

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202007030

周婉敏, 刘楠, 蔡洪月, 等. 莲叶桐对热带珊瑚岛环境的生理生态适应性 [J]. 广西植物, 2021, 41(6): 897-904.

ZHOU WM, LIU N, CAI HY, et al. Ecophysiological adaptability of *Hernandia nymphaeifolia* to tropical coral islands [J].

Guihaia, 2021, 41(6): 897-904.



莲叶桐对热带珊瑚岛环境的生理生态适应性

周婉敏^{1,2}, 刘楠^{2,3}, 蔡洪月², 王俊², 陈平¹, 简曙光^{2*}

(1. 仲恺农业工程学院, 广州 510225; 2. 中国科学院海岛与海岸带生态修复工程实验室, 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 3. 南方海洋科学与工程广东省实验室(广州), 广州 511458)

摘要: 为探究莲叶桐 (*Hernandia nymphaeifolia*) 对热带珊瑚岛季节性干旱、强光、盐碱等环境的生理生态适应性, 该文对海南省文昌市试验苗圃(以下简称文昌苗圃)和移栽到热带珊瑚岛的莲叶桐的叶片形态解剖结构、抗氧化能力、抗逆渗透物质含量和光合色素等进行了研究。结果表明:(1)与文昌苗圃相比,莲叶桐在移栽到热带珊瑚岛后,比叶面积减小 33%,气孔密度下降 15%,叶片厚度增加 36%,而海绵组织更发达且栅栏组织排列更紧密(厚度分别增加 24%和 80%),使其能在珊瑚岛环境中更有效地利用光照和水分资源,从而提高光合作用和减少蒸腾作用。(2)移栽到热带珊瑚岛后,莲叶桐的叶绿素含量显著降低 86%,而脯氨酸含量、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和过氧化物酶活性却显著升高(分别升高了 130%、615%、209%和 369%),使其能更好地保护自身光合系统,从而避免岛礁恶劣环境对植物细胞膜透性的破坏。以上结果表明,莲叶桐对热带珊瑚岛干旱、强光、盐碱等环境具有良好的生理生态适应性,可以作为热带珊瑚岛和海滨地区植被恢复的工具种。

关键词: 莲叶桐, 生理生态适应性, 热带珊瑚岛, 形态解剖结构, 开发利用

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2021)06-0897-08

Ecophysiological adaptability of *Hernandia nymphaeifolia* to tropical coral islands

ZHOU Wanmin^{1,2}, LIU Nan^{2,3}, CAI Hongyue², WANG Jun², CHEN Ping¹, JIAN Shuguang^{2*}

(1. Zhongkai University of Agriculture and Engineering, Guangzhou 510225, China; 2. CAS Engineering Laboratory for Vegetation Ecosystem Restoration on Islands and Coastal Zones, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 3. Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou), Guangzhou 511458, China)

Abstract: In order to explore the ecophysiological adaptability of *Hernandia nymphaeifolia* to the tropical coral islands with harsh conditions of seasonal drought, strong light, and saline-alkali soil, we investigated the morphological and

收稿日期: 2020-10-15

基金项目: NSFC-广东联合基金(U1701246);中国科学院 A 类战略性先导科技专项(XDA13020500);南方海洋科学与工程广东省实验室项目(广州)人才团队引进重大专项(GML2019ZD0408);中国科学院南海生态环境工程创新研究院自主部署项目(ISEE2018ZD03);国家科技基础资源调查专项(2018FY100107) [Supported by NSFC-Guangdong Province Union Funds (U1701246); Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA13020500); Southern Marine Science and Engineering Guangdong Laboratory (Guangzhou) Talent Team Introduces Major Special Projects (GML2019ZD0408); Institution of South China Sea Ecology and Environmental Engineering, Chinese Academy of Sciences (ISEE2018ZD03); National Science & Technology Fundamental Resources Investigation Program of China (2018FY100107)]。

