

## 喀斯特优势植物种干旱和高钙适应性机制研究进展

罗绪强<sup>1,2,3</sup>, 王程媛<sup>3</sup>, 杨鸿雁<sup>1,2</sup>, 廖昕荣<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>贵州师范学院地理与旅游学院, 贵阳 550018; <sup>2</sup>贵州师范学院资源环境与灾害研究所, 贵阳 550018;

<sup>3</sup>中国科学院地球化学研究所环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002)

**摘要:**喀斯特山区石灰土特有的物理、化学性质对其上生长的植物种有明显的制约性, 石灰土优势植物种对该环境的抗逆性及适生性正日益受到关注。从形态学、生理学等角度综述了近年来有关喀斯特优势植物种对石灰土干旱、高钙环境的抗逆性和适生性机制, 并对研究中存在的问题进行了简评, 最后对其研究前景作了展望。

**关键词:**喀斯特; 优势植物种; 干旱; 高钙; 适生性

**中图分类号:** S718.53, Q945.78

**文献标志码:** A

**论文编号:** 2012-0223

### Studies on Adaptive Mechanisms of Karst Dominant Plant Species to Drought and High Calcium Stress

Luo Xuqiang<sup>1,2,3</sup>, Wang Chengyuan<sup>3</sup>, Yang Hongyan<sup>1,2</sup>, Liao Xinrong<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>School of Geography and Tourism, Guizhou Normal College, Guiyang 550018;

<sup>2</sup>Institute of Resources Environment and Disaster, Guizhou normal College, Guiyang 550018;

<sup>3</sup>State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang 550002)

**Abstract:** Special physical and chemical properties of calcareous soil in karst areas have significantly conditionality on plant species growing on it, the resistance and adaptability of dominant plant species of calcareous soil to the environment are of increasing interest. The author summed up the resistance and adaptability of dominant plant species which growing and developing in calcareous soil, mainly from a view of morphology and physiology. Furthermore, this paper had a brief review on the problem in correlative studies, and the study trends of this field were also prospected.

**Key words:** karst; dominant plant species; drought; high calcium; adaptability

### 0 引言

喀斯特环境是自然地理环境中一个独特的生态环境系统<sup>[1-4]</sup>。经过近年来对贵州喀斯特植被退化地区的调查研究发现, 喀斯特环境是一种典型的钙生性环境, 长期以来, 形成了具有喜钙性、岩生性和旱生性的喀斯特植被, 并产生了丰富的植物特有种, 但许多喜酸、喜湿、喜肥的植物在这里难以生长, 导致喀斯特植被群落结构具有相对简单、生态系统正向演替速率慢且易中断、群落自调控能力较弱的特点, 是承灾能力弱、灾害

承受阈值弹性小的一种生态脆弱环境<sup>[5-9]</sup>。在环境参数或种群值受到重大扰乱时系统将面临崩溃而发生逆转, 使生境的严酷性剧增甚至植物难以生存, 形成石漠化景观<sup>[10-15]</sup>。近年来, 对植物抗逆性 (plant press resistance) 的研究日渐增多, 但主要集中在低温、干旱以及土壤盐渍化等极端环境下的植物适应性, 而专门针对喀斯特环境的植物抗逆性研究相对较少。笔者从形态学、生理学等角度综述了近年来有关喀斯特优势植物种对石灰土干旱、高钙环境的抗逆性和适生性机

**基金项目:**国家自然科学基金项目“喀斯特植物磷、钙胁迫的生态适应性调控机制研究”(31100187); 贵州省教育厅自然科学基金重点项目“植物碳、氮同位素对喀斯特石漠化过程的响应特征研究”(20090128); 贵州省科学技术基金项目“喀斯特石漠化植物生态响应的同位素示踪研究”(黔科合J字[2010]2027号); 贵州省高层次人才科研条件特助经费项目“喀斯特植物磷、钙胁迫的生态适应性研究”(TZJF2010065)。

**第一作者简介:**罗绪强, 男, 1976年出生, 贵州遵义人, 副教授, 博士, 研究方向: 环境地球化学与喀斯特生态学。通信地址: 550018 贵州省贵阳市乌当区高新路115号 贵州师范学院地理与旅游学院, Tel: 0851-5232038, E-mail: xuqiangluo@163.com。

