

夜间低温对红树幼苗光合特性的影响^①

杨盛昌 林 鹏 李振基 王文卿 中须贺常雄

(厦门大学生物学系 厦门 361005)

(琉球大学农学部 冲绳 日本)

摘要 以温室栽培秋茄(*Kandelia candel*)和木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)幼苗为材料,每日傍晚 19:00 至次日 8:00 进行 13 h 5 和 10 夜间低温处理,白天将材料移至温室,室温恢复 1 h 和 4 h,分别测定功能叶的净光合速率、气孔导率、蒸腾速率和叶绿素含量。结果表明:夜间低温明显降低秋茄和木榄幼苗的净光合速率,5 处理抑制程度大于 10。白天常温恢复时间增长,净光合速率回升。10 处理 1~5 d,秋茄和木榄幼苗叶净光合速率的抑制程度逐渐下降,其中秋茄幼苗叶的净光合速率恢复能力强于木榄。低温处理过程中,秋茄和木榄叶净光合速率与气孔导率和蒸腾速率均呈线性关系,表明红树叶光合碳获得的减少与叶片水分丢失同时进行,气孔导率是控制光合碳合成和蒸腾水分丢失动态平衡的主要因素。

关键词 红树幼苗,夜间低温,净光合速率,蒸腾速率

中国图书分类号 Q 945.11

红树林广泛分布于热带、亚热带海岸潮间带。在东亚中国和日本,受海洋暖流影响,少数抗低温适应性强的红树种类如秋茄、白骨壤等可自然分布到更高纬度地区,其中日本九州鹿儿岛的秋茄林是北半球红树林的北限^[1]。在红树林低温生理生态学研究领域,杨盛昌和林鹏^[2,3]报道了中国红树林抗低温适应的生态学研究;李银鹏等^[4]研究了 Ca^{++} 与红树植物抗低温特性;Markley 等^[5]指出红树植物抗寒能力在同一种群内存在遗传上的分化。本文以秋茄和木榄幼苗为材料,研究了夜间低温条件下红树幼苗光合特性的变化,为阐明红树林低温适应特性及其引种驯化提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材 料

选用日本琉球大学农学部玻璃温室内培养的一年生秋茄和木榄幼苗。种苗植于培养钵,钵内基质由蛭石土和腐叶土按 3:1 比例混合而成,采用 1/10Hogland 培养液浇灌以定期补充营养,温室内自然条件未加控制。

1.2 方法

1996 年 11 月 28 日起,每日傍晚 19:00 至次日 8:00 将秋茄和木榄幼苗置于低温处理箱(Tabai, Japan, LH112 型)进行 13 h 的 5 或 10 夜间低温处理,冲绳当地年均温 22.4,最冷月均温 13.7,极端最低气温 6.6,且极端最低气温维持时间不长^[1],故本实验选择略

低于极端最低气温和最冷月均温的 5 和 10 进行短期夜间低温处理. 白天将材料移至玻璃温室, 室温恢复 1 h 和 4 h, 分别测定红树幼苗叶片的净光合速率、气孔导率、蒸腾速率和叶绿素含量等.

净光合速率、气孔导率和蒸腾速率的测定采用美制 Li-6200 便携式光合作用测定仪. 测定幼苗枝条上生长成熟稳定的功能叶, 温度控制在 20 ± 2 , 光子通量 $600 \sim 800 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, 相对湿度 $(60 \pm 5)\%$, CO_2 浓度 ψ 为 3.6×10^{-4} . 叶绿素含量的测定采用日制美能达叶绿素含量测定仪, 以仪器显示数据作为叶绿素含量相对值. 每次测定重复 3 次以上.

2 结果与讨论

2.1 夜间低温对红树叶净光合速率的影响

夜间低温处理对秋茄和木榄叶净光合速率的影响见表 1. 从表 1 看出, 10 和 5 夜间低温处理均导致秋茄和木榄叶净光合速率下降, 并且 5 处理下降的幅度大于 10 处理. 白天室温恢复时间延长, 叶片净光合速率有所回升, 处理温度越低, 回升幅度越大. 5 低温处理 1 d, 室温恢复 1 h, 秋茄和木榄叶净光合速率分别为 -2.1875 ± 1.3808 和 $-1.6355 \pm 1.5056 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$, 呼吸强度大于光合强度; 室温恢复 4 h, 净光合速率分别为 6.7990 ± 1.0609 和 $1.3541 \pm 1.4814 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$, 光合强度大于呼吸强度, 净光合速率回升 127.14% 和 44.20%, 高于 10 处理净光合速率回升幅度 42.32% 和 22.86%.

