

海刀豆的抗逆生理生化特征分析

黄静^{1,2}, 刘楠¹, 任海¹, 简曙光^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解西沙群岛上海刀豆(*Canavalia maritima*)的抗逆特性, 对其叶片解剖结构、生理学特征和养分状况进行了分析。结果表明, 海刀豆叶片的栅栏组织发达, 气孔密度大; 叶绿素 a/b 低于 3 : 1; 抗氧化酶活性普遍较高, 以 SOD 活性最大; 脯氨酸含量高; 在土壤养分含量较低的情况下, 叶片中的营养元素含量仍然较高。因此, 海刀豆具有耐干旱、强光、高温和贫瘠等抗逆生物学特性, 可以作为热带珊瑚岛(礁)防风固沙和植被恢复物种。

关键词: 海刀豆; 叶片; 解剖结构; 生理生态; 抗逆性

doi: 10.11926/jtsb.3961

Physiology and Biochemical Characteristics of *Canavalia maritima* under Stress

HUANG Jing^{1,2}, LIU Nan¹, REN Hai¹, JIAN Shu-guang^{1*}

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the stress resistance characters of *Canavalia maritima* in Paracel Islands, the anatomical structure, physiological characteristics and nutrient status of leaves were studied. The results showed that palisade tissue of *C. maritima* leaves developed well with high density of stomata. The chlorophyll a/b was lower than 3 : 1. The antioxidants enzyme activities were high, especially the activity of SOD was the highest, and content of proline was high. In addition, under low soil nutrient content, the nutrient content in leaves was high. Therefore, *Canavalia maritima* could be used for vegetation restoration and reversing desertification, because it had characters in resistance to drought, strong light, high temperature and infertile.

Key words: *Canavalia maritima*; Leaf; Anatomical structure; Physiological ecology; Stress resistance

海刀豆(*Canavalia maritima*), 又名水流豆, 是豆科(Leguminosae)刀豆属多年生草质藤本植物, 主要分布在热带海岸地区, 在我国分布于东南部至南部海滨沙地(较少见), 在西沙群岛较常见。海刀豆茎被稀疏的微柔毛, 羽状复叶具 3 小叶, 具托叶且小托叶小; 小叶倒卵形、卵形、椭圆形或近圆形, 先端圆、截平、微凹或具小凸头, 稀渐尖, 基部楔形至近圆形, 侧生小叶基部常偏斜, 两面均被长柔毛。总状花序腋生, 蝶形花, 花冠紫红色。荚果线状长圆形, 顶端具喙

尖, 具纵棱; 种子椭圆形, 花期 6-7 月(图 1)。

藤本植物海刀豆是西沙群岛常见植物^[1]。热带珊瑚岛(礁)具有盐碱、干旱、贫瘠等极端环境特征, 普通植物极难生长定居, 而具有较好抗逆生物学特性的植物可能在热带珊瑚岛(礁)植被恢复中发挥重要作用。关于海刀豆的研究多集中在刀豆类之间的外源凝聚素的晶体结构和作用分析^[2-3], 以用化学成分, 如黄酮及其提取技术方面^[4-5]。海刀豆富含能够治疗抑郁症的物质如黄酮等, 具有一定的药用

收稿日期: 2018-06-28 接受日期: 2018-09-03

基金项目: 中国科学院 A 类战略性先导科技专项(XDA13020500); NSFC-广东联合基金项目(U1701246)资助

This work was supported by the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (Grant No. XDA13020500); and the United NSFC-Guangdong Fond (Grant No. U1701246).

作者简介: 黄静(1993~), 女, 硕士研究生, 主要从事植被与景观生态学方面的研究。E-mail: hjing@scbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: jiansg@scbg.ac.cn



图 1 永兴岛海刀豆的花(A)、种子(B)和叶片(C)

Fig. 1 Flower (A), seed (B) and leaves (C) of *Canavalia maritima* in Yongxin Island

价值。邓用川等^[6]提取了海刀豆及红树的 DNA 以构建盐生植物 DNA 物理图谱; 林石狮等^[7]报道海刀豆能在低温下正常生长。目前关于海刀豆的形态和生理生态学的研究较少, 胡冬冬^[8]对浙江舟山群岛上海刀豆等 6 种海岛观赏植物进行了抗逆抗盐性研究; 李婕等^[9]研究了海刀豆等 7 种植物对热带珊瑚岛环境的生态适应性。而对在西沙群岛热带环境条件下自然生长的海刀豆生物学特性研究极少。此外, 海刀豆多被当作景观观赏植被来研究, 以生态恢复物种为目的的研究较少, 这很大程度上限制了海刀豆的开发利用。因此全面了解海刀豆生理生态特性有助于理解海刀豆对海岛环境逆境胁迫的生态适应机制。