**收稿日期:** 2012-01-31, **修回日期:** 2012-03-27。

制,以期对喀斯特生态环境保护 and 退化生态系统恢复重建过程中的植物选种、育种提供理论依据和决策参考。

## 1 干旱抗逆性

西南喀斯特区虽分布于亚热带季风性气候带,雨量充沛,但由于下伏岩层中裂隙和地下管道广布,其特殊的二元结构水文系统,使大气降水容易经陡坡、岩石裂隙和落水洞转入地下暗河,或者流动在深切的峡谷之中,造成地表土壤含水量低,临时性干旱严重<sup>[16]</sup>。喀斯特植物生长发育受许多环境因素的影响,其中,水分是其重要限制因子。水分不足既影响林木生长,又对植物的分布起一定的限制作用<sup>[17-20]</sup>。特别是石漠化发生后,喀斯特生态系统的稳定性进一步减弱,即便年降雨量大,临时干旱也能成为制约植被生长的主要因素<sup>[21]</sup>。

干旱胁迫对植物光合作用、呼吸作用、离子吸收运输、物质转化及酶促作用等生理生化过程都会造成深刻的影响,同时亦影响到各生理生化效应的相互联系<sup>[22-24]</sup>。喀斯特植物对干旱环境的适应主要是从形态结构和生理过程2个方面进行。

### 1.1 形态结构适应

干旱胁迫下,植物通过限制水分的丧失和保持一定的吸水能力,维持体内较高水势,并使细胞处于正常的微环境中。根和叶作为土壤—植物—大气间水分循环的关键部位,对干旱胁迫有着积极的响应。喀斯特区优势植物种对该区干旱缺水、光照较强环境的适应首先体现在微观叶组织结构上。与其他干旱环境相似,喀斯特优势植物种叶解剖表现出栅栏组织发达,海绵组织排列紧密,细胞间隙小,角质层较厚等特质<sup>[25]</sup>。较厚的角质层或蜡质层,以及发达的表皮毛,都有利于减少蒸腾作用过程中水分的散失<sup>[26-27]</sup>。从植物体宏观结构上看,优势种较普通种表现出较大的根冠比,这使其一方面通过落叶或降低冠幅等方式,减少接受光辐射的叶片面积,降低水分的蒸腾损失;另一方面,通过发育发达的根系增强吸水能力,在配合适度蒸腾作用降低叶温减少灼害的同时,保障体内水分平衡<sup>[19]</sup>。

### 1.2 生理过程适应

当植物叶肉细胞内 $\text{CO}_2$ 浓度稳定且处于较高水平时,细胞内水分含量低会限制光合作用的进行。喀斯特区优势植物种一般有较大的蒸腾临界值和较高的水分利用效率(WUE),从而在增加从土壤中吸收更大量水分的同时减少产生单位同化物质所需的水分。大量研究显示,喀斯特区优势物种可随土层厚度、土壤含水量的降低和光照强度的增强而提高其水分利用效率,

且同种植物的水分利用效率亦随喀斯特区石漠化程度的加重而增加<sup>[28-29]</sup>,这是喀斯特区优势植物种对干旱恶劣环境的一种重要自适应调控途径。

植物叶片中碳酸酐酶(CA)在植物光合作用过程中具有关键性作用。碳酸酐酶除能增强光合 $\text{CO}_2$ 固定能力外<sup>[30-31]</sup>,其活性对植株适应缺水环境亦有积极意义。干旱环境下,植物叶片中碳酸酐酶活性会增加,且与光合速率变化保持一致<sup>[32]</sup>,强的碳酸酐酶活性可提高叶肉细胞气孔导度,提供相对多的 $\text{CO}_2$ 和水分有效供给用于光合作用<sup>[33-35]</sup>。同等环境条件下,喀斯特区优势植物种相对于普通种有更高的碳酸酐酶活性,并出现“光合午休”现象,光合作用降低,这可能是由于正午的强烈光照激发了优势种适度减小气孔导度,在保证叶片免受灼害的同时降低蒸腾水分散失的缘故<sup>[36-37]</sup>。

