

红树林植物气孔对环境因子的响应及其与水力功能的协调

司怀通^{1,2}, 于天卉^{1,2}, 关心怡^{1,2}, 蒋国风^{1,2}, 曹坤芳^{1,2,*}

¹广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室培育基地, 南宁530004; ²亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁530004

摘要: 红树林植物长期生活在高盐、高光的环境中, 其气孔对环境因子的响应行为及其气孔运动行为是否受自身水力功能的调控仍缺乏了解。本研究以9种红树林植物为研究对象, 测定了它们的叶片气孔导度(G_s)对光照以及蒸汽压差(VPD)的响应曲线、 G_s 日变化、叶片的凌晨水势(Ψ_{pd})和中午最低水势(Ψ_{min})以及叶片导水率(K_{leaf})。结果显示: 红树林植物的 G_s 均随光强的增加而线性增大, 并且 Ψ_{pd} 越高的植物往往对光强有更强的响应。而随VPD的升高, 9种红树林植物表现出3种不同的气孔响应模式: (1) G_s 不断上升; (2) G_s 先升后降; (3) G_s 先降低然后维持在低值水平。这种不同的气孔响应行为可能与植物的叶片解剖特征以及不同的水分利用策略有关。叶片的 Ψ_{pd} 和 Ψ_{min} 均与一天中最大 G_s 呈显著线性相关, 高的叶片水势有助于植物达到更高的 G_s 。此外, 本研究还发现红树林植物 K_{leaf} 与一天中的最大气孔导度(G_{max})呈显著正相关, 说明红树林植物的气孔行为与水力功能是相互协调的。

关键词: 红树林植物; 气孔导度; 蒸汽压差; 水势; 叶片导水率

气孔作为植物叶片与大气进行水气交换的通道, 调节着生物圈重要的生物学气体 CO_2 和 H_2O 的循环(Brodribb和Jordan 2008)。植物气孔能够敏感地感知周围环境的变化, 其行为受光照、大气湿度等环境因子以及植物水分状况、内源激素等诸多因素的影响(McAdam和Brodribb 2013; Araújo等2011; 徐萍等2014)。

在一定光强范围内, 植物的气孔导度(G_s)随着光强的增加而增大(Echer和Rosolem 2015; 李菊艳等2014)。一旦光强超过阈值, 强烈的蒸腾导致植物水势下降, G_s 降低。除了光照, 空气湿度和温度也是影响气孔运动的重要环境因子。温度和空气湿度的综合作用通常用蒸汽压差(vapor pressure deficit, VPD)来表示; VPD与大气相对湿度呈反相关。VPD通过影响植物的蒸腾作用来调节气孔的开度(郭瑶琳等2014; Mcadam等2015)。Juhrbandt等(2004)对东南亚的8个热带树种研究发现: 蒸腾作用随VPD增加而增强, 而 G_s 与VPD呈显著负相关, 植物通过减小 G_s 来降低自身水分的散失。但也有学者发现了不同的情况, Niglas等(2015)近期发现当VPD增大时, 白杨(*Populus tomentosa*)的 G_s 反而增大。因此气孔对环境因子的响应状况可能因研究对象以及环境条件的不同而存在差异。

另外, 气孔运动还受植物内部水力功能和生化因素的影响。气孔的开张受保卫细胞膨压的调控, 而膨压的大小由植物叶片水势决定, 叶片水势又与植物的供水能力密切相关, 因此气孔运动极

有可能与叶片的水力功能存在一定的关联(Giday等2014; Nardini等2003)。 G_s 越大、蒸腾作用越强烈的植物为了保持体内水势的动态平衡, 就要求植物拥有更快的水分供应能力(Simonin等2015)。研究发现, 气孔的调节行为对于保持植物水分运输安全、防止植物运输管道栓塞化具有重要的生理意义(Sperry等2016; Meinzer等2009; Meinzer和McCulloh 2013; Huber等2015; Liu等2015)。此外, 气孔的调控机制还存在进化现象, 主要由蕨类植物的被动调节(水势主导)向被子植物的主动调节(脱落酸介导)进化(McAdam和Brodribb 2012)。

红树林植物生长在热带、亚热带地区海岸潮间带, 受周期性潮水浸淹。高盐的环境造成土壤渗透压高, 水势低。红树林植物根系吸收水分困难, 面临着“生理干旱”的不利条件。另外, 高温、大风等环境因素加剧了红树林植物的蒸腾, 水分胁迫愈加严峻。这一系列的因素使得红树林植物的水分保持与光合关系愈加复杂。虽然关于红树林生态学等方面已经开展了不少研究, 但是关于红树林植物气孔调节行为以及水力学功能方面的研究还鲜有报道(陈燕等2014; Ngyue等2015)。本文以9种红树林植物为研究材料, 主要探讨在高盐

收稿 2016-12-01 修定 2017-03-13

资助 国家自然科学基金(31670406)和广西大学科研基金(XDZ-120929)。

* 通讯作者(E-mail: kunfangcao@gxu.edu.cn)。

分土壤特殊的环境条件下气孔对环境因子(光照、VPD)变化的响应,以及红树林植物的气孔运动行为与其叶片的水力功能之间的联系,旨在为清楚地认识红树林植物对环境的适应机制,进而对红树林的保护提供理论以及数据支持。

材料与方法

1 研究地点概况与实验材料

在位于海南文昌市的清澜自然保护区开展野外测定。实验地平均海拔高度为42.55 m,年均温

23.9°C,年均降水量1 529.8~1 948.6 mm,常年平均相对湿度87%。红树林植物中既有种子植物也有蕨类植物,既有高大的乔木也有低矮的草本,其中海莲、黄槿等为优势树种。植物的气孔行为可能会受植物类群、叶片形态等因素的影响。为了综合反映红树林植物气孔对环境因子变动的响应,本研究共选择了实验地广泛分布的9种红树林植物(表1)。每个树种选取3棵,每棵植株选取1个成熟枝条,所有测定指标均在选定枝条上的同一个成熟叶片或相邻叶片上开展。