叶片形态解剖结构、生理学特征和养分利用状况可用于表征植物抗性特征, 反映植物对逆境的形态可塑性和抗氧化能力。本文对西沙群岛上自然生长的海刀豆进行抗逆性研究, 探讨海刀豆抗胁迫的生理生化机制, 并分析了体内营养元素物质与土壤理化性质的关系, 以期在海刀豆的引种、栽培及其在热带珊瑚岛植被恢复中的应用提供重要理论基础。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

永兴岛(16°49' N, 112°20' E)位于海南省三沙市, 属于中国南海西沙群岛东部的宣德群岛, 是珊瑚岛屿, 总面积约为 2.6 km², 海拔高度 10 m 以内。该岛属于热带季风气候, 兼热带海洋气候特点。年均温为 25.56℃, 其中, 4-9 月气温较高, 5、6 月份最高, 平均达到 28.9℃; 10-翌年 3 月相对较低, 其中 1 月份最低, 平均为 22.9℃。与华南陆地森林生态系统地区相比, 永兴岛的年均温较高且季节变化幅度小, 仅 6℃左右。降雨主要靠台风和对流雨,

年降雨量在 1 400 mm 左右。雨季在 6-11 月(占全年降雨量的 85.7%), 12 月至翌年 5 月的降雨量仅占全年的 14.3%, 为干季。该岛成熟的土壤类型为磷质石灰土和冲积珊瑚砂, 土壤矿物质元素主要来源于珊瑚砂砾、海鸟粪和植物, 土壤 pH 值为 7.72~8.63, 呈弱碱性。由砂砾等组成的土壤空隙较多、保水能力差, 即使全年降雨量充沛, 植物也会遭受干旱胁迫。

西沙群岛群落结构较为简单, 森林群落的优势种突出, 以单优群落出现^[10], 共有维管植物 396 种, 隶属于 85 科 262 属, 其中野生植物 220 种, 栽培植物 176 种^[11], 常见的有抗风桐(*Ceodes grandis*)、榄仁树(*Terminalia catappa*)、草海桐(*Scaevola sericea*)、银毛树(*Messerschmidia argentea*)、厚藤(*Ipomoea pescaprae*)、海刀豆(*Canavalia maritima*)、椰子(*Cocos nucifera*)和木麻黄(*Casuarina equisetifolia*)等。

1.2 材料采集

于 2016 年 6 月在西沙群岛永兴岛采集海刀豆叶片。选取 5 株生长健康、长势良好的海刀豆, 采集成熟的完整叶片, 将其放入封口袋, 加适量湿滤纸并迅速冷藏带回实验室。同时, 采集海刀豆根际 0~20 cm 深的土壤, 装袋密封低温保存, 用于测定土壤理化性质。

1.3 方法

叶片形态 叶面积采用 LI-3000 C 叶面积仪(LI-COR, 美国)测定, 称量叶片鲜重后置于 65℃烘箱烘 48 h, 再称量干质量, 计算比叶面积、叶片干物质含量和叶片密度, 共 5 个重复。 $d=ds/h$, 式中, d 为叶片密度(g cm⁻³); ds 为比叶面积(cm² g⁻¹); h 为叶片厚度(μm)。

叶片解剖结构观察 采用常规切片法,在光学显微镜下观察,计算气孔面积指数(SPI)=气孔密度 \times (保卫细胞数)²。

叶绿素含量测定 称取0.1 g新鲜叶片,剪碎,在研钵中加入10 mL 80%丙酮研磨成匀浆,再加5 mL乙醇,过滤,滤液用80%的丙酮定容到25 mL。采用分光光度法,于663和645 nm波长处测定吸光值,计算叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素含量及叶绿素a/b。

可溶性蛋白含量测定 采用BCA法测量蛋白含量,用分光光度计测定波长为595 nm处的吸光值。

脱落酸(ABA)含量 采用高效液相色谱法。样品研磨处理好后存于4℃冰箱,色谱仪波长设置为254 nm,待基线稳定约10 min后进行测定。

脯氨酸(Pro)含量 采用茚三酮比色法,在520 nm波长下测定吸光度,从标准曲线上查出脯氨酸含量。

丙二醛(MDA)含量 采用硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TBA)比色法,测定532和600 nm下的吸光度,计算MDA的含量。