## 2 高钙适生性

绝大多数植物对土壤中钙离子的吸收与土壤钙离子浓度呈正相关<sup>[38]</sup>。尽管钙元素在植物体生理过程及抗逆性生长过程中具有重要的生物学作用,但它在生物体细胞质内的含量是极低的(约为 $10^{-6}\sim 10^{-7}\text{mol/L}$ ),且只有保持此极低浓度水平才能发挥其正常生理功能。钙离子浓度超过最适浓度时,会使植物细胞的伸长受到抑制;过量的钙离子将会同磷酸盐反应生成沉淀,干扰植物的磷酸代谢体系和以磷酸为基础的能量代谢<sup>[39-40]</sup>。

喀斯特石灰土是喀斯特区域内分布最广的非地带性土壤,是下伏碳酸盐岩风化的产物,高钙、镁,低磷、钾,土壤pH较高的地球化学特征正是其对母岩化学性质继承性的反映<sup>[41-42]</sup>。在钙含量较高的土壤、大气、雨水、喀斯特水的共同作用下,生长于喀斯特区石灰土上的植物具有高钙、镁含量以及高灰分,而硅、铝含量则较低的特征<sup>[38,43-44]</sup>。高钙环境下,植物的光合作用和生长速率可能会受到影响,严重的甚至还会由于细胞质内过高的钙浓度破坏细胞器而致植物死亡<sup>[45-49]</sup>。喀斯特植物适应高钙环境的方式与适应干旱环境类似,主要体现在生理结构和生理过程2个方面。

### 2.1 生理结构适应

植株适应高钙环境最直接的方式为控制根系吸收和向地上部分的转运。 $\text{Ca}^{2+}$ 进入根细胞后需要通过质外体运输的方式穿越内皮层和木质部薄壁细胞组织进入木质部,再向上运移。但是,根内皮层细胞壁上木栓化的凯氏带可阻止 $\text{Ca}^{2+}$ 的质外体运输<sup>[50]</sup>,因此,不同植物种根系结构的某些差异导致了其吸收钙素的能力不同。

一些高钙环境下的优势种可通过形成钙化根等

方式将过量吸收的钙结合、固定在根组织中,限制钙素的向上转运<sup>[51]</sup>。此外,植物含晶细胞中的草酸钙晶体也对植株钙水平有一定的调节作用<sup>[52-54]</sup>。在高钙环境下,一些优势种体内会形成不同形态和大小的草酸钙含晶细胞,将过量的游离态钙离子以稳定的草酸钙结晶形式固定,且草酸钙晶体的晶型、大小及数量均会随生长环境中 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度的变化而变化,从而减少毗邻细胞周围的质外体中 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度<sup>[49-50]</sup>。同时,某些植物成熟叶表面存在成分以Ca、O、C为主要成分的腺体,并可通过叶表面的特化结构将其排出体外,从而既维持成熟叶细胞质中游离态钙处于低水平,也保证叶钙含量相对稳定<sup>[51,55]</sup>。

## 2.2 生理过程适应

**2.2.1 内部钙库的调节** 植株自身的钙库调节在适生过程中发挥着重要的作用。植物主要靠质膜钙转运和胞内钙库两方面的作用,调节细胞溶质钙离子浓度,使细胞内钙离子浓度处于低水平<sup>[56]</sup>。高钙适生植物种通过胞质 $\text{Ca}^{2+}$ 外流系统和内流系统,即 $\text{Ca}^{2+}/\text{H}^+$ 反向转运蛋白、 $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase和钙离子通道<sup>[57-59]</sup>,将过量的 $\text{Ca}^{2+}$ 运出细胞质外或储存于液泡等钙库中,调节细胞质内 $\text{Ca}^{2+}$ 浓度于正常水平。

石灰土优势种多表现出体内根、叶等器官以及细胞壁、液泡等细胞器内钙离子浓度水平较高,同时仍可以正常生存<sup>[60]</sup>。有的植物种的光合作用,甚至会随着土壤钙离子的增加而加强。一系列生理学方面的研究显示,钙生植物叶片中叶绿素含量会随其吸收钙离子量的增加而增加,从而增强光合作用。同时,细胞质中多余的钙离子可被体内草酸结合固定形成稳定态的草酸钙<sup>[61-62]</sup>,最终以独立钙腺体的形式排放于叶表使细胞质中钙离子随土壤中有效钙离子浓度的增加先增加而后趋于一个稳定的值,减少基质高钙对相应细胞器的破坏,维持光合作用正常进行<sup>[45-46,63-64]</sup>。

