

小叶榕气生根气体交换特征及影响因子研究

刘丽莹^{1*}, 付祥钊¹, 罗志强², 郭新想¹

(1. 重庆大学城市建设与环境工程学院, 重庆 400045; 2. 深圳市建筑科学研究院, 广东 深圳 518049)

摘要: 用 LI-6400XT 便携式光合仪测定了小叶榕(*Ficus microcarpa* L. f.)气生根的气体交换特征。结果表明气生根具有呼吸、蒸腾作用和空气吸湿作用。影响气生根呼吸作用的因素为年龄 > 空气温度 > 光强 > 相对湿度;影响蒸腾作用的因素为年龄 > 相对湿度 > 空气温度 > 光照。年龄小的气生根的呼吸和蒸腾作用较强,年龄大的尤其是木质化程度较高的气生根的呼吸作用较小,水分的释放(蒸腾作用)转变为水分的吸收(吸湿作用)。年龄小的气生根的 CO₂交换率与温度呈线性关系,温度越高,CO₂交换率越大,呼吸越强;H₂O交换率与相对湿度呈线性关系,相对湿度越大,H₂O交换率越小,蒸腾越弱;年龄大的成熟气生根的H₂O交换率与空气相对湿度呈线性关系,相对湿度越大,H₂O交换率越小,蒸腾越小。

关键词: 小叶榕; 气生根; 呼吸作用; 蒸腾作用; 吸湿作用

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2011)01-0045-06

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.01.006

Gas Exchange Characteristics of Aerial Root and Affecting Factors of *Ficus microcarpa* L. f.

LIU Li-ying^{1*}, FU Xiang-zhao¹, LUO Zhi-qiang², Guo Xin-xiang¹

(1. Urban Construction and Environment Engineering College of Chongqing University, Chongqing 400045, China;

2. Shenzhen Institute of Building Research, Shenzhen 518049, China)

Abstract: The gas exchange characteristics of aerial roots of *Ficus microcarpa* L. f. were measured by using LI-6400XT portable photosynthesis system. The results showed that the aerial roots had obvious respiration and transpiration function. The effect factors on respiration were in order of root age > air temperature > light intensity > relative humidity by orthogonal experiment, and root age > relative humidity > air temperature > light intensity for transpiration. The young aerial root had higher respiration and transpiration rates than the old roots, which highly lignified old aerial roots had low respiratory rate, their transpiration turned to absorption of moisture from air. On the basis of single-factor-analysis, the CO₂ exchange rate and H₂O exchange rate of young aerial root had linear relationship with temperature and relative humidity, respectively. The higher of temperature, the higher of the CO₂ exchange rate, the the stronger of the respiration, the higher of relative humidity, the smaller of the H₂O exchange rate and transpiration. The H₂O exchange rate of old mature aerial root had linear relationship with air relative humidity, the higher of relative humidity, the smaller of the H₂O exchange rate and transpiration.

Key words: *Ficus microcarpa* L. f.; Aerial roots; Respiration; Transpiration; Moisture absorption

小叶榕(*Ficus microcarpa* L. f.)又称细叶榕,常绿大乔木,高 20~30 m,分布于我国广东、广西、福建、台湾、浙江、云南、贵州和重庆等地;印度、缅甸

和马来西亚也有分布^[1]。榕树具大量下垂状气生根,它是榕树为了适应湿热环境而形成具有呼吸、吸收以及支撑功能的特殊器官^[2-3]。它的气生根每

收稿日期: 2010-05-17 接受日期: 2010-07-27

基金项目: 国家十一五科技支撑计划项目(2006BAJ01A02-04-04)资助

作者简介: 刘丽莹(1983.1~), 博士研究生, 研究方向为城市生态与建筑节能

* 通讯作者 Corresponding author, email: liyingliu83118@yahoo.cn

年都会生长,生育温度为 23 ~ 32℃,且雨后生长较快。悬垂的气生根能从潮湿的空气中吸收水分,气生根落到地面会钻进土里,吸收土壤中的水分和养分,形成新的枝干,以支撑榕树日益扩大的树冠。榕树因其树性强健,绿荫蔽天,为低维护性的高级遮荫树、行道树、园景树、防火树、防风树、绿篱树,是景观利用最广泛的树种。气生根是一种变态根,以前对其解剖结构研究较多^[4-6],近来的研究表明气生根具有呼吸^[7]、碳固定^[8]和空气吸水 and 保水能力^[9-12],但有关其气体交换特性的研究未见报道。本文研究小叶榕气生根的气体交换特征,为深入了解气生根的生理生态功能和环境生态效应提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

