

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201412028

李林锋, 吴小凤, 刘素青. 湛江 5 种红树林树种光合作用特性及光合固碳能力研究[J]. 广西植物, 2015, 35(6):825—832

Li LF, Wu XF, Liu SQ. Characteristics of photosynthesis and photosynthetic carbon fixation capacity of five mangrove tree species in Zhanjiang City[J]. Guihaia, 2015, 35(6):825—832

湛江 5 种红树林树种光合作用特性及光合固碳能力研究

李林锋, 吴小凤, 刘素青*

(广东海洋大学 农学院, 广东 湛江 524088)

摘要: 应用 Li-6400 便携式光合作用测定系统, 对湛江市特呈岛 5 种红树林树种的净光合速率日变化和光合作用—光响应曲线进行了测定, 探讨了各树种的光合作用特性以及主要影响因子并评估其固碳能力大小。结果表明: 在自然光照条件下, 秋茄和红海榄叶片净光合速率(P_n)的日变化曲线呈单峰型, 白骨壤、木榄和桐花树为双峰型, 光合“午休”现象明显, 而且峰值分别出现在 10:00 和 14:00 左右。其中, 白骨壤和木榄的光合午休主要由气孔限制因素引起, 桐花树主要由非气孔限制因素引起。通径分析表明, 光合有效辐射(PAR)是影响白骨壤和桐花树叶片的 P_n 的主要决策因子, 而叶面大气蒸汽压亏缺(VPD)是主要限制因子; 影响秋茄和红海榄叶片 P_n 的主要决策因子是气孔导度(G_s), 主要限制因子是叶温(T_l); 影响木榄叶片 P_n 的主要决策因子是气孔导度(G_s)。基于叶片净光合作用速率的各树种日净固碳量存在显著性差异 ($P < 0.01$), 秋茄的日净固碳量最大 ($13.83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$), 其次为白骨壤和桐花树 (9.48 和 $8.24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$), 木榄和红海榄的较小 (6.72 和 $6.30 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)。5 种红树林树种的光补偿点(LCP)介于 $28.3 \sim 137.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 显示了阳生植物的特性。光饱和点(LSP)介于 $169.3 \sim 1189.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 桐花树最大, 红海榄最小。5 种红树林树种的表观量子效率(AQY)存在极显著差异 ($P < 0.01$), 白骨壤最高为 $0.064 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 木榄最低, 仅为 $0.005 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。5 种红树林植物叶片的光响应参数与日净固碳量的关联度大小顺序为最大净光合速率($P_{\max}$)、 $LSP-LCP$ 、 AQY 、 LSP 、 LCP 。

关键词: 红树林; 光合日变化; 光合固碳; 通径分析**中图分类号:** Q945.79 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)06-0825-08

Characteristics of photosynthesis and photosynthetic carbon fixation capacity of five mangrove tree species in Zhanjiang City

LI Lin-Feng, WU Xiao-Feng, LIU Su-Qing*

(College of Agriculture, Guangdong Ocean University, Zhanjiang 524088, China)

Abstract: The photosynthetic characteristics of five mangrove tree species in Techeng Island of Zhanjiang City were measured by Li-6400 photosynthetic measurement system to explore the factors on diurnal course of photosynthesis and evaluate their photosynthetic carbon fixation capacity. The results showed that daily variation of net photosynthetic rate in leaves of *Kandelia candel* and *Rhizophora stylosa* presented a single-peak curve, however, *Avicennia marina*, *Bruguiera gymnorhiza* and *Aegiceras corniculatum* presented a double-peak curve and an obvious “midday depression” phenomenon occurred, with the peak values at 10:00 am and 14:00 pm. Among them, midday-depres-

收稿日期: 2014-12-18 **修回日期:** 2015-03-19**基金项目:** 国家自然科学基金(31271759); 广东省科技厅基础建设项目(2012B060400017); 广东海洋大学创新实验项目(CXXL2014051)。**作者简介:** 李林锋(1972-), 男, 甘肃镇原人, 博士, 副教授, 主要从事植物生态学方面的研究, (E-mail)llf801@126.com)。**通讯作者:** 刘素青, 博士, 教授, 主要从事林学相关研究, (E-mail)liusuqing2001@aliyun.com。

sion of photosynthesis in *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorhiza* was affected by stomatal limitation, however, *Aegiceras corniculatum* was affected by non-stomatal limitation. By path analysis, photosynthetic active radiation (PAR) was the decision factors and vapor pressure deficit (VPD) was the main limiting factors which affecting the characteristic of net photosynthetic rate (P_n) of *Avicennia marina* and *Aegiceras corniculatum*. In contrast to the situation of *Avicennia marina* and *Aegiceras corniculatum*, leaf temperature (T_l) was the main limiting factor and stomatal conductance (G_s) was the decision factor which affected P_n of *Rhizophora stylosa* and *Kandelia candel*. G_s was also the decision factors which affected P_n of *Bruguiera gymnorhiza*. The daily net carbon fixation amount was significant different among the five mangrove trees based on the leaf net photosynthesis rate, of which *Kandelia candel* was the highest ($13.83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$), followed by *Avicennia marina* and *Aegiceras corniculatum* (9.48 and $8.24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, respectively), the lowest was *Bruguiera gymnorhiza* and *Rhizophora stylosa* (6.72 and $6.30 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, respectively). The light compensation point (LCP) values of five mangrove trees ranged from 28.3 to $37.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ which showed the typical properties of sun plants. The light saturation point (LSP) values range between 169.3 and $1\ 189.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ of which *Aegiceras corniculatum* was the largest but *Rhizophora stylosa* is minimal. There were significant differences among the five mangrove tree plants of apparent quantum yield (AQY) ($P < 0.01$), of which *Avicennia marina* was up to $0.064 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ while *Bruguiera gymnorhiza* was the lowest $0.005 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. The magnitude on grey correlation degree between light response parameters and daily net photosynthetic carbon fixation in leaves of mangrove tree species was the maximum net photosynthetic rate ($P_{\max}$), LSP-LCP, AQY, LSP and LCP.

