、只在非岩溶区生长的植物为嫌钙型植物、在岩溶区和非岩溶区均能生长的植物为中间型植物(简称为嗜钙型、嫌钙型、中间型植物)。同一棵树按东、南、西、北四个方向分别采集嫩叶、老叶各 10 片,每种植物采集叶子 40 片。野外采集植物叶片样品共 38 份,包括嗜钙、嫌钙型植

物老叶 13 份,岩溶区与非岩溶区中间型植物 13 份,九种植物的嫩叶 12 份(表 2),另外取嫩叶、老叶各 4 片新鲜叶保存于 4℃ 便携式冰箱带回实验室待用,

其他叶片带回实验室于 30℃ 杀青,80℃ 烘干 8 h,粉碎过 100 目筛待测。

表 2 岩溶区、非岩溶区植物老叶、嫩叶及类型采集

Table 2 Collection list of the old and the tender leaves in karst and non-karst areas

类型	名称	学名	老叶	嫩叶	说明
嗜钙型植物	伞花木	<i>Eurycorymbus cavaleriei</i>	✓	✓	岩溶区采集
	木论木兰	<i>Magnolia mulunica</i>	✓	✓	
	贵州悬竹	<i>Ampelocalamis calcareus</i>	✓		
	黄心夜合	<i>Michelia martini</i>	✓		
	掌叶木	<i>Handeliidendron bodinieri</i>	✓		
	单性木兰	<i>Kmeria septentrionalis</i>	✓		
中间型植物	枫香	<i>Liquidambar formosana</i>	✓	✓	除香叶树只在碳酸盐岩区采集外,其他在两地区均采集
	盐肤木	<i>Rhus chinensis</i>	✓	✓	
	杨梅	<i>Myrica rubra</i>	✓	✓	
	南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i>	✓		
	黄樟	<i>cinnamomum parthenoxylon</i>	✓		
	香椿	<i>Toona sinensis</i>	✓		
	香叶树	<i>L. comunis Hemsl</i>	✓	✓	
嫌钙型植物	华南栲	<i>Castanopsis concinna</i>	✓	✓	非岩溶区采集
	灯笼木	<i>Desmos chinensis</i>	✓	✓	
	交让木	<i>Daphniophyllum macropodium</i>	✓	✓	
	擦木	<i>Sassafras tzumu</i>	✓		
	拟赤杨	<i>Alniophyllum fortunei</i>	✓		
	山乌桕	<i>Sapium discolor</i>	✓		
	木荷	<i>Schima superba</i>	✓		

注:✓为已采集

2.2 测定方法

(1) 植物叶片钙总量:钙含量的测定采用硝酸-高氯酸消煮法<sup>[22]</sup>。称取 1.0 g 样品于 150 mL 三角瓶中,加入 10 mL 浓 HNO<sub>3</sub>,充分浸泡。然后加入 3 mL 60% HClO<sub>4</sub>,瓶口盖以小漏斗,在电热板上加热,待停止起泡后继续加热至 HNO<sub>3</sub> 几乎被蒸尽。如果发生碳化,冷却后再加入 10 mL HNO<sub>3</sub> 继续加热蒸发,直至冒白烟为止。冷却后加入 10 mL 1:1 HCl,转入 50 mL 容量瓶定容。用 ZEE nit 700 原子吸收分光光度计测定。

(2) 植物叶片内钙形态:按 Ohat 等<sup>[23]</sup>方法测定,具体提取剂及提取的形态见表 3。称取 0.5000 ± 0.0005 g 样品,放于 100 mL 聚乙烯离心管,于水浴恒温振荡器用不同溶剂依次浸泡、提取、振荡 1 h 后,4000 r/min 离心 10 min,将滤液移至 25 mL 容量瓶中,用 5% 的盐酸定容,用 ZEE nit 700 原子吸收分光光度计进行测定。

(3) 叶片亚细胞组分钙分布:结合 Hans 等<sup>[24]</sup>及 Rathore 等<sup>[25]</sup>的方法,称取 0.5 g 植物鲜叶,采用预冷的匀浆液将植物鲜叶匀浆。匀浆液及组织的体积在 15~20 mL 左右,然后转入 50 mL 离心管中,

表 3 植物体内钙的各种化学形态的提取步骤及其存在形态

Table 3 Extraction procedure and chemical fractionation of calcium from leaves

提取顺序	提取剂	植物体内钙赋存形态
1	80%乙醇	硝酸钙和氯化钙(简称为 ALcCa)
2	蒸馏水	水溶性有机酸钙(H <sub>2</sub> OCa)
3	1 mol/L NaCl	果胶酸钙(NaClCa)
4	2%醋酸	磷酸钙和碳酸钙(HAC-Ca)
5	0.6%盐酸	草酸钙(HClCa)
剩余残渣	—	硅酸钙(简称为 ResCa)

将组织匀浆液在高速冷冻离心机中 2200 r/min 条件下离心 30 s,下部沉淀和底层碎片为细胞壁组分(包括胞间隙),上清液在 5500 r/min 条件下离心 45 min,底层碎片为细胞器组分,上清液为胞质组分(包括细胞质和液泡)。

分离后的细胞壁、胞质和细胞器采用 HNO<sub>3</sub>-HClO<sub>4</sub> 法消化。最后用 ZEE nit 700 原子吸收分光光度计测定。