在深圳市福田区中康公司附近的中康公园及路旁,选择生长状况良好的 3 棵小叶榕 (*Ficus microcarpa* L. f.) 气生根。从外观上区分,气生根尖端为新生部分,呈白色或淡黄色,年龄定为 1;气生根中部慢慢老化,外观呈黄色,年龄定为 2;气生根上部有褐色的类似树皮的木质层,年龄定义为 3。选择小叶榕生长旺季的 2010 年 4 月,无风天气进行气生根的气体交换及环境因子测定。每棵选择相同年龄的气生根 3 根,每根重复测量 3 次。

1.2 CO₂ 交换率与 H₂O 交换率的测定

利用 LI-6400XT(美国 LI-COR 公司)便携式光合作用测试系统,采用开放式气路,接配标准叶室 (2 cm × 3 cm),加装 6400-2B 红/蓝光源,测试小叶榕气生根 CO₂ 交换率 (CER, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹) 和 H₂O 交换率 (HER, mmol H₂O m⁻² s⁻¹)。由于单根气生根的生理活动较弱,为减小数据波动,将实验流量调小至 100 μmol s⁻¹。实验中,将气生根如图 1 所示夹入叶室,因气生根不能完全覆盖叶室,暴露于叶室中的气生根的实际面积为 3 × C cm² (C 为气生根横截面周长)。数据处理时重新输入实际面积修正测试结果。

1.3 正交试验设计

选择温度、相对湿度、光照强度和气生根年龄作为影响因素。每个因素确定 3 个水平,各因素水平见表 1,按 L₉(3⁴) 正交表进行实验。

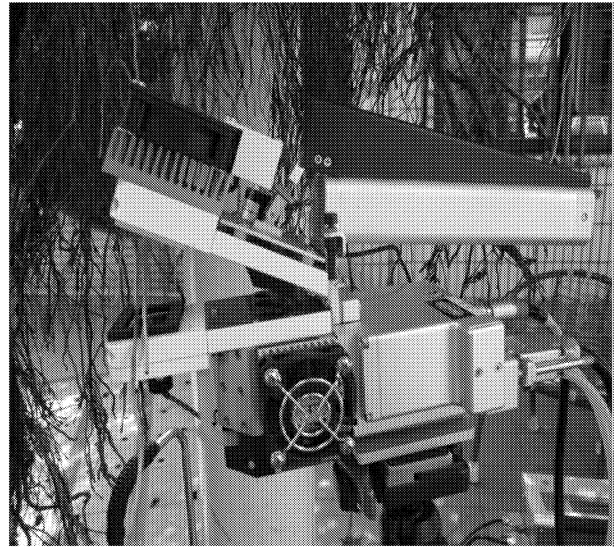


图 1 气生根放置方式

Fig. 1 Placement of the aerial roots

1.4 单因素试验设计

选择年龄为 1 和 3 的气生根进行单因素实验,分别考察温度和相对湿度对气生根 CO₂ 交换率和 H₂O 交换率的影响。光照强度为 0,温度为 23℃,空气相对湿度分别为 85%、75%、65%、55% 时,测定年龄为 1 的气生根的 H₂O 交换率。相对湿度为 75%,温度分别为 19℃、21℃、23℃、25℃ 时,测定年龄为 1 的气生根的 CO₂ 交换率。温度 20℃,空气相对湿度分别为 90%、80%、70%、60%、50% 时,考察相对湿度对年龄为 3 的气生根的 H₂O 交换率的影响。

1.5 数据处理

正交实验数据采用 27 次重复测量的平均值 ± 标准差 (mean ± SD) 表示,利用平均值计算各因素各水平导致结果数据的极差,用 SPSS 软件进行方差分析,用 F 检验影响因素的显著性,绘制趋势曲线。单因素实验结果用平均值绘制线性回归曲线。