作者简介: 周婉敏(1994-), 硕士研究生, 主要从事海岛植物生态学的相关研究, (E-mail) zhouw@scbg.ac.cn。

*通信作者: 简曙光, 博士, 研究员, 主要从事恢复生态学与珍稀濒危植物的保护生物学等相关研究, (E-mail) jiansg@scbg.ac.cn。

anatomical structures, antioxidant capacity, content of osmotic adjustments, and photosynthetic pigments in leaves of *H. nymphaeifolia* individuals that grown on the experimental nursery in Wenchang City, and that transplanted to the tropical coral islands, Hainan Province. The results were as follows: (1) Compared to *H. nymphaeifolia* plants grown in the experimental nursery, those plants transplanted to the tropical islands had lower specific leaf area (by 33%) and stomatal density (by 15%), thicker leaf (by 36%), more developed spongy tissue and more closely arranged palisade tissue (by 24% and 80%, respectively), which enable it to make more efficient use of light and water resources, to improve photosynthesis and to reduce transpiration, in the coral island environment. (2) After transplanted to the coral islands, the chlorophyll content of *H. nymphaeifolia* significantly decreased (by 86%), while proline content, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activity significantly increased (by 130%, 615%, 209% and 369%, respectively), which can protect its photosynthetic system and avoid the damage of plant cell membrane permeability caused by the adverse environment of coral islands. Our results indicated that *H. nymphaeifolia* had good ecophysiological adaptability to the environment of drought, strong light and saline-alkali soil in tropical coral islands. Therefore, *H. nymphaeifolia* can be used as a tool species for vegetation restoration on tropical coral islands and coastal areas.

Key words: *Hernandia nymphaeifolia*, ecophysiological adaptability, tropical coral islands, morphological anatomy, exploitation

热带珊瑚岛的主要土壤基质是由珊瑚尸体和碎屑形成的珊瑚砂,生态环境特殊,具有季节性干旱、强光、高温、盐碱等极端生境的特点,土壤养分贫瘠。我国海南省三沙市岛屿为珊瑚岛,自然植被及生态系统较脆弱,由于人类活动的干扰和全球环境的变化,因此部分珊瑚岛已经出现自然植被退化的现象,亟需恢复(简曙光和任海,2017)。由于珊瑚岛的特殊生态环境,普通的植物极难存活,因此研究筛选对珊瑚岛具有良好生理生态适应性的植物种类很有必要。

莲叶桐(*Hernandia nymphaeifolia*)是莲叶桐科(Hernandiaceae)莲叶桐属(*Hernandia* L.)常绿乔木,分布于热带和亚热带地区,在我国海南省南部、台湾省南部也有分布。莲叶桐高10 m或以上,树皮较光滑。单叶互生,呈心状圆形;圆锥花序或聚伞花序,腋生;子房下位,单性同株,两侧为雄花,中央为雌花(中国科学院中国植物志编辑委员会,1982)。作为海滨植物,莲叶桐常自然生长于海滨或海滩上,喜阳光、耐盐碱、耐干旱,具有生长快、抗风能力强等特点,常用于防风固沙,是热带海岸防护林中重要的组成树种(张晓楠等,2016)。此外,莲叶桐还具有重要的药用价值,含有多种具有医疗效果的化学成分(Suthiwong et al., 2018)。因此,莲叶桐具有极大的生态保护价值和开发利用潜力,可能是珊瑚岛植被恢复的潜在工具种。

目前,国内外对莲叶桐的研究主要集中在医学化学成分(Aimaiti et al., 2019)、形态和分类学特征(Endress & Lorence, 2004)、系统进化(Zhang

et al., 2018)和地理分布(钟才荣等,2011)等方面,而对其在热带海岛和海岸带逆境中的生态适应性尚未见有报道。本文对我国海南省文昌市苗圃基地(以下简称文昌苗圃)和移栽到热带珊瑚岛的莲叶桐进行研究,希望回答如下的科学问题:莲叶桐如何通过改变叶片形态结构和生理学特性适应热带珊瑚岛的极端环境?相关研究结果将为莲叶桐的引种及开发利用提供理论基础。

1 材料与方 法

1.1 材料及采样地概况

莲叶桐分别来自种植在海南省文昌市试验苗圃(以下简称文昌苗圃)和移栽到某热带珊瑚岛8个月的植株。试验苗圃位于我国海南省文昌市(110°45' E、19°31' N),属热带海洋性季风气候,年平均气温24℃,年降水量1800 mm左右,土壤基质主要为滨海沉积物沙壤土,土壤含水量为32%,pH为7.93,有机碳含量为0.4%,全氮含量为0.29%,全磷含量为0.18%。