3 结果与讨论

3.1 叶片中钙总量

岩溶区植物叶片老叶和嫩叶钙总量平均值为

1216.82 mg/kg,比非岩溶区植物(767.94 mg/kg)高出 448.88 mg/kg。岩溶区老叶平均值为 1233.90 mg/kg,嫩叶平均值为 1179.81 mg/kg,非岩溶区老叶平均值为 779.14 mg/kg,嫩叶平均值为

743.66 mg/kg,老叶均高于嫩叶。嗜钙型植物钙总量变化范围为 1193.37~1711.62 mg/kg,略高于中间型植物(719.875~1515.75 mg/kg),远高于嫌钙型植物(398.62~1037.25 mg/kg)(表 4)。

表 4 不同地质条件下植物叶片钙总量平均值

Table 4 The average total content of calcium in leaves from karst area and non-karst areas

		mg/kg												
植物类型	伞花木	木伦木兰	贵州悬竹	黄心夜合	掌叶木	单性木兰	香叶树	枫香	盐肤木	杨梅	南酸枣	黄樟	香椿	
岩溶区	老叶	1279.62	1711.62	1314.50	1229.37	1482.37	1604.62	912.75	1173.25	966.62	1406.37	971.12	1024.87	963.62
	嫩叶	1193.37	1526.00	—	—	—	—	1515.75	1122.87	786.75	934.12	—	—	—
非岩溶区	老叶	1037.25	617.87	917.37	619.37	429.50	673.00	810.62	749.25	1170.25	783.62	748.50	852.37	719.87
	嫩叶	629.12	398.62	859.75	—	—	—	—	723.87	1120.37	730.25	—	—	—

注:—为未能采集到样品,故无数据

钙元素是构成植物体内细胞壁、果胶质和钙调素的重要成分,能稳定细胞膜的结构、影响细胞的伸长和分裂,同时能调控某些酶促反应,如促进淀粉酶合成等,还能调节参与信号传递、运动、刺激等反应

中有关的酶活性。因此,钙在植物新陈代谢过程中起重要作用。与非岩溶区相比,岩溶区岩、土、水均含有较高的钙,植物体内能积累更多的钙,此研究结果与已报道的研究结果<sup>[26~29]</sup>相吻合。

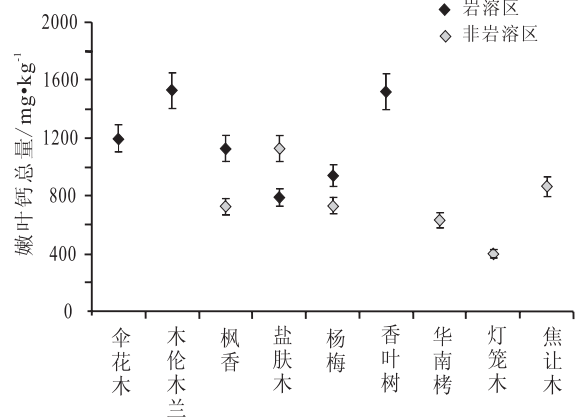
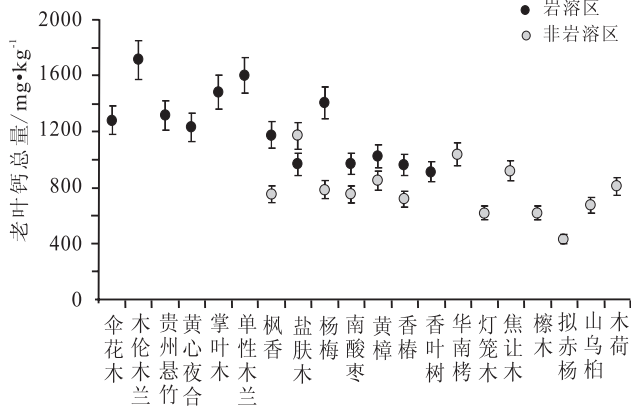


图 1 嗜钙型、嫌钙型和中间型植物叶片中钙含量的对比

Fig. 1 Comparison of calcium concentration in leaves of calciphile, intermediacy and calcifuge plants

3.2 钙形态

表 5 结果显示岩溶区植物叶片中不同钙形态的含量的大小顺序:硅酸钙(410.01 mg/kg) > 草酸钙(290.36 mg/kg) > 果胶酸钙(235.95 mg/kg) > 水溶性钙(125.13 mg/kg) > 磷酸钙和碳酸钙(123.89 mg/kg) > 硝酸钙和氯化钙(31.49 mg/kg),与非岩溶区植物的有相同的趋势。岩溶区嫩叶中硅酸钙含量高出老叶 149.52 mg/kg,非岩溶区嫩叶比老叶高出 71.73 mg/kg,其他形态均是老叶大于嫩叶。

从表 6 结果可知,嗜钙型植物叶片的钙形态在老叶和嫩叶中均表现为:果胶酸钙 > 草酸钙 > 水溶

性钙 > 硅酸钙 > 磷酸钙和碳酸钙 > 硝酸钙和氯化钙。老叶和嫩叶中果胶酸钙形态分别占总钙含量的 32.82%和 27.91%,范围为 379.55~473.64 mg/kg;水溶性钙次之,分别占 16.53%和 15.93%,范围为 216.54~238.5 mg/kg;硝酸钙和氯化钙最小,分别占 2.45%和 1.58%,范围为 21.44~35.3 mg/kg。