超氧化物歧化酶(SOD)活性 采用氮蓝四唑还原法测定。

过氧化物酶(POD)活性 采用愈创木酚显色法测定。

过氧化氢酶(CAT)活性 采用紫外吸收法测定。

总抗氧化能力(T-AOC) 采用铁离子还原抗氧化能力分析法(FRAP)测定。

总酚(Tp)含量 采用福林酚比色法测定。

以上所有生理生态特征均参照蔡永萍^[11]的方法测定。

1.4 土壤理化性质

采集析土壤风干后过2 mm筛,测定土壤含水量、pH、全N、全P等理化性质^[12]。

1.5 数据处理

所有数据采用Excel 2013进行统计分析,采用Photoshop cc 2014编辑图片。

2 结果和分析

2.1 叶片形态解剖学特征

海刀豆的比叶面积为(217.29 \pm 34.07) cm² g⁻¹,叶

片厚度为(253.29 \pm 8.32) μ m,干物质含量为(17.00 \pm 0.01)%,叶片密度为(0.17 \pm 0.01) g cm⁻³。上表皮厚度为(18.97 \pm 5.19) μ m,上表皮比下表皮厚,由两层类椭圆形不规则细胞排列而成(图2)。叶肉细胞由栅栏组织和海绵组织构成,栅栏组织厚(124.84 \pm 3.80) μ m,有1~2层细胞,呈长柱状整齐排列,栅栏细胞宽(9.47 \pm 1.50) μ m;海绵组织厚(77.20 \pm 5.46) μ m,细胞形状不规则但排列紧密,栅栏组织明显比海绵组织发达(图2);CTR(栅栏组织厚度占叶片厚度的比率)为(49.29 \pm 0.46)%,SR(海绵组织厚度占叶片厚度的比率)为(30.48 \pm 0.66)%。气孔大而疏(图3),气孔密度为(55.00 \pm 4.36) mm⁻²,保卫细胞长度为(25.99 \pm 6.08) μ m。

2.2 叶片生理学特征

海刀豆叶片的叶绿素a+b为(1.13 \pm 0.12) μ g cm⁻²,其中叶绿素a含量为(0.72 \pm 0.04) μ g cm⁻²,叶绿素b含量为(0.41 \pm 0.08) μ g cm⁻²,叶绿素a/b为1.75。叶片中可溶性蛋白含量为(36.34 \pm 2.32) mg g⁻¹;ABA含量较低,仅(9.01 \pm 0.02) μ g g⁻¹;Pro作为渗透调节物质,含量高达(777.59 \pm 17.26) μ g g⁻¹。抗氧化酶系统中SOD活性较高,为(395.23 \pm 37.60) U g⁻¹,POD和CAT活性分别为(105.39 \pm 0.66)、(143.27 \pm 4.07) U g⁻¹;总抗氧化能力为(152.75 \pm 4.26) U g⁻¹。总酚含量为(12.05 \pm 0.36) mg g⁻¹;MDA是膜脂过氧化的重要产物之一,能指示植物抗逆性能力,含量为(23.31 \pm 0.16) nmol g⁻¹。

2.3 叶片营养元素含量

海刀豆叶片的总有机碳含量较高,为685.60 g kg⁻¹,总氮和总磷含量分别为23.98和3.41 g kg⁻¹,C/N为28.59,C/P为200.90。

2.4 土壤理化性质

土壤的含水量非常低,仅为4.50%,pH为8.65,系偏碱性土;有机碳含量为2.26%,全磷和全氮含量为4.34和0.06 mg kg⁻¹。以离子形式存在的元素有K、Ca、Na、Mg、Mn,其中K、Ca、Mg是能大量从土壤中获得的大量元素。Ca含量为96 938.78 mg kg⁻¹,其次是K、Mn、Na和Mg,分别为3 515.31、142.35、138.65和12.22 mg kg⁻¹。K、Mn含量高有利于植物构建细胞活动所需的多种酶并激活酶活性。Ca、K、Mn、Na元素都是植物渗透调节中起重要作用的必