表 1 因素水平表

Table 1 Factors and levels

水平 Levels	相对湿度 Relative humidity (%) (A)	光照强度 Light intensity (μmol m ⁻² s ⁻¹) (B)	年龄 Age (C)	温度 Temperature (°C) (D)
1	80	1000	1	22
2	70	500	2	25
3	60	150	3	28

2 结果和分析

2.1 气生根的生理生态功能分析

由表 2 可看出, 年龄为 1 和 2 的气生根的 CO_2 交换率都为负值, 说明小叶榕气生根具有呼吸作用; H_2O 交换率为正值, 说明小叶榕的气生根具有蒸腾作用, 不具有空气吸湿功能; 而成熟气生根的 CO_2 交换率趋于零或为正值, H_2O 交换率趋近于零或为负值, 说明呼吸作用和蒸腾作用消失, 反而会吸收 CO_2 , 出现吸湿现象。

根据 4 个因素的 3 个水平对结果的极差 R1 和 R2 分析, 对呼吸作用的影响因素以年龄 > 空气温度 > 光强 > 相对湿度; 而蒸腾作用则为年龄 > 相对湿度 > 空气温度 > 光照。

从表 3~4 的方差分析可知, 对于呼吸作用, 气生根年龄是主要影响因素, 其次为空气温度, 光照和相对湿度影响不显著 ($P > 0.05$)。对于蒸腾作用, 气生根年龄也是主要影响因素, 其次为空气的相对湿度, 温度与光照强度的影响相近, 且并不显著 ($P > 0.01$)。

表 2 正交设计及统计分析表

Table 2 Orthogonal design and statistical analysis table

试验号 No.	A	B	C	D	CO_2 交换率 CO_2 exchange rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	H_2O 交换率 H_2O exchange rate ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
1	1	2	1	3	-5.068 ± 0.412	1.317 ± 0.190
2	2	1	1	1	-3.866 ± 0.492	3.222 ± 0.603
3	3	3	1	2	-4.545 ± 0.455	4.025 ± 1.179
4	1	1	2	2	-1.874 ± 0.374	0.089 ± 0.144
5	2	3	2	3	-2.255 ± 0.289	0.249 ± 0.155
6	3	2	2	1	-1.480 ± 0.292	0.566 ± 0.084
7	1	3	3	1	0.245 ± 0.393	-0.222 ± 0.088
8	2	2	3	2	0.140 ± 0.217	-0.047 ± 0.157
9	3	1	3	3	0.005 ± 0.055	0.142 ± 0.047
k1	-6.697	-6.408	-13.479	-5.101		
k2	-5.981	-5.735	-5.609	-6.290		
k3	-6.020	-6.555	0.39	-7.318		
jl	1.184	1.836	8.564	3.564		
j2	3.424	3.453	0.904	4.067		
j3	4.733	4.052	-0.127	1.708		
R1	0.716	0.82	13.089	2.217		
R2	3.549	2.216	8.691	1.856		

表 3 CO_2 交换率方差分析

Table 3 The variance analysis of CO_2 exchange rate

方差来源 Variance source	离差平方和 Sum of squares	自由度 Freedom	方差 Variance	F	P
A	2.209	2	1.105	0.676	<0.05
B	6.262	2	3.131	1.915	<0.05
C	864.278	2	432.139	264.305	>0.05
D	21.842	2	10.912	6.674	>0.05
e	29.426	18	1.635		

$$F_{0.05}(2,18) = 3.55$$

表 4 H_2O 交换率方差分析表

Table 4 The variance analysis of H_2O exchange rate

方差来源 Variance source	离差平方和 Sum of squares	自由度 Freedom	方差 Variance	F	P
A	59.046	2	29.532	10.901	>0.01
B	24.305	2	12.153	4.486	<0.01
C	415.455	2	207.728	76.681	>0.01
D	28.549	2	14.275	5.269	<0.01
e	48.754	18	2.709		

$$F_{0.01}(2,18) = 6.01$$

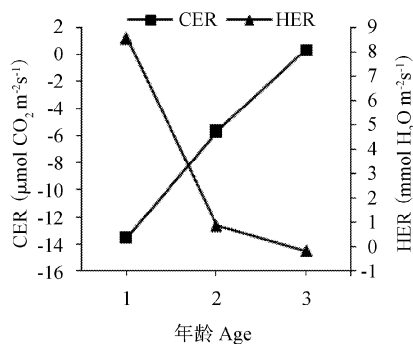


图 2 年龄对 CO₂ 交换率(CER)和 H₂O 交换率(HER)的影响

Fig. 2 Effect of age on CO₂ exchange rate (CER) and H₂O exchange rate (HER)