中间型植物叶片的钙形态在老叶和嫩叶中均表现为:硅酸钙 > 草酸钙 > 磷酸钙和碳酸钙 > 果胶酸钙 > 水溶性钙 > 硝酸钙和氯化钙,老叶和嫩叶中硅酸钙形态分别占总含量的 47.48~48.18%和 55.35~60.87%,范围为 403.39~663.43 mg/kg;草酸钙

表 5 不同地质条件下植物叶片钙形态含量均值及百分比

**Table 5 Content and percentage of different calcium forms in leaves from karst and non-karst areas mg/kg**

分 组		硝酸钙和 氯化钙	水溶性钙	果胶酸钙	磷酸钙和 碳酸钙	草酸钙	硅酸钙	总 量
岩溶区	老 叶	32.5(2.63)	138.96(11.26)	273.77(22.18)	127.04(10.29)	298.84(24.21)	362.79(29.40)	1233.9
	嫩 叶	29.28(2.48)	95.18(8.07)	153.99(13.05)	117.07(9.92)	271.99(23.05)	512.31(43.42)	1179.81
	平 均	31.49(2.58)	125.13(10.28)	235.95(19.39)	123.89(10.18)	290.36(23.86)	410.01(33.69)	1216.82
非岩溶区	老 叶	22.15(2.84)	96.31(12.36)	97.91(12.56)	75.47(9.68)	225.14(29.89)	262.17(33.65)	779.14
	嫩 叶	16.5(2.22)	39.52(5.31)	73.88(9.93)	59.89(8.05)	220.57(29.66)	333.3(44.81)	743.67
	平 均	20.37(2.65)	78.38(10.21)	90.32(11.76)	70.55(9.18)	223.7(29.13)	284.63(37.06)	767.94

注:括号内数字单位为%

表 6 不同类型植物叶片钙形态含量均值及百分比

**Table 6 Average content and percentage of calcium forms in leaves from calciphile,intermediacy and calcifuge plants mg/kg**

分 组		硝酸钙和 氯化钙	水溶性钙	果胶酸钙	磷酸钙和 碳酸钙	草酸钙	硅酸钙	总 量
钙 型	老 叶	35.3(2.45)	238.5(16.53)	473.64(32.82)	154.69(10.72)	338.59(23.46)	202.35(14.02)	1443.07
	嫩 叶	21.44(1.58)	216.54(15.93)	379.55(27.91)	206.28(15.17)	325.8(23.96)	210.08(15.45)	1359.69
中间型 (岩溶区)	老 叶	29.23(2.77)	53.63(5.09)	102.46(9.72)	103.34(9.81)	264.76(25.13)	500.31(47.48)	1053.73
	嫩 叶	33.2(3.05)	34.5(3.17)	41.21(3.78)	72.46(6.65)	245.08(22.49)	663.43(60.87)	1089.88
中间型 (非岩溶区)	老 叶	24.68(2.95)	50.83(6.07)	88.77(10.6)	68.48(8.18)	201.16(24.02)	403.39(48.18)	837.31
	嫩 叶	19.58(2.28)	28.23(3.29)	61.85(7.21)	48.39(5.64)	225.1(26.23)	475.02(55.35)	858.17
嫌钙型	老 叶	19.98(2.74)	135.29(18.55)	105.7(14.49)	81.46(11.17)	245.69(33.69)	141.12(19.35)	729.24
	嫩 叶	13.43(2.13)	50.81(8.08)	85.91(13.65)	71.39(11.35)	216.05(34.34)	191.58(30.45)	629.17

注:括号内数字单位为%

次之,分别占总含量的 24.02~25.13%和 22.49~26.23%,范围为 201.16~264.76 mg/kg;硝酸钙和氯化钙最小,分别占 2.77%~2.95%和 2.28~3.05%,范围为 19.58~33.2 mg/kg。

嫌钙型植物叶片的钙形态老叶表现为:草酸钙>硅酸钙>水溶性钙>果胶酸钙>磷酸钙和碳酸钙>硝酸钙和氯化钙;老叶和嫩叶都以草酸钙为主,分别占总含量的 33.69%和 34.34%,范围 216.05~245.69 mg/kg;硅酸钙次之,分别占总含量的 19.35%和 30.45%,范围为 141.12~191.58 mg/kg;硝酸钙和氯化钙最小,分别占 2.74%和 2.13%,范围为 13.43~19.98 mg/kg。

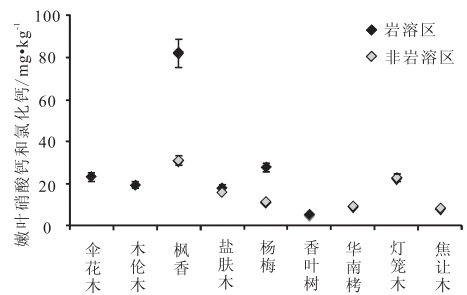
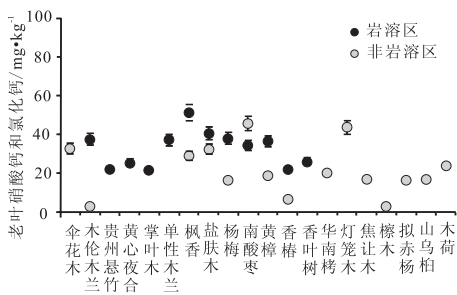
由图 2 可知,嗜钙型、中间型和嫌钙型植物的硝酸钙-氯化钙、水溶性有机酸钙及草酸钙含量差异不明显,嗜钙型植物的果胶酸钙和磷酸钙-碳酸钙明显