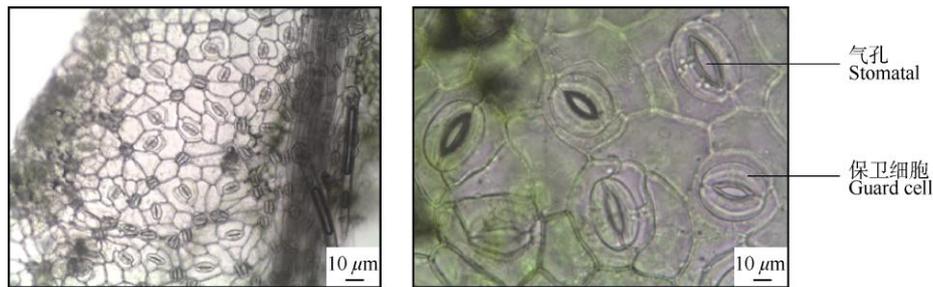


图 2 海刀豆叶片横切面

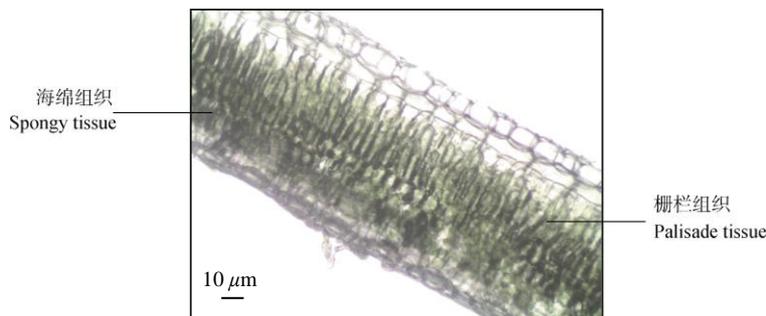
Fig. 2 Leaf cross section of *Canavalia maritima*

图 3 海刀豆的气孔

Fig. 3 Anatomical structure of *Canavalia maritima*

需元素，同时也是酶的辅助因子。Fe、Zn 是与氧化还原反应相关的营养元素，其中 Fe 含量高达 $1\ 913.27\ \text{mg}\ \text{kg}^{-1}$ ，Zn 含量为 $82.65\ \text{mg}\ \text{kg}^{-1}$ 。

3 讨论和结论

3.1 叶片解剖结构特征

藤本植物在生长过程中，茎、叶形态和生理特征常表现出较大的可塑性^[13]。叶片的比叶面积为叶片单叶面积与其干重之比。比叶面积能够反映植物对营养的获取与利用的平衡关系，与植物的相对生长速率和资源利用有紧密的关系^[14]。海刀豆的比叶面积为 $217.29\ \text{cm}^2\ \text{g}^{-1}$ ，比热带雨林木质藤本植物(平均 $185\ \text{cm}^2\ \text{g}^{-1}$)的大^[15]，也比海南岛热带山地地区的大部分植物的大^[16]。植物接受的光越强则比叶面积越大，捕获的光能更多，有利于提高生长速率^[17]。

海刀豆叶片较薄，表皮细胞形状不规则，紧密嵌合，对海刀豆的叶肉细胞起到保护作用。栅栏组织占叶片厚度的比率(CTR)大于海绵组织占叶片厚度的比率，有研究表明，CTR 与土壤含水量呈显著负相关关系^[18]。一般藤本植物的 CTR 越大，越能更好地适应缺水的环境，耐旱性越强。珊瑚岛海刀

豆生长的土壤含水量低，为 4.50%，水分的缺乏降低细胞的代谢活力。

海刀豆的耐高温耐干旱特性与气孔相关。气孔是植物叶片上表皮特有的结构，通过控制叶片与大气间的气体交换，直接影响光合作用和呼吸作用，决定了植物生产力和水分利用效率的变化^[19]。有研究表明，适度干旱使植物气孔密度增加，而气孔开度减小，使气孔阻力增加，减少水分的蒸腾散失^[20]。温度过高对气孔的密度、形状、开度等都有影响，植物可通过增加叶片气孔的密度来响应高温条件^[21]。热带珊瑚岛的年均温可达 $25\ ^\circ\text{C}$ 以上，海刀豆的气孔密度比相同环境条件下的乔木、灌木大^[22-23]，具备适应高温环境的能力。

在胁迫环境下，植物通过控制气孔开度的短期反应和改变叶片解剖结构的长期反应来调整叶片的蒸腾量，以维持植株所需水分^[24]。海刀豆的气孔、表皮细胞、叶肉细胞特征，能够抵抗珊瑚岛恶劣环境胁迫。

3.2 生理生态学特征

叶绿体中能吸收光能的叶绿素是影响光合作用的重要成分。叶绿素 a 主要吸收红光，含量越高越

适合在强光环境下生长, 而叶绿素 b 主要吸收蓝紫光, 在弱光或黑暗条件下含量较多。海刀豆的叶绿素 a 含量比叶绿素 b 含量大, 有利于在珊瑚岛强光下更好地利用红光促进其繁殖生长。叶绿素 a/b 越大, 能更好地利用较强的光照, 积累更多的光合产物。当外界光能过多时, 植物会将光能累积起来, 过剩光能会诱导产生单线态氧或者自由基, 对植物产生危害。海刀豆的叶绿素 a/b 为 1.75, 低于 3:1, 说明叶绿素 a 含量较低, 这说明海刀豆不需要提高光能捕获效率, 就能保持较好的光合能力, 同时也能避免光能过剩。

