

老鼠簕幼苗在潮汐环境下对不同光强的生理生态响应

刘滨尔, 廖宝文*

(中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520)

摘要: 采用自制潮汐模拟系统培养红树植物老鼠簕幼苗, 设置 7 个相对于自然光 5%、15%、20%、45%、60%、75%、100% 的光照强度, 研究了不同光强对老鼠簕幼苗从发芽至生长 10 个月的生理生态影响。随着光照强度的升高, 幼苗的保存率、苗高、地径、根干质量、茎干质量、叶干质量、单株生物量、根冠比、根系活力、叶面积、叶绿素 a、b 含量均是先升后降; 可溶性糖含量、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、最大净光合速率随光强增大而增加。在淹没 30 min 内, 不同光照强度的净光合速率均有增大的表现, 而气孔导度均降低, 且最终均稳定在初始值以下。试验表明: 光照强度为 45% 时, 多数生理生态指标表现为促进植物的生长; 当光照强度为 20% 时, 老鼠簕幼苗通过降低根冠比、光补偿点, 增加苗高、叶绿素含量、叶面积和表观量子利用效率来提高自身光能获取的效率; 当光照强度为 5% 时, 光照会显著抑制幼苗的生长, 但保存率依然在 60% 以上。可以认为, 极低的光照强度致使幼苗生长缓慢, 但并不影响其自然定居的密度; 同时, 在不同光强下, 老鼠簕光饱和点和光补偿点均很低。以上可以解释淇澳岛红树林林下存在高密度老鼠簕的原因是由于其自身拥有高的耐阴能力, 同时对光照减弱有极强的适应能力。

关键词: 红树林; 老鼠簕; 光照强度; 模拟潮汐

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

The Physio-ecological Response of *Acanthus ilicifolius* Seedlings to Different Degrees of Light Intensity in Tide Environment

LIU Bin-er, LIAO Bao-wen

(Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China)

Abstract: By using tide simulation control system, the physio-ecological response of *Acanthus ilicifolius* Linn. seedlings to different light intensities (5%, 15%, 20%, 45%, 60%, 75% and 100% relative to natural light) from germination to the 10th month were studied. The results showed that as light intensity increased, the survival rate, height, ground diameter, dry weight of root, dry weight of stem, dry weight of leaf, individual biomass, root/shoot ratio, root vigor, leaf area and the content of chlorophyll a and b rose at first and then fell; the content of soluble sugar, net photosynthetic rate, water transpiration rate, stomatal conductance, maximum net photosynthetic rate rose. Under 30 minutes of immersion, the net photosynthetic rate rose and stomatal conductance decreased, all of which stabilized at a lower level than the initial rate. Most of physio-ecological indicators showed the seedlings grew well under the light intensity of 45%. The seedlings enhanced their efficiency of harvesting light by decreasing root/shoot ratio, light compensation point and increasing height, leaf area, apparent quantum efficiency and the content of chlorophyll a and b with the light intensity of 20%. 5% light intensity inhibited seedlings growth significantly, and the preserved rate was still above 60%. Very low light intensity could lead to slow growth of seedlings, but did

收稿日期: 2012-10-16

基金项目: “十一五”国家林业科技支撑计划专题(2009BADB2B0401); 国家自然科学基金项目(41176084; 40876062); 广东省林业科技创新专项资金项目(2008KJCX012-03; 2009KJCX013-01); 海南东寨港红树林生态站项目

作者简介: 刘滨尔(1988—), 男, 四川绵阳人, 硕士研究生, 主要从事红树林生态恢复。

* 通讯作者。

not have strong impact on the density of their natural establishment. Meanwhile, the light saturation point and light compensation point of *A. ilicifolius* seedlings were very low. The reason why high density seedlings of *A. ilicifolius* emerge on mangrove wetlands from the Pearl River estuarine zone is that this shade-tolerant species has very strong adaptation to the decrease of light intensity.

Key words: mangrove; *Acanthus ilicifolius* Linn.; light intensity; tide simulation

老鼠簕属(*Acanthus* Linn.) 约 30 种, 分布于亚洲和非洲的热带、亚热带地区。中国有 4 种: 老鼠簕(*A. ilicifolius* Linn.)、刺苞老鼠簕(*A. leucostachyus* Wall.)、小花老鼠簕(*A. ebracteatus* Vahl)、厦门老鼠簕(*A. ebracteatus* var. *xiamenensis* R. T. Zhang)^[1], 刺苞老鼠簕是亚洲热带雨林常见的林下植物。老鼠簕、小花老鼠簕、厦门老鼠簕是红树林种类, 而厦门老鼠簕近年来则被认为是老鼠簕的变种^[1]。红树林分布于热带和亚热带海岸, 林分上层植被受到的辐照往往是过度的, 研究表明, 不超过 40% 的辐照度就可使林分上层植被光合速率达到饱和^[2-3], 而林分下层植被却受到光照限制。红树林林下层植被通常有幼苗和幼树, 但普遍缺乏草本、灌木和藤本植被。对红树林林分下层植被更新情况的深入了解有助于了解红树林的演替趋势, 且对红树林林业的经营和管理起到指导作用^[4]。

