

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2020.40574

冷冰, 曹坤芳. 红树植物水分关系研究进展[J]. 植物科学学报, 2020, 38(4): 574-584

Leng B, Cao KF. Advances in research on water relation of mangrove plants[J]. *Plant Science Journal*, 2020, 38(4): 574-584

红树植物水分关系研究进展

冷冰^{1,2,3}, 曹坤芳^{2,3*}

(1. 广西大学资源环境与材料学院, 南宁 530005; 2. 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530005; 3. 广西大学亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530005)

摘要: 红树林生长于受潮汐影响的海滨特殊生境, 具有重要的生态功能及应用价值。红树植物的水分利用特点一直是研究热点。由于受环境盐分影响, 红树植物水势普遍较低; 水分运输系统抗气穴化能力极强; 水分利用保守, 用水量处于同径级的热带陆生树木用水量的低值范围; 表型可塑性大, 可通过耐旱、耐盐和多样的水分管理策略适应潮间带环境; 水分运输效率不低, 能在环境条件适宜时进行高效的光合合成。本文通过大量的文献分析, 综述了红树植物的水分关系特点、水分和盐分管理策略, 对未来从多角度、结合新研究技术的红树植物水分关系研究进行了展望。

关键词: 红树植物; 水势; 抗气穴化; 树干液流; 盐分管理策略

中图分类号: Q945.17

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2020)04-0574-11

Advances in research on water relation of mangrove plants

Leng Bing^{1,2,3}, Cao Kun-Fang^{2,3*}

(1. School of Resources, Environment and Materials, Guangxi University, Nanning 530005, China;

2. College of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Guangxi University, Nanning 530005, China; 3. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical

Agro-Bioresources, Guangxi University, Nanning 530005, China)

Abstract: Mangroves, which grow in coastal habitats affected by tides, have important ecological functions and biological values. Understanding the water relationships of mangrove plants is an important area of research. Due to the influence of salty habitats, the water potential of mangroves is generally low. The water transportation system of mangroves exhibits high embolism resistance. Furthermore, mangrove water use is conservative, with water consumption in the low range for terrestrial tropical trees. Mangrove species show high phenotypic plasticity, high drought and salt tolerance, and diverse water management strategies in order to adapt to their intertidal environments. Their water transport efficiency is not low, which can support high photosynthesis when environmental conditions are favorable. The present paper reviews the characteristics of mangrove water use, as well as water and salt management strategies. We also propose future research areas on the water relationships of mangrove plants from multiple perspectives combined with new research techniques.

Key words: Mangroves; Water potential; Cavitation resistance; Sap flow; Salt management strategy

收稿日期: 2019-10-16, 退修日期: 2020-01-12。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670406); 广西“八桂学者”人才项目(C33600992001)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31670406) and Bagui Scholarship of Guangxi Zhuang Autonomous Region (C33600992001)。

作者简介: 冷冰(1983-), 女, 博士研究生, 讲师, 研究方向为植物生理生态(E-mail: 535086113@qq.com)。

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

红树林是受潮汐影响的湿地森林, 分布在超过123个国家和地区的热带、亚热带沿海盐性生境^[1]。红树林生态系统具有特殊的植物资源, 为多种动物提供生存繁衍场所, 还具有防风减浪、护岸固沙、抵御海啸和台风等自然灾害的作用^[2], 具有十分重要的生态功能及价值。为适应高气温、高光强、高盐度、强风、缺氧、潮汐淹浸等多种环境条件的胁迫, 红树植物进化出一系列结构和生理特性, 并形成了独特的水分利用机制和盐分管理策略。其结构上形成支柱根、板状根或气生根, 种子胎生, 肉质茎叶储水^[3], 叶片蜡质化或具有盐腺^[4]等; 生理上可适应低水势^[5, 6], 耐受缺氧环境^[7], 气孔对环境波动的响应复杂、多样化^[8], 水分利用相对保守^[9, 10]; 盐分管理策略以拒盐、泌盐和组织储存水稀释盐分等3种机制为主^[11]。

潮间带环境中树木对水分的利用一直被认为是了解红树林独特生命特征的关键过程^[5], 也是近年来红树植物研究的热点。前人研究的成果包括: 红树植物受环境盐分影响, 水势普遍较低; 运输系统抗气穴化能力强, 表型可塑性大; 水分利用保守, 但水分运输效率不低; 通过水分再分配适应潮间带环境, 并且与盐分管理相关。本文将针对红树植物的上述特点, 对截至2018年红树植物水分关系方面的研究进展进行综述。

1 红树植物受环境盐分影响水势普遍较低

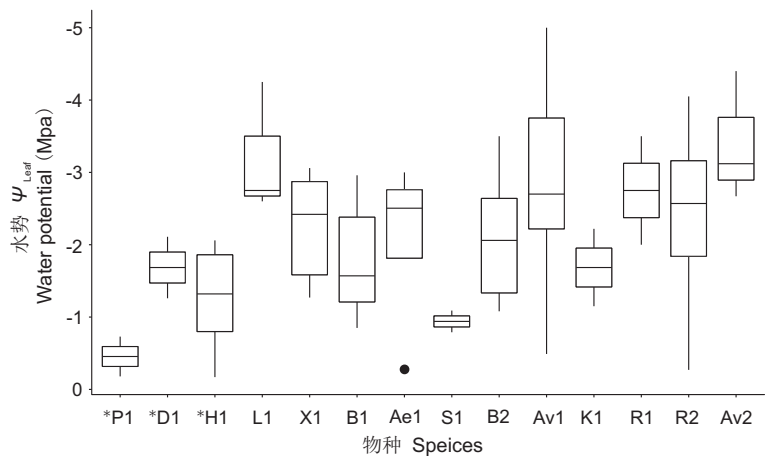
耐盐是红树植物重要特点之一^[12]。多种真红树植物, 如白骨壤(*Avicennia marina* (Forsk.) Vierh.)、红树(*Rhizophora apiculata* Blume.)、美洲红树(*R. mangle* L.)等可适应30 g/kg以上的土壤盐度^[12, 13]。半红树植物耐盐能力比真红树低, 例如杨叶肖槿(*Thespesia populnea* (L.) Soland. ex Corr.)和海芒果(*Cerbera manghas* L.)能耐受8 g/kg的土壤盐度, 但在土壤盐度 ≥ 11 g/kg时均无法生长^[14, 15]。红树物种的分布受其对盐度的耐受性制约^[13], 在潮间带呈现带状分布特征, 具有向海性生态序列现象^[16]。这一现象在红树西方类群尤为明显(根据植物区系划分, 全球红树植物可划分为东方类群和西方类群, 东方类群自非洲东岸沿亚洲海岸及印度尼西亚群岛一直分布到东太平洋群岛、大洋洲沿岸; 而西方类群主要覆盖美洲

东、西岸和非洲西岸), 当海拔和盐度逐渐升高时, 适应土壤盐度30 ~ 50 g/kg的美洲红树被耐盐性更强的黑皮红树(*Avicennia germinans* (L.) L.)所取代, 后者能耐受60 ~ 140 g/kg的土壤盐度^[13, 17]。