MDA 是膜脂氧化的最终产物, 过多积累会引起生物膜中结构蛋白和酶的聚合和交联, 造成细胞膜系统的结构功能和催化功能发生变化, 轻则损伤重则导致植物细胞死亡^[25]。MDA 是表征植物体内损伤程度的重要指标, 而抗氧化酶活性是环境胁迫下植物应激反应的重要监测指标^[26], 且 SOD、CAT 活性与 MDA 含量呈负相关关系^[27]。强光、低温、高温、干旱、脱水等均会影响植物的抗氧化酶系统。在正常环境下, 光合作用和呼吸作用电子传递过程中产生的 ROS 可被自身抗氧化防御系统消除; 在极端环境下, 过多积累会导致毒害作用^[28]。SOD 能催化超氧阴离子自由基的歧化反应, 将超氧化物转化成 O₂ 和 H₂O₂, 能够降低和限制 ROS 对植物细胞的伤害, 是植物体内消除 ROS 的第一道防线^[29], 维持体内较高的 SOD 水平是提高植物抗氧化能力的要求之一^[30]。因此植物的 SOD 活性越高表明其消除 ROS 能力越大。

珊瑚岛上海刀豆的 MDA 含量比胡冬冬等^[8]的研究结果低; 而 SOD、POD、CAT 活性与吴永波等^[31]在较高胁迫水平下的酶活性相当。珊瑚岛上藤本植物海刀豆的 SOD、POD、CAT 活性普遍比乔木、灌木的高, 均大于 100 U g⁻¹^[22,32], 这表明海刀豆的抗氧化酶系统能在逆境下避免活性氧的过量积累, 保护细胞膜脂结构和功能, 同时也是海刀豆抵抗胁迫的一个重要机理。

有研究表明, 随着盐胁迫的加强, 植物体内的 Pro 含量会增加^[33]。Pro 是有机小分子物质渗透调节物质, 植物体在逆境下会大量积累来维持体内物质平衡。Pro 含量与植物对环境耐受胁迫的能力相关^[34]。珊瑚岛上海刀豆的 Pro 含量较高, 可维持生物膜完整性和蛋白质高级结构等, 还可以清除活性氧, 与抗氧化系统协同作用来保持植物体内活性氧的平

衡, 维持细胞稳态^[35]。

3.3 营养元素含量特征

叶片中的有机碳含量较高, 叶片具有良好的碳同化能力, 对恶劣环境条件的适应能力也较好^[36]。通常藤本植物的叶 N 含量为 3.52~54.71 g kg⁻¹, 平均为 (19.75 ± 1.94) g kg⁻¹; 叶 P 含量为 0.21~3.36 g kg⁻¹, 平均为 (1.65 ± 0.15) g kg⁻¹^[37]。珊瑚岛上海刀豆的叶 N、P 含量都较高, 有利于其维持生命所需的生长代谢活动, 因而表现出极快的生长繁殖现象。珊瑚岛土壤的有机质、N 和 P 含量不高, 但 Ca、K、Mn、Na 等元素丰富, 全氮含量为 540 mg kg⁻¹, 含氮量偏低^[38]。这表明尽管土壤相对贫瘠, 海刀豆依旧能高效利用有限资源。土壤中氮含量会直接影响植物叶片的比叶面积^[39], 土壤含氮量越高, 植物的比叶面积越高, 比叶面积对氮肥梯度具有高可塑性。与热带珊瑚岛上的其他物种相比, 海刀豆的比叶面积偏小, 土壤含氮量也低, 说明海刀豆叶片形态表现出一定的可塑性, 有利于抵抗不良环境。

珊瑚岛海刀豆主要生长在海滩沿岸, 表现出较强的抵御环境胁迫的能力, 具备长期生长在高温、强光、干旱、风害较为普遍的恶劣环境条件的能力。因此, 在后续的热带珊瑚岛植被恢复工作上, 海刀豆可以作为一种优良的藤本恢复关键种, 对改善岛屿生态环境、构建植物体系有重要意义。