学者们认为, 影响红树林下层植被分布的因素主要是: 光照强度、潮汐、种子大小、贫养低氧且富含氢硫化物的土壤及植物本身的生长特性, 其中, 光照强度的影响受到学者们普遍关注^[5]。林分下层植被往往接受到的光照太弱, 光合作用不足以支持自身的新陈代谢^[4, 6-7]。Chapman^[8] 也认为, 林下物种的单一性很可能由于非乔木物种在光照和盐度的双重胁迫下光合作用无法积累足够的碳水化合物以支持植物的繁殖。原生红树林林下很少见有灌木, 而笔者近年在珠江河口区发现透光度较大的无瓣海桑(*Sonneratia apetala* Buch-Ham) 人工林内存在密度较高的灌丛植被, 如老鼠簕、桐花(*Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco)、卤蕨(*Acrostichum aureum*) 等。一部分研究也表明, 林窗内的幼苗定居数量会增多^[9], 幼树的生长速率较高且密度较大^[10]。目前, 对于红树林林下层植被生长的模拟研究较少。刁俊明等^[11-12] 对桐花、无瓣海桑做过模拟遮阴试验, 杨盛昌^[13] 对秋茄(*Kandelia candel* (L.) Druce) 做过高、中、低光照的模拟试验, 皆表明低光照不同程度的抑制了红树林植物的生长; 而老鼠簕的研究多集中在淹浸和药理方面^[14], 尚未有涉及光照强度因素

对幼苗的影响作用。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2011 年 7 月 25 日, 于珠海市淇澳岛红树林保护区收集老鼠簕的试验种子。挑选饱满, 大小相似的种子作为试验材料。试验用土为淇澳岛红树林区的海泥。

1.2 潮汐模拟玻璃温室概述

试验在中国林业科学研究院热带林业研究所的潮汐模拟玻璃温室内进行。从 2011 年 8 月至 2012 年 6 月, 试验 10 个月。试验期间温室内最高气温约 39 °C, 最低气温约 10 °C, 平均气温约 21 °C。玻璃屋顶日光减少了 5%~10%。潮汐模拟系统由自动潮汐模拟槽组成, 共有 12 对模拟槽, 分为上槽和下槽, 上槽为培养槽, 下槽为贮水槽, 规格为: 长×宽×高=1.2 m×0.7 m×0.4 m。使用功率为 15 w 水泵, 塑料水管连接上下槽, 水泵速率为 12 L·min⁻¹。定时器控制涨潮和退潮的时间。潮汐系统定时器设置为: 11:00—15:00 涨潮, 23:00—3:00 涨潮, 即连续抽水 8 h·d⁻¹, 退潮 16 h·d⁻¹。根据老鼠簕成熟期淇澳岛的海水盐度, 使用海盐配置水体盐度为 5, 且每月用海盐和自来水对水体盐度进行校正。利用 2 种规格的遮阳网进行搭配, 设置透光度约为 5%、15%、20%、45%、60%、75%、100% 组, 共 7 种光照强度, 每种光照强度设置 3 个重复, 重复组设置编号随机摆放。种子收集后立即播种在装有海泥的塑料瓶内(半径 5 cm, 高 10 cm, 底部带 4 个孔), 每瓶播种 2 颗种子, 每个重复 8 瓶, 共播种 336 粒种子。

1.3 幼苗生长指标测定

从 2011 年 8 月 15 日起, 每隔 30 d 对老鼠簕的苗高、地茎及叶片数进行测量。于 2012 年 6 月中旬使用 Li-3000 叶面积仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA) 对每株幼苗叶片面积进行测定, 然后进行生物量测定, 即将试验幼苗装入信封, 放入烘箱中 110 °C 下杀青 20 min, 再在 80 °C 下烘 48 h 至恒质量, 最后用电子天平(d=0.001 g) 称量幼苗各器官干质量。

1.4 幼苗生理指标测定

在结束试验前 10 d,取老鼠筋幼苗中上部无损伤的叶片和生长正常的根进行各项指标的测定,每个处理组做 3 个重复。叶片叶绿素含量测定采用混合液提取法^[15],提取时间为 48 h。可溶性糖含量的测定参考蒽酮比色法。根系活力的测定采用 α -萘胺法,以单位时间每克鲜质量引起的 α -萘胺氧化量表示,单位为 $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

1.5 气体交换参数测定

使用 Li 6400 光合仪(LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)对植株进行光合气体交换的测定。每个处理组选择 4 株健康的幼苗,测定叶片为幼苗从上至下的第 3 片成熟叶。测定时间为晴朗天气的上午 10:00—12:00,测定当天关闭水泵电源。大气温度 27~31 °C,空气相对湿度 52%~60%,每个数据采集时间为 180 s。

1.5.1 涨潮淹没时幼苗叶片的气体交换参数 测定时间为下午 13:00—15:30,测定处理为 5%、20%、45% 和 100% 组幼苗的光合交换参数。待测幼苗当天的涨潮时间均调整至 13:00,涨潮水位控制在测定叶片以下 5 cm 处。于涨潮前、涨潮后 10、20、30、60、90 min 时对 5%、20%、45%、100% 组交替测定叶片的光合参数。