盐度35‰海水的渗透势约为 -2.4 MPa^[18]。如果海水盐度更高, 则渗透势更低。红树植物要吸收水分就需要保持低于土壤和海水渗透势的水势^[6]。Sobrado^[3]首次发现红树林木质部水势很低($-3 \sim -6$ MPa), 随后大量的测定结果证实红树植物通常可在低水势下维持正常的生理活动^[3, 19-28], 真红树的水势普遍比半红树更低(图1)。

红树水势受盐度影响较强, 土壤盐度越高, 水势越低^[18]。旱季时土壤盐度比雨季明显增高, 墨西哥泻湖环境中($19^{\circ}33' \sim 19^{\circ}36'N$, $96^{\circ}22' \sim 96^{\circ}24'W$)土壤水势为 -2.63 MPa(旱季)和 -1.72 MPa(雨季)时, 锥果木(*Conocarpus erectus* L.)凌晨水势(Ψ_{pd})分别为 -1.98 MPa和 -1.34 MPa; 土壤水势为 -4.93 MPa(旱季)和 -0.40 MPa(雨季)时, 黑皮红树 Ψ_{pd} 分别为 -4.56 MPa和 -2.53 MPa^[24]。Melcher等^[22]对美国夏威夷海边和河口湾美洲红树的研究发现, 位于河口湾种群(低盐环境)叶片 Ψ_{pd} 为 -0.86 MPa, 而海滨种群(高盐环境)的 Ψ_{pd} 为 -2.7 MPa。生长于河口盐度较低环境中的白骨壤正午水势(Ψ_{md})为 -2.16 MPa, 而位于潮间带的白骨壤 Ψ_{md} 可达 $-3 \sim -5$ MPa^[21, 23, 25, 26]。高盐度环境中黑皮红树的 Ψ_{md} 可低至 -5.93 MPa^[24]。旱季土壤盐度升高, 同一地区美洲红树在雨季和旱季的 Ψ_{md} 分别为 -3.01 MPa和 -4.27 MPa^[27]。

红树水势随盐度增高而降低的程度存在种间差异, Sternberg等^[19]研究发现, 佛罗里达南部同一生长环境中, 黑皮红树、美洲红树、拉关木旱季叶片 Ψ_{pd} 低于雨季, 分别由 (-2.67 ± 0.10) 、 (-3.13 ± 0.67) 、 (-2.60 ± 0.06) MPa降至 (-3.12 ± 0.05) 、 (-3.17 ± 0.06) 、 (-2.75 ± 0.18) MPa。不同物种之间水势变化差异可能与其生理结构有关, Sobrado和Ewe^[29]研究发现黑皮红树的叶片含水量有明显的季节变化, 但叶片含水量变化在总含水量较高的拉关木中则不明显。在高盐度环境中, 无论旱季雨季, 黎明前或中午, 黑皮红树比拉关木的水势降得更低。



数据来源于附表 1¹⁾。水势包含不同树种在不同地点及不同时间段(凌晨或正午,旱季或雨季)测得的叶片水势。横线为中位数;箱型为样本中所有数值由小到大排列后第 25% 和 75% 的值;竖线为非异常值范围;黑点表示异常值。* 表示半红树。P1. 水黄皮; D1. 海滨猫尾木; H1. 黄槿; L1. 拉关木; X1. 木果楝; B1. 木榄; Ae1. 桐花树; S1. 海桑; B2. 海莲; Av1. 白骨壤; K1. 秋茄; R1. 红海兰; R2. 美洲红树; Av2. 黑皮红树。
Data source literature is shown in Appendix 1¹⁾. Containing leaf water potential measured at different sites at different times (before dawn or midday, dry season or rainy season); line (median), box (25% - 75%), whiskers (non-outlier range); black circle (outlier). *, Semi-mangrove. P1. *Pongamia pinnata* (L.) Pierre; D1. *Dolichandrone spathacae* (L. f.) K. Schum.; H1. *Hibicus tilisaceus* L.; L1. *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn.; X1. *Xylocarpus granatum* Koenig.; B1. *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Poir.; Ae1. *Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco; S1. *Sonneratia caseolaris* (L.) Engl.; B2. *Bruguiera sexangula* (Lour.) Poir.; Av1. *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh.; K1. *Kandelia candel* (L.) Druce; R1. *Rhizophora stylosa* Griff.; R2. *Rhizophora mangle* L.; Av2. *Avicennia germinans* (L.) L.

图 1 红树植物水势范围
Fig. 1 Water potential range of mangroves and semi-mangroves

2 红树植物抗气穴化能力强, 表型可塑性大

许多学者认为, 在植物体水势较低的情况下, 其运输水分的管道会把空气吸进而发生气穴化栓塞, 导致运输功能受阻^[3, 6, 7, 11]。由于红树植物水势总是比较低, 他们在气穴化阈值附近生存, 而阈值随盐度而变化^[30]。盐度越高, 土壤水势越低, 则栓塞风险越高。红树能适应水势的快速变化, 且能在低水势情况下维持正常生理活动, 说明其抗气穴化能力很强。澳洲学者观察到在野外自然条件下, 在孔隙水盐度为 40‰ ~ 49‰ (即水势为 -2.7 ~ -3.4 MPa) 土壤中生长的白骨壤, 一天内叶片水势可从 -0.1 MPa (Ψ_{pd}) 降至 -6 MPa (Ψ_{md}), 而无明显伤害^[31]。

拉关木枝条丧失 50% 导水率的水势 (Ψ_{50}) 为 -3.4 MPa^[32], 而耐盐能力强的红树物种, Ψ_{50} 普遍更低。Jiang 等^[21]测得的木榄 (*Bruguiera gymnorhiza* (L.) Poir.)、秋茄 (*Kandelia candel* (L.) Druce)、白骨壤的 Ψ_{50} 分别为 (-8.18 ± 0.84) 、

(-7.52 ± 0.07) MPa 和 (-5.70 ± 0.30) MPa, 在前人报道的被子植物抗气穴化能力的最高值范围^[21, 23]。许多陆生植物的 Ψ_{50} 高于红树植物, 例如假山毛榉属 (*Nothofagus*) 6 种植物的 Ψ_{50} 为 -2.6 ~ -5.3 MPa^[33], 9 种热带雨林树木中破布木属 (*Cordia*) 植物的 Ψ_{50} 为 -1.2 ~ -3.6 MPa^[34]。随着环境盐度增加, 红树植物的 Ψ_{50} 会更低, 河口红树林土壤水势 -0.4 MPa 时, 美洲红树 Ψ_{50} 为 -4.4 MPa; 海滨冲击滩红树林土壤水势为 -2.6 MPa 时, 美洲红树的 Ψ_{50} 为 -6.3 MPa^[22, 32]。根据脆弱性分割理论, 植物木质部 Ψ_{50} 显著低于叶片丧失 50% 导水能力时的水势 ($\Psi_{Leaf 50}$)^[35], 红树叶片的抗栓塞能力可能低于木质部。