Key words: mangrove trees; diurnal course of photosynthesis; photosynthetic carbon fixation; path analysis

红树林是生长在热带和亚热带地区潮间带的特殊的湿地森林,在防风固田、促进淤泥沉积、抵御海啸和台风、培育和保护浅海生物资源、保护生物多样性、维护沿海地区生态安全等方面起着重要的作用(张莉等,2013)。光合作用是植物物质生产的基础,也是全球碳循环以及其它物质循环的最重要环节(许大全等,1992)。尽管红树林只覆盖了地球表面0.1%的面积,但却固定了大气中5%的碳。不仅如此,红树林湿地的碳汇能力远高于泥炭沼泽和沿海滩涂盐沼,是地球碳循环至关重要的组成部分(段晓男等,2008)。

湛江红树林总面积 $7\ 488.2 \text{ hm}^2$,占广东省红树林总面积的82.4%,占全国红树林总面积的33%(林康英等,2009)。湛江红树林植物区系资源丰富,有真红树和半红树植物14科21种,伴生植物17科28种。其中分布最广、数量最多,形成最常见的优势群落的植物种类主要有白骨壤(*Avicennia marina*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*)、红海榄(*Rhizophora stylosa*)、秋茄(*Kandelia candel*)和木榄(*Bruguiera gymnorhiza*) (韩维栋等,2003)。据湛江国家级红树林自然保护区生态系统定位站实测数据,900 hm^2 红树林每年可吸收 $23\ 100 \text{ t CO}_2$,固定碳 627 t ,释放氧气 $1.35 \sim 2.7 \times 10^8 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ (刘垠,2012)。然而,不同红树林树种的光合固碳能力有差异,究竟何种红树林树种的光合固碳潜力大,

其主要的影响因素是什么?目前这方面的研究还不多。本文选取湛江比较常见的5种红树林树种白骨壤、桐花树、红海榄、秋茄和木榄为研究对象,探讨其光合固碳特性及影响因素。这对深入认识红树林湿地碳循环过程及其调控机制和红树林湿地的保护及合理利用都具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于广东省湛江市湛江港附近海域,距离市区麻斜码头仅1.4 km的特呈岛($21^\circ 09' \sim 21^\circ 10' \text{ N}$, $117^\circ 25' \sim 118^\circ 27' \text{ E}$),属北热带海洋性季风气候区,长年温暖湿润,夏季多台风。年均温 23.1°C ,最高月(7月)均温 28.9°C ,最低月(1月)均温 15.6°C 。特呈岛潮间带为半日潮,潮高变化为 $-0.27 \sim 4.69 \text{ m}$ (韩维栋等,2006;许会敏等,2010)。

特呈岛红树林以白骨壤单优纯林为主,形成面积较大的白骨壤群落、白骨壤+红海榄群落、白骨壤-桐花树群落,面积较小的白骨壤+红海榄-木榄+桐花树群落和红海榄+木榄群落(许会敏等,2010),仅几株秋茄见于东村近岸滩地(韩维栋等,2007)。白骨壤在海滩上从向陆林缘到向海林缘呈连续分布,桐花树仅向陆林缘靠近岸边的小块区域生长,木榄和红海榄向陆林缘及中部生长(李楠等,2010)。

1.2 材料

在特呈岛东村红树林群落向陆林缘选取长势良好, 无病虫害的白骨壤、红海榄、木榄、桐花树和秋茄为试验材料, 每树种各选取 3 株, 定点原位测定。其中各试验树种的平均地径(距地面 10 cm 处)和树高分别为白骨壤 13.5 cm 和 3.03 m、红海榄 8.2 cm 和 3.30 m、木榄 9.6 cm 和 2.56 m、桐花树 5.9 cm 和 1.97 m、秋茄 5.0 cm 和 1.47 m。

1.3 研究方法

1.3.1 净光合速率日变化的测定 于 2013 年 7 月底与 8 月初选择晴朗无云的天气, 采用 Li-6400 便携式光合作用测定系统进行光合日进程的测定。从 8:00~18:00 每隔 2 h 测定 1 次, 每树种选 3 株, 每株选 3~5 片中上部外围功能叶, 重复记录 9~15 个观测值, 取多次测定的平均值作为该物种此时此刻的测定值进行分析。测定的参数包括叶片净光合速率($P_n, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度($C_i, \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、气孔导度($G_s, \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率($T_r, \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、叶面大气蒸汽压亏(VPD, kPa)、叶温($T_l, ^\circ\text{C}$)、大气相对湿度($RH, \%$)和光合有效辐射($PAR, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等。依据红树林树种的净光合速率日变化曲线图, 运用简单积分法计算其在测定当日的净同化量(刘嘉君等, 2011)。计算公式如下:

$$P = \sum_{i=1}^j [(p_{i+1} + p_i) / 2 (t_{i+1} - t_i) 3600 / 1000]$$

式中, P 为树种的日同化总量($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$); P_i 指初测点的瞬时光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), P_{i+1} 为下一测点的瞬时光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); t_i 为初测点的瞬时时间, t_{i+1} 为下一测定点的时间(h); j 为测试次数。

