

红海榄红树林的蒸腾作用与生态因子的关系

林 鹏 陈荣华 雷泽湘

(厦门大学生物学系, 厦门 361005)

摘 要

在海南东寨港应用气孔计对红海榄红树群落的蒸腾速率、气孔导度和几个生态因子日变化同步进行测定。在 12 月 19 日晴天条件下, 冠层叶的蒸腾作用上午 10—11 时达到最高值 $4.27 - 4.34 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 午间蒸腾速率下降。群落总蒸腾速率与光合有效辐射、叶内外水汽压差、气温、相对湿度、叶温和风速等因子的复相关达到极显著; 对蒸腾速率影响显著的生态因子是光合有效辐射, 相对湿度和叶内外水汽压差。红海榄群落日平均蒸腾速率为 $2.502 \text{ g H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 其中冠层叶的蒸腾占总量的 63%。

关键词: 红树林; 红海榄; 蒸腾作用; 生态因子

红树林是分布在热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落, 盐渍和缺氧的土壤造成了红树植物的水分胁迫。红树植物的这种逆境生理现象已受到生理生态学研究者的关注^[2,3,4,8], 并试图从盐分对生理过程的影响来了解红树植物对逆境环境的适应方式。在高盐分的土壤条件下, 红树植物对水分的吸收和利用是其生存的先决条件, 但对红树植物的水分动态研究尚未深入开展, 而分析水分散失过程和影响因子是理解红树植物水分利用的基础。本试验通过在自然条件下对红海榄群落不同层次叶的蒸腾速率日变化的测定, 分析影响红树林水分散失的主要因子, 这不仅在理论上有助于确定红树植物对水分胁迫的适应, 而且对于选择宜林地和引种合适的红树植物也有一定的实践意义。

材料与方 法

本试验样地位于海南琼山东寨港红树林自然保护区, 东经 $110^{\circ}24'$, 北纬 $19^{\circ}51'$, 年均温 23.80°C , 年雨量 1698mm , 月最低气温 15.1°C 。红海榄 (*Rhizophora Stylosa* Griff.) 属红树科植物, 是我国红树林的主要种类, 也是本试验地的唯一优势种。该地红海榄群落高 3m , 叶面积指数 3.2 。每日高潮期, 海水浸润 2 次。红树植物根部的土壤为含盐水分所饱和, 土壤表层含盐量 14.2% 。

在 1990 年 12 月测定日变化, 从上午 8 时至下午 6 时进行, 将红海榄群落分为三层 (每层高 1m), 用美制 LI-1600 稳态气孔计 (Porometer) 测定叶片蒸腾速率, 每层测定 5-8

个重复,同时测定气孔导度、光合有效辐射、叶温、大气相对湿度、气温和风速,并计算叶内外水汽压饱和差。野外记录的数据在微机上打印,数据的多元回归由PC微机统计软件完成。