红树植物的木质部结构具抗气穴化特征, 比如具有导管小而密度大、木质部薄壁组织发达等特征^[36-39]。附物纹孔 (vestured pits) 是红树族植物稳定存在的木材导管的解剖性状之一, 邓传远等^[36]在红树族 4 属、10 种、1 变种植物的次生木质部均观察到附物纹孔的存在。多位学者认为附物

1) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章附表。

纹孔能增强水分的聚合力,防止栓塞,提高水分运输安全^[36, 37]。红海兰(*Rhizophora stylosa* Griff.)、海桑(*Sonneratia caseolaris* (L.) Engl.)、杯萼海桑(*S. alba* J. Smith)等植物木质部具纤维状导管和环管胞,可以在导管栓塞时提供旁道以保障水分运输功能^[36, 38, 39]。有研究证实薄壁细胞内淀粉粒的水解为修复栓塞导管提供帮助^[37, 38]。红海兰、海桑属(*Sonneratia*)、白骨壤等木质部的薄壁细胞内存在淀粉粒或晶体^[38-40]。红树植物木质部薄壁细胞比例较高,海桑属6种物种的木质部解剖结果显示其射线分布频率高,平均值为17.2 ~ 24.6条/mm²^[39],红海兰、白骨壤等木质部的射线频率也在10条/mm²左右^[38, 40, 41]。木质部边材存在叶绿体是红树林植物的共同特征, Schmitz等^[30]在白骨壤、红树、海桑、木果楝、银叶树(*Heritiera littoralis* Dryand.)等13种红树植物的6 mm直径枝条木质部中观察到叶绿体的存在。茎光合作用有助于维持水力功能,在植物的碳和水分平衡中起着至关重要的作用^[30]。白骨壤木质部具有多层形成层结构,可提高抗栓塞化能力^[40]。

红树植物表型可塑性大^[42],明显受盐度影响,且存在种间差异。不同红树植物物种的耐盐能力不同,部分物种具有可以在陆地和潮间带生长的不同生态型,例如半红树植物黄槿(*Hibicus tiliaceus* L.)具有海生和陆生两个不同的生态型^[4]。许多红树物种在海岸或近海的河岸边生长为高大的树木,在不是每天都受潮汐影响的邻近内陆地区呈矮灌木样^[27]。导管密度和导管尺寸是白骨壤和红茄苳(*Rhizophora mucronata* Poir.)对不同盐度条件最敏感的木材特性^[43]。与高潮位生长的海桑和杯萼海桑相比,低潮位生长的海桑和杯萼海桑次生木质部导管有更小的导管分子长度、管孔弦向直径、管孔面积,有更高的导管聚合度和管孔密度^[36]。随着土壤盐度和有机质含量增大,白骨壤木质部形成更高的复孔率,相邻两导管接触壁平均厚度增加^[41];红海兰和红茄苳^[43]的管孔密度增大,而管孔径向直径与弦向直径等指标不受土壤全盐量的影响。伴随盐度增加,桐花树(*Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco)的导管直径减小,导管密度变化不规律^[44];白骨壤的导管密度和导管组数量增高^[43]。同等盐度增加情况

下,白骨壤比红茄苳导管聚合度更高,有更高的导管密度,更小的导管直径和更短的导管长度^[43]。随着土壤盐度和干旱度的增加,澳洲3个白骨壤亚种的叶厚、叶干物质含量和含水量增加,叶储水量增加^[45]。叶体积弹性模量随着盐度的增加而下降的现象在美洲红树、锥果木、海葡萄(*Coccoloba uvifera* (L.) L.)^[46]和黑皮红树^[47]被观察到,但弹性模量随盐度增加而增加也在黑皮红树^[48]、白海榄(*Avicennia alba* Blume.)、木榄、银叶树、木果楝等物种中被观察到^[49]。这些木质部和叶片结构的变化,调整了红树植物的耐旱和耐盐能力。

3 红树植物采取保守的水分利用策略,但水分运输效率并不低

尽管红树生境中有丰富的水,但盐分会限制根从环境中获得水分和营养^[45, 50],因此红树实际上面临干旱胁迫。采用液流测量技术取得的数据结合其他研究结果,证明红树植物采取保守的水分利用策略,消耗水分较少^[3, 5, 10]。与黑皮红树生境相距仅20 km的热带雨林树木日用水量能达到250 ~ 300 kg,是相似直径黑皮红树的6~7倍^[5]。伴随环境盐度的增加,红树植物的用水策略趋于保守。法属圭亚那地区黑皮红树从雨季(地表永久停滞水含盐量仅0.3 ~ 0.6 g/kg),到旱季(富含有机质的表层土壤盐度在3 ~ 50 g/kg; 20 cm深处为6.1 ~ 7.4 g/kg; 50 cm处为6.5 ~ 8.2 g/kg)的平均用水量明显降低,平均胸径45 cm的个体日用水量由64.1 kg下降至40.8 kg^[5]。生长于盐度较高的岸内地区的美洲红树矮化林(株高1 m以内)比沿海高林(株高5 ~ 10 m)的叶片水分利用效率更高^[50]。对比多种红树植物与热带典型树种的用水量数据可发现(表1),红树用水量通常处于同径级的热带非红树种用水量的低值范围,条件适宜时,如雨季可超过部分非红树种。例如法属圭亚那胸径23.7 ~ 24.3 cm的黑皮红树日用水量日变化范围为11.5 ~ 30.8 kg,雨季达到用水峰值^[5];超过西双版纳胸径24.84 cm的柚木(*Tectona grandis* L. f.)雨季日用水量(8.16 ± 6.17) kg^[51];也超过雷州半岛胸径20.8 ~ 25.5 cm的尾叶桉(*Eucalyptus urophylla* S. T. Blake)(日均用水量为12.79 kg)^[52]。

表 1 红树植物与非红树植物用水量对比
Table 1 Comparison of water consumption between mangrove and non-mangrove plants

种名 Species	胸径 DBH (cm)	日用水量 DWU (kg)	实验地点 Study sites	参考文献 Source
黑皮红树 <i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	2.8 ~ 5.3	0.40 ~ 1.50	美国路易斯安那	[53]
黑皮红树	5.1 ~ 15.0	0.31 ~ 2.40	美国佛罗里达	[9]
黑皮红树	11.8 ~ 15.6	3.20 ~ 5.30	法属圭亚那	[5]
黑皮红树	15.1 ~ 25.0	3.96 ~ 9.64	美国佛罗里达	[9]
黑皮红树	23.7 ~ 24.3	11.50 ~ 30.80	法属圭亚那	[5]
黑皮红树	25.1 ~ 35.0	6.36 ~ 18.48	美国佛罗里达	[9]
黑皮红树	43.9 ~ 46.6	40.80 ~ 64.10	法属圭亚那	[5]
角果木 <i>Ceriops tagal</i> (perr.) C. B. Rob.	6.5 ~ 8.0	7.50 ~ 10.00	印度洋马约特是	[53]
红茄苳 <i>Rhizophora mucronata</i> Poir.	13.0 ~ 22.0	10.70 ~ 17.60	印度洋马约特是	[53]
美洲红树 <i>Rhizophora mangle</i> L.	5.1 ~ 15.0	0.83 ~ 6.83	美国佛罗里达	[9]
美洲红树	15.1 ~ 25.0	4.32 ~ 6.63	美国佛罗里达	[9]
拉关木 <i>Laguncularia racemosa</i> (L.) Gaertn.	5.1 ~ 15.0	1.60 ~ 7.16	美国佛罗里达	[9]
拉关木	15.1 ~ 25.0	9.60 ~ 24.93	美国佛罗里达	[9]
拉关木	25.1 ~ 35.0	15.75 ~ 25.16	美国佛罗里达	[9]
秋茄 <i>Kandelia candel</i> (L.) Druce	< 10.0	0.31 ~ 5.43	中国福建漳江口	[54]
白骨壤 <i>Avicennia marina</i> (Forsk.) Vierh.	< 10.0	2.01 ~ 10.61	中国福建漳江口	[54]
尾叶桉 <i>Eucalyptus urophylla</i> S. T. Blake	20.8 ~ 25.5	12.79	中国雷州半岛	[52]
柚木 <i>Tectona grandis</i> L. f.	24.8	8.16 ± 6.17	中国云南西双版纳	[51]
柚木	26.5	13.56 ± 2.71	中国云南西双版纳	[55]