一般情况下, 植物夜间的暗呼吸消耗量大都按照白天同化量的 20% 来估算(王丽勉等, 2007)。单位叶面积净日固碳量的计算公式为:

$$W_{\text{CO}_2} = P(1 - 0.2)(44 / 1000)$$

式中, W_{CO_2} 为树种的日固定 CO_2 的量($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$), 44 为 CO_2 的摩尔质量。

1.3.2 光合作用—光响应测定 利用 Li-6400 内置 LED 人工光源, 选择晴天上午 9:00—11:00 进行测定, 每个树种 3 个重复。设定的光强梯度由高到低依次为 2 000、1 600、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 由系统每隔 3 min 自动记录每个光强下各红树林树种叶片的净光

合速率。以光量子通量密度($PPFD$)为横轴、 P_n 为纵轴绘制光合作用光响应曲线(P_n - $PPFD$ 曲线)。依据经典的 Farquhar 和 Sharkey(1982) 模型进行 P_n - $PPFD$ 曲线拟合, 求算最大净光合速率($P_{\text{max}}, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光补偿点($LCP, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光饱和点($LSP, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和表观量子效率($AQY, \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)等参数(李林锋, 2008; 张娇等, 2013)。

1.4 数据处理分析

所得数据用 Excel 预处理, 用 DPS 14.5 软件对影响红树植物净光合速率的相关生理生态因子进行逐步回归、相关和通径分析, 对光响应曲线各参数进行方差和灰关联分析, 用 Sigmaplot 10.0 绘图软件绘制各树种净光合速率日变化图。

2 结果与分析

2.1 5 种红树林树种叶片净光合速率日变化及其影响因子分析

随着时间和光强的变化, 5 种红树林树种叶片净光合速率日变化曲线呈现两种类型, 即单峰和双峰曲线(图 1)。其中, 秋茄和红海榄为单峰曲线, 在 8:00~12:00, 秋茄的净光合速率随着光强增强而增大, 在 12:00 达最大值, 为 $13.58 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其后净光合速率缓慢下降; 而红海榄则在 10:00 之前, 净光合速率随着光强增强快速上升, 10:00 左右达最大值, 为 $8.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其后净光合速率缓慢下降。白骨壤、木榄和桐花树净光合速率日变化曲线在一天中出现 2 次高峰, 且第 1 峰值都大于第 2 峰值, 由此均呈现为不对称的“M”型双峰曲线。3 个树种的第 1 峰值均出现在 10:00 左右, 白骨壤 P_n 值最大, 为 $11.25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其次为桐花树($9.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 木榄最小($6.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。第 2 个峰值均出现在 14:00 左右, 除木榄 P_n 值($5.44 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)较低外, 白骨壤和桐花树的 P_n 值较接近, 分别为 8.80 和 $8.59 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。3 个树种均在 12:00 时净光合速率呈现低谷, 光合“午休”现象明显。5 种红树的日均净光合速率值为秋茄($9.82 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 白骨壤($7.10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 桐花树($6.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 木榄($5.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 红海榄($4.89 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

植物的光合作用受多个因子的综合影响, 以二

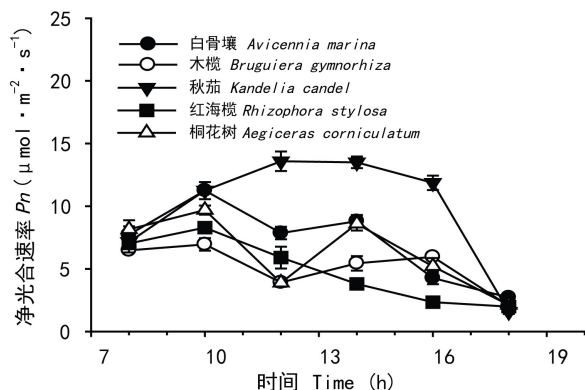


图 1 5 种红树林树种叶片净光合速率日变化

Fig. 1 Daily courses of net photosynthetic rate in leaves of five mangrove tree species

元变量计算的简单相关系数,不能准确地解释各因子间的相互关系,而逐步多元回归分析方法能有效地从众多影响因素中挑选出对 P_n 贡献大的因子,并建立 P_n 与这些因子的“最优”回归方程(吴瑞云, 2007)。本研究,5 种红树植物的逐步回归方程分别为白骨壤 $P_n = -32.993 + 18.035G_s - 0.092C_i - 2.885VPD + 0.003PAR$ ($R = 0.9759^{**}$);木榄 $P_n = 6.540 + 50.501G_s - 0.027C_i + 0.001PAR$ ($R = 0.9969^{**}$);秋茄 $P_n = 26.647 + 45.799G_s + 4.891VPD - 1.068T_l + 0.003PAR$ ($R = 0.9998^{**}$);红海榄 $P_n = 13.748 + 27.057G_s + 1.834VPD - 0.513T_l + 0.003PAR$ ($R = 0.9998^{**}$);桐花树 $P_n = 10.753 - 0.007C_i - 4.177VPD + 0.644T_l + 0.006PAR$ ($R = 0.9998^{**}$)。

