DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201403011

蔡水花,李婷,周光霞,等. 半红树植物黄槿的气体交换特性 [J]. 广西植物, 2016, 36(4):397-404 CAI SH,LI T,ZHOU GX, et al. Gas exchange characteristics in the mangrove associate *Hibiscus tiliaceus* [J]. Guihaia, 2016, 36(4):397-404

半红树植物黄槿的气体交换特性

蔡水花^{1,2},李 婷^{1,2},周光霞^{1,2},陈贻竹¹,韦 霄³,叶万辉¹,沈 浩^{1*} (1.中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室,中国科学院华南植物园,广州 510650;

 中国科学院大学,北京 100049;3.
 广西壮族自治区 中国科学院广西植物研究所,广西桂林 541006)

摘 要:半红树植物是一类既可在海岸潮间带又可在陆地生长和繁殖的海陆两栖植物。夏季强光和高温是海岸带生境突出的特点,半红树植物如何在这样的自然生境中生存和繁衍是值得探讨的问题。该研究以具有较高应用价值的锦葵科(Malvaceae)木槿属(*Hibiscus*)的常绿半红树植物黄槿(*H. tiliaceus*)作为研究对象,采用LI-6400便携式光合测定系统(Li-Cor Inc., USA)对南亚热带气候条件下的广东省珠海淇澳岛红树林自然保护区自然生长的黄槿在夏季高温季节的叶片气体交换特性进行测定,探讨了其在自然生境下的光合行为和相关的形态解剖特征,揭示其生境适应性的光合生理生态机制。结果表明:(1)黄槿净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率的日变化均表现为单峰型曲线,中午未出现明显光抑制现象。(2)黄槿较高的净光合速率与其较高的气孔导度相关,而后者则可能与其较大的气孔密度和具有表皮毛等叶片解剖结构特征有关。(3)黄槿光饱和点、光补偿点、最大净光合速率和日均净光合速率均符合阳生植物特征,因而是一种阳生性树种。以上结果说明黄槿在自然环境中具有的快速生长特性可能与其较强和较稳定的光合能力有关,该研究结果为深入揭示黄槿以及其他半红树植物适应海岸带高温强光生境的生理生态机制提供了基础数据,为黄槿的合理栽培及造林实践提供了理论参考。

关键词:黄槿,半红树,气体交换,生境适应性 中图分类号:0945.79 文献标识码:A 文章编号:1000-3142(2016)04-0397-08

Gas exchange characteristics in the mangrove associate *Hibiscus tiliaceus*

CAI Shui-Hua^{1,2}, LI Ting^{1,2}, ZHOU Guang-Xia^{1,2}, CHEN Yi-Zhu¹, WEI Xiao³, YE Wan-Hui¹, SHEN Hao^{1*}

(1. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Guangzi Institute of Botany, Guangzi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China)

Abstract: Mangrove associates are a category of plants that can grow and reproduce on both intertidal coastal zones and land. As subtropical coastal zones are characterized by high sun light and temperature, how mangrove associates adapt to such an environment is an important issue. Some researches show that mangrove associates are similar to land plant as well as thalassophyte in certain morphological structures and biochemical characteristics. However, there are few studies focusing on plant physiological characteristics of mangrove associates, especially in leaf gas exchange characteristics.

收稿日期: 2014-10-28 修回日期: 2014-12-10

基金项目:国家科技支撑计划项目(2012BAC07B04)[Supported by National Key Technology R & D Porgram of China(2012BAC07B04)]。