结果与讨论

一、红海榄蒸腾速率的日变化

测定蒸腾速率的日变化反映了蒸腾速率的波动,12月19日(晴天)红海榄树冠蒸腾速率的日变化测定结果见图1。测定日天气晴朗,一天中蒸腾速率变化很大,上午8时的

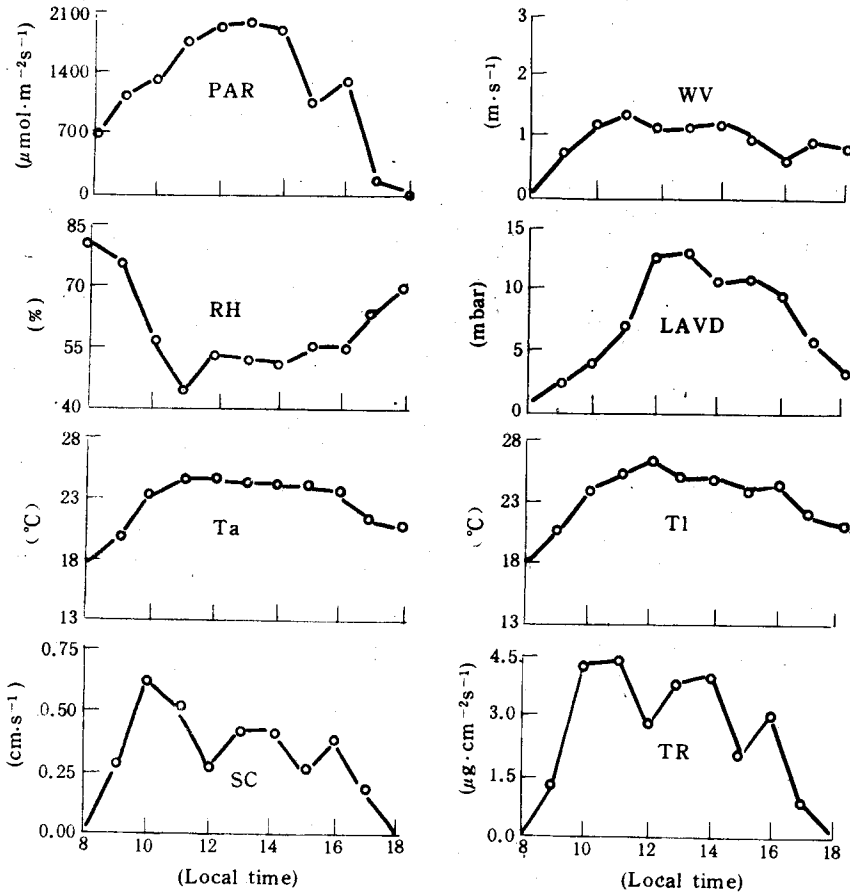


图1 红海榄林冠层叶蒸腾速率、气孔导度和生态因子的日变化(1990年12月19日)

Fig. 1 Diurnal changes of transpiration rate, stomatal conductance and the ecological factors in *Rhizophora stylosa* canopy (December 19, 1990)

PAR: Photosynthetic active radiation; RH: relative humidity; Ta: air temperature; SC: stomatal conductance;

WV: wind velocity; LAVD: Leaf-air vapour pressure difference; Tl: leaf temperature; TR: transpiration rate

大气相对湿度 81%, 叶片有露水少许, 虽有 $560 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光合有效辐射 (PAR), 仍无蒸腾作用。随着 PAR 的增加, 相对湿度的降低, 在上午 10—11 时冠层叶蒸腾速率达到最高值 $4.27-4.34 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 但在中午 12 时 PAR 达到 $1850 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 蒸腾速率却下降至 $2.77 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 随后蒸腾速率有所恢复, 但未达最高, 波动后在 18 时, 日落

后,蒸腾速率降为零。从图 1 可看出,红海榄林冠层叶片的蒸腾曲线为午间供水限制的类型,这可能主要是由气孔的调节作用所致,气孔导度在上午 11 时至 12 时有明显的下降。这由于保卫细胞失水导致气孔开张度的减小和气孔关闭。红树植物生长在高盐分的土壤环境,处于生理干旱状态,对水分蒸腾的反馈调节以避免植物的过度失水。

红树植物气孔导度与光合同化作用有显著的正相关^[1],对红树植物气孔导度日变化的测定,有助于了解红树植物光合作用的日进程。

二、红海榄群落蒸腾速率与环境因子的相关分析

各因子日变化的测定虽变率较大,但它真实地反映生境中各环境因子的跨度。在不同的天气条件下,每日的结果有所不同,但进行数据综合统计分析,则可以获得各因子的关系。用每层叶片水分蒸腾速率乘以该层叶面积系数,求得总和即获得红海榄群落总蒸腾速率。以单位时间、单位土地面积表示该群落植物叶片总水分蒸腾量($\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$)表示。利用三角回归分析,得出各因子间的简单相关关系(表 1)。群落总蒸腾速率、气孔导度与光合有效辐射、叶温、气温和叶内外水汽压差呈显著相关,而与相对湿度呈显著负相关。风速与其它因子之间的联系不显著。植物水分的散失受本身气孔导度的调节,同时也受环境因子中光、温和水等物理因子的影响。光作为主要的生态因子,直接或间接影响植物的蒸腾作用。