某热带珊瑚岛位于我国海南省三沙市某岛,属热带季风气候,光照强烈,终年炎热高温,年平均气温26.5℃,年降水量1500 mm左右。虽然水热条件丰富,但降水时间分布不均匀,每年6—11月为湿季,12月至翌年5月为干季,有明显的季节性干旱现象。热带珊瑚岛土壤基质是由贝壳碎屑和珊瑚残体组成的珊瑚砂,盐分含量高,土壤含水量为22.6%,pH值为9.35(强碱性),有机碳、全氮

和全磷含量分别为 0.27%、0.025% 和 0.02%, 明显低于文昌苗圃。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计 2016 年 7 月, 在文昌苗圃选取生长状态良好且长势一致的莲叶桐植株(苗龄 2 a), 采集其枝条近顶端长势良好的成熟叶片, 装入自封袋, 放于 4 ℃ 冰箱中并尽快转运回实验室进行测定分析。为了让莲叶桐较好地适应珊瑚岛的极端生境, 在其被移栽到热带珊瑚岛 8 个月后(2017 年 3 月), 采集其枝条近顶端长势良好的成熟叶片, 装入自封袋, 放于 4 ℃ 冰箱中并尽快转运回实验室进行测定分析。每个样地的植物样品均采集 3 个重复。

1.2.2 形态解剖学特征 采用常规的徒手切片方法制作叶片切片, 在光学显微镜下观测并计算莲叶桐的叶片厚度、栅栏组织和海绵组织的厚度、上表皮细胞厚度、气孔保卫细胞长(SL)、气孔密度(SD) 和气孔面积指数(SPI)。 $SPI(\%) = SD(n \cdot \text{mm}^{-2}) \times SL^2(\mu\text{m}^2) \times 10^{-4}$ (Sack et al., 2003)。

使用 LI3000 叶面积仪测量叶面积(LA), 将叶片烘干称重(DW), 计算比叶面积(SLA)。 $SLA = LA(\text{cm}^2)/DW(\text{g})$ (Gower et al., 1999)。

1.2.3 生理学特征

1.2.3.1 叶绿素含量 用 95% 乙醇提取叶片叶绿素, 以 95% 乙醇为空白, 用紫外分光光度计(UV-3802, Unico) 在波长 665、649、470 nm 下测定吸光度(李合生等, 2000)。

1.2.3.2 脯氨酸和丙二醛含量 脯氨酸(Pro) 含量的测定采用茚三酮比色法, 用 3% 的磺基水杨酸溶液提取脯氨酸, 加入酸性茚三酮染色, 用甲苯萃取, 在 520 nm 下测定吸光度(Bates et al., 1973)。

丙二醛(MDA) 含量的测定采用硫代巴比妥酸法, 先加入 5% 三氯乙酸(TCA) 研磨样品, 离心, 再加入 0.67% 硫代巴比妥酸(TBA), 热水浴后离心, 在 450、532、600 nm 处测定上清液的吸光度(李合生等, 2000)。

1.2.3.3 抗氧化酶活性 超氧化物歧化酶(SOD) 活性采用氮蓝四唑(NBT) 还原法测定, 利用核黄素被光还原再氧化产生 $\text{O}_2^{\cdot-}$, NBT 被 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 还原成蓝色甲脞的原理, 通过测定 560 nm 处的吸光度来计算 SOD 活性(李合生等, 2000)。

过氧化物酶(POD) 活性采用愈创木酚显色法测定, 在 POD 催化下, H_2O_2 将愈创木酚氧化成茶褐

色产物, 以每 1 min 内 470 nm 波长下的吸光度变化 0.01 为 1 个 POD 活性单位(u) (李合生等, 2000)。

过氧化氢酶(CAT) 活性采用紫外吸收法测定, 在单位时间内测定波长 240 nm 处吸光度的差值(Aebi, 1984)。

1.2.3.4 总酚含量和总抗氧化能力 叶片的总抗氧化能力(T-AOC) 采用 FRAP 法测定, 利用在酸性条件下, 铁三吡啶三嗪(Fe^{3+} -TPTZ) 络合物被还原为蓝色的 Fe^{2+} -TPTZ 的原理, 测定 593 nm 处吸光度计算总抗氧化能力(Benzie & Steain, 1996)。