从上述方程可以看出,树种不同,影响其净光合作用的主要生理生态因子也不同。为定量分析回归方程中的各生理生态因子对 P_n 的影响又采用了进一步的通径分析(表 1)。表 1 结果表明,影响白骨壤净光合速率的各主要生理生态因子其直接通径系数大小依次为 $PAR > G_s > VPD > C_i$;虽然 VPD 对 P_n 的直接作用为负值(-1.247),但被通过 C_i (1.263)和 PAR (0.715)的正间接作用所掩盖而使其与 P_n 呈正相关。此外,在通径分析中决策系数是其决策指标,用以把各自变量对因变量的综合作用进行排序,最终确定主要决策变量和限制变量。一般而言,决策系数最大的为主要决策变量,而决策系数小且为负值的为主要限制变量(靳甜甜等, 2011)。白骨壤生理生态因子的决策系数顺序为 $R_{(PAR)}^2 > R_{(G_s)}^2 > R_{(C_i)}^2 > R_{(VPD)}^2$,其中, $R_{(C_i)}^2$ 和 $R_{(VPD)}^2$

值均小于 0。所以,影响白骨壤 P_n 日变化的决策因子为 PAR 和 G_s ,限制因子为 VPD 和 C_i 。其中 PAR 为主要决策因子, VPD 为主要限制因子。同理,生理生态因子对木榄净光合速率的直接通径系数大小依次为 $G_s > PAR > C_i$;尽管 G_s 通过 C_i (-0.189)和 PAR (-0.002)对 P_n 的间接作用为负值,但 G_s 的直接作用(0.971)远高于 C_i 和 PAR 的间接作用,所以未能影响 G_s 与 P_n 的正相关。各因子的决策系数顺序为 $R_{(G_s)}^2 > R_{(PAR)}^2 > R_{(C_i)}^2$,由于三者的值均大于 0。所以,影响木榄 P_n 日变化的决策因子为 G_s 、 PAR 和 C_i ,且 G_s 为主要决策因子。生理生态因子对秋茄和红海榄 P_n 的直接通径系数大小依次均为 $VPD > G_s > PAR > T_l$,且 G_s 与 P_n 都呈极显著正相关, PAR 与 P_n 分别呈显著和极显著正相关。和白骨壤、桐花树 VPD 对 P_n 的直接作用不同,秋茄和红海榄 VPD 对 P_n 的影响为直接正效应(直接通径系数为 0.952 和 1.023)。虽然两树种 T_l 对 P_n 的直接作用为负值(-0.843 和 -0.896),但秋茄通过 G_s 、 VPD 和 PAR ,红海榄通过 VPD 和 PAR 的正间接作用,使得秋茄 T_l 与 P_n 呈显著正相关,红海榄 T_l 与 P_n 正相关。秋茄各因子的决策系数顺序为 $R_{(G_s)}^2 > R_{(VPD)}^2 > R_{(PAR)}^2 > R_{(T_l)}^2$,红海榄为 $R_{(G_s)}^2 > R_{(PAR)}^2 > R_{(VPD)}^2 > R_{(T_l)}^2$,由于秋茄 $R_{(T_l)}^2$ 和红海榄 $R_{(VPD)}^2$ 和 $R_{(T_l)}^2$ 值均小于 0。所以,影响秋茄 P_n 日变化的决策因子为 G_s 、 VPD 和 PAR ,且 G_s 为主要决策因子, T_l 为唯一限制因子;影响红海榄 P_n 日变化的决策因子为 G_s 和 PAR ,限制因子为 VPD 和 T_l 。其中, G_s 为主要决策因子, T_l 为主要限制因子。桐花树 P_n 的直接通径系数大小依次为 $PAR > T_l > C_i > VPD$,尽管 VPD 通过 C_i 、 T_l 和 PAR 对 P_n 的间接作用为正值,但 VPD 的直接作用(-1.587)远高于 C_i 、 T_l 和 PAR 的间接作用,所以未能影响 VPD 与 P_n 的负相关关系。桐花树各因子的决策系数顺序为 $R_{(PAR)}^2 > R_{(C_i)}^2 > R_{(T_l)}^2 > R_{(VPD)}^2$,所以,影响桐花树 P_n 日变化的决策因子为 PAR 和 C_i ,限制因子为 T_l 和 VPD 。其中 PAR 为主要决策因子, VPD 为主要限制因子。

2.2 5 种红树林树种光合固碳量分析

从表 2 可以看出,基于净光合速率日变化数值统计的红树林树种单位叶面积日净同化量和日固碳量差异极显著($P < 0.01$)。日光合净同化量越大、日固碳量也越大。5 种红树林树种中,秋茄的日光合净同化量、日固碳量最大,分别为 $392.82 \text{ mmol} \cdot$