表 1 红海榄各生理指标和生态因子的相关矩阵

Table 1 Correlative matrix of physiological indexes in *R. stylosa* and ecological factors

	TR	SC	PAR	TI	Ta	LAVD	RH	WV
TR	1.000	0.791	0.859	0.800	0.401	0.772	-0.817	0.144
SC		1.000	0.689	0.544	0.281	0.418	-0.455	-0.016
PAR			1.000	0.786	0.399	0.726	-0.630	-0.055
TI				1.000	0.600	0.728	-0.625	-0.074
Ta					1.000	0.309	-0.208	-0.129
LAVD						1.000	-0.864	-0.290
RH							1.000	-0.414
WV								1.000

$r_{0.05,47}=0.279$ $r_{0.01,47}=0.361$

Abbreviations are referred to Fig. 1

计算各因子间的相关关系有助于揭示它们之间的内在联系,由于在中午 12 时光合有效辐射和叶内外水汽压差都接近一天的最大值,但气孔导度和蒸腾速率却下降。因此,必须用多元线性回归方程来表示红海榄群落蒸腾速率和几个生态因子的综合关系:

$\text{TR} = 329.18 + 0.12\text{PAR} + 12.68\text{TI} + 1.62\text{Ta} + 12.67\text{LAVD} - 7.72\text{RH} + 5.73\text{WV}$ 复相关系数 $r = 0.9431$ F 检验值 $= 56.30$, $F_{0.01,6,42} = 3.33$

回归方程的 F 值检验达到极显著水平,表明红海榄群落的蒸腾速率与各生态因子的综合变化密切相关,通过测定环境因子,可预测红树林水分散失的状态。

对多元回归方程的偏相关系数进行 t 检验得出各因子与群落蒸腾速率的相关程度, t 检验结果见表 2。对红海榄群落蒸腾速率影响极显著水平的因子是光合有效辐射和相对湿度,达显著水平的因子是叶内外水汽压差,其它因子未达显著水平。在自然条件下,气孔的开放取决于对光的响应,而气孔的开张度直接影响蒸腾速率和气孔导度;此外,光的辐

射效应改变红海榄群落周围环境的热状况和提高了叶温,加剧水分子的扩散,降低大气中的相对湿度,加大了叶内外水汽压差,从而促进了红树群落的蒸腾速率。引起蒸腾的直接原因是从叶肉细胞表面经过细胞间隙、气孔下腔直至外界大气间的水分子浓度梯度,蒸腾作用的过程就是水分子顺浓度梯度扩散的过程,与该过程直接相关的因子是叶内外水汽压差。因此,环境中光、温和水等物理因子都会综合影响红树林的蒸腾速率,达到显著水平的因子是光、相对湿度和叶内外水汽压差。

表 2 偏相关系数的 t 检验值

Table 2 T-test of partial correlative coefficients

Item	PAR	TI	Ta	LAVD	RH	WV
TR	5.633**	1.904	0.581	2.301*	5.171**	0.513

* $t_{0.05,42}=2.019$; ** $t_{0.01,42}=2.700$

三、红海榄群落蒸腾速率的不同天气比较

在不同天气条件下,分层测定的红海榄群落总蒸腾速率的结果列于表 3,图 2 表示蒸腾速率的日进程。红海榄群落三层叶的蒸腾速率不同,0—1m 层的叶全天处于遮荫下,1—2m 层处于半遮荫,而 2—3m 层是冠层。三层中以冠层叶日蒸腾量最大,平均 $1573\text{gH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$,占群落日总量的 63%,这主要是冠层叶片能接受太阳的直接辐射,并暴露于大气中,空气中相对湿度散失快而较低,同时冠层叶的叶面积指数较高,对蒸腾量有直接影响。

表 3 不同天气条件下红海榄群落的蒸腾速率

Table 3 Transpiration rate of *R. stylosa* forest in the different weather ($\text{gH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$)