总酚(Tp) 含量采用福林-酚法测定, 用饱和碳酸钠做碱性药剂, 钨钼酸被酚类物质还原, 产生蓝色化合物, 测定 760 nm 处的吸光度计算总酚含量(Singleton et al., 1999)。

1.3 数据处理

使用 Microsoft office Excel 2013 软件和 SPSS 23.0 软件进行数据统计和分析, 使用 Adobe Photoshop CC 2019 软件作图。

2 结果与分析

2.1 形态解剖学特征

莲叶桐的叶片形态解剖学特征如图 1 和表 1 所示。莲叶桐的叶片主要由表皮、栅栏组织和海绵组织三部分组成, 为典型的异面叶。角质层明显, 栅栏组织两层细胞呈紧密垂直状排列, 而海绵组织多层细胞无规则疏松排列, 海绵组织较栅栏组织发达。与文昌苗圃的莲叶桐相比, 珊瑚岛的莲叶桐的栅栏组织厚度增加了 80%。ANOVA 分析结果显示, 与文昌苗圃相比, 珊瑚岛的莲叶桐比叶面积和气孔密度更小(分别减少了 33% 和 15%), 叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、栅栏组织宽度分别增加了 36%、100%、80%、24% 和 130%。珊瑚岛莲叶桐的栅栏组织与海绵组织厚度的比值为 0.49, 比文昌苗圃的莲叶桐增加了 44%。

2.2 生理学特征

莲叶桐叶片的生理学特征如表 2 所示。热带珊瑚岛生长的莲叶桐叶片的抗氧化酶活性极显著高于文昌苗圃的莲叶桐叶片($P < 0.01$), 其中超氧化物歧化酶的活性($876.00 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1}$) 升高了 610%, 过氧化氢酶活性和过氧化物酶活性分别升高了 209% 和 369%, 表明莲叶桐移栽到热带珊瑚岛后

表 1 莲叶桐的形态解剖学特征

Table 1 Morphological characteristics of *Hernandia nymphaeifolia*

指标 Index	热带珊瑚岛 Tropical coral islands	文昌苗圃 Wenchang nursery	±百分比 ± percentage (%)
比叶面积 Specific leaf area ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	187.15±63.25	278.53±60.86	-33%
叶片厚度 Blade thickness (μm)	467.63±9.52	343.72±2.82	+36% A
栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue (μm)	134±3.33	74.62±5.49	+80% A
海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue (μm)	275.25±8.21	222.66±3.87	+24% A
栅栏组织厚度/海绵组织厚度 Thickness of palisade tissue/Thickness of spongy tissue	0.49±0.03	0.34±0.025	+44% A
栅栏组织宽度 Width of palisade tissue (μm)	19.71±1.26	8.57±1.06	+130% A
上表皮厚度 Thickness of upper epidermis (μm)	30.62±2.84	15.34±1.07	+100% A
气孔保卫细胞长 Stomatal guard cell length (μm)	28.34±1.74	28.92±0.72	-2%
气孔密度 Stomatal density ($\text{n} \cdot \text{mm}^{-2}$)	26.33±1.53	31.00±0	-15% A
气孔面积指数 Stomatal pore index (%)	0.021±0.003	0.026±0.001	-19% a

注: a 代表差异显著 ($P<0.05$); A 代表差异极显著 ($P<0.01$)。下同。

Note: a indicates significant difference ($P<0.05$); A indicates extremely significant difference ($P<0.01$). The same below.