表 1 5 种红树林树种净光合速率与其主要影响因子间的通径分析

Table 1 Path analysis on the net photosynthetic rate and its affecting factors of five mangrove tree species									
树种 Tree species	影响因子 Affecting factors	直接通径系数 Directpath coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient				相关系数 Correlation coefficient	决策系数(R^2) Decision coefficient	
			G_s	C_i	VPD	T_l			PAR
白骨壤 <i>Avicennia marina</i>	G_s	0.382		-0.547	0.579		-0.155	0.258	0.051
	C_i	-1.321	0.158		1.191		-0.678	-0.650	-0.029
	VPD	-1.247	-0.177	1.263			0.715	0.554	-2.935
	PAR	0.861	-0.069	1.041				0.797	0.631
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	G_s	0.971		-0.189			-0.002	0.780	0.572
	C_i	-0.498	0.368				-0.132	-0.262	0.013
	PAR	0.205	-0.011	0.320				0.514	0.169
秋茄 <i>Kandelia candel</i>	G_s	0.737			0.638	-0.718	0.312	0.969 * *	0.885
	VPD	0.952	0.494			-0.932	0.270	0.785	0.588
	T_l	-0.943	0.561		0.940		0.299	0.858 *	-2.506
	PAR	0.377	0.610		0.682	-0.747		0.922 *	0.553
红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i>	G_s	0.624			-0.264	0.168	0.394	0.921 * *	0.760
	VPD	1.023	-0.161			-0.891	0.106	0.077	-0.888
	T_l	-0.896	-0.117		1.017		0.142	0.147	-1.065
	PAR	0.501	0.490		0.217	-0.254		0.954 * *	0.705
桐花树 <i>Aegiceras corniculatum</i>	C_i	-0.095			1.094	-0.640	-0.690	-0.331	0.054
	VPD	-1.587		0.066		0.807	0.521	-0.194	-1.903
	T_l	0.836		0.073	-1.518		0.659	0.035	-0.639
	PAR	0.918		0.072	-0.901	0.600		0.688	

注：* 和 * * 分别表示相关性达到 0.05 和 0.01 显著水平。
Note: * and * * indicate significant correlation at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

$\text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 和 $13.83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 其次为白骨壤和桐花树。红海榄的日净同化量和日固碳量最小, 其日净同化量和日固碳量占秋茄的 46%。

表 2 5 种红树林树种日净固碳量

Table 2 Net carbon fixation of five mangrove tree species

树种 Tree species	净同化量 Net assimilation ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)	日净固碳量 Net carbon fixation ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)
白骨壤 <i>Avicennia marina</i>	269.21±10.42b	9.48±0.37b
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	190.90±21.73a	6.72±0.77a
秋茄 <i>Kandelia candel</i>	392.82±19.83c	13.83±0.70c
红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i>	178.85±14.14a	6.30±0.50 a
桐花树 <i>Aegiceras corniculatum</i>	233.98±8.63b	8.24±0.30b

注：数据为平均值±标准误; 同列不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。下同。
Note: Data were means ± SE; Values followed by different letters in the same column are significant difference at $P<0.05$. The same below.

2.3 5 种红树林树种光响应曲线分析及拟合参数比较

从图 2 看出, 在低光强 ($<200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的光照梯度下, 5 种红树林树种的 P_n 均随着光照强度增强而迅速增加, 当超过一定光强后, P_n 随着光强增加的趋势逐渐变缓。由于不同树种自身的生物学属性及对外界生态因子的响应不同, 光合作用的光响应曲线的变化趋势也不同。白骨壤 P_n 随着光强的

上升增幅较大, 在实验设定的光强梯度下, 其 P_n 从 $-4.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 增加到 $13.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 尤其是在 $200 \sim 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光照区间, 其 P_n 从 $3.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 上升为 $6.49 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 增幅 47%。相比之下, 木榄 P_n 在低光强 ($<200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 时增加较快, 但在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之上增加的幅度和其它树种相比则较低。

从表 3 可以看出, 5 种红树林树种的光补偿点、光饱和点、最大净光合速率和表观量子效率差异极显著 ($P<0.01$)。在 5 种红树林树种中, 桐花树的光饱和点最大为 $1189.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光补偿点为 $116.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而且其有效光利用范围在 5 种树种中也是最大的。尽管如此, 桐花树的最大净光合速率 $11.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 却小于白骨壤 $19.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和秋茄 $14.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表观量子效率值也同样小于白骨壤和秋茄。与桐花树的情形相似, 虽然木榄的光强利用范围也较大, 但其最大净光合速率 $3.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 在 5 种植物中却是最低的。红海榄的光补偿点 $28.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和光饱和点 $169.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 在 5 种植物中都

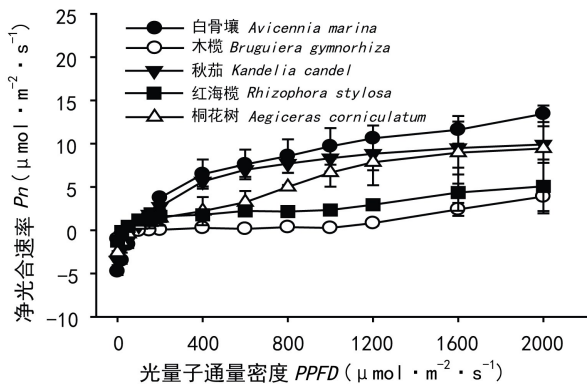


图 2 5 种红树林树种叶片净光合速率对光强的响应
Fig. 2 Responses of net photosynthetic rate to photosynthetic photo flux density (PPFD) in leaves of five mangrove tree species

表 3 5 种红树林树种叶片光响应参数的差异比较
Table 3 Comparison of light response parameters in the leaves of five mangrove tree species

树种 Tree species	LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$P_{\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	AQY ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
白骨壤 <i>Avicennia marina</i>	73.7±4.7ab	390.7±1.2ab	19.3±1.1c	0.064±0.001d
木 榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	137.0±14.6c	935.7±54.1bc	3.8±0.3a	0.005±0.001a
秋 茄 <i>Kandelia candel</i>	68.3±2.4ab	374.0±10.1ab	14.8±1.6b	0.048±0.004cd
红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i>	28.8±5.2a	169.3±49.6a	4.1±0.2a	0.034±0.007bc
桐花树 <i>Aegiceras corniculatum</i>	116.6±13.2bc	1189.3±78.0c	11.9±1.2b	0.019±0.001ab