1.5.2 光响应曲线测定方法 光响应曲线的测定在 2012 年 6 月 10—11 日上午 10:00—12:00,天气晴朗,设定仪器叶室内人工光源的光合有效辐射强度分别为 1 600、1 200、800、400、200、150、100、50、30、1 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。CO₂ 浓度为 350 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,叶片温度 31 °C。测定处理为 5%、20%、45%、100% 组幼苗的光响应曲线。

采用非直角双曲线模型拟合幼苗的光响应曲线,并计算光响应特征参数。模型表达式为:

$$A = \frac{\varphi_{\text{CO}_2} Q + \sqrt{(\varphi_{\text{CO}_2} Q + A_{\text{max}})^2 - 4\varphi_{\text{CO}_2} Q k A_{\text{max}}}}{2k} - R_{\text{day}}$$

上式中: A 为净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); Q 为光量子通量密度($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); φ_{CO_2} 为表观量子效率($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); A_{max} 为最大净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); R_{day} 为日间暗呼吸速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); k 为光响应曲线的区角。

光补偿点(LCP , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)使用以下公式计算:

$$LCP = \frac{R_{\text{day}} A_{\text{max}} - k R_{\text{day}}^2}{\varphi_{\text{CO}_2} (A_{\text{max}} - R_{\text{day}})}$$

把 Q 为 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下的直线方程与 A_{max} 和 x 轴平行的这两条直线相连,得出交点,其 y 轴的数值为光饱和点(LSP , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.6 数据统计分析

用 spss13.0 对数据进行方差分析和 LSD 多重比较,用 OriginPro8 作图。

2 结果与分析

2.1 光照强度对幼苗保存率的影响

由表 1 可知:幼苗的保存率受光照强度的影响不大。培养 90 d 幼苗的保存率均在 87% 以上,各处理组均没有显著差异。培养 180 d 幼苗的保存率均在 79% 以上,除 75% 处理组外,各组都没有显著差异。培养 300 d 时幼苗的保存率随着光照强度的上升有整体升高的趋势,且均在 64% 以上,5%、15%、20% 和 45% 组均没有显著差异;60%、75% 与 100% 组没有显著差异。从培养时间来看,5% 组的保存率只在培养 300 d 时最低;60% 组的保存率一直都是各处理组中最高的。

表 1 不同光照强度对老鼠筋幼苗保存率的影响

光照强度 /%	培养天数/d		
	90	180	300
5	89.58 ± 9.55a	81.25 ± 6.25ab	64.58 ± 9.55d
15	87.50 ± 12.50a	83.33 ± 3.61ab	72.92 ± 3.61bcd
20	87.50 ± 6.25a	81.25 ± 0.00ab	68.75 ± 12.50cd
45	91.67 ± 3.60a	85.42 ± 7.22ab	66.67 ± 3.61d
60	97.92 ± 3.61a	89.58 ± 3.61a	83.33 ± 3.61ab
75	87.50 ± 0.00a	79.17 ± 3.61b	79.17 ± 3.61abc
100	89.58 ± 3.61a	81.25 ± 6.25ab	80.42 ± 7.22a

注:表中数据为平均值 ± 标准差,同列不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$),下同。

2.2 光照强度对幼苗苗高和地径的影响

由图 1 可知:随着光照强度的增强,培养 30 d 的幼苗苗高略微减少,地径变化很小;培养 150 d 幼苗的苗高在光强 45% 时最大,地径明显增加;培养 300 d 的幼苗苗高的趋势是先上升后下降;培养 30~150 d 的幼苗,除 5% 和 15% 组苗高生长较缓外,其余组幼苗苗高生长均较一致;培养 150~300 d 的幼苗,5% 组苗高的增长量非常低,而其余组幼苗苗高增长都很明显。地径变化的趋势是随着光照强度的升高而上升,培养 30~300 d 的幼苗,5% 组幼苗的地径变化很小,而光强为 45% 以上的组,地径增长明显。培养至 300 d 时,75% 组的苗高和地径都最大,60% 和 100% 组的苗高和地径均有减小的趋势,5% 组的苗高和地径最小。