表1 本研究所选择的9种红树林植物生物学特征

Table 1 Biological properties of nine mangrove species in this study

物种	所属的科	真红树/半红树	生物学特征
海桑[<i>Sonneratia caseolaris</i> (L.) Engl.]	海桑科(Sonneratiaceae)	真红树	高大乔木,单叶,等面叶,偏肉质
桐花树[<i>Aegiceras corniculatum</i> (L.) Blanco]	紫金牛科(Mysinaceae)	真红树	灌木,单叶,革质叶
黄槿(<i>Hibicus tilisaceus</i> Linn.)	锦葵科(Malvaceae)	半红树	小乔木,单叶,草质叶
海滨猫尾木[<i>Dolichandrone spathacae</i> (L. f.) K. Schum.]	紫葳科(Bignoniaceae)	半红树	乔木,羽状复叶,纸质叶
木果楝(<i>Xylocarpus granatum</i> Koenig.)	楝科(Meliaceae)	真红树	小乔木,羽状复叶,革质叶
海莲[<i>Bruguiera sexangula</i> (Lour.) Poir.]	红树科(Rhizophoraceae)	真红树	乔木,单叶,革质叶
木榄[<i>Bruguiera gymnorrhiza</i> (L.) Poir.]	红树科(Rhizophoraceae)	真红树	乔木,单叶,偏肉质
卤蕨(<i>Acrostichum aureum</i> L.)	卤蕨科(Acrostichaceae)	真红树	草本,革质叶
尖叶卤蕨(<i>Acrostichum speciosum</i> Willd.)	卤蕨科(Acrostichaceae)	真红树	草本,革质叶

2 叶片气体交换

气孔对光照以及VPD的响应使用便携式光合测定仪(LI-COR 6400XT, Nebraska, USA)测定。测定前,用1 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和光对叶片充分诱导。对光照响应测定在晴天上午的8:30~10:30进行。光合有效辐射(photosynthetic active radiation, PAR)设置0、50、100、300、500、800、1 000、1 500、2 000、2 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 共10个光照梯度,对于部分蕨类以及小乔木植物,最高光照强度可设置到2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;叶室温度控制在30°C,CO₂浓度390 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,流速为500 mL $\cdot\text{min}^{-1}$,从高光强到低光强测定,约30 min完成一条响应曲线的测定。气孔对VPD的响应测定在晴朗天气的7:00~8:30进行。通过光合仪通气旋钮的调节,控制进入仪器内的空气含水量,进而调节叶室内VPD的变化(Brodribb和Jordan 2008)。有效辐射设置为2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶室温度28°C,CO₂浓度390 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,流速500 mL $\cdot\text{min}^{-1}$ 。保护区清晨的VPD初始值约为1.2 kPa,等待数据稳定后记录初始的 G_s ,逐渐旋

紧旋钮,此时VPD增加,待VPD值以及光合指标稳定后(约10 min)再次记录,之后重复上述步骤,直至VPD值到达4.5 kPa左右停止测定,全程约70 min,不同树种所需时间略有不同。

光合日变化测定:在选定的植物向阳枝条上选取1片成熟叶片,选的叶片尽量全天能够被阳光照射到。光合仪的叶室换为能够透自然光的叶室,环境因子为自然状态下的实际状况,测定时间为晴天的7:00~18:00,每小时测定一次,测定时光合仪分析器的方向尽量与叶片原来生长方向一致,每个种测定3个植株。根据一天中的测量数值,得出自然状态下的最大气孔导度(maximum stomatal conductance, G_{max})。

3 叶片水力功能指标测定

利用WP4-T露点水势仪(Decagon, Pullman, WA, USA)测定9种植物的凌晨水势(pre-dawn leaf water potential, Ψ_{pd})和中午最低水势(midday minimum leaf water potential, Ψ_{min}),温度控制在25°C。在选定的枝条上分别采取1片完全展开的成熟叶

片, 将采得的叶片立即放进密封袋内, 然后放进不透光的保温盒中, 立即运输至附近室内进行测定。用来测定 Ψ_{pd} 的叶片在天亮之前的4:30~5:30采取, 测定 Ψ_{min} 的叶片在13:00~14:00采取。

参照Brodribb等人(2007)采用的蒸腾法测定叶片最大导水率(leaf hydraulic conductance, K_{leaf})。于天黑前19:00采取枝条, 用湿纸巾将枝条下端的剪切口包住, 立即放入带有湿润纸巾的黑色塑料袋内, 密封, 迅速带回实验室。将枝条插入水中, 并且用枝剪在水下再次剪切, 然后用黑色袋子将枝条罩住, 过夜覆水。用WP4-T水势仪测定枝条上相邻的叶片水势, 待相邻叶片水势相差不超过0.2 MPa时, 测定 K_{leaf} 。用于测定 K_{leaf} 的叶片在水中剪下, 同时测定其相邻叶片的初始水势(Ψ_o)。将切下的叶片放到事先用渔网组成的框架上固定, 切口一端连接充满去气的1 mL水的移液管, 叶片下方放置风扇促进蒸腾, 上方用红蓝光源提供 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的有效辐射; 然后连续记录移液管内单位体积水流动所需的

时间, 待数据稳定后(约20 min), 计算出由蒸腾驱动流速(E); 之后将叶片取下, 放入密封袋中, 放到黑暗处30 min, 让叶片各个部分水势平衡, 之后测定叶片平衡后的水势(Ψ_m); 用叶面积仪(LI-3000A, LI-COR, Nebraska, USA)测定叶片的面积(S)。 K_{leaf} 根据以下公式计算: $K_{leaf}=E/(\Psi_o-\Psi_m)/S$ 。

4 数据分析

所得数据用Excel和SPSS 17.0软件处理。种间同一指标的差异性分析通过ANOVA显著性检验进行; 两组指标间相互依赖的定量关系采用回归分析计算。

实验结果

9种红树林植物的 G_s 在清晨到中午时间段内逐渐增大, 中午有明显的降低, 之后的时间段内木榄、海桑、黄槿、桐花树、尖叶卤蕨、木果楝和卤蕨出现短暂的回升, 而海莲和海滨猫尾木则持续下降(图1)。9种红树林植物一天中的 G_{max} 存在较大差