由图 2~4 可知, 年龄小的气生根呼吸作用和蒸腾作用较大, 随着气生根年龄的增加, 呼吸作用和蒸腾作用明显减弱, 甚至出现吸湿的情况; 随着空气相对湿度的升高, 气生根蒸腾作用显著降低, 呼吸作用略有增强; 随着空气温度的升高, 气生根呼吸作用显著增强, 蒸腾作用有一定程度的降低。

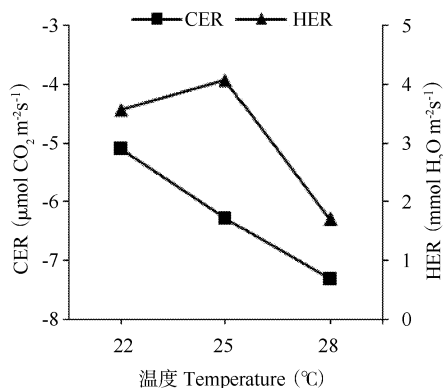


图 4 温度对 CO₂ 交换率(CER)和 H₂O 交换率(HER)的影响

Fig. 4 Effects of temperature on CO₂ exchange rate (CER) and

H₂O exchange rate (HER)

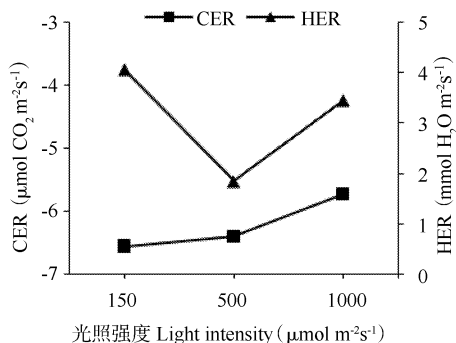


图 5 光照强度对 CO₂ 交换率(CER)和 H₂O 交换率(HER)的影响

Fig. 5 Effects of light intensity on CO₂ exchange rate (CER) and H₂O exchange rate (HER)

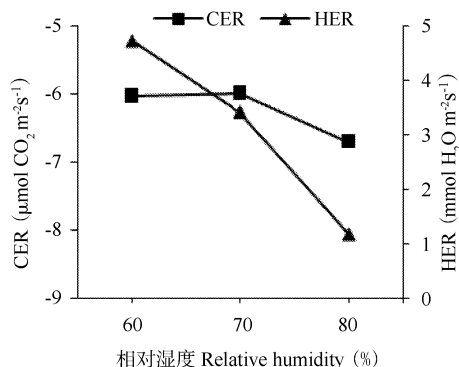


图 3 相对湿度对 CO₂ 交换率(CER)和 H₂O 交换率(HER)的影响

Fig. 3 Effect of relative humidity on CO₂ exchange rate (CER) and H₂O exchange rate (HER)

由图 5 可知, 光照强度对气生根的呼吸和蒸腾作用影响不显著, 但实际观察, 雨后新生的气生根经过连续晴天后, 老化较快, 而年龄较大的气生根的呼吸作用和蒸腾作用都会减弱, 可能本试验测量时间短, 差异不明显, 但光照强度会间接影响气生根的呼吸和蒸腾作用。

2.2 单因素对不同成熟度气生根的影响

正交实验结果表明, 气生根的年龄不同, 呼吸作用和蒸腾作用差异较大, 而且主要的影响因素也不同, 年龄较小的气生根, CO₂ 交换率和 H₂O 交换率较大, 即呼吸作用和蒸腾作用较强, 影响呼吸作用的主要环境因子为空气温度, 单因素试验结果表明, CO₂ 交换率与空气温度呈线性相关, 相关系数 $R^2 = 0.888$ (图 6)。而年龄较小的气生根, H₂O 交换率的主要影响因素为空气的相对湿度, H₂O 交换率与空气相对湿度呈线性相关, 相关系数 $R^2 = 0.994$ (图 7)。