作者简介:蔡水花(1987-),女,四川简阳人,硕士,主要从事植物生理生态学研究,(E-mail)celery-99@163.com。

^{*} 通讯作者: 沈浩,博士,副研究员,主要从事保护生态学和植物生理生态学研究,(E-mail)shenhao@scbg.ac.cn。

acteristics. Hibiscus tiliaceus (Malvaceae) is a pantropical mangrove associate that usually occurs in coastal zones. It is widely used for the conservation of sea banks, architecture and medicine. In order to disentangle the photosynthetic physiological mechanims underlying its habitat adaptation to high light and temperature under south subtropical climate, leaf gas exchange characteristics of *H. tiliaceus* were measured using LI-6400 portable photosynthesis system (Li-Cor Inc, USA) at Mangrove Natural Reserve of Qi'ao Island of Zhuhai City, Guangdong Province during July and August of 2013. The nature reserve (22°23'40" N, 113°36'40" E) is characterized by a typical south subtropical monsoon climate. The diurnal changes in photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), intercellular CO₂ concentration (Ci) and transpiration rate (E) in H. tiliaceus all exhibited a mono-peak modal, and the peak value of Pn occurring at noon was around 26.8 μ mol CO₂ · m⁻² · s⁻¹ without obvious photoinhibition during the daytime. The high photosynthetic rate in *H. tiliaceus* was associated with high stomatal conductance, which was probably related to anatomical features of leaves, such as high stomatal density and dense trichomes in the lower leaf epidermis. Analysis of light response curves revealed that its light saturation point was 800 μ mol photons \cdot m⁻² \cdot s⁻¹ and its light compensation point was 26 μ mol photons \cdot m⁻² \cdot s⁻¹. The net photosynthesis at saturating irradiances was high at 27.8 μ mol CO₂ \cdot $m^{^{-2}} \cdot s^{^{\cdot 1}}.$ These photosynthesis parameters, along with high daily mean photosynthetic rate (19.6 $\mu mol~CO_2 \cdot m^{^{-2}}$ \cdot s^{-1}) in *H. tiliaceus* suggested that this mangrove associate was characterized as a typical sun plant species. The results showed that the fast growth of *H. tiliaceus* might be attributed to its high and stable photosynthetic capacity, thus providing basic data for further revealing the eco-physiological mechanism underlying habitat adaptation of H. tiliaceus and other mangrove associates to coastal environment with high temperature and high light in summer. These results can also provide theoretical supports for its planting and reforestation practices.

Key words: Hibiscus tiliaceus, mangrove associate, gas exchange, habitat adaptation

红树植物是一类生长在热带、亚热带海岸潮间 带(最高潮线以下及平均高潮线以上)的乔木、灌木 或草本植物,对海岸潮间带的特殊生境(如高且多 变的盐浓度、缺氧、长时间的强光照和高的叶表面温 度)有很强的适应能力(Tomlinson, 1986)。红树林 生态系统覆盖了世界上 60%~75% 的海岸线,是生 产力水平最高的4个海洋生态系统之一。红树包括 84 个种,分属 16 科 24 属(Wang et al, 2003),由于环 境变化和陆地海洋演变,红树植物群落形成梯度和 带状分布,造成了种的分化,这些种的许多生理和结 构特征彼此不完全相同(Cheesman et al, 2004)。红 树植物通常分为真红树植物和半红树植物,前者只 出现在河口潮间带,具有为适应环境而演化出的气 生根及胎生现象等,以红树科(Rhizophoraceae)植物 为代表:后者既能在潮间带生长也能延伸到陆地生 态系统,如行道树常选用的黄槿(Hibiscus tiliaceus)、 海芒果(Cerbera manghas)等。

黄槿(Hibiscus tiliaceus)为锦葵科(Malvaceae) 木槿属(Hibiscus)常绿灌木或乔木,作为泛热带的 半红树植物,在热带、亚热带的沿海堤岸和内陆均有 分布,广布于印度洋和西太平洋沿岸,以太平洋群岛 尤其多见(Tomlinson,1986;王伯荪等,2003)。在我 国产于台湾地区、广东、福建等省(中国植物志, 1984)。黄槿具有较高的应用价值,木材可以制成 独木舟和工具(Tan, 2001);树皮中的粗纤维可加工 成绳子:叶子和花具有药用价值,叶子可止咳化痰, 花可治疗炎症和化脓(Rosa et al, 2006):根系发达, 可防风固沙。目前对黄槿的研究还相对较少,主要 集中在形态结构、生理生化和遗传结构方面,例如, 黄槿叶面积大,枝角大,能充分利用空间资源,获取 更多的光照(张伟伟等,2012);黄槿叶片产生含低 分子的亲和溶质甲基化季胺,甜菜碱和醣类等渗透 调节物(Parida & Jha, 2010),提高渗透调节能力以 跨越生长在盐和淡水生境 (Nichol et al, 2006);黄 槿系统地理学特征和遗传结构研究表明黄槿广泛分 布于热带地区可能是由于种子漂流习性的原因 (Takayama et al, 2006)。然而,关于黄槿生理生态 学特征方面的研究不多,且大多局限于温室幼苗的 研究,对自然条件下生长的黄槿研究较少。当光合 作用被基质盐抑制时,黄槿能通过提高对光合组织 的分配减缓盐的负作用使得生长速率无净差异 (Santiago et al, 2000):在干旱环境下,盐度≥40%, 一周内,黄槿全部死亡(Youssef, 2007)。

海岸带生境突出的特点是夏季强光和高温,植物如何在这样的自然生境中生长和繁殖,其内在光 合生理生态机制是一个值得探讨的问题。为此,本

399

文试图通过对南亚热带气候条件下自然生长的黄槿 进行叶片气体交换特性的研究,旨在探讨其在自然 生境下的光合行为和相关的适应形态解剖特征,为 其合理栽培及造林实践提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于广东省珠海市淇澳岛红树林自然 保护区,地理位置为 113°36′40″~113°39′15″E, 22°23′40″~22°27′38″N,属南亚热带海洋性季风气 候。区内年均气温 22.2 °C,7月平均气温 27.9 °C, 极端最高气温 35.0 °C;1月平均气温为 14.9 °C,极 端最低气温 2.6 °C,基本无霜期。年降水量为 1 875.7 mm,4-10月为雨季,占全年降水量的 84%, 11月至翌年 3月为旱季,占全年降水量的 16%。保 护区受降雨、江河径流和潮汐的影响,海水盐度在 3.31‰~7.05‰变化,海域潮汐属不正规半日潮。