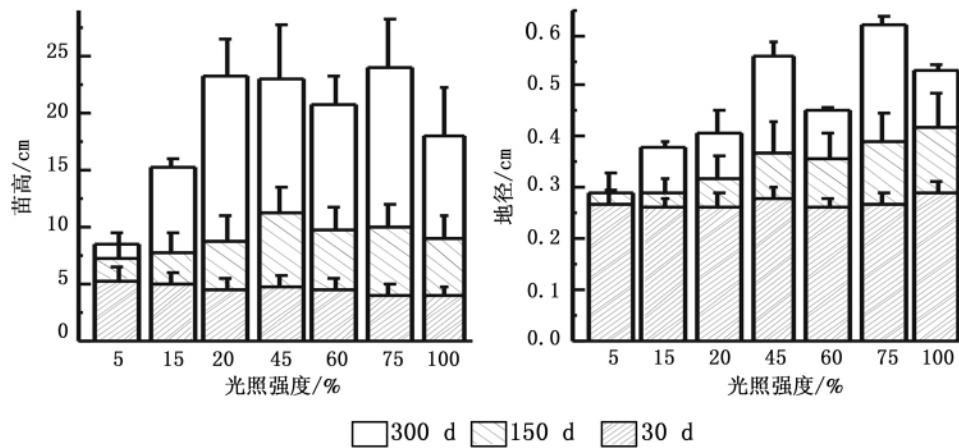


图 1 不同光照强度下老鼠簕苗高和地径的变化
(不同条纹的柱高表示增长量, 误差棒处为测量月份的绝对苗高和地径)

2.3 光照强度对幼苗各器官生物量、叶片数、叶片长宽比和叶面积的影响

由表 2 可知: 随着光照强度的增强, 各个器官生物量、单株生物量和根冠比的变化趋势都是先增加后减少。5%、15%、20% 3 个处理组生物量均为叶 > 茎 > 根; 45%、60%、75% 3 个处理组均为根 > 叶 > 茎; 100% 组为叶 > 根 > 茎。5% 与 15% 组幼苗各器官与单株生物量差异不显著。45% 组幼苗的茎生物量显著大于其余各组; 75% 组的根生

物量显著大于其余各组; 60% 组的叶生物量显著大于除 45% 组以外的其余各组; 100% 组的根和单株生物量与其它各组均差异显著, 茎生物量与 5%~45% 组均显著差异, 叶生物量与 5%、15%、20%、60% 组均显著差异。20%、45% 组的叶片数平均值小于其余各组, 而叶面积平均值大于其余组。叶面积的变化趋势是随着光强升高而先增加后减少, 45% 和 60% 组的叶片长宽比的平均值大于其余各组。

表 2 不同光照强度下老鼠簕幼苗培养 300 d 的生长情况

光照强度 / %	根干质量 / mg	茎干质量 / mg	叶干质量 / mg	单株生物量 / mg	根冠比	叶片数 / 片	叶片长宽比	单株叶面积 / cm ²
5	30.70 ± 8.68e	51.90 ± 14.38d	118.50 ± 11.99d	201.10 ± 25.92e	0.18 ± 0.05e	7.78 ± 1.30ab	2.45 ± 0.24b	12.18 ± 3.04d
15	47.00 ± 10.53e	52.00 ± 6.50d	133.80 ± 28.76d	241.20 ± 42.99e	0.31 ± 0.12de	8.38 ± 1.41a	2.25 ± 0.15c	17.23 ± 1.07bc
20	83.70 ± 16.69d	104.80 ± 14.90c	223.80 ± 30.72c	460.20 ± 121.89d	0.39 ± 0.30d	7.11 ± 1.27b	2.34 ± 0.23b	28.27 ± 1.29a
45	349.67 ± 37.33b	269.11 ± 33.08a	301.00 ± 50.96ab	895.40 ± 117.64a	0.62 ± 0.08bc	7.00 ± 1.20b	2.73 ± 0.46a	27.56 ± 3.29a
60	334.50 ± 39.91b	158.50 ± 35.07b	324.70 ± 48.51a	861.60 ± 102.74ab	0.75 ± 0.14ab	7.75 ± 0.71ab	2.67 ± 0.35ab	26.93 ± 3.69a
75	391.30 ± 59.52a	178.50 ± 28.10b	274.22 ± 16.31b	794.67 ± 74.56b	0.78 ± 0.20a	8.88 ± 1.36a	2.29 ± 0.38bc	21.69 ± 2.61b
100	245.90 ± 28.06c	173.70 ± 29.95b	282.78 ± 23.71b	709.88 ± 59.90c	0.54 ± 0.04c	8.00 ± 0.58ab	2.36 ± 0.47b	15.83 ± 2.70c

2.4 光照强度对幼苗叶绿素含量的影响

在较低的光照条件下, 幼苗增大叶面积来捕获更多的光能(表 2), 增加叶绿素 b 和总叶绿素含量从而增加捕光能力(表 3); 而处在高光照环境下的幼苗则增加了对根生物量的投资, 使其充分保证对水分和营养元素的吸收能力; 而叶绿素 a 含量先升高后降低, 表明老鼠簕幼苗光合作用的碳同化能力在较低光照时反而得到加强。

表 3 表明: 随着光照强度的增强, 幼苗的叶绿

素 a、b 和总叶绿素变化趋势都是先增加后减少; 15% 和 20% 组的总叶绿素含量显著高于其余各组; 20% 组幼苗的叶绿素含量最高, 其叶绿素 a、b 和总叶绿素含量分别是 100% 组的 2.3、2.9、2.6 倍, 且与 5%、45%、60%、75%、100% 组均差异显著; 5% 组幼苗的叶绿素 a、b 和总叶绿素含量显著低于 15% 组, 但与 45%、60%、75% 和 100% 组差异不显著。随着光照强度的上升, 叶绿素 a/b 比值变化不显著。