表 4 红树林树种叶片光响应参数与日净固碳量的关联度
Table 4 Relational grade between light response parameters and net carbon fixation in leaves of mangrove trees

光响应参数 Light response parameter	LCP	LSP	LSP- LCP	$P_{\max}$	AQY
关联度 Relational grade	0.2076	0.2304	0.2438	0.3533	0.2363

是最低的,虽然其表观量子效率值 0.034 较桐花树高,但较低的光强利用范围可能影响到其光合作用,因为其最大净光合速率也比较低,仅为 $4.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。灰关联度分析表明,5 种红树林植物叶片的光响应参数与日净固碳量的关联度顺序为 $P_{\max}$ 、

LSP-LCP、AQY、LSP 和 LCP。最大净光合速率对叶片日净固碳量影响最大,其次为有效光利用区间和表观量子效率。这和自然条件下实际观测到的结果一致。

3 讨论

自然条件下,5 种红树林树种叶片 P_n 日变化呈单峰和双峰曲线两种类型。多元逐步回归分析表明树种不同,影响其叶片光合作用日变化的主要生理生态因子也不同。白骨壤叶片 P_n 的变化主要受 PAR 、 G_s 、 VPD 和 C_i 的影响,木榄主要受 PAR 、 G_s 和 C_i 的影响,秋茄和红海榄都受 PAR 、 G_s 、 VPD 和 T_l 的影响,而桐花树则受 PAR 、 C_i 、 VPD 和 T_l 的影响。虽如此,进一步的通径分析显示, PAR 是白骨壤和桐花树叶片 P_n 变化的主要决策因子,而 G_s 是木榄、秋茄和红海榄叶片 P_n 变化的主要决策因子。除木榄外, VPD 是白骨壤和桐花树叶片 P_n 变化的主要限制因子,而 T_l 是秋茄和红海榄叶片 P_n 变化的主要限制因子。 VPD 反映了大气的干燥力,又是影响气孔反应的最重要的环境变量之一(李秧秧等,2010)。本研究中, VPD 对白骨壤和桐花树 P_n 的影响主要表现为直接负效应,而对秋茄和红海榄 P_n 的影响则表现为直接正效应。在一定温度范围内只要植物叶片 VPD 维持恒定,温度的变化不会导致光合作用明显变化,温度对光合作用的影响实际上是通过 VPD 起作用的(高辉远等,1992)。本研究中,秋茄和红海榄叶片 P_n 与 G_s 呈极显著正相关($R=0.969$ 和 0.921 , $P<0.001$)。 VPD 与 T_l 也呈极显著正相关($R=0.989$ 和 0.995 , $P<0.001$),而且 T_l 通过 VPD 的间接效应对 P_n 的影响在 G_s 、 VPD 和 PAR 中是最大的,这和文献 Raschke *et al.* (1986)的研究结果一致。但两树种 G_s 与 VPD 的相关性不显著且作用相反 ($R=0.668$ 和 -0.259 , $P>0.05$),说明 G_s 对 VPD 响应的敏感度存在较大的种间差异性,这与赵平等(2007)对 4 种陆地植物气孔对水汽压亏缺敏感度的研究结论相似。

白骨壤、木榄和桐花树叶片 P_n 日变化呈双峰曲线,有明显的光合“午休”现象。Farquhar *et al.* (1982)认为,当午间 P_n 降低时,如果 C_i 随之降低,而气孔限值(L_s)升高则属于光合作用的气孔限制,反之,则为非气孔限制,并据此来判断气孔导度的变化是否是影响 P_n 变化的主要原因。本研究中白骨

壤和木榄两树种当 P_n 在午间降低时 C_i 也同步降低, 而 L_s 值却升高, 说明其光合“午休”现象主要由气孔限制因素所引起。即在中午的强光和高温下随着 RH 降低、 VPD 的增大, 植株为了减少蒸腾而关闭气孔, 增加了 CO_2 向叶内扩散阻力, 导致 CO_2 供应不足, 从而使 P_n 下降。桐花树 P_n 在午间降低时 C_i 并未同步降低而 L_s 值却下降, 表明其午间 P_n 的下降主要由非气孔限制因素引起。

光合作用是植物物质生产的基础, 也是全球碳循环及其它物质循环的最重要环节(许大全等, 1992)。植物单位时间内光合作用产生的有机物减去呼吸作用消耗的有机物之后的净同化量反应了其固碳能力的大小。本研究中, 5 种红树林树种的日净固碳量存在显著性差异($P < 0.01$)。秋茄的固碳量($13.83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)比浙北平原陆生造林树种香樟($11.37 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)还要大(张娇等, 2013), 其余树种的固碳量和上海地区许多乔灌木绿化树种的固碳量 $6 \sim 9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 相当(王丽勉等, 2007)。红树林湿地能将湿地生态系统中约 60% 的碳固定下来, 固碳速率达 $444.27 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 是 5 种类型的沼泽湿地中固碳速率最高的(段晓男等, 2008)。而红树林湿地植物的固碳贡献及生态作用不容忽视, 尤其对日均固碳量大的树种而言。