参考文献

- [1] TONG Y, JIAN S G, CHEN Q, et al. Vascular plant diversity of the Paracel Islands, China [J]. *Biodiv Sci*, 2013, 21(3): 364–374. doi: 10.3724/SP.J.1003.2013.11222.
童毅, 简曙光, 陈权, 等. 中国西沙群岛植物多样性 [J]. *生物多样性*, 2013, 21(3): 364–374. doi: 10.3724/SP.J.1003.2013.11222.
- [2] de ALMEIDA G C A, MORENO F B M B, SANTI-GADELHA T, et al. Crystallization and preliminary X-ray diffraction analysis of a lectin from *Canavalia maritima* seeds [J]. *Acta Cryst*, 2005, 61(1): 87–89. doi: 10.1107/S1744309104029197.
- [3] DELATORRE P, SILVA-FILHO J C, ROCHA B A M, et al. Interactions between indole-3-acetic acid (IAA) with a lectin from *Canavalia maritima* seeds reveal a new function for lectins in plant physiology [J]. *Biochimie*, 2013, 95(9): 1697–1703. doi: 10.1016/j.biochi.2013.05.008.
- [4] HUANG X P, MU B, LIN W H, et al. Pterocarpin and isoflavan derivatives from *Canavalia maritima* (Aubl.) Thou [J]. *Rec Nat Prod*, 2012, 6(2): 166–170.
- [5] ZHONG T H, ZHANG L, MA X H, et al. Studies on chemical

- constituents of *Canavalia maritima* (Aubl.) Thou [J]. *Chin J Mar Drug*, 2016, 35(3): 31–36. doi: 10.13400/j.cnki.cjmd.2016.03.006.
- 钟添华, 张磊, 马新华, 等. 海刀豆化学成分的分鉴定和活性评价 [J]. *中国海洋药物*, 2016, 35(3): 31–36. doi: 10.13400/j.cnki.cjmd.2016.03.006.
- [6] DENG Y C, ZENG C, XU L X, et al. Extraction of DNA from *Canavalia maritima*, *Rhizophora apiculata* [J]. *Nat Sci J Hainan Univ*, 1994, 12(1): 33–35. doi: 10.15886/j.cnki.hdxzbkb.1994.01.006.
- 邓用川, 曾驰, 徐立新, 等. 海刀豆、红树 DNA 的提取 [J]. *海南大学学报(自然科学版)*, 1994, 12(1): 33–35. doi: 10.15886/j.cnki.hdxzbkb.1994.01.006.
- [7] LIN S S, YU Y, LUO L, et al. A preliminary study on the impact of low temperature on mangrove forests in the Pearl River Delta: A case study of Futian national nature reserve in Guangdong province [C]// *Botanical Society of China. Abstracts of Papers of the 75th Anniversary Annual Conference of Botanical Society of China (1933–2008)*. Beijing: Botanical Society of China, 2008: 2.
- 林石狮, 余意, 罗连, 等. 低温对珠三角地区红树林影响初探——以广东内伶仃福田国家级自然保护区为例 [C]// *中国植物学会. 中国植物学会七十五周年年会论文摘要汇编(1933–2008)*. 北京: 中国植物学会, 2008: 2.
- [8] HU D D. Study on propagation and stress resistance of six island wild ornamental plants of *Carex putuoensis* etc [D]. Hangzhou: Zhejiang Agricultural Forest University, 2010: 41–59.
- 胡冬冬. 普陀苔草等 6 种海岛野生观赏植物扩繁技术与抗性研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2010: 41–59.
- [9] LI J, LIU N, REN H, et al. Ecological adaptability of seven plant species to tropical coral island habitat [J]. *Ecol Environ Sci*, 2016, 25(5): 790–794. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2016.05.009.
- 李婕, 刘楠, 任海, 等. 7 种植物对热带珊瑚岛环境的生态适应性 [J]. *生态环境学*, 2016, 25(5): 790–794. doi: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2016.05.009.
- [10] Xisha Islands Plant Investigation Team, Guangdong Institute of Botany. *Plants and Vegetation in the Xisha Islands of China* [M]. Beijing: Science Press, 1977: 27–53.