表3 不同光照强度对老鼠簕幼苗叶片叶绿素含量的影响

光照强度/%	叶绿素 a/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b/(mg·g ⁻¹)	总叶绿素/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b
5	0.87 ± 0.22b	0.93 ± 0.25c	1.81 ± 0.47b	0.94 ± 0.08ab
15	1.41 ± 0.07a	1.60 ± 0.07b	3.04 ± 0.14a	0.88 ± 0.01ab
20	1.58 ± 0.23a	2.03 ± 0.47a	3.64 ± 0.67a	0.80 ± 0.12b
45	0.76 ± 0.10b	0.76 ± 0.12c	1.53 ± 0.22b	1.00 ± 0.03a
60	0.89 ± 0.04b	1.02 ± 0.23c	1.92 ± 0.21b	0.90 ± 0.20ab
75	0.85 ± 0.12b	0.90 ± 0.17c	1.76 ± 0.29b	0.95 ± 0.06ab
100	0.69 ± 0.03b	0.70 ± 0.06c	1.41 ± 0.08b	0.99 ± 0.06a

2.5 光照强度对幼苗可溶性糖含量和根系活力的影响

由图2可知:光照强度与幼苗叶片中可溶性糖含量密切相关。随着光照强度的增加,可溶性糖含量显著增加。5%、15%和20%组幼苗叶片中可溶性糖含量为1.18%、1.61%、2.32%,而100%组的为5.57%。6个处理组幼苗叶片的可溶性糖含量分

别是100%组的21%、29%、42%、77%、84%、90%。幼苗的根系活力随着光照强度的增加,先增强后减弱;5%、15%组分别仅为6.50、8.26 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,而45%、60%组分别为17.28、16.92 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$;45%组幼苗的根系活力最强,分别是5%、15%、20%组的2.7、2.1、1.6倍。

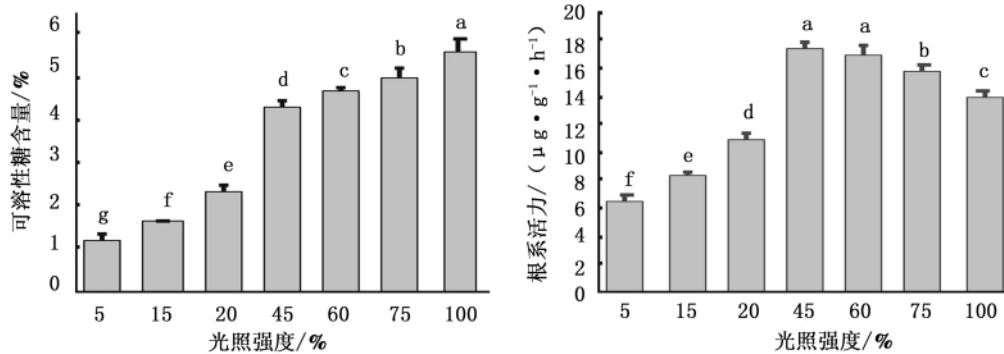


图2 光强对老鼠簕幼苗叶片可溶性糖和根系活力的影响

2.6 潮汐淹没下不同光照强度对幼苗净光合速率、气孔导度的影响

图3表明:不同光照处理下,净光合速率和气孔导度随着淹没时间的延长有明显的变化趋势。在中低光照下,净光合速率均随着淹没时间的延长先升高后下降,且光照越强净光合速率的变化越明显;在全光照下,净光合速率先下降后升高,最终稳定在初始值以下。在不同的光照下,气孔导度均是先下降后升高,最终稳定在初始值以下;在淹水10 min至半小时内,净光合速率和气孔导度均有明显的上升趋势,表明模拟涨潮环境下,幼苗会伴随淹没增强对光能的利用率。这与Ellison等^[16]对大红树幼苗的研究结果一致,而与其它学者对不同的红树树种研究的结果相反^[17]。这是由于大部分研究缺乏对时间动态的关注所致。

2.7 光照强度对幼苗光合气体交换参数的影响

从表4看出:随着光照强度的增强,净光合速率、蒸腾速率、气孔导度总体上均显著升高,而胞间CO₂浓度呈下降趋势;除60%和75%组的净光合速率和蒸腾速率差异不显著外,其余组均差异显著;5%组的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均显著小于其余各组,而胞间CO₂浓度显著大于其余各组;100%组的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度与其它各组均差异显著。随着光照强度的增强,胞间CO₂浓度的变化趋势是先降后升,100%与5%、20%、45%、75%四组的差异显著。

从表5得知:5%、20%组幼苗的光补偿点约是100%组的66%、76%;光饱和点约是100%组的80%、102%;而45%组的光补偿点和光饱和点均大于100%组的。光照强度降低时,幼苗呼吸速率的降低致使光补偿点降低,有利于维持碳平衡。各处