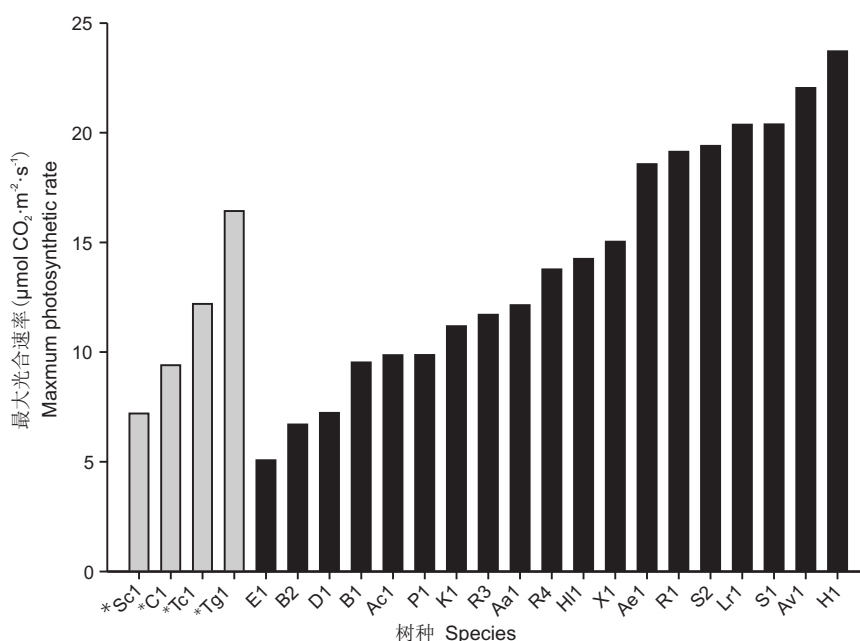
Notes: DBH, diameter at breast height; DWU, daily water use.

生长在高盐度区域或遭受潮汐淹没时红树用水量更低。潮汐淹没会造成红树用水量减少，但不同种之间减少的幅度存在差异，潮汐淹没时黑皮红树、拉关木、美洲红树的平均日用水量分别下降 27%、16.7%和 17.3%^[9]。秋茄夏季用水量高于冬季，且径级越大波动越大^[10]。本研究在海南文昌的液流监测数据也显示红树植物夏季用水量高于冬季，雨季用水量比旱季高，如尖瓣海莲(*Bruguiera sexangula* (Lour.) Poir. var. *rhynchoptala* Ko) 的夏季日均用水量比冬季高 62.72%；日均气温相近情况下，木果楝(*Xylocarpus grantum* Koenig.) 雨季日均用水量比旱季高 27.41% (未发表数据)。

红树水分策略保守还体现在较高的水分利用效率和随盐度调节的蒸腾速率上。同等水分条件下，光合效率越高则水分利用效率越高。多个地点不同红树植物的测定结果表明^[20, 52–54]，他们的光合能力不低。在有利条件下，如中等盐度、高环境湿度时，红树的光合能力与其他陆生热带非红树植物相当(图 2)。多种红树植物的最大光合速率高于红厚壳(*Calophyllum inophyllum* L.)、柚木等陆生热带树木^[52, 56]。红树植物的光合速率范围与热带雨林龙脑香科树种(5.1 ~ 20.3 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)类似^[55]。低盐度条件下，白骨壤叶片最大光合速率

能达到(22.04 ± 1.02) $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[57]。在水热条件好的海南文昌河口地区，黄槿的叶片最大光合速率能达到 23.71 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，而在纬度更高的广西北仑河口，黄槿最大光合速率仅 11.18 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[21, 58]。红树植物的光合作用因环境条件差异，具有较大可塑性。盐度和饱和水汽压差 (air vapor pressure deficit, VPD) 的增高会导致红树植物光合速率降低^[57]。当土壤孔隙水盐度由 17 g/kg 增加至 66 g/kg 时，白骨壤的叶光合速率由 (16.4 ± 0.6) $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 降至 (7.0 ± 0.2) $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[30]。在雨季，黑皮红树的蒸腾速率(中午约 4 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 高于旱季 (< 1 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，而在没有额外盐胁迫的情况下，则表现出更高的速率^[47, 59]。位于岸内较矮的美洲红树水分条件不如冲击滩高大美洲红树好，高大个体木质部水分输送效率高，CO₂同化率高，而矮生个体茎导水率低，叶片水分利用保守，相应地其光合能力和生长率也低^[57]。

盐分对红树的影响在林段水平的蒸腾作用上也有体现^[60]。红树的蒸腾随环境中盐浓度的不同而变化^[57]。大部分树木通过气孔控制或形态调整来维持木质部的水分运输安全，并在高 VPD 下关闭气孔以避免水力系统失效^[61]。耐盐



* 表示非红树。数据来源文献见附表 2^[2]。Sc1. 草海桐; C1. 红厚壳; Tc1. 榄仁树; Tg1. 柚木; E1. 海漆; B2. 海莲; D1. 海滨猫尾木; B1. 木榄; Ac1. 老鼠簕; P1. 水黄皮; K1. 秋茄; R3. 红茄苳; Aa1. 卤蕨; R4. 正红树; Hl1. 银叶树; X1. 木果槌; Ae1. 桐花树; R1. 红海兰; S2. 杯萼海桑; Lr1. 榄李; S1. 海桑; Av1. 白骨壤; H1. 黄槿。

* : Non-mangrove species. The data source literature is shown in Appendix 2^[2]. Sc1. *Scaevola sericea* Vahl.; C1. *Calophyllum inophyllum* L.; Tc1. *Terminalia catappa* L.; Tg1. *Tectona grandis* L. F.; E1. *Excoecaria agallocha* L.; B2. *Bruguiera sexangula* (Lour.) Poir.; D1. *Dolichandrone spathacae* (L. f.) K. Schum.; B1. *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Poir.; Ac1. *Acanthus ilicifolius* L.; P1. *Pongamia pinnata* (L.) Pierre; K1. *Kandelia candel* (L.) Druce; R3. *Rhizophora mucronata* Poir.; Aa1. *Acrostichum aureum* L.; R4. *Rhizophora apiculata* Bl.; Hl1. *Heritiera littoralis* Dryand.; X1. *Xylocarpus granatum* Koenig.; Ae1. *Aegiceras corniculatum* (L.) Blanco; R1. *Rhizophora stylosa* Griff.; S2. *Sonneratia alba* Sm.; Lr1. *Lumnitzera racemosa* Willd.; S1. *Sonneratia caseolaris* (L.) Engl.; Av1. *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh.; H1. *Hibiscus tiliaceus* L.