大于中间型和嫌钙型植物,中间型植物的硅酸钙明显大于嗜钙型和嫌钙型植物。

硝酸钙和氯化钙等无机钙是植物体中容易发生生物化学反应并易被动物吸收利用,水溶性钙、果胶酸钙、磷酸钙/碳酸钙等活性次之,而草酸钙和硅酸钙化学性质相对稳定<sup>[27]</sup>。

硝酸钙-氯化钙及水溶性钙可能由于其在植物体内代谢较快,可迅速转变为其他形态的钙,在植物体内停留时间短,因而对不同地质/土壤背景条件响应较小。

植物果胶钙在维持细胞壁的功能方面具有重要的作用<sup>[27,29]</sup>。丰富的果胶钙能提高细胞壁刚性,维持细胞膜的稳定性。果胶钙是活性钙<sup>[27]</sup>,有利于钙离子的转移和吸收利用。嗜钙型植物对岩溶地区高钙环境长期的适应,不仅能够吸收大量的钙,以果胶



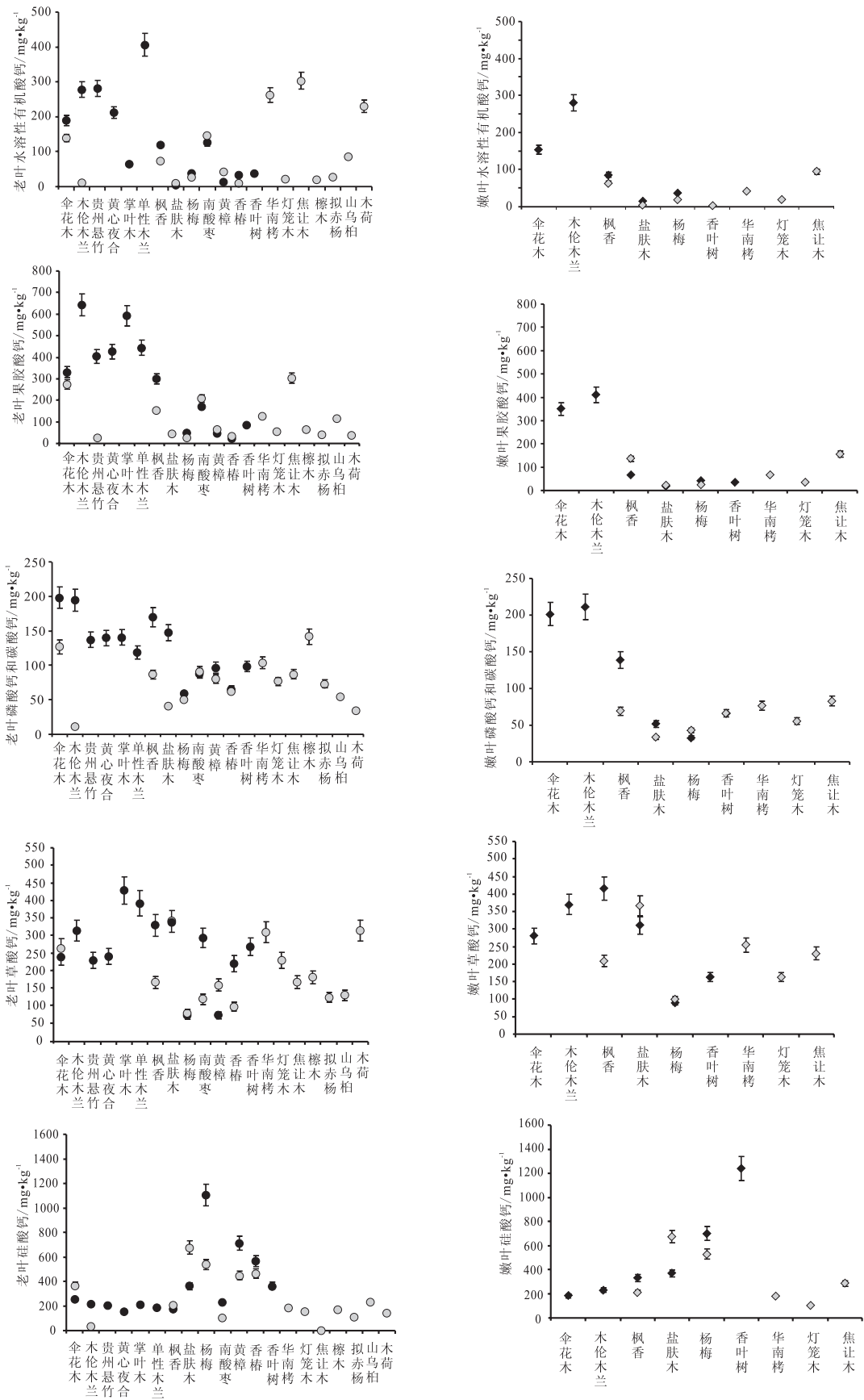


图2 嗜钙型、嫌钙型和中间型植物叶片中各钙形态含量的对比

Fig. 2 Contents of different calcium forms in calciphile, intermediacy and calcifuge plants