理幼苗的最大净光合速率随着光照增强而显著增加, 5%、20%、45% 组幼苗的最大净光合速率分别约

为 100% 组的 50%、83%、93%。5% 组幼苗与其它三组的各项差异均显著。

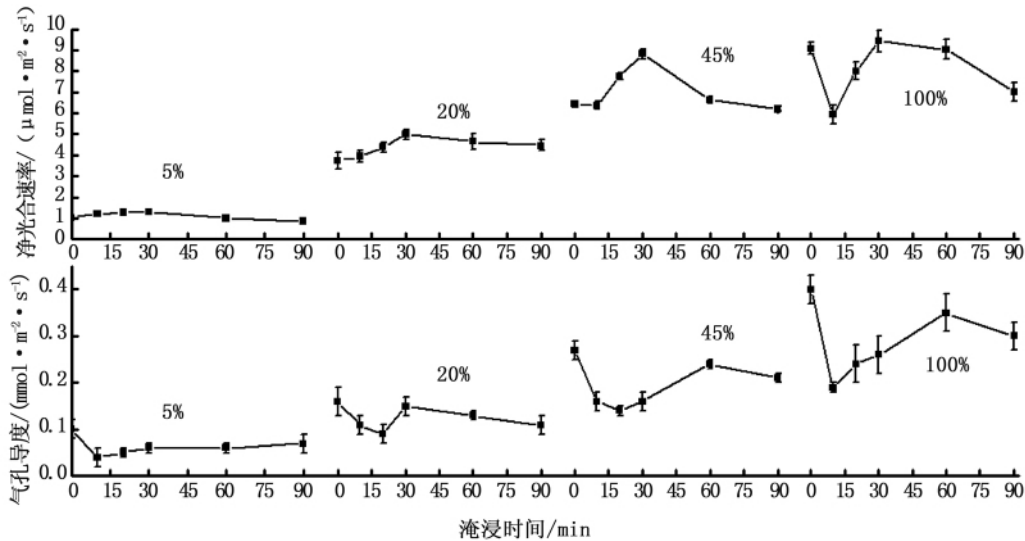


图 3 不同光强下老鼠簕幼苗随淹浸时间延长的光合气体交换参数变化

表 4 不同光照强度对老鼠簕幼苗光合气体交换参数的影响

光照强度 / %	净光合速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 / ($\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$)
5	2.90 ± 0.07f	1.02 ± 0.01f	0.07 ± 0.01d	372.40 ± 9.34a
15	5.53 ± 0.11e	1.28 ± 0.08e	0.13 ± 0.01c	351.00 ± 11.21b
20	7.11 ± 0.18c	2.93 ± 0.03c	0.14 ± 0.02c	321.20 ± 9.44c
45	6.51 ± 0.21d	2.30 ± 0.01d	0.23 ± 0.01b	320.20 ± 9.98cd
60	9.47 ± 0.52b	3.20 ± 0.02b	0.21 ± 0.03b	342.00 ± 5.74b
75	9.85 ± 0.33b	3.15 ± 0.14b	0.23 ± 0.02b	307.40 ± 10.59d
100	10.45 ± 0.52a	3.51 ± 0.05a	0.36 ± 0.02a	344.83 ± 11.92b

表 5 不同光照强度下老鼠簕幼苗叶片的光合参数

光照强度 / %	光饱和点 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子利用率 / ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
5	293 ± 5b	10.8 ± 1.6d	5.97 ± 0.06d	1.22 ± 0.00a	0.080 ± 0.008a
20	374 ± 16a	12.4 ± 0.7c	9.99 ± 0.07c	0.76 ± 0.04c	0.065 ± 0.001b
45	378 ± 5a	17.3 ± 0.2a	11.15 ± 0.16b	1.03 ± 0.03b	0.063 ± 0.003b
100	367 ± 24a	16.4 ± 0.3b	11.97 ± 0.34a	1.05 ± 0.02b	0.070 ± 0.001b

表观量子利用率是植株光合作用中光能最大转化效率的度量, 同时反映植株对低光的利用效率。20%、45%、100% 组幼苗的表观量子利用率均差异不显著, 表明老鼠簕幼苗在 20% 光照下仍能正常进行光合作用, 没有表现出低光胁迫的特征; 5% 组幼苗的光补偿点均显著低于其余组, 而表观量子利用率显著高于其余组, 表明 5% 组幼苗光合作用的光利用效率最高, 适应低光的能力最强。

3 结论与讨论

低光照导致红树林植物的光合速率下降, 植物生长激素分泌增加, 从而致使植物个体的茎高增加、生物量下降^[5, 11]。义丰溪河口与珠江河口的人工红树林遮光条件下的幼苗中, 桐花树的耐阴能力最强, 无瓣海桑耐阴能力最弱^[18]。无瓣海桑在荫蔽初期 (2~4 个月), 弱光环境对幼苗的茎高、叶面积和叶片长宽比的增加有促进作用, 随着荫蔽时间的延长,

则产生抑制作用,不利于幼苗的生长;当光强达全光照的20%时,幼苗生长极为缓慢^[12]。本试验表明,在低光照环境下(<45%),可溶性糖含量、根系活力和光合气体交换参数明显降低;在≤15%的光照环境下,苗高、叶面积显著降低。