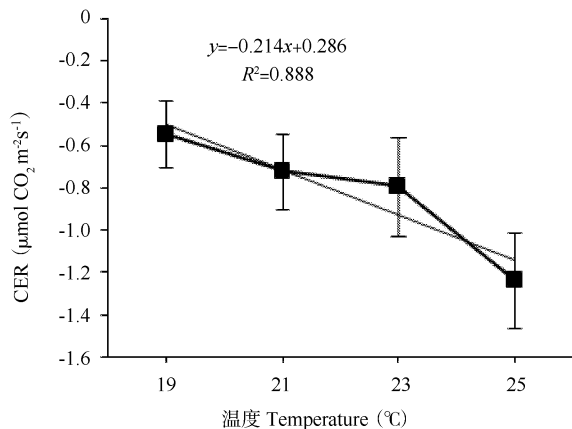
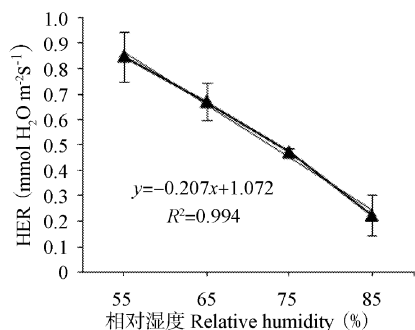
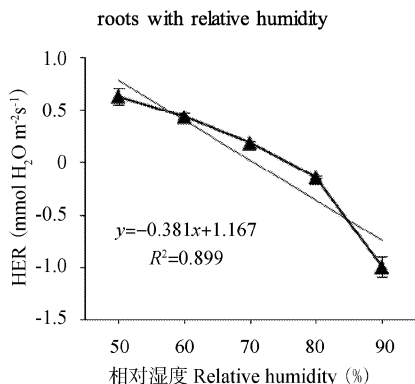


图 6 CO₂ 交换率(CER)随温度的变化曲线

Fig. 6 Change curve of CO₂ exchange rate (CER) with temperature

图 7 幼龄气生根的 H₂O 交换率(HER)随相对湿度的变化曲线Fig. 7 Change curve of H₂O exchange rate (HER) in young aerial roots with relative humidity图 8 成熟气生根的 H₂O 交换率(HER)随相对湿度的变化曲线Fig. 8 Change curve of H₂O exchange rate (HER) in mature aerial roots with relative humidity

从图 8 可见,在其他条件不变的情况下,随着空气相对湿度的增加,成熟的木栓化的气生根 H₂O 交换率明显降低,而且当相对湿度约为 75% 时,气生根 H₂O 交换率由正变为负,说明气生根由蒸腾转变为吸湿。由成熟气生根根被结构推测,其空气吸放湿作用属于物理作用,取决于根被表面孔隙的水蒸汽分压与空气中水蒸汽分压差,如果前者大于后者,根被就会放湿,反之,则会吸湿(图 8)。在其他条件一定时,水蒸汽分压力差取决于空气相对湿度,气生根的 H₂O 交换率与空气相对湿度成明显线性关系, $R^2 = 0.899$ 。

3 结论和讨论

气生根具有特殊的适应性、解剖学特性和生理生态特性,环境影响气生根的生长,气生根的生长亦会改变其周围的空气环境,因此具有重要的环境生态效应。气生根的根被能从空气中吸收水分,根被由表皮原始细胞衍生,由几层中空的死细胞组成,细胞壁不均匀增厚,成熟的气生根根被薄壁细胞的细胞壁有纤维素的细网格状加厚,这种结构既对细胞壁进行了加固,又不影响根被对水分的吸收

和贮存^[4-6]。Schleiden 和 Haberlandtzai^[11-12] 报道根被作为吸湿器官,可以像海绵或者活性炭那样吸收空气中的水分。Augustus^[10] 对兰科(Orchidaceae)植物气生根根被的研究表明,气生根仅有根尖端 1~2 cm 嫩绿色的根被可以吸收水分和养分,且吸收的水分可能是由大气灰粒所吸附的。另外,有研究表明,红树(*Rhizophora apiculata*)为适应淹水环境,其气生根可以进行气体交换,缓解水下根系的呼吸缺氧情况^[7]。Eksirinimitr^[13] 报道水面附近的红树气生根较水面上 10~20 cm 处的气生根的生长速率快。Motomura^[8] 对蝴蝶兰(*Phalaenopsis amabilis*)气生根的碳同位素比率和苹果酸积累模式的研究表明,一些气生根表现出典型的景天酸植物的苹果酸积累模式,另外一些气生根苹果酸积累量全天维持不变,情况较为复杂。