- 广东省植物研究所西沙群岛植物调查队. *我国西沙群岛的植物和植被* [M]. 北京: 科学出版社, 1977: 27–53.
- [11] CAI Y P. *Experimental Guidance of Plant Physiology* [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2014: 10–184.
- 蔡永萍. *植物生理学实验指导* [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2014: 10–184.
- [12] LIU G S. *Soil Physical and Chemical Analysis & Description of Soil Profiles* [M]. Beijing: China Standard Press, 1996: 9,24,31–41.
- 刘光崧. *土壤理化分析与剖面描述* [M]. 北京: 中国标准出版社, 1996: 9,24,31–41.
- [13] CAI Y L, SONG Y C. Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China: I. Leaf anatomical characters [J]. *Acta Phytocool Sin*, 2001, 25(1): 90–98.
- 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学: I. 叶片解剖特征的比较 [J]. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 90–98.
- [14] ACKERLY D, KNIGHT C, WEISS S, et al. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses [J]. *Oecologia*, 2002, 130(3): 449–457. doi: 10.1007/s004420100805.
- [15] DING L Z, CHEN Y J, ZHANG J L. Leaf traits and their associations among liana species in tropical rainforest [J]. *Plant Sci J*, 2014, 32(4): 362–370. doi: 10.3724/SP.J.1142.2014.40362.
- 丁凌子, 陈亚军, 张教林. 热带雨林木质藤本植物叶片性状及其关联 [J]. *植物科学学报*, 2014, 32(4): 362–370. doi: 10.3724/SP.J.1142.2014.40362.
- [16] LIU F D, WANG Z S, ZHANG M, et al. Photosynthesis in relation to leaf nitrogen, phosphorus and specific leaf area of seedlings and saplings in tropical montane rain forest of Hainan Island, South China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, 27(11): 4651–4661. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.11.033.
- 刘福德, 王中生, 张明, 等. 海南岛热带山地雨林幼苗幼树光合与叶氮、叶磷及比叶面积的关系 [J]. *生态学报*, 2007, 27(11): 4651–4661. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.11.033.
- [17] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. *Funct Ecol*, 2001, 15(5): 688–695. doi: 10.1046/j.0269-8463.2001.00563.x.
- [18] HU Y M, HU Y W, SONG Z H, et al. Correlation analysis between the palisade tissue of common greening species leaves in Taihang Mountain and the drought tolerance of plants [J]. *N Hort*, 2012(14): 68–69.
- 胡亦民, 胡奕文, 宋朝辉, 等. 太行山区常见绿化树种叶片栅栏组织与植物耐旱性的相关性分析 [J]. *北方园艺*, 2012(14): 68–69.
- [19] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 1982, 33(1): 317–345. doi: 10.1146/annurev.pp.33.060182.001533.
- [20] YANG H M, ZHANG X Y, WANG G X, et al. Stomatal characteristics and the contents of seed ODAP, protein and starch in two varieties of grass pea under stress condition [J]. *J Lanzhou Univ (Nat Sci)*, 2004, 40(1): 64–67.
- 杨惠敏, 张晓艳, 王根轩, 等. 干旱条件下两种山豆气孔特性及种子 ODAP, 粗蛋白和淀粉积累的研究 [J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2004, 40(1): 64–67.
- [21] ZHU Y, HUANG L, DANG C H, et al. Effects of high temperature on leaf stomatal traits and gas exchange parameters of blueberry [J]. *Trans Chin Soc Agric Eng*, 2016, 32(1): 218–225. doi: 10.11975/j.issn.1002-