张宇斌等<sup>[65]</sup>的研究发现,喜钙植物的POD活性远高于嫌钙植物,并由此推测POD在喜钙植物适应喀斯特土壤贫瘠、季节性干旱和富钙等逆境条件中起着重要作用。认为POD的高效表达保证了喜钙植物在受到环境胁迫时能很好地避免细胞膜损伤和其他一系列生理生化过程的破坏。关军锋等<sup>[66]</sup>、赵福庚等<sup>[67]</sup>的研究发现,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,这可能也是嗜钙型植物适应喀斯特高钙环境的机理之一。

这种通过调节体内钙库,使细胞质内钙离子处于一个较高且稳定水平来适应高钙环境的方式多见于一

些广布随遇种,这类植物种多对自身钙离子浓度的变化敏感,能及时应对由于环境条件变化而引起的体内钙离子浓度的波动。而在对避钙植物所进行的对比研究发现,该类植物细胞质内钙离子浓度随介质钙离子浓度的增加而不断增加,最终导致光合细胞器被破坏,植物光合作用无法顺利进行<sup>[48,68]</sup>。

**2.2.2 控制钙的吸收转运** 植物对土壤高钙的适应是一个复杂的生理过程,除了上述的自身内部钙库的调节外,还涉及到钙离子的吸收转运等环节。植物的地上部分参与光合作用和呼吸作用,是植株整个生活史得以完成的关键,因此,对植株地上部分钙离子浓度的调节、控制亦是植物适应高钙环境的关键<sup>[40]</sup>。石灰土上的部分喜钙植物可根据其地上部分中的钙离子浓度来控制根系对土壤钙离子的吸收,或是当根系吸收大量钙离子时,控制地下部分向地上部分钙离子的转运量,从而维持地上部分进行正常生理活动所需的钙水平<sup>[48]</sup>。

## 3 结论

植物生命活动是物质代谢、能量代谢、信号传递和形态建成的综合过程,植物对逆境胁迫的反应及适应过程是植物与环境关系的对立统一<sup>[69-70]</sup>。喀斯特优势植物种对干旱缺水、强光照环境的反应首先体现在微观叶组织结构和宏观根冠比上,微观叶组织结构上较厚的角质层或蜡质层以及发达的表皮毛,都有利于减少蒸腾作用过程中水分的散失;宏观结构上较大的根冠比,一方面通过减少接受光辐射的叶片面积来降低水分的蒸腾损失,另一方面通过发育发达的根系增强吸水能力来保障体内水分平衡。其次,喀斯特区优势植物种一般有较大的蒸腾临界值和较高的水分利用效率,从而在增加从土壤中吸收更大量水分的同时减少产生单位同化物质所需的水分,这是喀斯特区优势植物种对干旱恶劣环境的一种重要自适应调控途径。再者,喀斯特优势植物种相对于普通种具有更高的碳酸酐酶活性,强的碳酸酐酶活性可提高叶肉细胞气孔导度,提供相对多的 $\text{CO}_2$ 和水分有效供给用于光合作用,干旱环境下,植物叶片中碳酸酐酶活性会增加,且与光合速率变化保持一致以适应植株缺水环境。

喀斯特土壤的高钙环境是影响该地区植物生理特征的最重要环境因素之一。面对喀斯特石灰土高钙环境,石灰土优势物种多表现出体内根、叶等器官以及细胞壁、液泡等细胞器内钙离子浓度水平较高的特征。植物对土壤高钙的适应是一个复杂的生理过程,除了一些对自身钙离子浓度变化敏感的植物通过调节体内钙库,使细胞质内钙离子处于一个较高且稳定水平来

适应高钙环境外,植物对植株地上部分钙离子浓度的调节、控制亦是植物适应高钙环境的关键。石灰土上的部分喜钙植物可根据其地上部分中的钙离子浓度来控制根系对土壤钙离子的吸收,或是当根系吸收大量钙离子时,控制地下部分向地上部分钙离子的转运量,从而维持地上部分进行正常生理活动所需的钙水平。除此之外,POD的高效表达保证了喜钙植物在受到环境胁迫时能很好地避免细胞膜损伤和其他一系列生理生化过程的破坏;较高的细胞质膜Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性能将细胞质中钙运出质膜,储存在细胞壁中。喜钙植物的POD活性和细胞质膜上的Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性均远高于嫌钙植物,这可能是喀斯特优势物种适应喀斯特高钙环境的主要机理之一。