延长 10 夜间低温处理天数, 秋茄和木榄叶净光合速率的变化见图 1. 10 低温处理天数增加, 无论室温恢复 1 h 还是 4 h, 秋茄和木榄叶净光合速率测定值均呈上升趋势. 以室温恢复 1 h 的测定值来看, 10 处理 1 d, 秋茄和木榄叶净光合速率分别为 0.1893 ± 0.2324 和 $0.7328 \pm 1.2942 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$; 10 处理 5 d, 相应值为 4.5941 ± 3.0091 和 $1.1522 \pm 1.5087 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$, 净光合速率明显增强. 比较室温恢复 1 h 和 4 h 的测定值, 可以看出后者高于前者, 但随着处理天数增加, 秋茄的两次测定值趋于接近, 低温处理 1 d, 室温恢复 1 h 与 4 h 的净光合速率比值为 5.98%; 处理 5 d, 比值为 76.89%; 而木榄有所不同, 低温处理 1 d, 室温恢复 1 h 与 4 h 的净光合速率比值较高, 达 34.17%, 可能是由于低温对木榄影响较严重导致叶片净光合速率回复较慢. 从第 2 天起, 两次测定值间的变化趋势与秋茄相似, 但接近

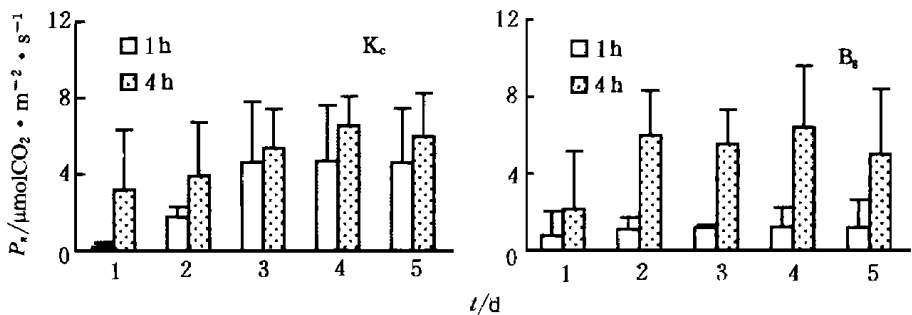


图 1 10 夜间低温处理后秋茄(Kc)和木榄(Bg)叶净光合速率(Pn)的变化

Fig. 1 Changes of leaf net photosynthetic rate (P_n) of *Kandelia candel* (Kc) and

Bruguiera gymnorhiza (Bg) at 10 °C night temperature treatment

速度明显慢于秋茄. 上述结果说明 10℃ 低温处理虽能降低秋茄和木榄净光合速率, 但两种红树幼苗对 10℃ 低温有一定的驯化适应能力, 其中秋茄明显强于木榄. 这从一个方面反映出秋茄的自然分布纬度高于木榄的原因.

10℃ 夜间低温处理 5 d, 秋茄和木榄叶片的叶绿素含量变化不大(见表 2), 平均值(含对照)分别为 60.56 ± 1.56 和 66.64 ± 1.56 , 变异率仅为 2.57% 和 2.35%, 说明 10℃ 夜间低温处理秋茄和木榄幼苗, 光合速率的降低不是通过叶绿素含量的调节来实现, 可能与低温导致光合作用代谢过程中多种酶的活性降低有关.

表 1 不同夜间低温处理后秋茄和木榄幼苗叶的净光合速率

Tab. 1 Leaf net photosynthetic rate (P_n , $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$) of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza* seedlings with different treatments at low night temperature