本研究的结果表明,小叶榕与红树的气生根^[7] 类似,具有明显的呼吸作用,且影响气生根呼吸作用的因素为年龄 > 空气温度 > 光强 > 相对湿度,年龄小的气生根的呼吸作用较强,这是因为年龄小的气生根生理活性比较高,需要通过呼吸提供更多能量。年龄大的气生根呼吸作用微弱,是与气生根的解剖结构相适应的,当气生根成熟后,根被表面木质化,具有防止水分流失的作用,根被细胞原生质解体,成为中空的死细胞^[6],生理活性微弱。同时温度是影响气生根呼吸作用的重要生态因子,这与土壤温度对地生根呼吸作用的影响原理^[14] 是一致的,温度越高,呼吸酶活性高,气生根的呼吸作用越强。光照强度和相对湿度对气生根呼吸作用的影响不显著。对于小叶榕气生根是否有碳固定能力有待于进一步研究。

本研究结果表明,幼嫩的气生根具有蒸腾作用,成熟气生根在高相对湿度下具有吸收空气中水分的能力。影响蒸腾作用的因素为年龄 > 相对湿度 > 空气温度 > 光照。年龄是影响气生根蒸腾作用的重要因素。有研究曾指出,随着气生根逐渐成熟,根被木质化,减少了水分的散失^[15]。本文通过实验证明气生根年龄越大,蒸腾作用越小。相对湿度是影响气生根蒸腾作用的一个重要的环境因子,相对湿度越大,蒸腾作用越弱,这可能是空气水势主要受空气相对湿度影响,相对湿度增加,空气水势增加,减少了水分从气生根内部蒸散到空气中的动力,因而蒸腾减弱,类似于植物叶片的蒸腾作用^[16]。关于气生根的空气吸湿特性,有研究^[10-12] 指

出气生根可以吸收空气中水分,而我们的实验表明,幼嫩气生根在空气相对湿度达 80%,事实上,样本叶室内的相对湿度达到近 90%时,年龄小的气生根仍有蒸腾作用发生,不具有吸湿功能,成熟气生根在高相对湿度下具有吸湿能力。气生根是否吸收空气中的水分是根据气生根状态和周围环境相对湿度发生变化的^[10-12]。本研究分析气生根的蒸腾作用或吸湿作用,都是气生根与外界的水分交换。植物体水分流动取决于水势差,气生根对水分的蒸散和吸收取决于气生根内外水势差,提高空气相对湿度可以增加空气水势,减小气生根水分蒸腾,当空气相对湿度增加使得空气水势大于气生根根被细胞水势,水分就可能由空气流入根内,此时气生根具有吸湿功能。当空气温度为 23~38℃,相对湿度为 100%时,空气水势为 0 Mpa,而相对湿度下降为 95%时,空气水势下降为 -8 Mpa^[17],一般地生根的平均水势为 -1.5 Mpa^[18]。由于缺少气生根水势的资料,假定气生根水势的范围与地生根相同,那么幼嫩气生根只有在接近饱和的湿空气中才具有吸湿能力,或者高相对湿度的空气在具有多层气生根根被表面凝聚为水,进而被吸收。红树的气生根在靠近水面的部分较水面上部生长的快也间接说明了气生根的生长需要高相对湿度的环境,至于空气相对湿度达到多少,气生根才能吸收空气中的水分,还需要进一步研究论证。对于成熟气生根的吸湿作用,推测与多孔材料的吸湿类似,由于成熟的气生根根被木质化,根被死细胞中空,空气干燥时充满空气^[8],那么水分的运动取决于根被内外空气的水蒸汽分压力,当根被内部空气水蒸汽分压力小于外界环境水蒸汽分压力时,气生根吸湿,反之放湿。这解释了在高相对湿度下成熟气生根的吸湿作用。

本研究结果还表明,空气温度与嫩气生根呼吸作用呈正线性相关,相关系数为 0.888;空气相对湿度与嫩、成熟气生根蒸腾作用呈负线性相关,相关系数为 0.994 和 0.899。

致谢 深圳市建筑科学研究院提供了仪器设备的支持,中国科学院华南植物园赵平研究员在实验设计及专业知识上提供了支持和帮助,谨此致谢!