在试验设置的光强下, 5 种红树林树种的 P_n 均随光量子通量密度($PPFD$)的增强而增加。但由于树种自身的遗传属性及对外界环境因子的响应不同, 光合速率-光响应曲线的变化趋势也稍有不同。反映在光补偿点、光饱和点、最大净光合速率和表观量子效率等生理参数在 5 个红树林树种间差异极显著($P < 0.01$)。植物叶片 LSP 和 LCP 是植物光合能力的重要体现, LSP 和 LCP 及其两者的差值反映了植物对光照条件的要求及其适应性(黄丽等, 2013), 一般认为 LCP 值在 $0 \sim 10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间的为阴生植物, 在 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上则为阳生植物(柯世省等, 2004)。本研究中, 5 种红树林树种的 LCP 在 $28.8 \sim 137.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 显示了阳生植物的特性。其中, 桐花树的 LSP 最高达 $1189.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 体现出对强光的较强适应能力。这与黄丽等(2013)对生长在福建漳州的 4 种红树林植物的研究结果一致。表观量子效率(AQY)能够反应植物叶片对弱光的利用能力。AQY 越大, 表明该植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能越多, 利用弱光的能力越强(刘建锋等,

2011)。对于长势良好的植物, AQY 值一般在 $0.040 \sim 0.070$ 之间(Long *et al.*, 1994)。本研究中, 5 种红树林树种中只有白骨壤和秋茄的 AQY 值在上述区间内, 木榄、红海榄和桐花树的 AQY 值都小于 0.040, 这说明白骨壤和秋茄叶片的光能利用效率较大, 对弱光的利用能力也较强, 其余树种对弱光的利用能力相对较弱。5 种红树林树种光饱和时的最大净光合速率大小排序为白骨壤 > 秋茄 > 桐花树 > 红海榄 > 木榄, 最大净光合速率大小排序与日均净固碳量排序稍有不同。可能是在测定植物光响应曲线时除植物种类不同外, 其余条件基本一致, 而红树植物净光合速率日变化的统计是取相近天气条件下多次测定的平均值, 外界条件如光强、湿度及 CO_2 浓度等因子的稍微变化, 都能引起植物光合速率测定值的波动, 从而导致基于光合日变化数值统计结果的植物光合作用固碳能力的差异, 这与陈月华等(2012)在长沙地区园林植物光合特性及固碳能力研究中的情况相似。此外, 单位叶片净光合速率高的植物其全株的日均碳净同化量不一定高, 因为其全株的叶面积不一定大(李志刚等, 2012)。因此, 红树林树种固碳能力的评判除考虑其叶片光合特性外, 还应结合不同树种的冠幅、叶面积指数等指标(郑鹏等, 2012), 此问题还有待进一步的研究。

参考文献:

- Chen YH (陈月华), Liao JH (廖建华), Qin SN (覃事妮). 2012. Studies on photosynthetic characteristics and carbon fixation and oxygen release capabilities of 19 garden plants in Changsha area (长沙地区 19 种园林植物光合特性及固碳释氧测定)[J]. *J Centr S Univ For & Technol* (中南林业科技大学学报), **32** (10): 116—120
- Duan XN (段晓男), Wang XK (王效科), Lu F (逯非), *et al.* 2008. Carbon sequestration and its potential by wetland ecosystem in China (中国湿地生态系统固碳现状和潜力)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **28**(2): 463—469
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **33** (1): 317—345
- Gao HY (高辉远), Zou Q (邹琦), Cheng BS (程炳嵩). 1992. The response of photosynthesis and respiration rate in leaves of soybean to temperature (大豆叶片光合速率和呼吸速率对温度的响应)[J]. *Chin J Oil Crop Sci* (中国油料作物学报), **4** (3): 60—61
- Gregoriou K, Pontikis K, Vemmos S. 2007. Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.)[J]. *Photosynthetica*, **45**(2): 172—181
- Han WD (韩维栋), Gao XM (高秀梅), Lu CY (卢昌义), *et al.* 2003. Mangrove flora and associations of Leizhou Peninsula