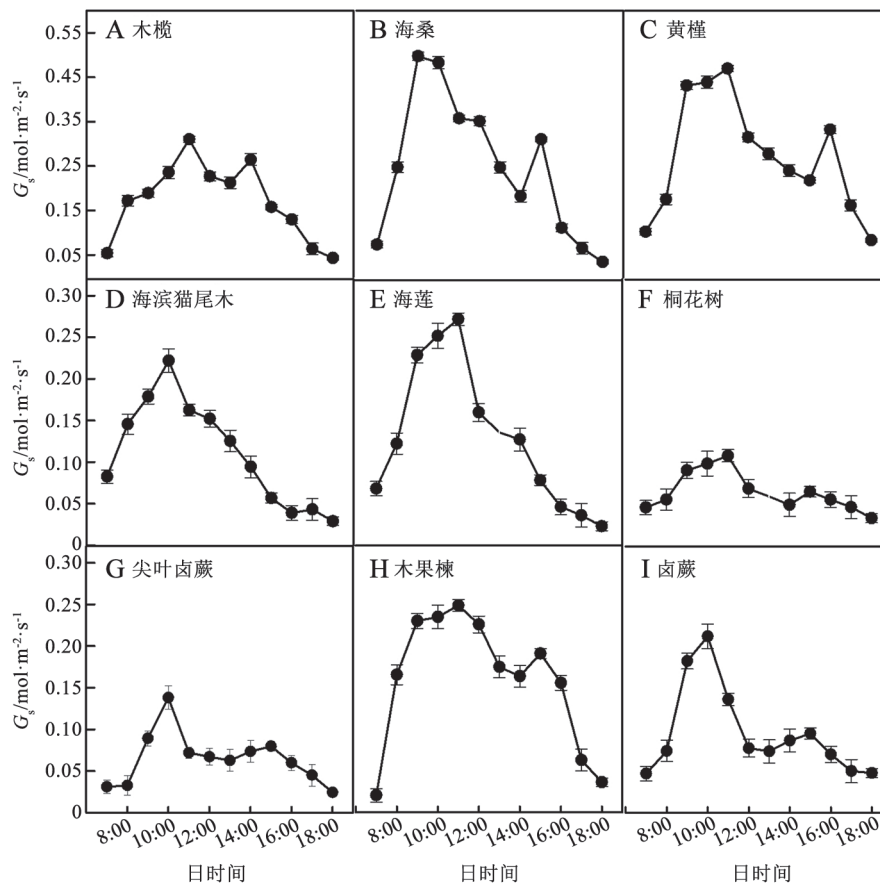


图1 红树林9种植物的 G_s 日变化

Fig.1 The diurnal variation of G_s in the nine species of mangrove forests

异(表2)。 G_{\max} 最大的为海桑, 达到 $0.498 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 最小的是桐花树, 仅为 $0.098 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 且除海莲、木果楝两者无显著差异外, 其余种间均存在显著差异。红树林植物的 Ψ_{pd} 变化范围在 $-2.33\sim-0.79$

MPa, Ψ_{min} 变化范围也比较大($-1.09\sim-3.00$ MPa), 且 Ψ_{pd} 较高的树种也往往具有较高的 Ψ_{min} (表2)。海桑具有最高的 K_{leaf} ($3.82 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$), 约为最低的尖叶卤蕨($1.04 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$)的3.5倍。

表2 9种红树林植物的 Ψ_{pd} 、 Ψ_{min} 、 G_{\max} 和 K_{leaf}

Table 2 The Ψ_{pd} , Ψ_{min} , G_{\max} and K_{leaf} for the nine species of mangrove forests

种名	Ψ_{pd} /MPa	Ψ_{min} /MPa	G_{\max} /mol·m ⁻² ·s ⁻¹	K_{leaf} /mmol·m ⁻² ·s ⁻¹ ·MPa ⁻¹
海桑	-0.79 ± 0.06^a	-1.09 ± 0.04^a	0.498 ± 0.013^a	3.82 ± 0.48^b
桐花树	-2.33 ± 0.11^e	-3.00 ± 0.15^c	0.098 ± 0.008^b	1.05 ± 0.16^f
黄槿	-1.32 ± 0.25^{bc}	-1.86 ± 0.12^{bc}	0.467 ± 0.013^b	5.07 ± 0.42^a
海滨猫尾木	-1.26 ± 0.03^b	-2.11 ± 0.13^c	0.218 ± 0.009^c	1.98 ± 0.30^c
木果楝	-1.88 ± 0.13^d	-2.29 ± 0.14^{cd}	0.248 ± 0.017^d	2.58 ± 0.23^c
卤蕨	-1.52 ± 0.16^c	-1.77 ± 0.16^b	0.199 ± 0.011^e	1.20 ± 0.05^f
尖叶卤蕨	-1.86 ± 0.04^d	-2.27 ± 0.06^{cd}	0.138 ± 0.014^e	1.04 ± 0.08^f
海莲	-1.36 ± 0.22^{bc}	-2.10 ± 0.12^c	0.255 ± 0.015^d	2.56 ± 0.21^d
木榄	-1.57 ± 0.04^c	-2.46 ± 0.02^d	0.313 ± 0.007^c	2.46 ± 0.17^d

表中数据为平均值±标准差; 同列数据后标注不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。

9种红树林植物的 G_s 均随着光照强度的增加而增大, 且呈线性正相关的关系(图2), 不同种之间回归线斜率有比较大的差异(图3)。随着大气湿度降低, VPD的增加, 9种植物气孔表现出不同的响应行为(图4)。当VPD升高时, 木榄和海莲两个树种的 G_s 迅速降低, 之后在一定的VPD范围内, 保持相对稳定的状态, 随着VPD的进一步增大, G_s 继续减小(图4-A和B); 海桑以及海滨猫尾木在VPD增大的前期(1~2 kPa), G_s 增大, 而后逐渐降低(图4-C和D);