光照条件的不同致使植物物质分配方式改变。低光照下,植物对叶生物量的分配增加;在强光照下,植株对根生物量的分配增加;在适度的光照下,植株对根和叶生物量的分配则处于二者之间。本试验表明:当光照强度降低时,幼苗根冠比降低,植物对地上部分投资了更多的物质,同时增大了叶面积来弥补光能的减少(表2)。100%组的根冠比却略有下降,表明全光照下幼苗对根生物量的分配会略有下降^[19]。

随着光照强度的减弱,植物会加大对光能的利用率,通常叶绿素a、b含量都会增加。低光照环境下,限制植物光合作用的主要因素是对光的捕获量,植物为了增强捕获光量子的能力会增加叶绿素b的含量;而高光照下,植物为了提高对光能利用的效率,叶绿素a的含量会随之增加^[20]。试验条件下,秋茄^[13]、桐花^[11]幼苗叶片的叶绿素a、b和总叶绿素含量随光照强度降低而升高,而无瓣海桑^[12]在中等光照时最高,低光照时略有降低。本试验中,老鼠簕幼苗在20%光照强度时,叶绿素a、b和总叶绿素含量都显著最高,而5%光照时,含量显著减少。以上表明:较低的光照促进了植物对弱光的适应,而极低的光照(5%)会使植物光合产物大量减少,进行光合作用的叶绿素和光合酶的代谢也会随之降低,最终胁迫植物的生长。

红树林生态系统的光合速率受到树种对水分吸收的限制,而水分的吸收受到盐度的限制,红树林的光响应依赖于生长环境中盐度的等级,盐度与光在影响物种生长方面存在交互作用^[21-23]。学者们认为,对水分保守的利用、低光合速率和潜在的光抑制是红树林物种明显的特点。一般来说,河口区年均盐度很低而海岸线和岛屿海水盐度较高。位于珠江口淇澳岛和深圳湾的红树林区域海水年均盐度低于15,林下生长有高密度的老鼠簕群丛^[14-24],而干季海水盐度较高的海南岛红树林林下却少见老鼠簕。López-Hoffman等^[23]的试验也表明,即使是耐盐树种亮叶白骨壤,生长在当地正常盐度1.7倍的环境中时,若遮光处理低于50%,植物的生长也会受到明显的胁迫。

热带海岸的红树林受到盐度和强辐射的双重考验,如何克服光抑制成为生存生长至关重要的一步^[25]。红树林物种普遍保持着低的气孔导度、高的光合水分利用效率及低的光饱和点^[3, 26-27](表4、5)这些策略使红树林的物种保护了光化学相关的蛋白(特别是光系统II)^[2],同时短波的光被叶绿素过度的吸收。当外界辐射超过了植物光系统能够利用的限度时,植物即发生光抑制现象。总的来说,红树林物种的光合速率在45%日光或更低的情况下就达到饱和,看得出,辐照度往往是过度的。随着光照强度的增加,老鼠簕幼苗叶片气体交换参数显著升高。本试验结果与刁俊明等^[11, 28]、López-Hoffman等^[23]的研究结果相似,即桐花、无瓣海桑、亮叶白骨壤幼苗叶片气体交换参数也是随着光照强度的增加而增加;与杨盛昌等^[13]对秋茄遮光试验结果相似,最大净光合速率随光照强度增加而显著增加,但是光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率、表观量子利用率均没有显著降低。与拉关木、桐花、无瓣海桑、海桑和白骨壤比较,老鼠簕的光饱和点和光补偿点都相对较低^[11, 29-30],表明老鼠簕相对于以上树种,更适应于林下的阴生环境生长。

通过模拟潮汐系统培养幼苗得出:光照强度为45%时,老鼠簕幼苗多数生理生态指标表现为促进了植物的生长,而光照强度为20%时,老鼠簕幼苗能够通过降低根冠比、光补偿点,增加苗高、叶绿素含量、叶面积和表观量子利用效率来提高自身光能获取的效率。当光照强度为5%时,光照会显著抑制幼苗的生长,但保存率依然在60%以上。可以推断,极低的光照强度会使老鼠簕幼苗生长缓慢,但并不影响其自然定居的保存率和密度。光照只是限制红树林内灌丛植被生长的影响因子之一,若需清晰地阐明红树林内植被更新的影响因素,还需在以后的研究中讨论盐度、潮汐、光照以及土壤质地对幼苗的交互作用。

参考文献:

- [1] 邓云飞,夏念和,陈恒彬.中国爵床科老鼠簕属一新组合[J].热带亚热带植物学报,2006,14(6):530-531
- [2] Osmond C B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants[M]//Baker N R, Bowyer J R. Photoinhibition of Photosynthesis. Oxford, Herndon, United Kingdom, 1994: 1-24
- [3] Krauss K W, Twilley R R, Doyle T W *et al.* Leaf gas exchange characteristics of three neotropical mangrove species in response to varying hydroperiod[J]. Tree Physiology, 2006, 26: 959-968