具有更高效的抗氧化酶系统以清除活性氧。与在文昌种植的植株相比,莲叶桐在热带珊瑚岛生长时,叶片的脯氨酸含量升高了 130%,丙二醛含量升高了 31%,总叶绿素和可溶性蛋白含量分别下降了 86% 和 23%。文昌苗圃和珊瑚岛的莲叶桐的总抗氧化能力没有显著差异。热带珊瑚岛莲叶桐的总酚含量极显著低于文昌苗圃的莲叶桐,降低了 95% ($P<0.01$)。

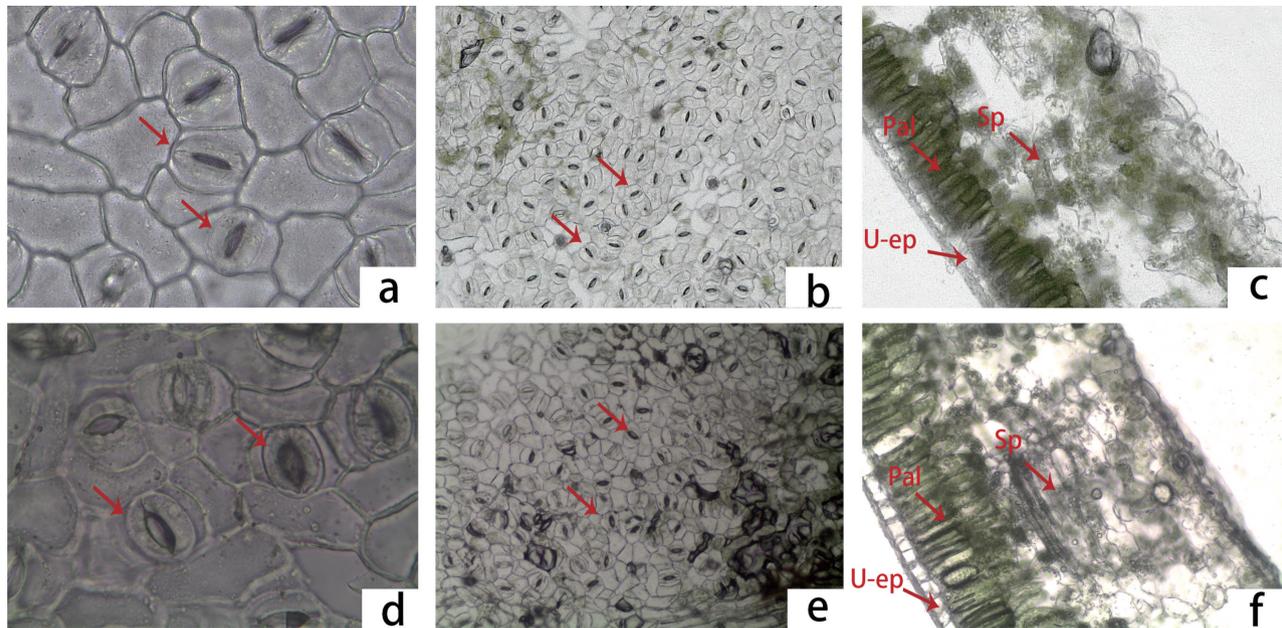
3 讨论与结论

热带珊瑚岛的主要土壤基质是珊瑚砂,呈强碱性,盐分含量高,缺少粘粒,保水保肥能力差,C、N、P 等养分含量极低。另外,热带珊瑚岛上具有季节性干旱、强光、高温、多台风等气候环境特点,普通植物难以生长。因此,热带珊瑚岛植物形成了适应当地气候环境的生理生态学特性。

叶片是植物对环境变化较为敏感的器官,其结构特征最能体现植物对环境的适应性。比叶面积是植物叶片面积与干重的比值,是植物叶片的重要功能性状,可以反映植物对生境变化的响应(丁曼等,2014)。比叶面积大的植物具有更高的净光合速率,而比叶面积小的植物则能更好地适

应干旱、强光和贫瘠的生境(张林和罗天祥,2004;齐威等,2012)。本研究结果显示,与文昌苗圃相比,珊瑚岛的莲叶桐比叶面积更小,且与西沙群岛上的野生乔木植物橙花破布木(*Cordia subcordata*) (吴淑华等,2017)、海滨木巴戟(*Morinda citrifolia*) (韩涛涛等,2018)的比叶面积相近,表明莲叶桐对珊瑚岛季节性干旱、强光、盐碱等恶劣环境有较强适应性。