而黄槿、桐花树、尖叶卤蕨、卤蕨以及木果楝5个种, G_s 随着VPD的增加一直呈线性或者指数型增长(图4-E~I)。

9种红树林植物的气孔运动与红树叶片的水力功能有一定联系。气孔对光强(G_s -PAR曲线)的响应斜率与植物的 Ψ_{pd} 呈显著的正相关(图3)。另外, 红树林植物一天中的 G_{\max} 与 Ψ_{pd} (图5-A)以及 Ψ_{min} (图5-B)呈显著正相关, 而且红树林植物的 K_{leaf} 与 G_{\max} 也呈显著的正相关(图6)。

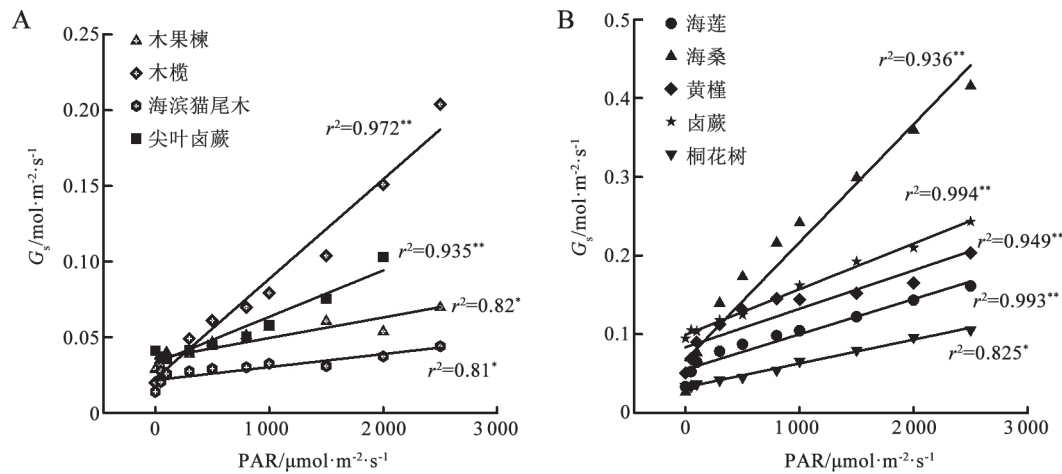


图2 9种红树林植物 G_s 对光强的响应

Fig.2 G_s values in response to light intensity in the nine species of mangrove forests

*表示显著相关($P<0.05$); **表示极显著($P<0.01$)。

讨 论

1 红树林植物气孔对光照和VPD的响应

本研究发现, 9种红树林植物随着有效辐射的增强, G_s 均线性增加(图2), 这与多个前人研究结果一致(左应梅等2011; 王建林2009; Echer和Rosolem 2015)。红树林植物长期生长在光强高、温度高的海边, 当一天中的光照逐渐增大时, 叶片 G_s 的增大一方面能够加强植物的气体交换, 利于有机物的积累; 另外一方面, G_s 的增大能够促进植物的蒸腾作用, 带走热量, 避免高光、高热对植物的生化过程甚至叶片组织造成损伤(孔俊杰等2007)。

本研究发现, 红树林植物的 Ψ_{pd} 与气孔对光强的敏感性呈正相关(图3)。水势状况良好(水势高)的植物可以更快地补充叶片的蒸腾失水以保证植

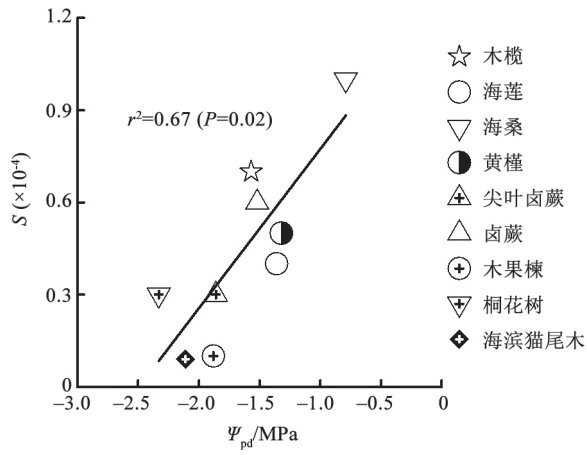


图3 红树林9种植物 Ψ_{pd} 与 G_s -PAR斜率(S)的关系
Fig.3 The relationship between Ψ_{pd} and slope of G_s -PAR (S) in the nine species of mangrove forests
*表示显著相关($P<0.05$)。