- [4] Krauss K W, Lovelock C E, McKee K L, *et al.* Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review [J]. *Aquatic Botany*, 2008, 89: 105 – 127
- [5] 刁俊明, 彭逸生, 郑明轩, 等. 红树植物对低光照水平的生长及生理生态响应研究进展 [J]. *嘉应学院学报: 自然科学版*, 2009, 27(3): 69 – 74
- [6] Janzen D H. Mangroves: where's the understory [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1985, 1: 89 – 92
- [7] Lugo A E. Mangrove understory: as expensive luxury? [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1986, 2: 287 – 288
- [8] Chapman V J. Mangrove vegetation [M]. Cramer: Vaduz (Germany), 1975: 447
- [9] Putz F E, Chan H T. Tree growth, dynamics, and productivity in a mature mangrove forest in Malaysia [J]. *Forest Ecology Management*, 1986, 17: 211 – 230
- [10] Clarke P J, Kerrigan R A. Do forest gaps influence the population structure and species composition of mangrove stands in northern Australia [J]. *Biotropica*, 2000, 32: 642 – 652
- [11] 刁俊明, 陈桂珠. 盆栽桐花树对不同遮光度的生理生态响应 [J]. *生态学杂志*, 2011, 30(4): 656 – 663
- [12] 刁俊明, 曾宪录, 陈桂珠. 无瓣海桑幼苗对不同遮光度的生理生态响应 [J]. *生态学杂志*, 2010, 29(7): 1289 – 1294
- [13] 杨盛昌, 中须贺常雄, 林 鹏. 光强对秋茄幼苗的生长和光合特性的影响 [J]. *厦门大学学报: 自然科学版*, 2003, 42(2): 242 – 247
- [14] 张留恩, 廖宝文, 管 伟. 模拟潮汐淹没对红树植物老鼠簕种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. *生态学杂志*, 2011, 30(10): 2165 – 2172
- [15] 何斌源, 梁士楚, 凌俊文. 红树植物叶片叶绿素提取方法比较及其活体测定 [J]. *广西科学院学报*, 1993, 9(2): 77 – 81
- [16] Ellison A M, Farnsworth E J. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) [J]. *Oecologia*, 1997, 112: 435 – 446
- [17] 陈鹭真, 林 鹏, 王文卿. 红树植物淹水胁迫响应研究进展 [J]. *生态学报*, 2006, 26(2): 586 – 593
- [18] 彭逸生, 刁俊明, 陈桂珠. 3种红树植物幼苗对人工林下遮光条件的生理生态响应 [C]. 广州: 广东省植物学会第十七期学术研讨会论文集, 2008
- [19] Cheeseman J M. The analysis of photosynthetic performance in leaves under field conditions: a case study using *Bruguiera* mangrove [J]. *Photosynthesis Research*, 1991, 29: 11 – 22
- [20] 王 艺, 韦小丽. 不同光照对植物生长、生理生化和形态结构影响的研究进展 [J]. *山地农业生物学报*, 2010, 29(4): 353 – 359
- [21] Ball M C, Chow W S, Anderson J M. Salinity-induced potassium deficiency causes loss of functional Photosystem II in leaves of the grey mangrove *Avicennia marina*, through depletion of the atrazine-binding polypeptide [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1987, 14: 351 – 361
- [22] Krauss K W, Allen J A. Factors influencing the regeneration of the mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk. on a tropical Pacific island [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 176: 49 – 60
- [23] López-Hoffman L, Anten N P R, Martínez-Ramos M, *et al.* Salinity and light interactively affect neotropical mangrove seedlings at the leaf and whole plant levels [J]. *Oecologia*, 2007, 4: 545 – 556
- [24] 曾雪琴, 陈鹭真, 谭凤仪, 等. 深圳湾引种红树植物海桑的幼苗发生和扩散格局的生态响应 [J]. *生物多样性*, 2008, 16(3): 236 – 244
- [25] Björkman O, Demmig B, Andrews T J. Mangrove photosynthesis: response to high-irradiance stress [J]. *Aust J Plant Physiology*, 1988, 15: 43 – 61
- [26] Farquhar G D, Ball M C, Von-Caemmerer S, *et al.* Effect of salinity and humidity on $\delta^{13}\text{C}$ values of halophytes: evidence for differential isotope fractionation determined by the ratio of intercellular/atmospheric partial pressure of CO_2 under different environmental conditions [J]. *Oecologia*, 1982, 52: 121 – 137
- [27] Ball M C, Farquhar G D. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina* to long-term salinity and humidity conditions [J]. *Plant Physiology*, 1984, 74: 1 – 6
- [28] 刁俊明, 陈桂珠. 光强对无瓣海桑幼苗的生长和光合特性的影响 [J]. *林业科学研究*, 2008, 21(4): 486 – 492
- [29] 韩淑梅, 李妮亚, 何 平, 等. 引种红树与中国乡土红树幼苗光合特性研究 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30(8): 1667 – 1674
- [30] Chen L Z, Tam N F Y, Huang J H, *et al.* Comparison of ecophysiological characteristics between introduced and indigenous mangrove species in China [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 79: 644 – 652