图2 红树与非红树植物最大光合速率

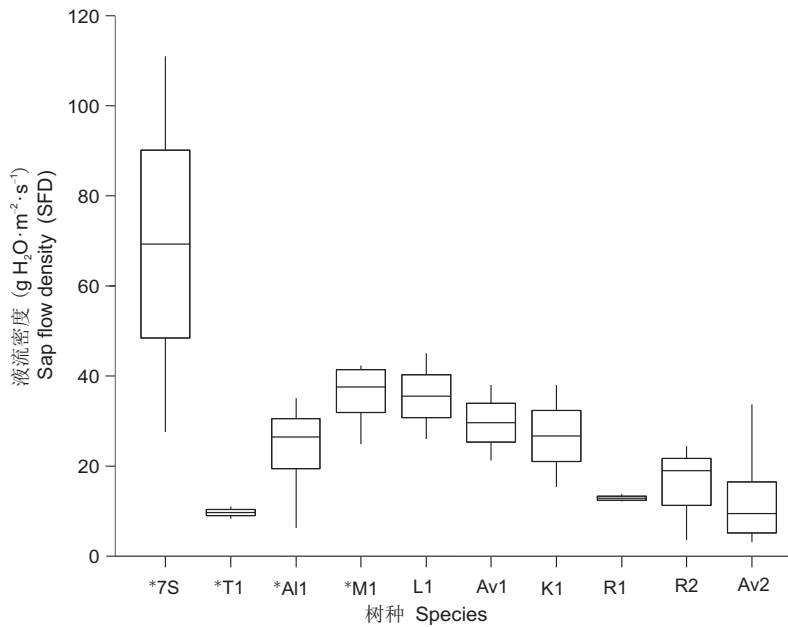
Fig. 2 Maximum photosynthetic rate of mangroves

红树林气孔对 VPD 的高度敏感性证实了较低的 VPD 可显著提高红树林的耐盐性^[6]。在高盐度下, 红树气孔导度和蒸腾速率较低; 有充分海水和淡水补充时, 红树林的气孔导度与其他热带森林树种的气孔导度相当^[23]。黑皮红树、美洲红树、拉关木的木质部水力导度处于热带树木的低值范围^[3]。

大部分地区红树物种液流密度及时响应 VPD 的变化, 然而也有数据显示一些地区拉关木的液流密度与 VPD 并不显著相关^[56]。部分物种对潮汐淹浸十分敏感。长期淹水(淡水淹没土壤表面 180 d)对黑皮红树、美洲红树、拉关木幼苗的叶片气体交换没有持续影响^[62]; 与之形成对照的是, 淹浸胁迫 80 d 后, 木榄植物叶片水势和气孔导度下降。淹浸 1 d 即可造成白骨壤急性气孔关闭。短期淹水还降低了黑皮红树、拉关木、美洲红树幼苗和树苗

的最大同化率和暗呼吸速率。与在红树幼苗和幼树中观察到的情况相似, 短期淹水会使成熟红树林植物的液流速度降低^[45]。

树干液流的测量证明, 红树的水分运输效率并不低, 其液流密度与相似气候条件下的热带雨林植物相当, 在适宜环境下可能更高^[23]。不同种红树植物边材 2 cm 深度的液流密度变化范围处在已报道的热带雨林树种低值范围^[63]; 但红树植物液流密度峰值明显高于针叶树种, 与亚热带树种峰值相近^[5, 9, 25, 56, 59, 63](图 3)。随着树体增大, 液流密度有明显增大趋势。对黑皮红树的测量表明, 液流密度(SFD)随径级增加而增大, 平均胸径 13.0 cm 的小树 SFD 为 $(3.7 \pm 0.14) \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 平均胸径 24 cm 的中树 $(6.2 \pm 0.28) \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 平均胸径 45 cm 的大树 SFD 为 $(7.0 \pm 7.0) \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ($P < 0.001$)^[5]。



所有数据均来源于已发表文献中使用 TDP 法在 2 cm 边材深度测得的最大液流密度 (具体文献见附表 3³⁾)。横线为中位数, 箱型为四分位数, 竖线为非异常值范围。* 表示非红树。7S. 热带雨林 7 个树种; T1. 美国水松; A1. 长蕊木兰; M1. 醉香含笑; L1. 拉关木; Av1. 白骨壤; K1. 秋茄; R1. 红海兰; R2. 美洲红树; Av2. 黑皮红树。
All the data were the maximum SFD measured at 2 cm depth by TDP method in published literature (The data source literature is shown in Appendix 3³⁾). Line (median), box (25%–75%), whiskers (non-outlier range). *, Non-mangrove species. 7S. 7 species of tropical forest; T1. *Taxodium distichum* L.; A1. *Alcimandra cathcartii* (Hook. f. et Thoms.) Dandy; M1. *Michelia macclurei* Dandy; L1. *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn.; Av1. *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh.; K1. *Kandelia candel* (L.) Druce; R1. *Rhizophora stylosa* Griff.; R2. *Rhizophora mangle* L.; Av2. *Avicennia germinans* (L.) L.

图 3 红树植物与非红树植物液流密度变化范围对比
Fig. 3 Comparison of SFD between mangroves and other trees

4 红树植物水分分配与盐分管理

红树植物水力分配 (即水分在植物体内的运输、调节、储存、分配) 在种间和种内变化多, 叶片结构适应水分利用需求, 并采取多样化的盐分管理策略, 以适应潮间带不利环境。

已经发现, 一些红树种类中存在叶片吸水、树体储水、夜间补水和水分再分配的现象, 这可能是为应对潮汐淹浸和水分短缺而形成的生理策略。白骨壤可以通过叶片盐腺吸收液态水, 并在水势高于根的水势下储存水于细胞和细胞外空间 (毛状细胞和凹槽中) [59]。Lechhaler 等 [45] 的研究表明, 木榄、红茄苳的叶片蒸腾率依赖于储水, 特别是在盐度较高、水分运输不足以平衡水分蒸腾损失的情况下。对澳洲 3 种白骨壤的研究也显示叶片储水能维持其以 1 mmol · m⁻² · s⁻¹ 速率蒸腾 77 ~ 126 min, 且空气湿润时, 白骨壤叶片能够通过反向蒸腾吸收