#### 4 展望

国内外有关石灰土优势植物种对喀斯特环境的适生性问题研究,仍处于初步阶段。目前,仅是揭示了适生现象的存在和产生的正面影响,对适生现象的根本原因、系统过程以及适生性反馈产生之后对外界不利环境的具体适应过程,即最终机制性问题还有待进一步研究,特别是优势植物种对石灰土高钙环境的适应性机制。一方面,土壤钙素作为植株所必需常量元素,有稳固细胞壁的作用;另一方面,作为“第二信使”传递信息,反馈外界条件,使植物体得以及时应对外界环境变化,在植物应对干旱、低磷、高盐不利环境下所起到的积极作用一直是研究者所关注的焦点。但环境钙素过量供应对植物来说亦是一种毒害,深入了解这一毒害产生的具体生理过程,特别是对优势植物种光合作用的影响及其调控机制问题,还有待深入研究。

#### 参考文献

- [1] Yuan D X. Karst environmental systems[M]. Proceedings of the international geographical Union Study Group, Man's Impact on Karst,1989:149-163.
- [2] Sweeting M M. Karst in China, Its Geomorphology and Environment[M]. Berlin: Springer-Verlag,1995.
- [3] Zeng F P, Peng W X, Song T Q, et al. Changes in vegetation after 22 years' natural restoration in the Karst disturbed area in northwestern Guangxi, China[J]. Acta Ecologica Sinica,2007,27(12):5110-5119.
- [4] Zhou J P, Huang Y, Mo M H. Phylogenetic analysis on the soil bacteria distributed in karst forest[J]. Brazilian Journal of Microbiology,2009,40:827-837.
- [5] 周运超,潘根兴.茂兰森林生态系统对岩溶环境的适应与调节[J].中国岩溶,2001,20(1):47-52.
- [6] 王大懿,容丽,梅再美,等.喀斯特石漠化生态治理区结构与物种多样性研究[J].水土保持学报,2005,25(2):31-35.
- [7] 龙翠玲,茂兰喀斯特森林林隙物种多样性的动态规律[J].山地学报,2009,27(3):278-284.
- [8] 罗绪强,王世杰,刘秀明,等.喀斯特石漠化过程中土壤重金属镉的地球化学特征[J].生态环境学报,2009,18(1):160-166.
- [9] 罗绪强,王世杰,张桂玲,等.喀斯特石漠化过程中土壤颗粒组成的空间分异特征[J].中国农学通报,2009,25(12):227-233.
- [10] Yuan D X. Rock desertification in the subtropical karst of south china[J]. Z Geomorph N F,1997,108:81-90.
- [11] Wang S J, Liu Q M, Zhang D F. Karst rocky desertification in southwestern China: geomorphology, land use, impact and rehabilitation[J]. Land Degradation & Development,2004,15: 115-12.
- [12] Han G L, Tang Y, Wu Q X, et al. Chemical and strontium isotope characterization of rainwater in karst virgin forest, Southwest China [J]. Atmospheric Environment,2010,44(2):174-181.
- [13] 龙翠玲,余世孝,魏鲁明,等.茂兰喀斯特森林干扰状况与林隙特征[J].林业科学,2005,41(4):13-19.
- [14] 王世杰,李阳兵.喀斯特石漠化研究存在的问题与发展趋势[J].地球科学进展,2007,22(6):573-582.
- [15] 张平,潘根兴.植被恢复不同阶段下喀斯特土壤微生物群落结构及活性的变化——以云南石林景区为例[J].地理研究,2010,29(2): 223-234.
- [16] 杜雪莲,王世杰.喀斯特高原区土壤水分的时空变异分析——以贵州清镇王家寨小流域为例[J].地球与环境,2008,36(3):193-201.
- [17] 涂璟,王克勤.干旱地区造林树种的水分生理生态的研究进展[J].西北林学院学报,2003,18(3):26-30.
- [18] 李先琨,何成新,蒋忠诚.岩溶脆弱生态区生态恢复、重建的原理与方法[J].中国岩溶,2003,22(1):12-17.
- [19] 莫凌,黄玉清,覃家科,等.西南喀斯特地区四种植物水分生理的初步研究[J].广西植物,2008,28(3):402-406.
- [20] 熊红福,王世杰,容丽,等.极端干旱对贵州省喀斯特地区植物的影响[J].应用生态学报,2011,22(5):1127-1134.
- [21] 倪雪波,刘荣高,王世杰.石漠化地区植被对干旱敏感性的遥感观测[J].地球与环境,2009,37(3):221-226.
- [22] Kriedemann P E, Barrs P E. Citrus orchards[A]. Water deficits and plant growth (Vol.VI)[C]. Academic press,1981:305-417.
- [23] 李勤报,梁厚果.轻度水分胁迫的小麦幼苗中与呼吸有关的几种酶活性变化[J].植物生理学报,1988,14(3):217-222.
- [24] Beadle C L. Growth analysis[A]. In: Hall E O, eds. Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A Field and Laboratory Manual[C]. London: Chapman&Hall,1993:36-46.
- [25] 张建国,李吉跃,沈国舫,等.树木耐旱特性及其机理研究[M].北京:中国林业出版社,2000.
- [26] 容丽,王世杰,杜雪莲,等.喀斯特峡谷石漠化区6种常见植物叶片解剖结构与d<sup>13</sup>C值的相关性[J].林业科学,2008,44(10):29-34.
- [27] 段爱国,张建国,张守攻,等.干热河谷主要植被恢复树种蒸腾作用[J].生态学报,2009,29(12):6691-6701.
- [28] 容丽,王世杰,杜雪莲.贵州花江峡谷区常见乔灌植物叶片d<sup>13</sup>C值对喀斯特石漠化程度的响应[J].林业科学,2007,43(6):38-44.
- [29] 容丽,王世杰,杜雪莲.喀斯特峡谷区常见植物叶片d<sup>13</sup>C值与环境因子的关系研究[J].环境科学,2008,29(10):2885-2893.
- [30] Tsuzuki M, Miyachi S. The function of carbonic anhydrase in