参考文献

- [1] Xu F(徐峰). *Foliage Plants* [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2000: 158-159.(in Chinese)
- [2] Wang L P(王丽平), Jia G H(贾光宏), Chen H J(陈会军). *Plant and Plant Physiology* [M]. Beijing: Chemical Industry Press, 2005: 108-109.(in Chinese)
- [3] Ye Q H(叶庆华), Zeng D(曾定), Chen Z D(陈振端), et al. *Plant Biology* [M]. Xiamen: Xiamen University Press, 2005: 70-71.(in Chinese)
- [4] Zhu X(朱徽). *Plant Ontogeny* [M]. Beijing: Science Press, 1984: 64-65.(in Chinese)
- [5] Zhang Z(张智). Anatomical structure of the nutritive organs of *Dendrobium candidum* [J]. *J Anhui Agri Univ*(安徽农业大学学报), 1995, 22(3): 301-304.(in Chinese)
- [6] Li M(黎明), Su J L(苏金乐), Wu R H(武荣花), et al. Anatomical study on the nutritive organs of *Dendrobium candidum* [J]. *J Henan Agri Univ*(河南农业大学学报), 2001, 35(2): 126-129.(in Chinese)
- [7] Chen L Z(陈鹭真), Lin P(林鹏), Wang W Q(王文卿). Mechanisms of mangroves waterlogging resistance [J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), 2006, 26(2): 586-593.(in Chinese)
- [8] Motomura H, Ueno O, Kagawa A, et al. Carbon isotope ratios and the variation in the diurnal pattern of malate accumulation in aerial roots of CAM species of *Phalaenopsis* (Orchidaceae) [J]. *Photosynthetica*, 2008, 46(4): 531-536.
- [9] Zheng G L(郑桂灵), Li P(李鹏). The biological characteristics and research prospect of air plants [J]. *J Biol*(生物学杂志), 2009, 26(5): 56-62.(in Chinese)
- [10] Augustus M D, Lewis K. The role of the velamen of the aerial roots of orchids [J]. *Bot Gaz*, 1957, 119(2): 78-87.
- [11] Schleiden J M. Translated by Edwin L. *Principles of Botany* [M]. London: London Brown, Green & Longman, 1849: 69-70.
- [12] Haberlandt G, Montagu D. *Physiological Plant Anatomy* [M]. 4th ed. London: Macmillan & Co., 1914: 231-234.
- [13] Eksirinimitr M, Bamroongruga N, Sdoodee S. Aerial root adaptations of *Rhizophora apiculata* Bl. and *Avicennia marina* Vierh. to the changes of water levels [J]. *Songklanakarin J Sci Techn*, 2005, 27(4): 759-768.
- [14] Fan A W(范爱武), Liu W(刘伟), Liu B C(刘炳成). Effect of soil temperature on the growth of plant and an analysis of its mechanism [J]. *J Eng Thermophys*(工程热物理学报), 2004, 25(1): 124-126.(in Chinese)
- [15] Cutter E G. Translated by Li Z L(李正理). *Experiment and Interpretation of Plant Anatomy* [M]. Beijing: Science Press, 1976: 74-75.(in Chinese)
- [16] Cao Q G(曹奇光), Zhang X P(张学培), Niu L L(牛丽丽), et al. Analyze and study on characteristics of artificial *Robinnia pseudoscia* plantation physiological ecology in loess areas in west Shaanxi [J]. *Res Soil Water Conserv*(水土保持研究), 2007, 14(3): 330-335.(in Chinese)
- [17] Zuo B Y(左冰意). *The Application of Physics in Agriculture — Biological Physical Volumes* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1996: 104-105.(in Chinese)
- [18] Tao S L(陶水龙). *Soil and Farming* [M]. Beijing: Central Radio & TV University Press, 2006: 69-70.(in Chinese)