1.2 实验材料

于 2013 年 7 月下旬至 8 月上旬,在样地内选取 自然生长的健康、成熟黄槿植株 4 株,株高为 2.5~ 3.0 m,胸径 4~6 cm,冠幅(1.5~2)m×(1.5~2)m。 于植株冠层外侧向阳方位选取叶位、大小和成熟度 相近的健康成熟叶片,进行形态解剖特征和光合气 体交换指标的观测。

1.3 观测指标与方法

1.3.1 叶片解剖结构特征 将叶片于4%戊二醛溶液 中固定24h以上(4℃),再经0.1 mol・L⁻¹磷酸缓冲 液处理,酒精梯度脱水(30%、50%、70%、80%、90%、 100%),最后在叔丁醇中冷冻,JFD-310 真空冷冻干 燥仪干燥后,采用双面碳胶带固定在样品台上,JFC-1600型离子溅射仪(JEOL Ltd, Tokyo, Japan)镀金 膜,在 JSM-6360LV型扫描电子显微镜(JEOL Ltd, Tokyo, Japan)下观察和拍照。观测指标为气孔密度 (每1 mm²内的气孔个数)、叶片总厚度以及上、下表 皮栅栏组织和海绵组织厚度。

1.3.2 气体交换特性 选择晴朗天气,使用 LI-6400 便携式光合作用测定系统(LI-Cor Inc, Lincoln NE, USA)进行黄槿植株叶片的光合光响应曲线和气体 交换日变化的活体测定。

(1)光响应曲线测定:在上午 8:00-11:00 进行,设定叶温 30 ℃,参比室 CO₂浓度 360 µmol · mol⁻¹,用连体叶片分别在以下光量子通度密度(pho-

tosynthetic photon flux density, *PPFD*)测定光合作用 光响应动态为 500、800、1000、1 500、1 800、2 000、 200、100、50、20、0 μmol photons · m⁻² · s⁻¹(内置 6400-02B型红蓝光源提供)。设置最大和最小等待 时间后,由仪器自动记录数据。每次开始新的测量 时,将待测叶片先在 500 μmol photons · m⁻² · s⁻¹下 适应 20 min,再开始测定。根据光响应曲线取得的 数据,以非直角双曲线(nonrectangular hyperbola)公 式(Lambers et al, 1998)计算出表观量子效率、暗呼 吸速率、曲度系数、最大净光合速率等气体交换 参数。

$$Pn = \frac{\Phi I + P_{\max} - \sqrt{(\Phi I + P_{\max})^2 - 4\theta \Phi I P_{\max}}}{2\theta} - Rd$$

式中, *Pn* 为净光合速率(μ mol CO₂ · m⁻² · s⁻¹); *I* 为光量子通度密度(*PPFD*, μ mol photons · m⁻² · s⁻¹); Φ 为光响应曲线起始斜率,即表观量子效率 (apparent quantum yield, mol CO₂ · mol⁻¹photons);*Rd* 为暗呼吸速率(dark respiration rate, μ mol · m⁻² · s⁻¹); *P*_{max} 为光饱和点时净光合速率; θ 为曲度系数(无量 纲, 0 < θ < 1)。利用叶片在 *PPFD* ≤ 200 μ mol photons · m⁻² · s⁻¹范围内的 *PPFD*(X 轴)和 *Pn*(Y 轴)进行直线回归,得出回归直线,其与 X 轴的交点 数值即为光补偿点(*LCP*, μ mol photons · m⁻² · s⁻¹)。 将非直线双曲线模型计算出的*P*_{max}值和 X 轴作平行 直线,两条直线的交点在 X 轴上的数值则为光饱和 点(*LSP*, μ mol photons · m⁻² · s⁻¹)(Walker, 1989)。

(2)气体交换日变化测定:分别在 8:00、9:00、 10:00、11:00、12:00、13:00、14:00、16:00 和 18:00 这 9 个时间点,在自然光下测定连体生长叶片的气 体交换指标及环境参数。在每个测定时间点均固定 选取 3~5 片生长状况和生长位置相似的叶片重复 测定,取其平均值作为所测植株的指标,再以 4 株的 平均值作为该物种的相应指标。测定项目包括叶片 的净光合速率、蒸腾速率(E,mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹)、 气孔导度(Gs,mol H₂O·m⁻²·s⁻¹)、胞间 CO₂浓度 (Ci,µmol mol⁻¹)等气体交换指标以及 *PPFD*、气温 (Ta, \mathbb{C})、叶温(Tl, \mathbb{C})和空气相对湿度(RH,%)等 微气象参数。以 *Pn* 与 *E* 的比值计算瞬时水分利用 效率(*WUE*,µmol CO₂·mmol⁻¹ H₂O)。