- aquatic photosynthesis. *Aquatic Botany*,1989,34(1-3):85-104.
- [31] Hatch M D, Burnell J N. Carbonic anhydrase activity in leaves and its role in the first step of C<sub>3</sub> photosynthesis. *Plant Physiology*,1990, 93(2):825-828.
- [32] Downton J, Slatyer R O. Temperature dependence of photosynthesis in cotton. *Plant Physiol*,1972,50:518-522.
- [33] 戴新宾,翟虎渠,张红生,等.土壤干旱对水稻叶片光合速率和碳酸酐酶活性的影响[J].植物生理学报,2000,26(2):133-136.
- [34] 吴沿友,刘从强,王世杰.诸葛菜的喀斯特适生性研究[M].贵阳:贵州科技出版社,2004.
- [35] Wu Y Y, Li P P, Wang B L, et al. Composition and activity of external carbonic anhydrase of microalgae from Karst Lakes in China[J]. *Phycological Research*,2008,56(2):76-82.
- [36] Wu Y Y, Li P P, Zhao X Z. Effect of fluoride on the activity of carbonic anhydrase and photosynthetic oxygen Evolution of *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. *Fluoride*,2007,40(1):51-54.
- [37] Wu Y Y, Li X T, Li P P, et al. Comparison of carbonic anhydrase activity among various species of plantlets[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*,2006,84(1):125-128.
- [38] 谢丽萍,王世杰,肖德安.喀斯特小流域植被-土壤系统钙的协变关系研究[J].地球与环境,2007,35(1):26-32.
- [39] 廖红,严小龙.高级植物营养学[M].北京:科学出版社,2003: 172-181.
- [40] 印莉萍,黄勤妮,吴平.植物营养分子生物学及信号传导(第二版)[M].北京:科学出版社,2006.
- [41] 李阳兵,王世杰,李瑞玲.喀斯特生态系统的土壤[J].生态环境, 2004,13(3):434-438.
- [42] 刘春茹,刘秀明,王世杰,等.贵州碳酸盐岩风化壳物源判别的新证据:石英颗粒形态、表面结构特征[J].矿物学报,2007,27(1):49-56.
- [43] 周运超.贵州喀斯特植被主要营养元素含量分析[J].贵州农学院学报,1997,16(1):11-16.
- [44] 王程媛,王世杰,容丽,等.茂兰喀斯特地区常见蕨类植物的钙含量特征及高钙适应方式分析[J].植物生态学报,2011,35(10): 1061-1069.
- [45] 相辉,张玲,陈进.介质中不同Ca<sup>2+</sup>浓度对五种榕树幼苗钙含量的影响[J].广西植物,2003,23(2):165-168.
- [46] 李青云,葛会波,胡淑明,等.钠盐和钙盐胁迫对草莓光合作用的影响[J].西北植物学报,2006,26(8):1713-1717.
- [47] 张宇敏.喜钙植物叶片细胞内Ca<sup>2+</sup>动态分布和Ca<sup>2+</sup>对氮、磷亏缺影响研究[D].贵阳:贵州师范大学,2008.
- [48] 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.
- [49] 冯晓英,胡章平,乙引.Ca<sup>2+</sup>胁迫下伞花木和华山松脯氨酸及可溶性蛋白质含量的变化[J].贵州农业科学,2010,38(9):169-170.
- [50] Moore C A, Bowen H C, Scrase-Field S, et al. The deposition of subenn lamellae determines the magnitude of cytosolic Ca<sup>2+</sup> elevations in root endodermal cells subjected to cooling[J].*Plant J*, 2002,30:457-466.