植物叶片的厚度与环境资源有效性呈负相关关系(Cunningham et al., 1999)。莲叶桐在移栽热带珊瑚岛后,叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织和海绵组织厚度均显著增加,表明莲叶桐通过增加叶片厚度以减少植物体内水分的过度流失,提高水分的利用效率来适应珊瑚岛干旱、高温、强光和土壤贫瘠的环境。植物叶片厚、栅栏组织发达、表皮细胞排列紧密等是阳生植物和旱生植物的典型特征。栅栏组织越厚、栅栏组织与海绵组织厚度的比值越大、栅栏组织细胞越小且排列越紧密,则植物利用光能的效率越高(邓艳等,2004)。栅栏组织发达不仅可以使植物避免因遭受强烈的光照而导致叶肉细胞的灼伤,而且可以有限地利用衍射光进行光合作用(燕玲等,2000)。移栽到珊瑚岛的莲叶桐叶片厚度大于内蒙古的耐旱种胡杨



文昌苗圃莲叶桐的叶片气孔(a, b)和横切面(c); 热带珊瑚岛莲叶桐的叶片气孔(d, e)和横切面(f); U-ep. 上表皮; Pal. 栅栏组织; Sp. 海绵组织。

Stomata (a, b) and cross section (c) of *H. nymphaeifolia* in Wenchang nursery; Stomata (d, e) and cross section (f) of *H. nymphaeifolia* in tropical coral islands; U-ep. Upper epidermis; Pal. Palisade tissue; Sp. Spongy tissue.

图 1 莲叶桐叶片解剖结构图

Fig. 1 Leaf anatomical structure of *Hernandia nymphaeifolia*

表 2 莲叶桐叶片的生理学特征

Table 2 Physiological characteristics in leaves of *Hernandia nymphaeifolia*

指标 Index	热带珊瑚岛 Tropical coral islands	文昌苗圃 Wenchang nursery	±百分比 ± percentage (%)
总叶绿素含量 Total chlorophyll content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	0.16±0.01	1.12±0.003	-86% A
脯氨酸含量 Pro content ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	188.15±0.61	81.82±2.50	+130% A
可溶性蛋白含量 Soluble protein (Cpr) content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	62.75±0.53	81.32±1.87	-23% A
丙二醛含量 MDA content ($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1}$)	31.02±1.20	23.63±0.50	+31% A
超氧化物歧化酶活性 SOD activity ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)	876.00±17.15	122.57±12.81	+615% A
过氧化氢酶活性 CAT activity ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)	228.13±1.87	73.82±6.10	+209% A
过氧化物酶活性 POD activity ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)	162.82±15.76	34.68±3.96	+369% A
总抗氧化能力 Total antioxidant capacity (T-AOC) ($\text{U} \cdot \text{g}^{-1}$)	280.60±5.38	271.10±16.75	+4%
植物总酚含量 Total phenolic (Tp) content ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	10.16±0.04	204.40±11.84	-95% A

(*Populus euphratica*) (董芳宇等, 2016) 和元江干热河谷的 22 种典型耐旱植物 (蒲文彩等, 2019), 栅

栏组织厚度大于西沙群岛原生植物银毛树 (*Tournefortia argentea*) (蔡洪月等, 2020), 且栅栏

组织厚度与海绵组织厚度的比值大于种植在文昌苗圃的植株。叶片厚度和上表皮厚度的增加,以及发达的栅栏组织是莲叶桐对高温、强光和盐碱等恶劣环境的适应特征,表明其具有较高的光合作用潜能和光能利用效率。

气孔是叶片与外界进行气体交换的主要通道,调控光合作用对二氧化碳的吸收和蒸腾作用,决定着植物生产力和水分利用效率(Allen & Pearcy, 2000)。珊瑚岛莲叶桐的气孔保卫细胞长度、气孔密度、气孔面积指数均比文昌苗圃的低,表明莲叶桐在受到水分胁迫后,气孔密度下降、气孔面积减小,既有利于其降低蒸腾耗水和提高植株的水分利用效率,又有助于其适应和抵御热带珊瑚岛的季节性干旱胁迫。