1.3.3 数据分析 所测数据采用 Excel 计算平均值 和标准误,用软件 SPSS 16.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)进行统计分析,用 Sigma Plot 10.0 软件作



图版 I 黄槿叶片解剖结构扫描电镜图 A. 黄槿叶片上表皮,示角质层; B. 黄槿叶片上表皮,示角质层和蜡质层; C. 黄槿叶片下表皮,示表皮毛; D. 黄槿叶片下表皮,示气孔; E. 黄槿叶片纵切面,示海绵组织、栅栏组织、内皮层、角质层和表皮毛等。S. 气孔; St. 海绵组织; Pt. 栅栏组织; Cu. 角质层; Hy. 内皮层。标尺:1,3,5 = 100 µm; 2,4=20 µm。

Plate I Anatomical structure of *Hibiscus tiliaceus* under scanning electron microscope A. Upper cuticle in the upper epidermis; B. Upper cuticle and wax layer in the upper epidermis of leaf; C. Trichomes in the lower epidermis of leaf; D. Stomata in the lower epidermis of leaf; E. Palisade tissue, upper hypodermis, spongy tissue, upper cuticle and wax layer, transverse sections of leaf. S. Stomata; St. Spongy tissue; Pt. Palisade tissue; Cu. Cuticle; Hy. Upper hypodermis. Scale bars:1,3,5 = 100 μm; 2,4=20 μm.

图。采用 Pearson 相关分析方法对气体交换日变化 研究结果中的气体交换参数、微气象因子之间的相 关关系进行分析。

2 结果与分析

2.1 黄槿叶片的解剖结构特征

研究样地内黄槿叶片的气孔密度每1 mm² 为 (1112.77±145.55)个,是大亚湾黄槿的三倍(缪绅 裕等,2001)。叶片上表皮的外壁有一层角质层(图 版 I:1,5),角质层上面覆盖颗粒状的蜡质(图版 I: 2);上表皮下具有内皮层,内皮层细胞体积大于上 表皮细胞,叶肉栅栏组织和海绵组织明显(图 I:5); 下表皮密生星状表皮毛(图 I:3,图 I:5)。气孔呈 椭圆形,肾形的保卫细胞周围有一圈副卫细胞,部分 气孔被表皮毛覆盖(图 I:4)。

2.2 黄槿叶片的光响应特征

从表1可以看出,广东珠海淇澳岛黄槿居群的 光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)略低于海南东寨 港黄槿海岸种群(李妮亚等,2011),高于夏威夷瓦 胡岛河口黄槿种群(Santiago et al,2000);但表观量 子效率是三个种群中最高的,并且最大净光合速率 也远大于其他两个种群。另外,从光响应曲线来看, 淇澳岛黄槿 LSP 在 800 µmol photons · m⁻² · s⁻¹左右 (图 1),因为从光响应曲线估算出的光饱和点比用 经典方程计算出的 LSP 更接近真实值(陈根云等, 2006;云岚,2009),所以,淇澳岛黄槿种群的光饱和 点也是三个种群中最大的,这和其较高的表观量子

表 1 黄槿叶片的光响应曲线参数

Table 1Parameter estimates of photosynthesis from the
light response curves for the leaves of *H. tiliaceus*

来响应会粉	数值 (平均值±标准误) Value (mean±SE)			
Parameter estimates of photosynthesis	本研究 ^李 This study (n=5)	能亚等(201 Li et al (2011) (n=4)	1) Santiago et al (2006) (n=3)	
$\begin{array}{c} \textit{LSP} \\ (\ \mu mol \ photons \ \cdot \ m^{\text{-2}} \ \cdot \ s^{\text{-1}}) \end{array}$	596.67± 11.46	652.50± 19.20	$300.00 \pm (-)$	
$P_{\rm max}$ (µmol CO ₂ • m ⁻² • s ⁻¹)	27.84± 1.35	9.22± 0.76	8.84± 0.49	
$\begin{array}{c} \textit{LCP} \\ (\; \mu mol \; photons \cdot m^{\text{-2}} \cdot s^{\text{-1}}) \end{array}$	26.06± 1.57	30.8± 1.25	18.32± 2.65	
$\Phi_{(\mathrm{mol}\mathrm{CO}_2}\cdot\mathrm{mol}^{-1}\mathrm{photons})$	0.049 ± 0.001	0.024 ± 0.001	0.043 ± 0.002	
$\frac{Rd}{(\mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})}$	1.21± 0.11	—	—	

注: LSP. 光饱和点; P_{max} . 光饱和点时的净光合速率; LCP. 光补偿点; Φ . 表观量子效率; Rd. 暗呼吸速率。

Note: *LSP*. Light saturation point; P_{\max} . Net photosynthesis at saturating irradiances; *LCP*. Light compensation point; Φ . Apparent quantum yield; *Rd*. Respiration rate.