- 6819.2016.01.031.
- 朱玉, 黄磊, 党承华, 等. 高温对蓝莓叶片气孔特征和气体交换参数的影响 [J]. 农业工程学报, 2016, 32(1): 218–225. doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2016.01.031.
- [22] SONG G M, LIU N, JIAN S G, et al. Physiological and biological characteristics of *Terminalia catappa* [J]. J Trop Subtrop Bot, 2018, 26(1): 40–46. doi: 10.11926/jtsb.3801.
- 宋光满, 刘楠, 简曙光, 等. 榄仁树的生理和生物学特性 [J]. 热带亚热带植物学报, 2018, 26(1): 40–46. doi: 10.11926/jtsb.3801.
- [23] WANG X H, LIU N, REN H, et al. Ecological and biological characteristics of *Pisonia grandis* [J]. Guihaia, 2017, 37(12): 1489–1497. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201709003.
- 王馨慧, 刘楠, 任海, 等. 抗风桐(*Pisonia grandis*)的生态生物学特征 [J]. 广西植物, 2017, 37(12): 1489–1497. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201709003.
- [24] REGINATO M A, REINOSO H, SUSANA A, et al. Stomatal abundance and distribution in *Prosopis strombulifera* plants growing under different Iso-Osmotic salt treatments [J]. Amer J Plant Sci, 2013, 4(12): 80–90. doi: 10.4236/ajps.2013.412A3010.
- [25] CHEN S Y. Injury of membrane lipid peroxidation to plant cells [J]. Plant Physiol Commun, 1991, 27(2): 84–90.
- 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害 [J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(2): 84–90.
- [26] LI X, YUE H, WANG S, et al. Research of different effects on activity of plant antioxidant enzymes [J]. China J Chin Mat Med, 2013, 38(7): 973–978. doi: 10.4268/cjcmm20130709.
- 李璇, 岳红, 王升, 等. 影响植物抗氧化酶活性的因素及其研究热点和现状 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(7): 973–978. doi: 10.4268/cjcmm20130709.
- [27] HUA C, WANG R L. Changes of SOD and CAT activities and MDA content during senescence of hybrid rice and three lines leaves [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2003, 23(3): 406–409. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2003.03.008.
- 华春, 王仁雷. 杂交稻及其三系叶片衰老过程中 SOD、CAT 活性和 MDA 含量的变化 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(3): 406–409. doi: 10.3321/j.issn:1000-4025.2003.03.008.
- [28] TAIZ L, ZEIGER E. SONG C P, WANG X L, ZHOU Y, translated. Plant Physiology [M]. 5th ed. Beijing: Science Press, 2015: 597–617.
- TAIZ L, ZEIGER E. 宋纯鹏, 王学路, 周云, 译. 植物生理学 [M]. 第5版. 北京: 科学出版社, 2015: 597–617.
- [29] DOU J H, YU S X, FAN S L, et al. SOD and plant stress resistance [J]. Mol Plant Breed, 2010, 8(2): 359–364. doi: 10.3969/mpb.008.000359.
- 窦俊辉, 喻树迅, 范术丽, 等. SOD 与植物胁迫抗性 [J]. 分子植物育种, 2010, 8(2): 359–364. doi: 10.3969/mpb.008.000359.
- [30] SCANDALIOS J G. Oxygen stress and superoxide dismutases [J]. Plant Physiol, 1993, 101(1): 7–12. doi: 10.1104/pp.101.1.7.
- [31] WU Y B, YE B. Effects of combined elevated temperature and drought stress on anti-oxidative enzyme activities and reactive oxygen species metabolism of *Broussonetia papyrifera* seedlings [J]. Acta Ecol Sin, 2016, 36(2): 403–410. doi: 10.5846/stxb201409201862.
- 吴永波, 叶波. 高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响 [J]. 生态学报, 2016, 36(2): 403–410. doi: 10.5846/stxb201409201862.
- [32] WU S H, CHEN H W, JIAN S G, et al. The biological characteristics of *Cordia subcordata* on tropical coral island in China [J]. Ecol Sci, 2017, 36(6): 57–63. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2017.06.008.
- 吴淑华, 陈昊雯, 简曙光, 等. 中国热带珊瑚岛橙花破布木(*Cordia subcordata*)的生物学特性 [J]. 生态科学, 2017, 36(6): 57–63. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2017.06.008.
- [33] YANG C L, DUAN R J, LI R M, et al. The physiological characteristics of salt-tolerance in *Sesuvium portulacastrum* L. [J]. Acta Ecol Sin, 2010, 30(17): 4617–4627.
- 杨成龙, 段瑞军, 李瑞梅, 等. 盐生植物海马齿耐盐的生理特性 [J]. 生态学报, 2010, 30(17): 4617–4627.
- [34] QUAN X Q, ZHANG Y J, SHAN L, et al. Advances in proline metabolism researches of higher plants [J]. Biotechnol Bull, 2007(1): 14–18. doi: 10.3969/j.issn.1002-5464.2007.01.004.
- 全先庆, 张渝洁, 单雷, 等. 高等植物脯氨酸代谢研究进展 [J]. 生物技术通报, 2007(1): 14–18. doi: 10.3969/j.issn.1002-5464.2007.01.004.
- [35] GLENN E P, BROWN J J, BLUMWALD E. Salt tolerance and crop potential of halophytes [J]. Critic Revn Plant Sci, 1999, 18(2):227–255. doi: 10.1080/07352689991309207.
- [36] VILE D, SHIPLEY B, GARNIER E. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession [J]. Ecology, 2006, 87(2): 504–517. doi: 10.1890/05-0822.
- [37] WANG J Y. Research and analysis of liana and herb plants leaf functional traits of evergreen broad-leaved forest in Daming Mountain of Guangxi [D]. Nanning: Guangxi University, 2013: 38–41.
- 王家妍. 广西大明山常绿阔叶林藤本和草本植物叶功能性状研究与分析 [D]. 南宁: 广西大学, 2013: 38–41.
- [38] SHAO N. Spatial and temporal variation of soil total nitrogen on Hainan Island [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2015: 45–51.
- 邵娜. 海南岛土壤全氮时空变异特征的研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2015: 45–51.
- [39] KNOPS J M, REINHART K. Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient [J]. Amer Midland Nat, 2000, 144(2): 265–272. doi: 10.1674/0003-0031(2000)144[0265:slaaan]2.0.co;2.