Level height(m)	LAI	Transpiration rate			average	level/total %
		Dec. 19 clear day	cloudy day Dec. 20	Dec. 22		
2—3	1.74	1644	1591	1484	1573	63
1—2	1.10	755	773	742	757	30
0—1	0.36	183	145	188	172	7
Total	3.20	2582	2509	2414	2505	100

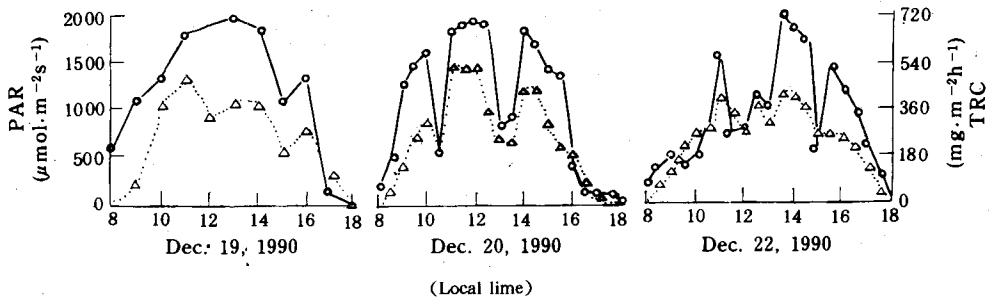


图 2 不同天气条件下红海榄群落蒸腾速率和光合有效辐射的日进程

Fig. 2 Diurnal changes of transpiration rate and PAR in *Rhizophora stylosa* community in different weather

PAR 光合有效辐射,TRC 群落蒸腾速率

以上比较可看出,不同天气条件下,群落日蒸腾总量不同,以晴天(12月19日)为最

高达 $2582\text{gH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$ 。这主要是在晴天树冠层(2—3m)能接受较多的太阳辐射和温度较高等引起蒸腾速率增高。而半遮荫层(1—2m)和荫蔽层(0—1m)叶的蒸腾速率在晴天和多云天没有明显差别。群落日总蒸腾量晴天略高于多云天,约增加 5%,这一差别主要是在不同天气条件下,群落蒸腾有不同的动态规律。在多云天气下,当有云层时,蒸腾速率虽然下降,但蒸腾减弱将缓解水分胁迫,叶片水分能得到补充,随云层的消失,光强增加,气孔开放,蒸腾速率有较大幅度的上升,如 12 月 20 日 11:00 时和 14:00 时蒸腾速率的回升。在多云天气下,群落蒸腾速率随着光量子强度的增强或减弱而加大或减少(图 2)。在晴天,虽无云层的遮荫,但由于过度失水或水分供应不足,群落蒸腾速率在午间则有所下降。因此,红树植物蒸腾动态在不同天气下有不同的规律,既受到植物本身水分状况的调节,也受到土壤有效水分供给和大气生境因子的影响。通过在野外自然条件下进行蒸腾速率的日变化的研究才有助于较全面地了解红树林蒸腾动态的规律。

将现有查到的红树群落蒸腾的资料列于表 4。据 Miller^[6] 计算红树林地中 22% 的蒸散是植物的蒸腾作用,其余部分来源于灌溉农田的。Waisel 等(1986)认为红树植物的枝叶暴露于非常热和极其干燥的大气中,蒸腾速率很高^[9]。从本实验的结果可看出,一天中相对湿度虽然变化较大,但由于红树林周围水环境和潮湿土壤的蒸发作用大,使空气相对湿度较高,即使在高温下,红树林蒸腾作用仍较低^[10]。虽然红树植物的根系一直处于饱和和水的土壤中,但土壤溶液含有较高的盐分,红树植物木质部的水势可低至 -35 至 -60 个大气压^[7],以保持水分的吸收。有的红树植物在根部限制离子吸收,有的通过盐腺分泌蒸腾流带来的多余盐分,因此在超滤和泌盐方面的能量消耗可能也是限制红树植物的蒸腾速率的一个方面。^[5]