2.3 黄槿叶片气体交换日变化特征

2.3.1 实验样地小环境 从图 2 可以看出,在实测的时间范围内, *PPFD*的变化范围为 850~1 500 µmol photons · m⁻² · s⁻¹。上午 10:00 前后光强达最大值,18:00 最低,但仍为 850 µmol photons · m⁻² · s⁻¹; 气温(*Ta*)日变化范围在 35~40 ℃; 空气相对湿度(*RH*,%)从上午 8:00 至 10:00 呈线性下降趋势,至 11:00 有小幅上升,其后一直到下午 14:00 呈线性下降, 14:00 以后又呈线性上升。CO₂浓度

(*Ca*)的日变化在 369~381 µmol·m⁻²·s⁻¹之间,基本保持相对稳定。



图 2 样地辐射强度、气温和相对湿度的日变化 Fig.2 Diurnal changes in photosynthetic photon flux density (*PPFD*), air temperature (*Ta*) and relative humidity (*RH*) at the experimental site

2.3.2 气体交换参数日变化 在自然生境条件下,黄 權叶片的 Pn 8:00 开始随着 PPFD 的线性上升亦呈 线性上升趋势,至 11:00 达到最大值 26.78 µmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (图 3:A),且 10:00~14:00 一直保持 较高的净光合速率,未出现明显下降。下午 16:00 以后 Pn 随着光强下降而降低。黄槿叶片的日均净 光合速率达 19.61 µmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,高于东南沿 海 5 种红树植物的最大净光合速率($P_{max} < 15$ µmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)(黄敏参等,2012)和广东省 4 种海 岸带迎风坡面植物的最大净光合速率($P_{max} < 14$ µmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)(廖凌娟等,2011)。从一天中 Pn 的动态变化来看,黄槿的净光合速率日变化呈单 峰曲线,未出现明显的光抑制。

黄槿叶片 Cs 的日变化趋势与其 Pn 的日变化基本同步。11:00 净光合速率达到最高值时(图 3: A), Cs 高达 0.49 mol H₂O·m⁻²·s⁻¹(图 3: B),此后, 11:00~13:00, Cs 没有下降反而上升 36%,达到一天中最大值,0.67 mol H₂O·m⁻²·s⁻¹。这在其他植物的光合日变化研究中比较少见,可能是黄槿中午保持较高的光合能力而未出现光抑制的原因之一。

图 3:C 显示, 黄槿叶片 *E* 的日变化动态与 *Pn* 和 *Gs* 的相似, 峰值(12.19 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹)出现在 14:00, 最低值出现在 8:00 (4.33 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹)。但在 12:00 到 14:00, *E* 出现了轻微上升, 这与此期间气温的上升(图 2)和 *Gs* 的上升有关。



图 3 气体交换参数的日变化 黄槿叶片净光合速率(A)、 气孔导度(B)、蒸腾速率(C)、胞间二氧化碳浓度(D)、 瞬时水分利用效率(E)



黄槿叶片的 Ci 日变化曲线(图3:D)与 Pn 相比 总体呈相反趋势。从图3:E 可以看出,除了14:00, 黄槿一天的 WUE 有较高的水平。日均 WUE 为2.7 μmol・mmol⁻¹,接近东南沿海 5 种红树植物的最大 瞬时水分利用效率(2.5<WUE<3.5 μmol・mmol⁻¹)

表 2 黄槿的气体交换参数及其与微气象因子的相关关系

 Table 2
 Correlation coefficients between leaf gas exchange parameters of *H. tiliaceus* and microclimate variables

因子 Factor	Pn	Gs	Ci	Ε	Vpd	Tl	RH	PPFD
Pn	1	0.724 *	-0.870 **	0.809 **	0.658	0.878 **	-0.242	0.867 **
Gs		1	-0.32	0.792 *	0.436	0.625	-0.39	0.683 *
Ci			1	-0.670 *	-0.748 *	-0.863 **	0.317	-0.757 *
Ε				1	0.893 **	0.939 **	-0.726 *	0.816 **
Vpd					1	0.931 **	-0.851 **	0.699 *
Tl						1	-0.648	0.832 **
RH							1	-0.408
PPFD								1

注:*,**分别表示在 0.05 和 0.01 概率水平上的相关性; Pn. 净光合速率; Gs. 气孔导度; Ci. 胞间二氧化碳浓; E. 蒸腾速率; Vpd. 叶面大气蒸汽压亏缺; Tl. 叶面温度; RH. 大气相对湿度; PPFD. 光量子通度密度。

Note: *, * * show significant correlations at P=0.05 and P=0.01; Pn. Net photosynthetic rate; Gs. Stomatal conductance; Ci. Intercellular CO₂ concentration; E. Transpiration rate; Vpd. Air vapor pressure deficit of leaf; Tl. Leaf temperature; RH. Relative humidity; PPFD. Photosynthetic photon flux density.