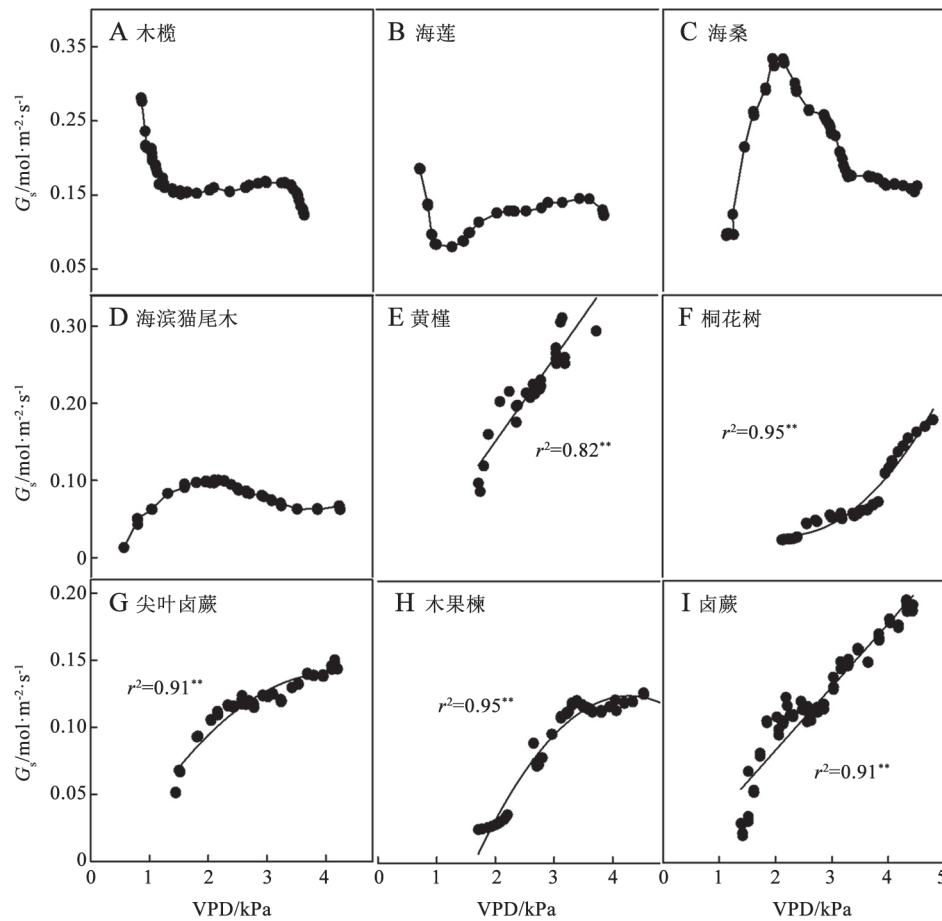


图4 红树林9种植物 G_s 对VPD的响应
Fig.4 The response of G_s to the VPD in the nine species of mangrove forests
**表示极显著相关($P<0.01$)。

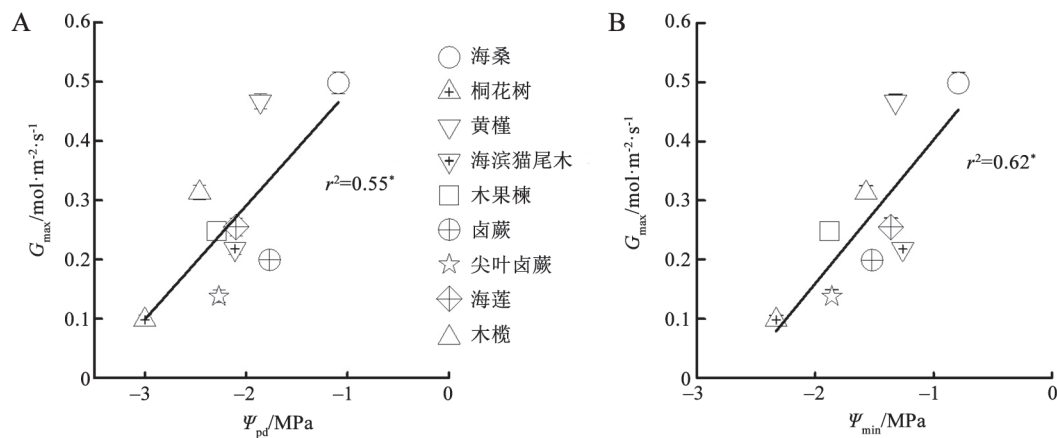


图5 红树林植物 G_{\max} 与 Ψ_{pd} 以及 Ψ_{\min} 的关系

Fig.5 The relationship of G_{\max} with Ψ_{pd} and Ψ_{\min} in the plants of mangrove forests

*表示显著相关($P < 0.05$)。

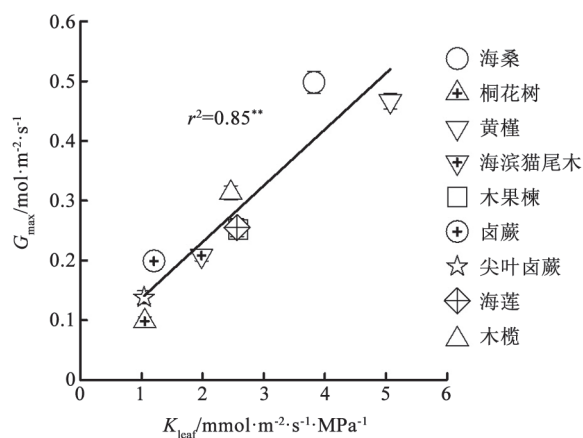


图6 红树林植物 K_{leaf} 与 G_{\max} 的关系

Fig.6 The relationship between K_{leaf} and G_{\max} in the plants of mangrove forests

**表示极显著相关($P < 0.01$)。

物较高的 G_s (Sack和Frole 2006)。 Ψ_{pd} 的高低决定着保卫细胞初始的膨压状态,进而决定着气孔开张的阻力程度。因此, Ψ_{pd} 越高的植物,往往比其他植物能够尽可能快地张开气孔进行有机物的积累;海桑的 Ψ_{pd} 在9种红树林植物中最高,在 G_s 日变化中也最早达到最大值(图1-B)。Oren等(1999)的研究发现,在VPD较高的情况下, G_s 随VPD呈对数下降, G_s 与 $\ln VPD$ 回归线的斜率与VPD为1 kPa时的 G_s 值呈正相关,即 G_{\max} 高的植物的气孔对大气环境的变动响应越敏感;这与本研究的发现相一致。