酸钙的形式存储于细胞壁中,维持细胞膜的稳定性,同时还能将钙以沉淀的形式阻隔于原生质外,让原生质免受高钙环境的侵害。

嫌钙型植物叶片中主要以草酸钙、硅酸钙为主,草酸钙、硅酸钙为非活性钙,难以转移、吸收和再利用。草酸钙可在液胞内形成异晶细胞,也可以在细胞间隙形成针状、柱状等各种形状的晶体沉积<sup>[30]</sup>,从而有助于避免因有机酸过量累积而产生毒害<sup>[31]</sup>,这或许就是嫌钙型植物缓解钙毒害的调节策略之一。

从图2可以看出,中间型植物的各种钙形态在岩溶区与非岩溶区具有相似的变化趋势,据此可推测,地质/土壤背景对中间型植物叶片各种钙形态含量影响不大,其钙形态受植物品种特性的影响大于地质/土壤背景的影响。

### 3.3 钙在亚细胞组分中的含量及分布

由表7可知,岩溶区植物叶片中钙在亚细胞组

分中的含量及分布顺序为细胞壁(687.86 mg/kg) > 胞质(369.06 mg/kg) > 细胞器(159.93 mg/kg),植物老叶细胞壁的含量高出嫩叶 177.86 mg/kg,但胞质和细胞器中的含量均低于嫩叶;而非岩溶区分布顺序为胞质(335.8 mg/kg) > 细胞壁(284.74 mg/kg) > 细胞器(147.42 mg/kg),老叶与嫩叶排序相同,且含量相差不大。

由表8可知,嗜钙型植物钙在叶片亚细胞组分中的分布顺序为细胞壁 > 胞质 > 细胞器,老叶和嫩叶的钙元素以分布于细胞壁中为主,分别占总量的66.54%和59.05%,范围为802.92~956.36 mg/kg;胞质次之,分别占总量的23.60%和25.76%,范围为339.08~350.22 mg/kg;细胞器最小,分别占9.86%和15.19%,范围为141.63~206.55 mg/kg。

表7 不同地质背景下植物叶片中钙在亚细胞组分中含量均值及百分比

Table 7 Average contents and percentages of calcium in sub-cellular constituents of leaves from karst and non-karst areas

分 组		mg/kg			总 量
		细胞壁	胞 质	细胞器	
岩溶区	老 叶	744.02(60.29)	339.72(27.53)	150.2(12.17)	1233.94
	嫩 叶	566.16(47.99)	432.63(36.67)	181.02(15.34)	1179.81
	平 均	687.86(56.53)	369.06(30.33)	159.93(13.14)	1216.85
非岩溶区	老 叶	284.56(36.52)	340.53(36.67)	154.09(15.34)	779.18
	嫩 叶	285.14(38.34)	325.56(43.77)	132.97(17.88)	743.67
	平 均	284.74(37.08)	335.8(43.73)	147.42(19.20)	767.96

注:括号内数字单位为%

表8 不同类型植物叶片钙在亚细胞组分中含量均值及百分比

Table 8 Contents and percentages of calcium in sub-cellular constituents of calciphile, intermediary and calcifuge plant leaves

分 组		mg/kg			总 量
		细胞壁	胞 质	细胞器	
嗜钙型	老 叶	956.36(66.54)	339.08(23.60)	141.63(9.86)	1437.08
	嫩 叶	802.92(59.05)	350.22(25.76)	206.55(15.19)	1359.69
中间型 (岩溶区)	老 叶	562.02(53.03)	340.26(32.11)	157.54(14.86)	1059.82
	嫩 叶	447.79(41.09)	473.83(43.48)	168.26(15.44)	1089.88
中间型 (非岩溶区)	老 叶	292.63(34.95)	346.37(41.36)	198.35(23.69)	837.34
	嫩 叶	308.55(35.95)	366.63(42.72)	183(21.32)	858.17
嫌钙型	老 叶	277.65(38.07)	335.53(46.01)	116.14(15.92)	729.32
	嫩 叶	261.73(41.60)	284.49(45.22)	82.95(13.18)	629.17

注:括号内数字单位为%

中间型植物除了岩溶区老叶外,均是胞质 > 细胞壁 > 细胞器,变化范围分别在 340.26~473.83 mg/kg、292.63~562.02 mg/kg、157.54~198.35 mg/kg 之间。