2.3.3 气体交换参数及其与微气象因子的关系 从 表 2 可以看出,4 个气体交换参数(Pn,Gs,Ci,E)之 间除了 Gs 和 Ci 之外,均两两显著相关。Pn 与环境 中 Tl、PPFD 呈显著正相关。Gs 只与环境因子中 PPFD 呈显著正相关,Ci 则除了 RH 之外与其他参 数均显著相关;E 则与所有气体交换参数及微气象 因子均显著相关。因此,黄槿 Pn 的大小与叶片的 生理生化因子和外界的气象因子相关,各气体交换 参数主要受温度和辐射强度的影响较大。

3 讨论与结论

在海岸带强光高温的盐生环境中,多数真红树 植物、半红树植物和其他海岸带植物一般具有较低 的 LSP 和 P_{max},有些植物种类中午出现明显的光抑 制。例如,南美洲伯利兹珊瑚礁真红树植物的 LSP 为 300~500 μmol·m⁻²·s⁻¹(Cheeseman & lovelock, 2004);东寨港几种半红树植物的 P_{max}为 6~15 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹(李妮亚等,2011);海岸带迎风坡面几 种阳生树种的 P_{max}为 8~16 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹(廖 凌娟等,2006)。福建泉州 3 种真红树植物出现明显 的光抑制现象(刘荣成等,2006)。本研究表明,在 夏季高温强光环境中,广东省珠海淇澳岛红树林自 然保护区的黄槿居群具有较强的光合能力,整个白 天保持较高的净光合速率,且中午未出现明显的光 抑制。针对本研究中黄槿不同于其他研究中红树的 光合行为,以下从其解剖结构的适应特征、气孔导度 和阳生植物特性等方面进行分析。

(1) 黄槿叶片上表皮具有丰富的角质层和蜡质 层,可减少水分的蒸发。叶肉组织分化为海绵组织 和栅栏组织,增加贮水机能和提高生理生化反应速 度。下表皮毛和真红树植物白骨壤(Avicennia marina)一样发达,不仅可以保护叶肉组织,还可以 部分遮盖分布在表皮的气孔,从而减少水分从气孔 的蒸发,过滤部分过剩光能,进而减少高温和强光的 伤害(李元跃,2006)。本研究发现,黄槿叶片下表 皮的气孔密度每1 mm²高达1112.77 个,而秋茄、木 榄等几种真红树植物的气孔密度每1 mm²为 100~ 300个(李元跃,2006);长在海岸带坡面的红锥等5 种乔木的气孔密度每1 mm²为100~700 个 (廖凌娟 等,2011);气孔密度越大,气孔导度越高,有利于蒸 腾作用的进行,这使其能够在强烈光照下保持植物 体内水分平衡,提高水分利用效率,从而有效增加生 物量(张伟伟等,2012)。

(2)Youssef (2007)针对高盐和干旱环境下黄 槿的光合作用气体交换研究表明,气孔在限制净光 合速率方面比生化因子起着更为关键的作用。本研 究针对光响应曲线和光合日变化研究发现,Pn和 Gs 均呈显著正相关关系(相关系数分别为r= 0.978**,r=0.724*),进一步针对日变化研究中气 体交换参数、微气象因子相关性分析发现,Pn和 PPFD呈正相关可能间接与Gs和PPFD的显著正 相关有关,推测Gs是限制黄槿Pn的主要内在因素。 另外,黄槿的气孔导度不仅高于一般红树植物的气 孔导度,而且与具有光抑制的红树植物中午出现Gs 的下降显著不同的是黄槿在中午时段Gs表现出小 幅升高。因此,黄槿中午时段维持较高Gs可能是光 合日变化未出现明显光抑制的原因之一。