材料	处理天数/d	处理温度/	净光合速率($P_n/\mu\text{molCO}_2 \cdot (\text{m}^2\text{s})^{-1}$)	
			1 h	4 h
秋茄幼苗 <i>Kandelia candel</i> seedlings	1	10	$0.1893 \pm 0.2324^*$	$3.1803 \pm 3.1811^{**}$
		5	$-2.1875 \pm 1.3808^{**}$	6.7990 ± 1.0609
	2	10	$1.7375 \pm 0.5380^{**}$	$3.9029 \pm 2.8302^{**}$
		5	$-0.5072 \pm 0.2721^{**}$	$5.5863 \pm 0.9241^*$
	对照 CT	20	7.0683 ± 1.3970	7.0683 ± 1.3970
木榄幼苗 <i>Bruguiera gymnorhiza</i> seedlings	1	10	$0.7328 \pm 1.2942^{**}$	$2.2793 \pm 3.5725^{**}$
		5	$-1.6355 \pm 1.5056^{**}$	$1.3541 \pm 1.4814^{**}$
	2	10	$1.0859 \pm 0.6147^{**}$	6.0079 ± 2.3106
		5	$-0.1827 \pm 0.1716^{**}$	$3.8225 \pm 0.2495^{**}$
	对照 CT	20	6.7646 ± 2.8339	6.7646 ± 2.8339

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

表 2 10℃ 夜间低温处理后秋茄和木榄幼苗叶片叶绿素含量(Spad 值)的变化

Tab. 2 Changes of leaf chlorophyll content (Spad value) from *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza* seedlings with low temperature treatments at 10℃

材料	10℃ 夜间低温处理天数/d						平均
	0	1	2	3	4	5	
秋茄 <i>Kandelia candel</i>	62.03	60.97	59.27	57.75	61.34	61.98	60.56
Seedlings	± 3.90	± 6.49	± 7.70	± 6.07	± 6.36	± 8.07	± 1.56
木榄 <i>Bruguiera</i>	66.64	66.47	64.13	65.36	68.44	66.94	66.64
<i>gymnorhiza</i> Seedlings	± 1.56	± 5.21	± 12.27	± 4.87	± 6.31	± 10.32	± 1.56

2.2 红树叶净光合速率与气孔导率的关系

10 夜间低温处理秋茄和木榄幼苗, 叶片净光合速率与气孔导率的关系如图 2 所示. 从图 2 可知, 秋茄和木榄叶净光合速率与气孔导率呈明显的线性关系, 即气孔导率增大, 净光合速率增加; 气孔导率减小, 净光合速率降低. 线性回归方程分别为

$$\text{秋茄 } P_n = 54.408C_s - 1.2774 \quad (R^2 = 0.779, n = 194)$$

$$\text{木榄 } P_n = 73.423C_s - 2.274 \quad (R^2 = 0.7938, n = 142)$$

式中 P_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$), C_s 气孔导率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$), R 相关系数, n 实验数据数. 经检验, 各式均显著相关, 显著水平 $P < 0.01$. 表明低温导致净光合速率的降低与气孔导率的减小密切相关.

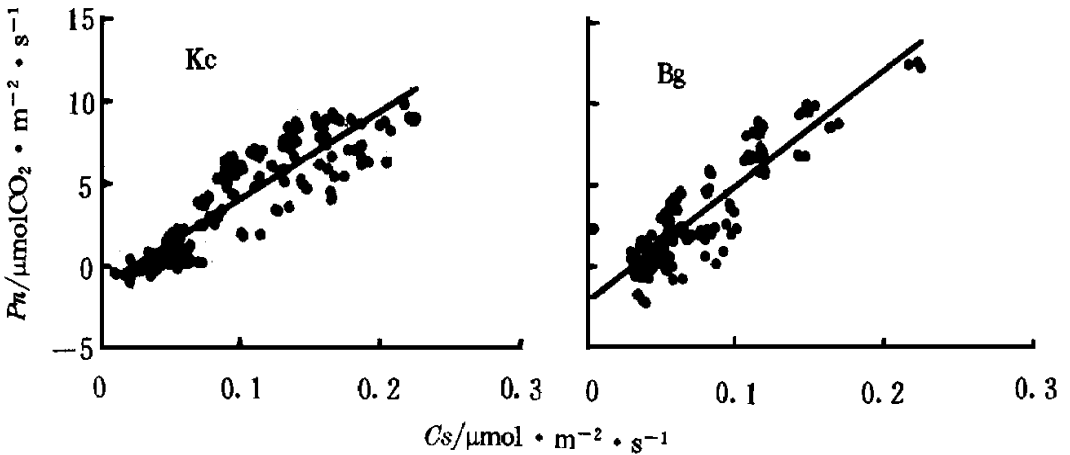


图 2 10 夜间低温处理后秋茄 (Kc) 和木榄 (Bg) 叶净光合速率(P_n)与气导率(C_s)的关系

Fig. 2 Relation between leaf net photosynthetic rate (P_n) and leaf stomata conductance (C_s) from *Kandelia candel* (Kc) and *Bruguiera gymnorhiza* (Bg) after treatment with 10 night temperature