- (雷州半岛的红树林植物组成与群落生态)[J]. *Guihaia* (广西植物), **23**(2):127—132
- Han WD (韩维栋), Gao XM (高秀梅), Wu T (吴钊). 2006. Study on the seed plant flora of Techeng Island (特呈岛种子植物区系研究)[J]. *Hunan For Sci & Technol* (湖南林业科技), **33**(6): 23—26
- Han WD (韩维栋), Gao XM (高秀梅). 2007. Mangrove resources conservation and utilization of Techeng Isle (特呈岛红树林资源保护与利用研究)[J]. *For Resourc Manag* (林业资源管理), (2): 77—81
- Huang L (黄丽), Wang DL (王德炉), Tan FL (谭芳林), *et al.* 2013. Responses of net photosynthetic rate on light intensity & CO₂ concentration in leaves of *Kandelia candel*, *Aegiceras corniculatum*, *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorhiza* (4种红树净光合速率对光和 CO₂ 浓度的响应特征)[J]. *Protect For Sci Technol* (防护林科技), **9**:1—3
- Jin TT (靳甜甜), Fu BJ (傅伯杰), Liu GH (刘国华), *et al.* 2011. Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* and the relevant environment factors at different slope locations (不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **31**(7): 1 783—1 793
- Ke SH(柯世省), Jin ZX (金则新), Lin HQ (林恒琴), *et al.* 2004. Photosynthetic ecophysiological characteristics of *Lithocarpus harlandii* in Tiantai Mountain of Zhejiang Province, China (天台山东南石栎光合生理生态特性)[J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **23**(3):1—5
- Li LF (李林锋). 2008. Comparative study on photosynthetic characteristics of hydrophytes in constructed wetland (4种湿地植物光合作用特性的比较研究)[J]. *Acta Bot. Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), **28**(10): 2 094—2 102
- Li N (李楠), Wang YS (王友绍), Lin L (林立), *et al.* 2010. Characteristics of the community structure of mangrove communities of Techeng Island Zhanjiang (湛江特呈岛红树植物群落结构特征)[J]. *Ecol Sci* (生态科学), **29**(1):8—13
- Li YY(李秧秧), Zhang PP(张萍萍), Zhao LM (赵丽敏), *et al.* 2010. Responses of leaf photosynthetic gas exchange parameters to vapor pressure deficit in wheat under different nitrogen forms (不同氮素形态下小麦叶片光合气体交换参数对蒸汽压亏缺的反应)[J]. *Plant Nutr Fert Sci* (植物营养与肥科学报), **16**(6): 1 299—1 305
- Li ZG (李志刚), Zhu Q (朱强), Li J (李健). 2012. A comparison of photosynthetic carbon sequestration of four shrubs in Ningxia (宁夏4种灌木光合固碳能力的比较)[J]. *Pratac Sci* (草业科学), **29**(3):352—357
- Lin KY (林康英), Liang ZF (梁曾飞), Wu HJ (吴后建), *et al.* 2009. Discussion on protection managed capacity construction of Guangdong Zhanjiang mangrove wetland (湛江红树林湿地保护管理能力建设探讨)[J]. *Centr S For Invent Plann* (中南林业调查规划), **28**(3):59—62
- Liu JF (刘建锋), Yang WJ (杨文娟), Shi SQ (史胜青), *et al.* 2011. Comparison on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters between *Thuja sutchuenensis* and *Platycladus orientalis* (崖柏与侧柏光合特性和叶绿素光参数的比较研究)[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), **31**(10):2 071—2 077
- Liu JJ (刘嘉君), Wang ZG (王志刚), Yan AH (阎爱华), *et al.* 2011. Photosynthetic characteristics and functions of carbon fixation and oxygen release of twelve species of colorful plants (12种彩叶树种光合特性及固碳释氧功能)[J]. *J Northeast For Univ*(东北林业大学学报), **39**(9): 23—26
- Liu Y (刘垠). 2012. Mangrove wetland slowing global warming process (红树林湿地减缓气候变暖进程)[N]. *Sci Technol Daily* (科技日报), 2012-12-04
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG. 1994. Photo-inhibition of photosynthesis in nature[J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **45**(1): 633—662
- Raschke K, Resemann A. 1986. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L: diurnal changes in photosynthetic capacity related to change in temperature and humidity[J]. *Planta*, **168**(4): 546—558
- Wang LM (王丽勉), Qin J (秦俊), Gao K (高凯), *et al.* 2007. Study on carbon fixation and oxygen production of indoor plants (室内植物的固碳放氧研究)[C]. //Collected papers of Chinese Horticulture Society and Ornamental Horticulure Professional Committee in 2007 (2007 年中国园艺学会观赏园艺专业委员会年会论文集), **6**: 647—649
- Wu RY (吴瑞云). 2007. Correlation analysis between photosynthetic rate and some ecological factors of *Populus deltoides* CL. 'Zhongjia 8' (欧美杨杂交种'中嘉8'净光合速率与若干生态因子的相关分析)[J]. *Subtrop Plant Sci* (亚热带植物科学), **36**(4):16—19
- Xu DQ (许大全), Zhang YZ (张玉忠), Zhang YX (张荣铤). 1992. The plant photoinhibition in photosynthesis (植物光合作用的光抑制)[J]. *Plant Physiol Comm* (植物生理学通讯), **28**(4): 237—243
- Xu HM (许会敏), Ye C (叶蝉), Zhang B (张冰), *et al.* 2010. Structure and dynamic succession on mangrove communities from Techeng Island, Zhanjiang, Guangdong, China (湛江特呈岛红树林植物群落的结构和动态特征)[J]. *Ecol Environ Sci* (生态环境学报), **19**(4): 864—869
- Zhang J (张娇), Shi YJ(施拥军), Zhu YQ (朱月清), *et al.* 2013. The photosynthetic carbon fixation characteristics of common tree species in northern Zhejiang (浙北地区常见绿化树种光合固碳特征)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **33**(6): 1 740—1 750
- Zhang L (张莉), Guo ZH (郭志华), Li ZY(李志勇). 2013. Carbon storage and carbon sink of mangrove wetland: Research progress (红树林湿地碳储量及碳汇研究进展)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **24**(4):1 153—1 159
- Zhao P (赵平), Liu H (刘惠), Sun GC (孙谷畴). 2007. Interspecies variations in stomatal sensitivity to vapor pressure deficit in four plant species (4种植物气孔对水汽压亏缺敏感度的种间差异)[J]. *Acta Scientiarum Nat Univ Issunyatseini: Nat Sci Ed*(中山大学学报·自然科学版), **46**(14):63—68
- Zheng P (郑鹏), Shi HW (史红文), Deng HB (邓红兵), *et al.* 2012. Study on the ecological functions of sixty-five garden species in Wuhan City, China (武汉市65个园林树种的生态功能研究)[J]. *Plant Sci J* (植物科学学报), **30**(5): 468—475