(3)按照 Larcher(1980)的观点,光补偿点低于 10 μ mol photons \cdot m⁻² \cdot s⁻¹、光饱和点低于 180 μ mol photons \cdot m⁻² \cdot s⁻¹的植物一般为阴生植物;而光补偿 点在 20 μ mol photons \cdot m⁻² \cdot s⁻¹以上、光饱和点在 500 μ mol photons \cdot m⁻² \cdot s⁻¹以上的植物一般为阳生 植物。本研究结果表明,黄槿的光补偿点和光饱和 点在阳生植物范围内,最大净光合速率高于一般木 本植物(5~10 μ mol CO₂ \cdot m⁻² \cdot s⁻¹),且接近于草本 C3 植物(20~25 μ mol CO₂ \cdot m⁻² \cdot s⁻¹),这与许大全 (2002)的研究结果一致。因此,总体来说黄槿为典 型的阳生植物。另外,在光合日变化和光响应曲线 中 Pn 和 Ci 成极显著负相关(相关系数分别为 r=-0.870**,r=-0.988**),表明扩散到叶绿体的 CO₂ 被羧化的效率较高,亦符合阳生植物特性。从气体 交换日变化动态可以看出,黄槿在白天能维持较大的 Pn,且日均净光合速率接近其最大光合能力,因 此可以保持较高的光合生产能力,有利于其快速生 长和种群的扩展。

参考文献:

- CHEESEMAN JM, LOVELOCK CE, 2004. Photosynthetic characteristics of dwarf and fringe *Rhizophora mangle* L. in a Belizean mangroves [J]. Plant Cell Environ, 27: 769–780.
- CHEN GY, YU GL, CHEN Y, et al, 2006. Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide [J]. J Plant Physiol Mol Biol, 32(6): 691-696. [陈根云, 俞冠路, 陈悦, 等, 2006. 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法 探讨 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 32(6): 691-696.]
- FENG GM, 1984. Flora of China [M]. Beijing: Science Press,49 (2): 64. [冯国楣, 1984. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版 社,49(2): 64.]
- HUANG MS, DU XN, LIAO MM, et al, 2012. Photosynthetic characteristics and water use strategies of coastal shelterbelt plant species in Southeast China. [J]. Chin J Ecol, 31(12): 2 996-3 002. [黃敏参, 杜晓娜, 廖蒙蒙, 等, 2012. 东南沿海潮间带 防护林主要树种的光合特性及水分利用策略 [J]. 生态学杂志, 31(12): 2 996-3 002.]
- LAMBERS H, CHAPIN III FS, PONS TL, 1998. Plant physiological ecology [M]. New York: Springer-Verlag:540.
- LARCHER W, 1980. Physiological plant ecology [M]. Beijing: Academic Press: 57.
- LI NY, HAN SM, LIU Q, et al, 2011. Ion accumulation, photosynthetic characteristics of mangrove associates in divergent habitats [J]. J Hainan Norm Univ: Nat Sci Ed, 24(4): 429-438. [李 妮亚, 韩淑梅,张俊清,等, 2011. 不同生境中半红树植物盐 离子积累与光合特性的研究 [J]. 海南师范大学学报・自然 科学版, 24(4): 429-438.]
- LI YY, 2006. Studies on leaf anatomy of some mangrove species [D]. Xiamen: Xiamen University: 153. [李元跃, 2006. 几种 红树植物叶的解剖学研究 [D]. 厦门: 厦门大学: 153.]
- LIAO LJ, LI Q, CHEN YZ, et al, 2011. Effects of environmental disturbance on leaf morphological traits, stomata, and water use efficiency of species for afforestation on a windward slope in a coastal zone [J]. Plant Sci J, 29(5): 613-624. [廖凌娟,黎清,陈贻竹,等, 2011. 海岸带迎风坡环境干扰对造林植物叶片解剖、气孔和水分利用效率的影响 [J]. 植物科学学报, 29(5): 613-624.]
- LIU RC, WU YY, FU WG, et al, 2009. Chlorophyll fluorescence characteristics of several plant species in Quanzhou Bay estuarine wetland [J]. J Fujian Coll For, 29(4): 374-379. [刘 荣成,吴沿友,付为国,等, 2009. 泉州湾河口湿地几种植物 叶绿素荧光特性 [J]. 福建林学院学报, 29(4): 374-379.]
- MIU SY, WANG HL, 2001. Stomatal characteristics and its development of leaves in mangroves and coastal plants at Daya Bay [J]. J Oceanogr Taiwan Strait, 20(2): 251-258. [缪绅裕, 王 厚麟, 2001. 大亚湾红树林与海岸植物叶片气孔特征及其发

育 [J]. 台湾海峡,20(2): 251-258.]

- NICHOL CJ, RASCHER U, MATSUBARA S, 2005. Assessing photosynthetic efficiency in an experimental mangrove canopy using remote sensing and chlorophyll fluorescence [J]. Trees, 20(1): 9-15.
- PARIDA AK, JHA B, 2010. Salt tolerance mechanisms in mangroves: a review [J]. Trees, 24(2): 199-217.
- ROSA RM, MELECCHI MI, DA COSTA HALMENSCHLAGER R, et al, 2006. Antioxidant and antimutagenic properties of *Hibiscus tiliaceus* methanolic extract [J]. J Agr Food Chem, 54: 7 324-7 330.
- SANTIAGO LS, LAU TL, MELCHER PJ, et al, 2000. Morphological and physiological responses of three populations of Hawaiian *Hibiseus tiliaeeus* to light and substrate salinity [J]. Int J Plant Sci, 161: 14-20.
- TAKAYAMA K, KAJITA T, MURATA J, et al, 2006. Phylogeography and genetic structure of *Hibiscus tiliaceus*-speciation of a pantropical plant with sea-drifted seeds [J]. Mol Ecol, 15 (10): 2871-2881.
- TAN R, 2001. Sea *Hibiscus* mangrove and wetland wild life at Sungei Buloh Nature Park [EB/OL]. http://www. naturia. per. sg/buloh/plants/sea_hibiscus. htm.
- TOMLINSON PB, 1986. The botany of mangroves [M]. Cambridge: Cambridge University Press: 374-381.