从气孔对VPD的响应状况来看,许多研究表

明,VPD的升高将会诱导气孔的关闭(Juhrbandt等2004; Brodribb和McAdam 2011; Marchin等2014; Zhu等2015);这种规律不但体现在叶片水平上,在整个植株的冠层水平也有发现(Ward等2015; Renninger等2015)。本研究中的木榄和海莲两个树种(图4-A和B)和上述规律类似,当VPD升高时,植物通过减小 G_s 来降低蒸腾,这种调节模式有助于植物应对短时的干旱胁迫(郭瑶琳等2014)。海桑以及海滨猫尾木(图4-C和D)在VPD升高的初期, G_s 虽有所增大,这可能是保卫细胞由于刚性的蒸腾需求机械拉伸所导致的,并非是其生理调节,稍后 G_s 随VPD升高而降低,因此这两个种还是符合高VPD诱导气孔关闭的规律。而黄槿、桐花树等其余5个种的 G_s 与VPD呈线性或者指数性正相关,表现出截然不同的响应行为(图4-E~I)。这种现象在其他人的研究也有报道(李向义等2004; Niglas等2015);覃盈盈等人(2009)在中潮滩红树林下生长的互花米草(*Spartina alterniflora*)中发现,空气相对湿度在由93%降低到48%的过程中,即VPD逐渐升高时,其 G_s 也呈上升趋势。造成上述响应行为不同的原因可能与植物叶片结构有关。厚而肉质的叶片,具有发达的储水组织,当外界环境干燥时,短暂的失水不会对这类叶片水势造成显著影响,因此气孔处于持续开张的状态;而薄且纸质化的叶片,保卫细胞水势容易受到蒸腾的影响,这类叶片往往会随着外界干燥较快地关闭气孔(Meinzer等2009; Wittenberghe等2012)。田尚青等(2016)的研

究发现, 桐花树、黄槿、木果楝、卤蕨存在明显的内皮层以及排列紧密的海绵组织, 储水能力较强; 这在一定程度上能够解释本研究发现的这几个种的特殊响应行为(图4)。

另外一方面, 气孔对VPD的不同响应行为也可能与植物的水分利用策略(等水势与异水势)有关(Klein 2014)。当遭受干旱时, 等水势植物的日最小叶水势相对恒定, 而异水势植物日最小水势则随着土壤水分的减少而降低(Martínezvilalta等2014)。这种等水与异水行为的差异可归因于气孔对植物体内脱落酸(abscisic acid, ABA)的响应不同(刘利民等2008; Mcadam和Brodribb 2016)。采用等水势策略的植物, 叶片水势降低时, ABA快速积累, 气孔对植物体内ABA响应显著, 气孔迅速关闭。而采用异水势策略的植物, 叶片内ABA不随水势的变化而及时变化, 能够维持气孔开张, 忍受叶片水势一定程度上的降低(Mcdowell等2008)。在本研究中, G_s 随VPD升高而增大的有可能是异水势策略, 而其他两种气孔响应模式的植物可能是等水势策略。但是, 由于本研究仅仅测定了单叶, 不能反映整株叶片气孔响应的行为, 这些推测还需要进一步研究验证。

2 红树林植物水力特征与气孔运动的协调

本研究发现红树林植物的 Ψ_{pd} 以及 Ψ_{min} 均与植物一天中最大的 G_s 呈显著正相关(图5), 这与Franks等人(2007)对桉树(*Eucalyptus robusta*)的研究结果一致。叶片蒸腾失水时, Ψ_{pd} 越高的植物往往能够保证叶片较好的水分状况, 进而有利于植物体达到更大的 G_s 以及光合作用。虽然在清晨到中午的时间段内不同种的红树林植物蒸腾失水情况不同, 但是 Ψ_{pd} 奠定了植物体起初的水分基础。 Ψ_{pd} 越高的红树植物往往拥有更高的 Ψ_{min} (表2), 因此 Ψ_{pd} 与 G_{max} 的相关关系(图5-A)和 Ψ_{min} 与 G_{max} (图5-B)的相关关系是一致的。植物的水分运输能力决定了叶片在蒸腾失水过程中能否得到有效的水分补充(章永江2011; Hernandez等2016)。本研究中的 K_{leaf} 与 G_{max} 呈显著的正相关(图6), 与Brodribb和Jordan(2008)的研究结果一致, 说明红树的 K_{leaf} 与气孔运动存在协调关系。 K_{leaf} 的大小决定了将水分供应到各个细胞包括保卫细胞的速率。假如 G_s 大, 蒸腾失水强烈, 而保卫细胞得不到有效的水分补充, 那么这种高 G_s 的状态将不能维持。

红树林植物 G_s 会随着光强的增强而线性增加。当外界环境干燥时, 有些红树林植物(海莲、木榄等)为了维持水分平衡, 通过快速的关闭气孔来达到保水的目的。而另外一些红树林植物种(黄槿、木果楝等)在保水与光合作用之间, 优先选择了后者, 较短时间的失水并不会对植物生理过程造成影响。红树之所以采用不同的响应策略, 一方面可能与红树林植物叶片的解剖结构(储水组织)有关, 另一方面也可能与植物的水分利用策略(等水势、异水势)有联系。另外, 本研究还证实了在红树林植物中气孔运动行为与叶片水分关系特征之间存在协调关系。

参考文献

- Araújo WL, Fernie AR, Nunesnesi A (2011). Control of stomatal aperture: a renaissance of the old guard. *Plant Signal Behav*, 6 (9): 1305–1311
- Brodribb TJ, Feild TS, Jordan GJ (2007). Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiol*, 144 (4): 1890–1898
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2008). Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. *Plant Cell Environ*, 31 (11): 1557–1564
- Brodribb TJ, Mcadam SA (2011). Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*, 331 (6017): 582–585
- Chen Y, Liu KD, Li HL, Xu FH, Zhong JD, Cheng XL (2014). Leaf structures and stress resistance in five mangrove species. *J Northeast For Univ*, 42 (7): 24–31 (in Chinese with English abstract) [陈燕, 刘楷栋, 黎海利, 许方宏, 钟军弟, 成夏岚(2014). 5种红树植物的叶片结构及其抗性比较. *东北林业大学学报*, 42 (7): 24–31]
- Echer FR, Rosolem CA (2015). Cotton leaf gas exchange responses to irradiance and leaf aging. *Biol Plantarum*, 59 (2): 366–372
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant Cell Environ*, 30 (1): 19–30
- Giday H, Fanourakis D, Kjaer KH, Fomsgaard IS, Ottosen CO (2014). Threshold response of stomatal closing ability to leaf abscisic acid concentration during growth. *J Exp Bot*, 65 (15): 4361–4370
- Guo YL, Wang JB, Ding B, Li M, Chen SJ, Zhang WG, Huang GZ, Xie XD (2014). Regulation of stomatal movement under low atmospheric humidity. *Plant Physiol J*, 50 (8): 1144–1150 (in Chinese with English abstract) [郭瑶琳, 王俊斌, 丁博, 李明, 陈帅君, 张卫国, 黄国中, 谢晓东(2014). 低空气湿度下气孔运动的调控. *植物生理学报*, 50 (8): 1144–1150]
- Hernandez-Santana V, Rodríguez-Domínguez CM, Fernández JE, Díaz-Espejo A (2016). Role of leaf hydraulic conductance in