Ball 和 Critchley^[6] 曾报道在恒定温度下, 光量子通量发生变化时, 白骨壤幼苗的净光合速率与气孔导率间存在高度线性关系. Lin 和 Sternberg^[7] 指出在自然条件下正红树叶片的净光合速率与气孔导率也存在高度线性关系. 各种条件下净光合速率与气孔导率的线性关系表明气孔导率和叶肉细胞导率是按相同的方式调控, 从而导致植物叶片细胞间分压相对稳定^[8]. 净光合速率与气孔导率间线性方程的斜率可作为树种特性的表征值, 反映了净光合速率随气孔导率变化而变化的程度. 本文秋茄幼苗为 54.408, 木榄为 73.423, 说明秋茄幼苗叶净光合速率受气孔导率影响的程度低于木榄, 如果外界条件变化导致秋茄和木榄幼苗叶气孔导率发生相同的变化, 则秋茄幼苗叶净光合速率的变化幅度小于木榄, 光合适应能力强.

2.3 红树叶净光合速率与蒸腾速率的关系

10 夜间低温处理秋茄和木榄幼苗, 叶片净光合速率与蒸腾速率的关系见图 3. 从图 3 可知, 秋茄和木榄叶净光合速率与蒸腾速率呈明显的线性增长关系, 净光合速率增加, 蒸腾速率

也增大. 线性回归方程分别为

$$\text{秋茄 } T_r = 0.0002P_n + 0.0011 \quad (R^2 = 0.8008, n = 194)$$

$$\text{木榄 } T_r = 0.0002P_n + 0.0013 \quad (R^2 = 0.779, n = 142)$$

式中 P_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$), T_r 蒸腾速率 ($\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$), R 相关系数, n 实验数据数. 经检验, 各式均显著相关, 显著水平 $P < 0.01$

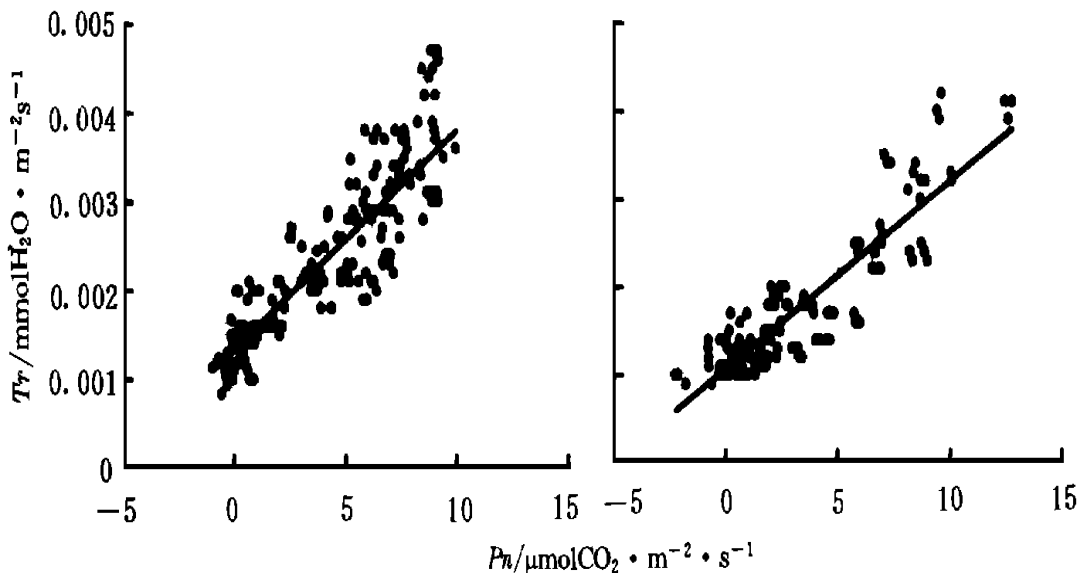


图3 10 夜间低温处理后秋茄(Kc)和木榄(Bg)叶净光合速率(P_n)与蒸腾速(T_r)的关系

Fig. 3 Relation between leaf net photosynthetic rate(P_n) and leaf transpiration rate(T_r) from *Kandelia candel*(Kc) and *Bruguiera gymnorrhiza*(Bg) after temperature with 10 night