空气中的水 [18]。尽管 Hubeau 等 [25] 在澳大利亚用 HRM 法 (heat ratio method) 测得的红海兰日间最大液流密度为 (4.7 ± 0.3) cm³ · cm⁻² · h⁻¹; 夜间液流密度接近零 (0.2979 ± 0.0009) cm³ · cm⁻² · h⁻¹。但本研究在海南文昌对红树植物的液流测量结果显示, 日落后液流并不会很快达到零, 而是持续一段时间, 这可能是树体补水的结果。此外, 反向液流在浅支柱根中的水分再分配在夜间、清晨和午后都在美洲红树的矮化林中被观察到, 而在高红树中则没有发现 [50]。降雨后的反向液流也有报道 [6]。当根系和土壤之间的水势梯度在白天被逆转时, 通过夜间反向液流从根释放到干燥的表层土壤中的水可以被重新吸收 [50]。这使得红树植物表层根系能够使用深层土壤中盐度较低的水, 并避免表层土壤中的根系因过高的盐度而受害。但这样的水分再分配也会导致蒸腾用水与表面土壤吸水之间的竞争, 并且增加能量消耗。

3) 如需查阅附表内容请登录《植物科学学报》网站 (<http://www.plantscience.cn>) 查看本期文章附表。
© Plant Science Journal <http://www.plantscience.cn>

红树植物叶片结构特征与其水分利用需求相适应, 具有旱生的叶片形态结构, 利于充分利用光照提高光合效率, 适应盐生环境。红树叶片叶面积较小, 角质层普遍较厚, 通常叶上表皮角质层比下表皮的厚, 可防止高温对叶片的伤害。叶脉密度低, 气孔小而密度大, 部分物种如木榄、桐花树等的叶上表皮无气孔器分布; 白骨壤等的叶表具有毛状体^[18], 气孔下陷, 有助于减少叶片水分丧失。叶片肉质化程度普遍高^[64], 拉关木、榄李(*Lumnitzera racemosa* Willd.)等叶片有内皮层储水结构, 白骨壤叶片弹性模量随盐度变化^[18], 均与树体储水的生理机制紧密相关。榄李、秋茄、拉关木等叶片为等面叶, 叶片上下表皮都有栅栏组织, 利于高效的光合作用。部分红树和半红树叶片具有盐腺结构, 如白骨壤、桐花树、杨叶肖槿(*Thespesia populnea* (L.) Soland. ex Correa)等; 木榄、桐花树等叶肉细胞含晶体; 多种红树叶片具有多层内皮层, 储存水分, 有利于红树植物保持较高水势、应对盐分胁迫^[64, 65]。

盐分管理策略是红树植物重要的生理策略之一, 红树植物既需要一定的盐分来维持正常生理活动, 如秋茄、桐花树、白骨壤、海莲(*Bruguiera sexangula* (Lour.) Poir.)和红海兰主要是通过积累盐分来抵御渗透胁迫^[66]; 又需要控制盐分浓度来维持体内离子平衡。泌盐、拒盐和叶片肉质化是红树植物降低树体内盐度的主要策略。通常根据是否有盐腺将红树植物划分为具有盐腺结构的泌盐种(salt secretors), 如白骨壤属(*Avicennia*)、海桑属等; 没有盐腺的拒盐种(salt excluders), 如木榄、海莲、正红树等。但实际上所有的红树根部都拒盐, 可以阻止环境中90%~99.6%的盐进入植物体内^[42]。对白骨壤的研究表明, 根系拒盐是最重要的除盐机理, 进入植物体内的盐分只有40%由盐腺排出^[26]。盐腺存在的意义可能在于叶表面盐的存在可能可以降低叶蒸汽压亏缺^[6]。在非泌盐红树植物如红树属(*Rhizophora*)中, 木质部液中的盐浓度低于1%的海水盐度^[5]。拒盐红树植物如榄李属(*Lumnitzera*)、红树属及海桑属等属的木质部液流中的含盐量比典型的非盐生植物高10~50倍^[12]。泌盐种黑皮红树比拒盐种锥果木更能忍受基质盐度, 这一趋势可能适用于一般的泌盐种和拒盐种^[24]。此外, 红树植物还通过利用地下水、雨水来降低盐分胁迫。植物茎的木质部水稳定同位

素的测定表明, 无瓣海桑主要利用地下水而很少利用海水和雨水; 白骨壤、秋茄、桐花树主要利用地下水, 但也利用海水和雨水的混合水^[64]。

5 展望

红树植物生长于土壤盐分高的特殊环境, 其水分管理策略和水分关系一直以来都是科学家感兴趣的课题。随着新技术的研发和对红树林保护重视程度的提高, 红树水分关系相关研究也将向深度发展。目前仍有许多尚未解决和值得关注的问题, 笔者认为主要有以下几方面:

(1) 红树植物生理生态与环境盐度高度相关, 尽管目前对成年树木进行的相关实验仍然有限, 但已证实红树植物对环境变化反应迅速, 响应策略复杂而多变。鉴于潮间带环境波动大, 长期、大面积、高精度的林分蒸腾耗水监测将可以更好的解释红树水分利用策略。更多野外实验, 尤其是对红树东方类群的实验值得期待。

(2) 红树植物抗气穴化能力强, 其发生运输组织栓塞化的频度和栓塞化修复的机制尚不清楚。红树水分策略保守, 气孔反应敏感, 调节行为复杂, 内源激素如ABA等对气孔调控的影响尚不明确。运用核磁共振成像、断层分析技术、同位素示踪等新技术针对气孔调控、气穴化形成与修复机制的科学研究将极具意义。

(3) 红树植物具有超强的抗逆能力, 相关的抗逆基因有待进一步挖掘。

参考文献:

- [1] Giri C, Ochieng E, Tieszen LL, Zhu Z, Singh A, et al. Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2015, 20(1): 154-159.
- [2] Lee SY, Primavera JH, Dahdouh-Guebas F, McKee K, Bosire JO, et al. Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems: a reassessment[J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2014, 23(7): 726-743.
- [3] Sobrado MA. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species[J]. *Trees*, 2000, 14(5): 258-262.
- [4] 梁山, 周仁超, 董穗穗, 施苏华. 红树植物的盐适应性及其进化的研究进展[J]. 科学通报, 2008, 53(8): 865-871. Liang S, Zhou RC, Dong SS, Shi SH. Research progress on salt adaptability and evolution of mangrove plants[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(8): 865-871.