嫌钙型植物与中间型植物分布相同,均是胞质 > 细胞壁 > 细胞器,变化范围分别在 284.49~

335.53 mg/kg、261.73~277.65 mg/kg、82.95~116.14 mg/kg 之间。

由图3可以看出,嗜钙型植物细胞壁钙含量明显高于胞质和细胞器,而胞质和细胞器含量差异不明显。



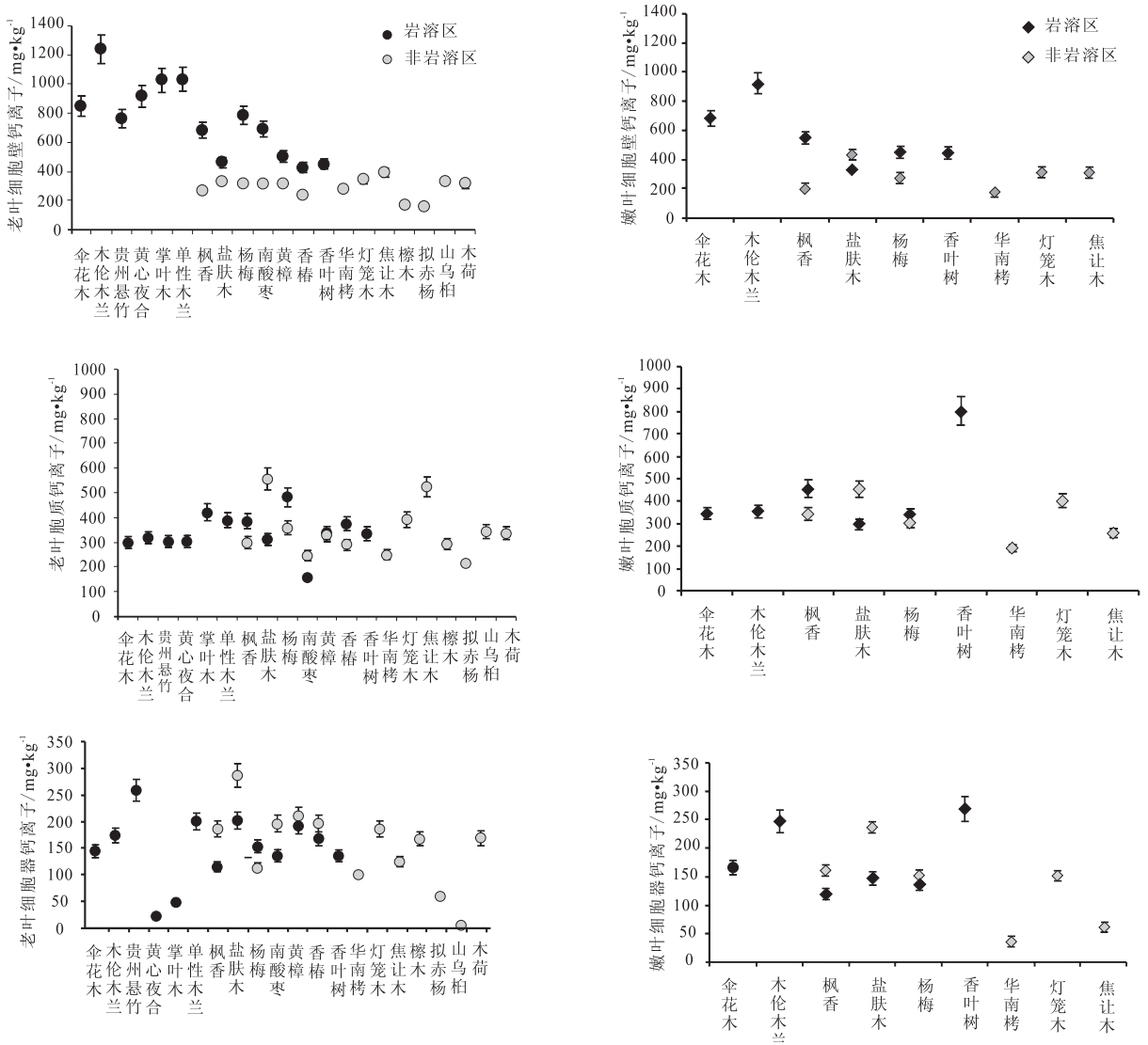


图3 嗜钙型、嫌钙型和中间型植物叶片钙在亚细胞组分中的分布

Fig. 3 Calcium contents in sub-cellular constituents of calciphile, intermediacy and calcifuge plant leaves

有研究表明<sup>[32~33]</sup>,嗜钙型植物与嫌钙型植物质膜上  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性不同,这可能是嗜钙型植物适应岩溶高钙环境的机理之一,因此,可推测嗜钙型植物细胞质膜上  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性比嫌钙型植物细胞质膜上  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性高,能将细胞质中钙运出质膜,储存在细胞壁中。

## 4 结 论

通过对贵州茂兰国家级自然保护区岩溶区(石灰岩、白云岩区)嗜钙型植物 6 种、非岩溶区(砂岩、页岩区)嫌钙型植物 6 种、岩溶区和非岩溶区均有分布的中间型植物 7 种植物叶片的采集,经前处理后,分别分析了叶片中钙总量、形态及分布部位(亚细胞组分),揭示了因地质/土壤条件的差异,导致植物叶片中钙赋存特征的差异及适应机制的不同。其

原因有如下几点:① 由于碳酸盐岩的富钙性,导致岩溶环境中的富钙、偏碱性,从而导致岩溶区植物叶片中钙质含量平均值为 1216.82 mg/kg,比非岩溶区高出 58.45%;② 岩溶区嗜钙型植物叶片中钙以果胶酸钙形态为主,其含量占总钙质量的 27.91%~32.82%,非岩溶区嫌钙型植物叶片中的钙质以草酸钙形态为主,占总钙质量的 33.69~34.34%,中间型植物的各种钙形态在岩溶区与非岩溶区具有相似的变化趋势,这暗示着嗜钙型植物、嫌钙型植物及中间型植物均具有应对地质/土壤环境中钙的不同机制;③ 岩溶区嗜钙型植物叶片中的钙主要赋存在细胞壁中,占总钙质的 59.05%~66.54%,而非岩溶区嫌钙型植物叶片中的钙主要赋存在胞质中,占总钙质的 36.67%~43.77%,意味着岩溶区植物细胞具有更高的结构稳定性和强度,有利于抵御恶劣