表 4 红树群落的蒸腾速率
Table 4 Transpiration rate of mangrove communities

Species	Location	LAI	Transpiration rate ($\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	Reference
<i>Rhizophora mangle</i>	Florida	3.5	2570	Lugo et al (1975) ^[5]
	USA			
<i>Avicennia nitida</i>	Florida	5.1	1568	(1975) ^[5]
	USA			
<i>Rhizophora mangle</i>	Florida	2.46	1200	Miller(1972) ^[6]
	USA			
<i>Rhizophora stylosa</i>	Hainan China	3.2	3502	This paper

本实验对红海榄群落蒸腾量的测定结果与 Lugo 等^[5]在佛罗里达对大红树的测定值相近,但因 Lugo 等的结果是在夏季和冬季测定的平均值,因而本文结果略高于 Lugo 等的测定值。蒸腾速率是一个衡量植物水分状况的相对指标,目前我国尚缺乏相关群落蒸腾量的基本数据以供比较。对测定方法,测定时间和种类特性等仍有待进一步深入研究和比较分析。

参 考 文 献

- [1] Andrews, T. J. et al, Photosynthetic gas exchange properties and carbon isotope ratios of some mangroves in North Queensland. *Physiology and management of mangroves* (ed. by H. J. Teas), Dr. W. Junk Publishers, 1984, 15—23
- [2] Ball, M. C. and Farquhar, G. D. , Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiology*, 1984, 74: 1—6
- [3] Ball, M. C. and Farquhar, G. D. , Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. *Plant Physiology*, 1984, 74: 7—11
- [4] Burchett, M. D. et al. , Salinity, growth and root respiration in the grey mangrove, *Avicennia marina*, *Physiol. Plant.*, 1984, 60: 113—118
- [5] Lugo, A. E. et al. , Diurnal rate of photosynthesis, respiration and transpiration in mangrove forests of South Florida. *Tropical ecological systems* (eds. by F. B. Golley et al.), Springer-Verlag, N. Y. , 1975 335—350
- [6] Miller, P. C. , Bioclimate, leaf temperature, and primary production in red mangrove canopies in south Florida. *Ecology*, 1972, 53:22—45.
- [7] Scholander, P. F. et al. , Sap pressure in vascular Plants, *Science*, 1965, 148:339—346.
- [8] Sternberg, L. S. and Swart, P. K. , Utilization of freshwater and ocean water by coastal plants of Southern Florida, *Ecology*, 1987, 68: 1898—1905.
- [9] Waisel, Y. et al. , Salt balance of leaves of the mangrove *Avicennia marina*, *Physiol. Plant.*, 1986, 87:67—72.
- [10] Walter, H. , *Ecology of tropical and subtropical vegetation*, Edinburgh: Oliver & Boyd. 1971.

RELATIONSHIP BETWEEN TRANSPIRATION OF *RHIZOPHORA STYLOSA* MANGROVE FOREST AND ECOLOGICAL FACTORS

Lin Peng, Chen Ronghua and Lei Zexiang
(Department of Biology, Xiamen University, Xiamen 361005)

Abstract

Diurnal changes of transpiration rate and stomatal conductance in *Rhizophora stylosa* Griff. mangrove forest and some ecological factors were determined by porometer in Hainan. In the sunny day in December, transpiration rate of the forest canopy reached its peak between 10 to 11 o'clock at $4.27-4.34 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}\text{s}^{-1}$, and decreased at noon. It was shown that the complex correlation between transpiration rate of community and ecological factors, i. e. , photosynthetic active radiation (PAR), leaf-air vapour pressure difference, air temperature, relative humidity and leaf temperature, was very significant. The critical factors affecting transpiration rate of the community were PAR, relative humidity and leaf-air vapour pressure difference. The average of total transpiration rate of *R. stylosa* forest was $2502 \text{ g H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$, of which the transpiration rate of the canopy accounted for 63%.

Key words: Mangrove; *Rhizophora stylosa*; Transpiration; Ecological factor