- [51] Rita M, Maria A F. Cytochemical localization of calcium and X-ray microanalysis of *Catharanthus roseus* L. infected with phytoplasmas [J]. *Micron*,2003,34:387-393.
- [52] Ilarslan H, Palmer R G, Horner H T. Calcium oxalate crystals in developing seeds of soybean[J]. *Ann Bot*,2001,88:243-257.
- [53] Pennisi S V, McConnell D B. Inducible calcium sinks and preferential calcium allocation in leaf primordia of *Dracaena sandariana* Hort. Sander ex M. T. Mast. (Dracaenaceae) [J]. *HortScience*,2001,36(7):1187-1191.
- [54] Volk G M, Lynch-Holm V J, Kostman T A, et al. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves[J]. *Plant Biol*,2002,4:34-45.
- [55] 李强,邓艳,余龙江,等.两种忍冬属植物叶片表面扫描电镜观察及其生态适应性[J].广西植物,2007,27(2):146-151.
- [56] Bowler C, Fluhr R. The role of calcium and activated oxygens as signals for controlling cross-tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2000,5:241-246.
- [57] 尚志林,孙大业.植物细胞内的钙通道[J].植物生理学通讯,2002, 38:625-630.
- [58] Hetherington A M, Brownlee C. The generation of Ca<sup>2+</sup> signals in plants[J]. *Annu Rev Plant Biol*,2004,55:401-427.
- [59] Wang H, Inukai Y, Yamauchi A. Root development and nutrient uptake[J]. *Crit Rev PlantSci*,2006,25:279-301.
- [60] 曹建华,朱敏洁,黄芬,等.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[J].矿物岩石地球化学通报,2011,30(3): 251-260.
- [61] Borchert R. Calcium acetate induces calcium uptake and formation of calcium-oxalate crystals in isolated leaflets of *Gleditsia tracanthos* L[J]. *Planta*,1986,168:571-578.
- [62] Franceschi V R. Calcium oxalate formation is a rapid and reversible process in *Lemna minor* L.[J]. *Protoplasma*,1989,148:130-137.
- [63] 吴耿,刘建民,甘露,等.西南岩溶区两种忍冬属植物叶片发育过程中的金属元素含量特征研究[J].农业环境科学学报,2007,26(增刊):746-749.
- [64] 李强,曹建华,余龙江,等.干旱胁迫过程中外源钙对忍冬光合生理的影响[J].生态环境学报 2010,19(10):2291-2296.
- [65] 张宇斌,张荣,冯丽,等.外源Ca<sup>2+</sup>对喜钙和嫌钙植物POD活性的影响[J].贵州师范大学学报:自然科学版,2008,26(3):10-12.
- [66] 关军锋,樊秀彩,冯晨静,等.草莓果实成熟过程中细胞Ca<sup>2+</sup>-ATPase活性的变化[J].植物学通报,2003,20(3):325-329.
- [67] 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.
- [68] 何跃军,钟章成.喀斯特地区植被恢复过程中适生植物的生理生态学研究进展[J].热带亚热带植物学报,2010,18(5):586-592.
- [69] (英)JR埃塞林顿著,曲仲湘等译.环境和植物生态学[M].北京:科学出版社,1989.
- [70] 李合生.现代植物生理学(第2版)[M].北京:高等教育出版社,2006.