- [5] Muller E, Lambs L, Fromard F. Variations in water use by a mature mangrove of *Avicennia germinans*, French Guiana[J]. *Ann For Sci*, 2009, 66(8): 803–803.
- [6] Ruth R, Lovelock CE. Regulation of water balance in mangroves[J]. *Ann Bot*, 2015, 115(3): 385.
- [7] Kathiresan K. A review of studies on Pichavaram mangrove, southeast India[J]. *Hydrobiologia*, 2000, 430(1–3): 185–205.
- [8] Chen L, Wang W, Peng L. Photosynthetic and physiological responses of *Kandelia candel* L. Druce seedlings to duration of tidal immersion in artificial seawater[J]. *Environ Exp Bot*, 2005, 54(3): 256–266.
- [9] Krauss KW, Young PJ, Chambers JL, Doyle TW, Twilley RR. Sap flow characteristics of neotropical mangroves in flooded and drained soils[J]. *Tree Physiol*, 2007, 27(5): 775–783.
- [10] 阎光宇, 冯建祥, 杨盛昌, 林光辉. 中国漳江口红树植物秋茄茎流特征及其影响因子[J]. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2048–2058.
- Yan GY, Feng JX, Yang SC, Lin GH. Sapflow characteristics of *Kandelia obovata* and their controlling factors in Zhangjiang estuary, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(7): 2048–2058.
- [11] Liang S, Zhou R, Dong S, Shi S. Adaptation to salinity in mangroves: Implication on the evolution of salt-tolerance[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2008, 53(11): 1708–1715.
- [12] Augustinus PGEF. Geomorphology and sedimentology of mangroves[M]//Perillo GME, ed. *Developments in Sedimentology*: Vol 53. Amsterdam: Elsevier Science, 1995.
- [13] Castañeda-Moya E, Rivera-Monroy VH, Twilley RR. Mangrove zonation in the dry life zone of the Gulf of Fonseca, Honduras[J]. *Estuaries Coasts*, 2006, 29(5): 751–764.
- [14] 邱凤英, 廖宝文, 蒋焱. 半红树植物海檬果幼苗耐盐性研究[J]. 防护林科技, 2010(5): 5–9.
- Qiu FY, Liao BW, Jiang Y. Salt tolerance of semi-mangrove plant *Cerbera manghas* seedlings[J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2010(5): 5–9.
- [15] 邱凤英, 廖宝文, 肖复明. 半红树植物杨叶肖槿幼苗耐盐性研究[J]. 林业科学研究, 2011, 24(1): 51–55.
- Qiu FY, Liao BW, Xiao FM. Salt tolerance of semi-mangrove plant *Thespesia populnea* seedlings[J]. *Forest Research*, 2011, 24(1): 51–55.
- [16] 张乔民, 张叶春. 华南红树林海岸生物地貌过程研究[J]. 第四纪研究, 1997, 17(4): 344–353.
- Zhang QM, Zhang YC. Study on biogeomorphologic process of mangrove coasts in south China[J]. *Quaternary Sciences*, 1997, 17(4): 344–353.
- [17] Cintron G, Lugo AE, Pool DJ, Morris G. Mangroves of arid environments in Puerto Rico and Adjacent Islands[J]. *Biotropica*, 1978, 10(2): 110–121.
- [18] Nguyen HT, Meir P, Sack L, Evans JR, Oliveira RS, Ball MC. Leaf water storage increases with salinity and aridity in the mangrove *Avicennia marina*: integration of leaf structure, osmotic adjustment and access to multiple water sources[J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(8): 1576–1591.
- [19] Sternberg L, Ishshalomgordon N, Ross M, O'Brien J. Water relations of coastal plant communities near the ocean/freshwater boundary[J]. *Oecologia*, 1991, 88(3): 305–310.
- [20] 司怀通. 红树林植物气孔对环境因子的响应特点[D]. 南宁: 广西大学, 2017.
- [21] Jiang GF, Goodale UM, Liu YY, Hao GY, Cao KF. Salt management strategy defines the stem and leaf hydraulic characteristics of six mangrove tree species[J]. *Tree Physiol*, 2017, 37(3): 389–401.
- [22] Melcher PJ, Goldstein G, Meinzer FC, Yount DE, Jones TJ, et al. Water relations of coastal and estuarine *Rhizophora mangle*: xylem pressure potential and dynamics of embolism formation and repair[J]. *Oecologia*, 2001, 126(2): 182–192.
- [23] Becker P, Asmat A, Mohamad J, Moxsin M, Tyree MT. Sap flow rates of mangrove trees are not unusually low[J]. *Trees*, 1997, 11(7): 432–435.
- [24] López-Portillo J, Ewers FW, Angeles G. Sap salinity effects on xylem conductivity in two mangrove species[J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 28(10): 1285–1292.
- [25] Hubeau M, Vandegehuchte MW, Guyot A, Lovelock CE, Lockington DA, Steppe K. Plant-water relations of the mangrove species *Rhizophora stylosa*: a unique story[J]. *Commun Agric Appl Biol Sci*, 2014, 79(1): 57–63.
- [26] Waisel Y, Eshel A, Agami M. Salt balance of leaves of the mangrove *Avicennia marina*[J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 67(1): 67–72.
- [27] Vandegehuchte M, Guyot A, Hubeau M, Groote S, Baerdemaeker N, et al. Long-term versus daily stem diameter variation in co-occurring mangrove species: environmental versus ecophysiological drivers[J]. *Agric For Meteorol*, 2014, 192–193(8): 51–58.
- [28] 雷泽湘, 林鹏. 秋茄幼枝水势动态及其与生态因子的关系[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1996, 35(2): 276–282.
- Lei ZX, Lin P. Relationship between the dynamics of water potential in twig of *Kandelia obovata* and ecological factors[J]. *Journal of Xiamen University(Natural Science)*, 1996, 35(2): 276–282.
- [29] Sobrado MA, Ewe SML. Ecophysiological characteristics of *Avicennia germinans* and *Laguncularia racemosa* coexisting in a scrub mangrove forest at the Indian River La-