- WALKER DA, JARVIS PG, FARQUHAR GD, et al, 1989. Automated measurement of leaf photosynthetic O₂ evolution as a function of photon flux density [J]. Phil Trans RSoc Lond B Biol Sci, 323: 313–326.
- WANG BS, LIANG SC, ZHANG WY, et al, 2003. Mangrove flora of the world [J]. Acta Bot Sin, 45(6): 644-653. [王伯荪,梁士 楚,张炜银,等, 2003. 世界植物红树区系 [J]. 植物学报, 45 (6): 644-653.]
- XU DQ, 2002. The Efficiency of photosynthesis [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press:46. [许大全, 2002. 光 合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社:46.]
- YOUSSEF T, 2007. Stomatal, biochemical and morphological factors limiting photosynthetic gas exchange in the mangrove associate *Hibiseus tiliaeeus* under saline and arid environment [J]. Aquat Bot, 87: 292-298.
- YUN L, 2009. Polyploidy induction and cytological analyses of russian wild ryegrass [D]. Hohehot: Inner Mongolia Agricultural University: 67. [云岚, 2009. 新麦草多倍体诱导及细胞学研 究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学: 67.]
- ZHANG WW, LIU N, WANG J, et al, 2012. Ecological and biological characteristics of *Hibiscus tiliaceus*, a mangrove associate in China [J]. Guihaia, 32(2): 198-202. [张伟伟, 刘楠,王俊,等, 2012. 半红树植物黄槿的生态生物学特性研 究 [J]. 广西植物, 32(2): 198-202.]

(上接第424页 Continue from page 424)

- ZHANG KM, LIU BD, FANG YM, et al, 2011. Studies on the gametophytes of eight Chinese species of *Dryopteris* (Dryopteridaceae) [J]. Am Fern J, 101(1):12–24.
- ZHANG KM, LIU JH, CHENG X, et al, 2012. Effects of Ageratina adenophora on spore germination and gametophyte development of Neocheiropteris palmatopedata [J]. Am Fern J, 102(3):208-215.
- ZHANG KM, SHI L, JIANG CD, et al, 2007. Influence of root, stem and leaf leachates of Ageratina adenophora weed on the gametophyte development of Pteris finotii [J]. Allel J, 20: 203 -212
- ZHANG KM, SHI L, JIANG CD, et al, 2008. Inhibition of Ageratina adenophora on sporegermination and gametophyte development of Macrothelypteris torresiana [J]. J Integr Plant Biol, 50(5): 559-564.
- ZHANG KM, SHI L, LI ZY, 2004. Fern allelopathy and its impact on biodiversity [J]. Chin Biodivers, 12: 466-471. [张开梅,石 雷,李振宇, 2004. 蕨类植物的化感作用及其对生物多样性的

影响 [J]. 生物多样性, 12: 466-471.]

- ZHANG KM, SHI L, ZHANG XC, et al, 2008. Gametophyte morphology and development of six Chinese species of *Pteris* (Pteridaceae) [J]. Am Fern J, 98(1) : 33–41.
- ZHANG KM, SHI L, JIANG CD, et al, 2008. Allelopathic effects of Eupatorium adenophorum on spore germination and gametophyte development in Cibotium barometz [J]. Acta Pratacul Sin, 2: 19– 25. [张开梅,石雷,姜闯道,等, 2008. 紫茎泽兰对金毛狗孢子 萌发和配子体发育的化感作用 [J]. 草业学报, 2: 19–25.]
- ZHANG KM, FANG YM, WAN J, et al, 2011. Observation on the gametophyte development of *Cyclosorus acuminatus* and *C. dentatus* [J]. Guihaia, 31(3): 318-322. [张开梅, 方炎明, 万 劲, 等, 2011. 渐尖毛蕨和齿牙毛蕨的配子体发育研究 [J]. 广西植物, 31(3): 318-322.]
- ZHENG YQ, DAI XJ, MA M, et al, 2008. Arsenate reducescopperphytotoxicity in gametophytes of *Pteris vittata* [J]. J Plant Physiol, 165:1 906-1 916.