- the regulation of stomatal conductance in almond and olive in response to water stress. *Tree Physiol*, 36 (6): 725–735
- Huber K, Vanderborcht J, Javaux M, Vereecken H (2015). Simulating transpiration and leaf water relations in response to heterogeneous soil moisture and different stomatal control mechanisms. *Plant Soil*, 394 (1): 109–126
- Juhrbandt J, Leuschner C, Hölscher D (2004). The relationship between maximal stomatal conductance and leaf traits in eight Southeast Asian early successional tree species. *For Ecol Manage*, 202 (202): 245–256
- Klein T (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Funct Ecol*, 28 (6): 1313–1320
- Kong JJ, Jia LM, Li GD (2007). Advances in the researches of exterior effect factors on tree water consumption. *World For Res*, 20 (1): 16–21 (in Chinese with English abstract) [孔俊杰, 贾黎明, 李广德(2007). 影响树木蒸腾耗水的外部因子研究进展. *世界林业研究*, 20 (1): 16–21]
- Li JY, Zhao CY, Yan YY, Sheng Y, Yu B, Peng G (2014). Response of *Populus euphratica* seedlings to photosynthesis-light under salt stress. *Arid Zone Res*, 31 (4): 728–733 (in Chinese with English abstract) [李菊艳, 赵成义, 闫映宇, 盛钰, 于波, 彭刚(2014). 不同盐分梯度下胡杨幼苗的光合-光响应特征. *干旱区研究*, 31 (4): 728–733]
- Liu LM, Qi H, Luo XL, Zhang X (2008). Coordination effect between vapor water loss through plant stomata and liquid water supply in soil-plant-atmosphere continuum (SPAC): a review. *Chin J Appli Ecol*, 19 (9): 2067–2073 (in Chinese with English abstract) [刘利民, 齐华, 罗新兰, 张旋(2008). 植物气孔气态失水与SPAC系统液态供水的相互调节作用研究进展. *应用生态学报*, 19 (9): 2067–2073]
- Li XY, Zhao Q, He XY, Lin LS (2004). The physiological and ecological characteristics of moisture in two plant species at the foreland of Qira Oasis. *Arid Zone Res*, 21 (2): 171–174 (in Chinese with English abstract) [李向义, 赵强, 何兴元, 林丽莎(2004). 策勒绿洲前沿两种植物的水分生理生态特征. *干旱区研究*, 21 (2): 171–174]
- Liu YY, Song J, Wang M, Li N, Niu CY, Hao GY (2015). Coordination of xylem hydraulics and stomatal regulation in keeping the integrity of xylem water transport in shoots of two compound-leaved tree species. *Tree Physiol*, 35 (12): 1333–1342
- Marchin RM, Dunn RR, Hoffmann WA (2014). Are winter-active species vulnerable to climate warming? A case study with the wintergreen terrestrial orchid, *Tipularia discolor*. *Oecologia*, 176 (4): 1161–1172
- Martínezvilalta J, Poyatos R, Aguadé D, Retana J, Mencuccini M (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New Phytol*, 204 (1): 105–115
- Mcadam SA, Brodribb TJ (2012). Fern and lycophyte guard cells do not respond to endogenous abscisic acid. *Plant Cell*, 24 (4): 1510–1521
- Mcadam SA, Brodribb TJ (2013). Ancestral stomatal control results in a canalization of fern and lycophyte adaptation to drought. *New Phytol*, 198 (2): 429–441
- Mcadam SA, Brodribb TJ (2016). Linking turgor with ABA biosynthesis: implications for stomatal responses to vapour pressure deficit across land plants. *Plant Physiol*, 171 (3): 2008–2016
- Mcadam SA, Sussmilch FC, Brodribb TJ (2015). Stomatal responses to vapour pressure deficit are regulated by high speed gene expression in angiosperms. *Plant Cell Environ*, 39 (3): 485–491
- Mcdowell N, Pockman WT, Allen CD (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytol*, 178 (4): 719–739
- Meinzer FC, Johnson DM, Lachenbruch B, McCulloh KA, Woodruff DR (2009). Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Funct Ecol*, 23 (5): 922–930
- Meinzer FC, McCulloh KA (2013). Xylem recovery from drought-induced embolism: where is the hydraulic point of no return? *Tree Physiol*, 33 (4): 331–334
- Nardini A, Salleo S, Raimondo F (2003). Changes in leaf hydraulic conductance correlate with leaf vein embolism in *Cercis siliquastrum* L. *Trees*, 17 (6): 529–534
- Nguye HT, Stanton DE, Schmitz N, Farquhar GD, Ball MC (2015). Growth responses of the mangrove *Avicennia marina* to salinity: development and function of shoot hydraulic systems require saline conditions. *Ann Bot*, 115 (3): 397–407
- Niglas A, Alber M, Suur K, Jasińska AK, Kupper P, Sellin A (2015). Does increased air humidity affect stomatal morphology and functioning in hybrid aspen? *Botany*, 93 (4): 243–250
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N, Schäfer KVR (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell Environ*, 22 (12): 1515–1526
- Qin YY, Gan XM, Jiang XX, Li JW, Wei F, Liang SC (2009). Dynamics in leaf stomatal conductance of *Spartina alterniflora* in mangrove habitats. *Chin J Ecol*, 28 (10): 1991–1995 (in Chinese with English abstract) [覃盈盈, 甘肖梅, 蒋潇潇, 李军伟, 韦锋, 梁士楚(2009). 红树林生境中互花米草气孔导度的动态变化. *生态学杂志*, 28 (10): 1991–1995]
- Renninger HJ, Carlo NJ, Clark KL, Schäfer KV (2015). Resource use and efficiency, and stomatal responses to environmental drivers of oak and pine species in an Atlantic Coastal Plain forest. *Front Plant Sci*, 6: 1–16
- Sack L, Frole K (2006). Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rainforest trees. *Ecology*, 87 (2): 483–491
- Simonin KA, Burns E, Choat B, Barbour MM, Dawson TE, Franks PJ (2015). Increasing leaf hydraulic conductance with transpiration rate minimizes the water potential drawdown from stem to leaf.