叶片蒸腾速率与净光合速率的线性关系表明, 夜间低温导致红树净光合速率降低的同时也导致蒸腾速率的降低. 结合净光合速率与气孔导率的线性关系, 说明气孔不仅调控红树幼苗的光合作用, 而且调控其蒸腾作用. Ball等⁹¹对木榄和角果木(*Ceriops tagal*)等红树植物的研究表明光合作用和蒸腾作用主要通过气孔调节进行, 本文结果与此一致. 在夜间低温处理后, 红树幼苗的气孔导率下降, 降低了光合作用碳获得, 同时也降低了蒸腾作用失水. 红树植物就是通过叶片上的气孔微妙地调节着碳获得和水分丢失这两个重要生理过程的平衡关系, 并对外界因子的变化作出相应反应.

参 考 文 献

- 1 杨盛昌, 林鹏. 中须贺常雄. 日本红树林的生态学研究. 厦门大学学报(自然科学版), 1997, 36(3): 471~476
- 2 杨盛昌, 林鹏. 海岸红树林抗低温适应的生态学研究. 植物生态学报, 1998, 22(1): 60~67
- 3 杨盛昌, 林鹏. 红树植物秋茄和桐花树抗寒力的越冬变化研究. 应用生态学报, 1997, 8(6): 561~565
- 4 李银鹏, 林鹏, 杨盛昌. 秋茄幼苗对低温的反应及钙的效应. 台湾海峡, 1998, 17(3): 324~329

- 5 Markley J L, McMillan C, Thompson J G A. Latitudinal differentiation in response to chilling temperatures among population of three mangroves *Avicennia germinas*, *Laguncularia racemosa*, and *Rhizophora mangle* from the western tropical Atlantic and Pacific Panama. *Can. J. Bot.*, 1981, 60: 2 704 ~ 2 715
- 6 Ball M C, Critchley C. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove, *Avicennia marina*, grown under different light regime. *Plant Physiol.*, 1982, 70: 1 101 ~ 1 106.
- 7 Lin G, Sternberg L S L. Effect of growth form, salinity, nutrient and sulfide on photosynthesis, carbon isotope discrimination and growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Aust. J. Plant Physiol.*, 1992, 19: 509 ~ 517.
- 8 Wong S C, Cowan I R, Farquhar GL. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 1979, 282: 424 ~ 426
- 9 Ball M C, Cowan I R, Farquhar G L. Maintenance of leaf temperature and the optimisation of carbon to water loss in a tropical mangrove forest. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1988, 15: 263 ~ 276

Effect of Low Night Temperature on Photosynthetic Properties of Mangrove Seedlings

Yang Shengchang Lin Peng Li Zhengji Wang Wenqing

(Dept. of Biol., Xiamen Univ., Xiamen 361005)

Nakasuga Tsuneo

(Agriculture College, Ryukyus Univ., Okinawa, Japan)

Abstract With low night temperature treatments at 5 °C and 10 °C for 13 hr each day, net photosynthetic rate (P_n), stomata conductance (C_s), transpiration rate (Tr) and chlorophyll content of one-year *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza* seedlings leaves were measured after 1hr and 4 hr at greenhouse day temperature, respectively. The results showed that P_n of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza* seedlings leaves were significantly inhibited by low night temperature treatments and the inhibition was more serious at 5 °C treatment than at 10 °C treatment. P_n of two mangrove species would rise as recovering times increased at greenhouse day temperature. Being treated at 10 °C night temperature from 1 d to 5 d, P_n of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza* seedlings leaves increased gradually and *Kandelia candel* increased significantly faster than *Bruguiera gymnorhiza*. During low night temperature treatments, linear relationship existed between P_n and that C_s and between Tr and P_n , respectively, which means that carbon gain by photosynthesis and water loss by transpiration were inhibited at same time, and that C_s was main factor to control dynamic balance of both carbon gain process and water loss process.

Key words Mangrove seedlings, Low night temperature, Net photosynthetic