的环境。

## 参考文献 (References):

- [1] 梁国庆,孙静文,周卫,王秀斌. 钙对苹果果实超氧化物歧化酶、过氧化氢酶活性及其基因表达的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(2): 438—444.  
Liang Guoqing, Sun Jingwen, Zhou Wei, Wang Xiubin. Effects of calcium on activities and gene expressions of superoxide dismutase and catalase in apple (*Malus pumila* Mill.) fruits[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2011, 17(2): 438—444. (in Chinese with English abstract)
- [2] 齐明芳,刘玉凤,周龙发,李天来,范永怀,张克敏. 钙对亚高温下番茄幼苗叶片光合作用的调控作用[J]. 中国农业科学, 2011, 44(3): 531—537.  
Qi Mingfang, Liu Yufeng, Zhou Longfa, Li Tianlai, Fan Yonghui, Zhang Kemin. Regulation of calcium on photosynthesis of tomato leaves under sub-high temperature stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(3): 531—537. (in Chinese with English abstract)
- [3] 刘雪琴,全瑞建,施佳妮. 外源  $\text{Ca}^{2+}$  对盐胁迫下玉米萌发与幼苗生长的影响[J]. 中国农学通报, 2010, 26(17): 197—200.  
Liu Xueqin, Tong Ruijian, Shi Jiani. Effect of calcium on germination and seedling growth of maize under salt stress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(17): 197—200. (in Chinese with English abstract)
- [4] Paavo N, Maarit M, Nils G, Eija H, Marja L S, Raimo S. Importance of soil calcium for composition of understory vegetation in boreal forests of Finnish Lapland [J]. Biogeochemistry, 2011, 102: 239—249.
- [5] 姬飞腾,李楠,邓馨. 喀斯特地区植物钙含量特征与高钙适应方式分析[J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 926—935.  
Ji Feiteng, Li Nan, Deng Xin. Calcium contents and high calcium adaptation of plants in karst areas of China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2009, 33(5): 926—935. (in Chinese with English abstract)
- [6] Daniel M, Conrad E L, Mercedes C B, Joaquin C, Ricardo O F, Mark S J, Alex K, Christopher N, Jose S O S. Discharge-calcium concentration relationships in streams of the Amazon and Cerrado of Brazil: soil or land use controlled[J]. Biogeochemistry, DOI 10. 1007/s10533-011-9574-2.
- [7] Blair D P, Thomas D B, Myron J M. Influences of calcium availability and tree species on Ca isotope fractionation in soil and vegetation[J]. Biogeochemistry, 2008, 88: 1—13.
- [8] 刘占民,刘丛强,韩贵琳,王中良. 钙同位素方法在环境地球化学研究中的应用与进展[J]. 地球与环境, 2005, 33(1): 71—78.  
Liu Zhanming, Liu Congqiang, Han Guilin, Wang Zhongliang. Advances in applications of calcium isotopes in environmental geochemistry research[J]. Earth and Environment, 2005, 33(1): 71—78. (in Chinese with English abstract)
- [9] 黄威廉,屠玉麟. 贵州植被[M]. 贵阳: 贵州人民出版社, 1988.  
Huang Weinian, Tu Yulin. Vegetation in Guizhou[M]. Guiyang: Publishing House of Guizhou People, 1988. (in Chinese)
- [10] 屠玉麟. 贵州喀斯特森林初步研究[J]. 中国岩溶, 1989, 8(4): 282—290.  
Tu Yulin. Preliminary study on karst forest in Guizhou[J]. Carsologica Sinica, 1989, 8(4): 282—290. (in Chinese with English abstract)
- [11] 张显强. 喜钙和嫌钙植物对环境  $\text{Ca}^{2+}$  响应特征的比较研究. [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2005.  
Zhang Xianqiang. Comparison study on the calcicole and calcifuge responding to environmental changes of calcium contents [D]. Guiyang: Guizhou Normal University, 2005. (in Chinese with English abstract)
- [12] 候学煜. 中国境内酸性土、钙质土和盐碱土的指示植物[M]. 中国科学院出版, 1954.  
Hou Xueyi. Indicator plants of the acidic, calcareous and saline soil in China[M]. Published by Chinese Academy of Science, 1954. (in Chinese)
- [13] 李涛,余龙江. 西南岩溶环境中典型植物适应机制的初步研究[J]. 地学前缘, 2006, 13(3): 180—184.  
Li Tao, Yu Longjian. A primary study of adaptive mechanisms of representative plants in Karst areas in Southwest China [J]. Earth Science Frontiers, 2006, 13(3): 180—184. (in Chinese with English abstract)
- [14] 廖红,严小龙. 高级植物营养学[M]. 北京: 科学出版社, 2003.  
Liao Hong, Yan Xiaolong. Nutrition of high plant[M]. Beijing: Science Press, 2003. (in Chinese)
- [15] Elisabeth Z F, Ruth H, Albrecht H. Calcium and oxalate content of the leaves of *Phaseolus vulgaris* at different calcium supply in relation to calcium oxalate crystal formation[J]. J. Plant Physiol., 2001, 158: 139—144.
- [16] Paul A N. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants[J]. Plant Science, 2003, 164: 901—909.
- [17] 李强. 忍冬属植物对岩溶环境的适应性研究[D]. 武汉: 华中科技大学, 2007.  
Li Qiang. Studies on the ecology adaptation of *Flos Lonicerae* in the Karst environment [D]. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology, 2007. (in Chinese with English abstract)
- [18] 蓝开敏. 茂兰喀斯特森林植物区系的初步研究[A]. 见: 茂兰喀斯特科学考察集[C]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1987, 148—161.  
Lan Kaimin. Preliminary study of Maolan Karst Forest Flora [A]. In: Scientific survey of the Maolan Karst Forest [C]. Guiyang: Scientific and Technological Press of Guizhou, 1987: 148—161. (in Chinese with English abstract)
- [19] 毛志中,张波. 茂兰喀斯特森林地区地质特点[A]. 茂兰喀斯特科学考察集[C]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1987: 24—73.  
Mao Zhizhong, Zhang Bo. The characteristics of the Maolan Karst Forest [A]. Scientific survey of the Maolan Karst Forest [C]. Guiyang: Scientific and Technological Press of Guizhou, 1987: 148—161. (in Chinese with English abstract)
- [20] 张明,张凤海. 茂兰喀斯特森林下的土壤[A]. 茂兰喀斯特科学考察集[C]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1987: 111—123.