- J Exp Bot, 66 (5): 1303–1315
- Sperry JS, Venturas MD, Anderegg WR, Mencuccini M, Mackay DS, Wang Y, Love DM (2016). Predicting stomatal responses to the environment from the optimization of photosynthetic gain and hydraulic cost. *Plant Cell Environ*, doi: 10.1111/pce.12852
- Tian SQ, Zhu SD, Zhu JJ, Shen ZZ, Cao KF (2016). Impact of leaf morphological and anatomical traits on mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance in mangrove plants. *Plant Sci J*, 34 (6): 909–919 (in Chinese with English abstract) [田尚青, 朱师丹, 朱俊杰, 申智骅, 曹坤芳(2016). 红树林植物叶片形态和解剖特征对叶肉导度、叶片导水率的影响. *植物科学学报*, 34 (6): 909–919]
- Wang JL (2009). Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of oat to light intensity and CO₂ concentration and its modeling. *Acta Agric Bor-Sin*, 24 (3): 134–137 (in Chinese with English abstract) [王建林(2009). 燕麦叶片光合速率、气孔导度对光强和CO₂的响应与模拟. *华北农学报*, 24 (3): 134–137]
- Ward EJ, Domec JC, Laviner MA, Fox TR, Sun G, McNulty S, King J, Noormetsa A (2015). Fertilization intensifies drought stress: water use and stomatal conductance of *Pinus taeda* in a midrotation fertilization and throughfall reduction experiment. *For Ecol Manage*, 355: 72–82
- Wittenberghe SV, Adriaenssens S, Staelens J, Verheyen K, Samson R (2012). Variability of stomatal conductance, leaf anatomy, and seasonal leaf wettability of young and adult European beech leaves along a vertical canopy gradient. *Trees*, 26 (5): 1427–1438
- Xu P, Li J, Lv HY, Li YJ, Zhang X (2014). Effect of salicylic acid on stomata aperture of epidermis in *Ammodendron argenteum* cotyled under drought stress. *Plant Physiol J*, 50 (4): 510–518 (in Chinese with English abstract) [徐萍, 李进, 吕海英, 李永洁, 张侠(2014). 干旱胁迫下水杨酸对银沙槐子叶表皮气孔开度的影响. *植物生理学报*, 50 (4): 510–518]
- Zhang YJ (2011). The relationship between plant water relations and photosynthesis, and the influence of environmental factors [Doctoral Thesis]. Bei Jing: University of Chinese Academy of Sciences (in Chinese with English abstract) [章永江(2011). 植物光合水分关系及环境条件对其的影响[博士论文]. 北京: 中国科学院大学]
- Zhu LW, Zhao P, Wang Q, Ni GY, Niu JF, Zhao XH, Zhang ZZ, Zhao PQ, Gao JG, Huang YQ, et al (2015). Stomatal and hydraulic conductance and water use in a eucalypt plantation in Guangxi, southern China. *Agric For Meteorol*, 202: 61–68
- Zuo YM, Chen QB, Deng QQ, Tang J, Luo HW, Wu TK, Yang ZF (2011). Effects of soil moisture, light, and air humidity on stomatal conductance of *cassava*. *Chin J Ecol*, 30: 689–693 (in Chinese with English abstract) [左应梅, 陈秋波, 邓权权, 唐建, 罗海伟, 巫铁凯, 杨重法(2011). 土壤水分、光照和空气湿度对木薯气孔导度的影响. *生态学杂志*, 30: 689–693]

Stomatal responses to environmental factors and its coordination with hydraulic functions in plants of mangrove forests

SI Huai-Tong^{1,2}, YU Tian-Hui^{1,2}, GUAN Xin-Yi^{1,2}, JIANG Guo-Feng^{1,2}, CAO Kun-Fang^{1,2,*}

¹Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China;

²State Key Laboratory of Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Nanning 530004, China

Abstract: Plants of mangrove forests grow in circumstances with high salinity and high light density, and it is hardly understood the behavior of their stomatal response to the fluctuation of environmental factors and the relationship between their stomata movement and hydraulic function. In this study, nine species of mangrove forests were used to study the response curves of their stomatal conductance (G_s) to different transient light densities and vapor pressure deficit (VPD), diurnal variation of stomatal conductance, predawn water potential (Ψ_{pd}), midday water potential (Ψ_{min}) and leaf hydraulic conductance (K_{leaf}). The results showed that the stomatal conductance increased linearly with the increase in light intensity, and the sensitivity of stomatal response to light was correlated with Ψ_{pd} . Moreover, with the increase in transient VPD, the nine species displayed three different modes of stomatal response: (1) continuously increasing G_s ; (2) increasing G_s at rather low VPD and then decreasing G_s ; (3) decreasing G_s at low VPD and then remaining a low G_s with further increasing of VPD. These different stomatal response modes might be related to leaf anatomical structure and water use strategies. In addition, we also found that G_{max} was significantly linearly correlated with Ψ_{pd} and Ψ_{min} . This indicates that higher water potential status could help plants to achieve higher stomatal opening. Moreover, we also found that there was significant positive correlation between K_{leaf} and G_{max} , indicating the coordination between stomatal behavior and hydraulic function in mangrove plants.

Key words: plant of mangrove forests; stomatal conductance; vapor pressure deficit; water potential; leaf hydraulic conductance

Received 2016-12-01 Accepted 2017-03-13

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31670406) and Distinguished Scholars Project from Guangxi University (Grant No. XDZ120929).

*Corresponding author (E-mail: kunfangcao@gxu.edu.cn).