- goon, Florida[J]. *Trees*, 2006, 20(6): 679–687.
- [30] Schmitz N, Egerton JJ, Lovelock CE, Ball MC. Light-dependent maintenance of hydraulic function in mangrove branches: do xylary chloroplasts play a role in embolism repair? [J]. *New Phytol*, 2012, 195(1): 40–46.
- [31] Walker W. The role of leaf hydraulics in the photosynthetic performance of the mangrove *Avicennia marina* growing in seawater and hyper-saline habitats [D]. Canberra: The Australian National University, 2014.
- [32] Ewers FW, Lopez-Portillo J, Angeles G, Fisher JB. Hydraulic conductivity and embolism in the mangrove tree *Laguncularia racemosa* [J]. *Tree Physiol*, 2004, 24(9): 1057–1062.
- [33] Bucci SJ, Scholz FG, Campanello PI, Montti L, Jimenez-castillo M, et al. Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality? [J]. *Tree Physiol*, 2012, 32(7): 880–893.
- [34] Choat B, Sack L, Holbrook NM. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation [J]. *New Phytol*, 2007, 175(4): 686–698.
- [35] Bartlett MK, Klein T, Jansen S, Choat B, Sack L. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 113(46): 13098–13103.
- [36] 邓传远, 辛桂亮, 张万超, 郭素枝, 薛秋华, 等. 红树族植物次生木质部附物纹孔的电镜观测 [J]. 植物学报, 2015, 50(1): 90–99.
- Deng CY, Xin GL, Zhang WC, Guo SZ, Xue QH, et al. SEM observations and measurements of vested pits of the secondary xylem in the tribe Rhizophoreae [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2015, 50(1): 90–99.
- [37] Secchi F, Zwieniecki MA. Sensing embolism in xylem vessels: the role of sucrose as a trigger for refilling [J]. *Plant Cell Environ*, 2011, 34(3): 514–524.
- [38] 邓传远, 郑俊鸣, 张万超, 郭素枝, 薛秋华, 等. 红海榄木材结构的生态解剖 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(6): 604–615.
- Deng CY, Zheng JM, Zhang WC, Guo SZ, Xue QH, et al. Ecological wood anatomy of *Rhizophora stylosa* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(6): 604–615.
- [39] 郭素枝, 林鹏, 邓传远. 海桑属红树植物次生木质部解剖特征及其对潮间带生境的适应 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(3): 392–399.
- Guo SZ, Lin P, Deng CY. Wood structures of some *Sonneratia* species and their adaptation to intertidal habitats [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2004, 28(3): 392–399.
- [40] 辛桂亮, 郑俊鸣, 叶志勇, 张万超, 邓传远. 白骨壤次生木质部生态解剖学研究 [J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(5): 522–530.
- Xin GL, Zheng JM, Ye ZY, Zhang WC, Deng CY. Ecological wood anatomy of *Avicennia marina* [J]. *Plant Diversity*, 2015, 37(5): 522–530.
- [41] Carlquist S. Comparative Wood Anatomy [M]. 2nd ed. Berlin: Springer, 2001, 35(6): 67.
- [42] Reef R, Lovelock CE. Regulation of water balance in mangroves [J]. *Ann Bot*, 2015, 115(3): 385–395.
- [43] Robert EMR, Koedam N, Beeckman H, Schmitz N. A safe hydraulic architecture as wood anatomical explanation for the difference in distribution of the mangroves *Avicennia* and *Rhizophora* [J]. *Funct Ecol*, 2010, 23(4): 649–657.
- [44] Schmitz N, Verheyden A, Beeckman H, Kairo JG, Koedam N. Influence of a salinity gradient on the vessel characters of the mangrove species *Rhizophora mucronata* [J]. *Ann Bot*, 2006, 98(6): 1321–1330.
- [45] Lechthaler S, Robert EMR, Tonné N, Prusova A, Gerke E, et al. *Rhizophoraceae* mangrove saplings use hypocotyl and leaf water storage capacity to cope with soil water salinity changes [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7(6): 1–13.
- [46] Choat B, Jansen S, Zwieniecki MA, Smets E, Holbrook NM. Changes in pit membrane porosity due to deflection and stretching: the role of vested pits [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(402): 1569–1575.
- [47] Rada F, Goldstein G, Orozco A, Montilla M, Zabala O, Azocar A. Osmotic and turgor relations of three mangrove ecosystem species [J]. *Funct Plant Biol*, 1989, 16(6): 477–486.
- [48] Suárez N, Sobrado MA, Medina E. Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) L. seedlings [J]. *Oecologia*, 1998, 114(3): 299–304.
- [49] Suárez N, Sobrado MA. Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient [J]. *Tree Physiol*, 2000, 20(4): 277–282.
- [50] Hao GY, Jones TJ, Luton C, Zhang YJ, Manzane E, et al. Hydraulic redistribution in dwarf *Rhizophora mangle* trees driven by interstitial soil water salinity gradients: impacts on hydraulic architecture and gas exchange [J]. *Tree Physiol*, 2009, 29(5): 697–705.
- [51] Zafar Siddiq. 热带北缘季节性气候下常绿与落叶用材树种的蒸腾耗水与调控策略 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [52] 王志超, 许宇星, 竹万宽, 杜阿朋. 雷州半岛尾叶桉和湿加松人工林的蒸腾耗水规律 [J]. 生态学报, 2019, 39(6): 2147–2155.
- Wang ZC, Xu YX, Zhu WK, Du AP. The transpiration wa-

- ter consumption of two common fast-growing forests in Leizhou Peninsula[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(6): 2147–2155.
- [53] Krauss KW, Barr JG, Engel V, Fuentes JD, Wang H. Approximations of stand water use versus evapotranspiration from three mangrove forests in southwest Florida, USA[J]. *Agric For Meteorol*, 2015, 213(2015): 291–303.
- [54] 阎光宇. 潮汐活动对亚热带地区红树林生态系统水热平衡的影响[D]. 厦门: 厦门大学, 2012.
- [55] Zhang JL, Cao KF. Stem hydraulics mediates leaf water status, carbon gain, nutrient use efficiencies and plant growth rates across dipterocarp species[J]. *Funct Ecol*, 2010, 23(4): 658–667.
- [56] 李婕, 刘楠, 任海, 申卫军, 简曙光. 7 种植物对热带珊瑚岛环境的生态适应性[J]. *生态环境学报*, 2016, 25(5): 790–794.
- Li J, Liu N, Ren H, Shen WJ, Jian SG. Ecological adaptability of seven plant species to tropical coral island habitat[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2016, 25(5): 790–794.
- [57] Clough BF, Sim RG. Changes in gas exchange characteristics and water use efficiency of mangroves in response to salinity and vapour pressure deficit[J]. *Oecologia*, 1989, 79(1): 38–44.
- [58] 田尚青, 朱师丹, 朱俊杰, 申智骅, 曹坤芳. 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[J]. *植物科学学报*, 2016, 34(6): 909–919.
- Tian SQ, Zhu SD, Zhu JJ, Shen ZH, Cao KF. Impact of leaf morphological and anatomical traits on mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance in mangrove plants[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(6): 909–919.
- [59] Sobrado MA. Drought effects on photosynthesis of the mangrove, *Avicennia germinans*, under contrasting salinities[J]. *Trees*, 1999, 13(3): 125–130.
- [60] Nguyen HT, Meir P, Wolfe J, Mencuccini M, Ball MC. Plumbing the depths: extracellular water storage in specialized leaf structures and its functional expression in a three-domain pressure-volume relationship[J]. *Plant Cell Environ*, 2016, 40(7): 1021–1038.
- [61] Limousin JM, Rambal S, Ourcival JM, Rodríguez-Calcerada J, Pérez-Ramos IM, et al. Morphological and phenological shoot plasticity in a Mediterranean evergreen oak facing long-term increased drought[J]. *Oecologia*, 2012, 169(2): 565–577.
- [62] Krauss KW, Lovelock CE, McKee KL, Lópezhoffman L, Ewe SML, et al. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: a review[J]. *Aquat Bot*, 2008, 89(2): 105–127.
- [63] Granier A, Huc R, Barigah ST. Transpiration of natural rainforest and its dependence on climatic factors[J]. *Agric For Meteorol*, 1996, 78(78): 19–29.
- [64] 牟美蓉, 蒋巧兰, 王文卿. 真红树和半红树植物叶片氯含量及叶性状的比较[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(3): 497–504.
- Mu MR, Jiang QL, Wang WQ. Comparisons of leaf chloride content and leaf traits between true mangrove plants and semi-mangrove plants[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(3): 497–504.
- [65] 朱芸菲. 红树植物木质部与叶片解剖特征研究[D]. 合肥: 中国科学技术大学, 2014.
- [66] 王文卿, 林鹏. 红树植物体内元素分布特点与抗盐机理[J]. *林业科学*, 2003, 39(4): 30–36.
- Wang WQ, Lin P. Element distribution in mangroves and salt tolerant mechanism[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39(4): 30–36.

(责任编辑: 周 媛)