- Zhang Ming, Zhang Fenghai. The soils of the Maolan Karst forest[A]. In: Scientific Survey of the Maolan Karst Forest [C]. Guiyang: Scientific and Technological Press of Guizhou, 1987: 148—161. (in Chinese with English abstract)
- [21] 贵州省土壤普查办公室. 贵州省土壤[M]. 贵阳: 贵州科技出版社, 1994.  
Office of Soil Survey in Guizhou. Soil of Guizhou Province [M], Guiyang: The Scientific and Technological Publishing House, 1994. (in Chinese)
- [22] 鲁如坤. 土壤农业化学分析[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.  
Lu Rukun. Chemical Analysis of soils for Agriculture[M]. Beijing: Chinese Agricultural Scientific and Technological Press, 2000. (in Chinese)
- [23] Ohat Y, Yamamoto K, Deguchi M. Chemical fractionation of calcium in the fresh leaf blade and influences of deficiency or oversupply of calcium and age of leaf on the content of each calcium fraction[J]. Journal of Scientific Soil Manure, 1970, 41: 19—26.
- [24] Hans J W, Hang J J. Subcellular distribution and chemical form of cadmium in bean plants[J]. Plant Physiology, 1980, 46: 480—482.
- [25] Rathore V S, Bajat Y P S, Wittwer S H. Subcellular localization of zinc and calcium in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) tissues[J]. Plant Physiology, 1972, 49: 207—211.
- [26] 杨成, 刘丛强, 宋照亮, 刘占民. 贵州喀斯特山区植物营养元素含量特征[J]. 生态环境, 2007, 16: 503—508.  
Yang Cheng, Liu Congqiang, Song Zhaoliang, Liu Zhanmin. Characteristics of the nutrient element contents in plants from Guizhou Karst mountainous area of China[J]. Ecology and Environment, 2007, 16: 503—508. (in Chinese with English abstract)
- [27] 何念祖, 孟赐福. 植物营养原理[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1987.  
He Nianzhu, Meng Chifu. Mechanism of plant nutrition[M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technological Press, 1987. (in Chinese)
- [28] Himelrick D G. Determination of total and ionic calcium in apple leaf fruit tissues[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1981, 106(5): 619—621.
- [29] 董彩霞, 周健民, 范晓晖, 王火焰. 不同施钙措施对番茄果实钙含量和钙形态的影响[J]. 植物营养与肥料学, 2004, 10(1): 91—95.  
Dong Caixia, Zhou Jianmin, Fan Xiaohui, Wang Huoyan. Effects of different ways of Ca supplements on the Ca content and forms in mature fruits of tomato[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2004, 10(1): 91—95. (in Chinese with English abstract)
- [30] Paul A. Nakata. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants[J]. Plant Science, 2003, 164: 901—909.
- [31] 龚云池, 徐季娥, 吕瑞江. 梨果实中不同形态钙的含量及其变化的研究[J]. 园艺学报, 1992, 19(2): 129—134.  
Gong Yunchi, Xu Jie, Lu Ruijiang. Studies on the content of different forms of calcium compound and their change in the fruits of pear[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1992, 19(2): 129—134. (in Chinese with English abstract)
- [32] 关军锋, 樊秀彩, 冯晨静, 王玉涛, 李广敏. 草莓果实成熟过程中细胞  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性的变化[J]. 植物学通报, 2003, 20(3): 325—329.  
Guan Junfeng, Fan Xiucui, Feng Chenjing, Wang Yutao, Li Guangmin. Changes of cellular  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase activity during maturation of strawberry fruits[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2003, 20(3): 325—329. (in Chinese with English abstract)
- [33] 赵福庚, 何龙飞, 罗庆云. 植物逆境生理生态学[M]. 北京: 化学工业出版社, 2004.  
Zhao Fugeng, He Longfei, Luo Qingyun. Plant stress physiological ecology [M]. Beijing: Publishing House of Chinese Chemical Industry, 2004. (in Chinese)

## 勘 误

本刊 2011 年第二期上发表的“月球晚期重轰和 Nice 模式”一文, 遗漏第二作者李雄耀, 特此说明, 并向作者和读者致歉。