叶绿素是植物进行光合作用的主要光合色素,其含量和植物光合作用强度的变化趋势一致(段俊等,2000;马丽等,2020)。本研究中,珊瑚岛上莲叶桐的总叶绿素含量较低,可能是植物对逆境胁迫的一种适应机制,即通过降低叶绿素含量来缓解和减少过剩光能吸收对植物的氧化伤害,这与张世柯等(2019)的研究结果一致。

渗透调节是植物通过积累各种有机物质或无机物质降低渗透势,维持胞内膨压而抵御环境胁迫的重要生理反应之一(郭华军,2010)。脯氨酸和可溶性蛋白等是植物细胞中重要的渗透调节物质,有助于维持植物细胞较低的渗透水势,从而保护细胞结构、抵御环境胁迫。移栽到珊瑚岛的莲叶桐的可溶性蛋白含量之所以略有降低,可能是因为珊瑚砂低氮含量导致可溶性蛋白的下降。丙二醛是膜脂过氧化作用的产物,其含量常作为氧化胁迫的指标。移栽到珊瑚岛的莲叶桐的丙二醛含量虽然高于文昌苗圃的植株,但低于西沙群岛的榄仁(*Terminalia catappa*)(宋光满等,2018),表明莲叶桐虽受到了一定程度的氧化胁迫,但对自身的正常生长活动并没有太大影响。脯氨酸的积累有助于保护光合系统和维持光合膜中氧化还原平衡(Khan et al., 2019),抑制逆境对植物细胞膜透性的破坏,提高渗透调节物质的积累,同时提高抗氧化酶的活性,从而减轻逆境造成的伤害(耶兴元等,2010)。移栽到珊瑚岛的莲叶桐的脯氨酸含量高于文昌苗圃的植株,且明显高于西南高原石漠化地区的多变石栎(*Lithocarpus variolosus*)、矮高山栎(*Quercus monimotricha*)、刺叶石楠(*Photinia*

prionophylla)和蓝黑果荚蒾(*Viburnum atrocyaneum*)(梁晓等,2014)等4种典型植物。与文昌苗圃的植株比较,移栽到珊瑚岛的莲叶桐超氧化物歧化酶活性、过氧化物酶活性和过氧化氢酶活性显著升高,其中超氧化物歧化酶活性的提高超过6倍,甚至高于很多热带海滨原生植物(曹策等,2017;徐贝贝等,2018),表明莲叶桐可以通过提高叶片的脯氨酸含量和抗氧化能力来更好地适应热带珊瑚岛高温、强光、干旱的恶劣环境。酚类物质是植物的重要次生代谢物,抗氧化效果强,对植物的抗逆性具有重要作用。移栽到热带珊瑚岛的莲叶桐总酚含量极显著低于文昌苗圃的植株,表明在莲叶桐叶片中主要的抗氧化能力是来源于抗氧化酶系统,而不是来自酚类抗氧化剂。酚类含量太低虽然有可能导致莲叶桐的总抗氧化能力在热带珊瑚岛和文昌苗圃两地之间未表现出差异,但依然高于西沙群岛大多数乔木树种,包括抗风桐(王馨慧等,2017)、橙花破布木(吴淑华,2017)等。

综上所述,生长在热带珊瑚岛的莲叶桐表现出比叶面积小、气孔密度低、气孔面积指数小、叶片及栅栏组织厚、栅栏组织与海绵组织厚度比值大等形态解剖学特征,以及叶绿素含量低、脯氨酸含量和抗氧化酶活性高等生理学特性,表明莲叶桐对季节性干旱、高温、强光、盐碱和贫瘠等热带珊瑚岛环境具有良好的生理生态适应性,可作为热带珊瑚岛和海滨地区植被恢复及园林绿化的工具种。

参考文献:

- AEBI H, 1984. Methods in Enzymology: Oxygen radicals in biological systems (Vol. 105) [M]// PACKER L. New York: Academic Press: 121-126.
- AIMAITI S, SATITO Y, FUKUYOSHI S, et al., 2019. Isolation, structure elucidation, and antiproliferative activity of butanolides and lignan glycosides from the fruit of *Hernandia nymphaeifolia* [J]. *Molecules*, 24(21): 4005.
- ALLEN MT, PEARCY RW, 2000. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest [J]. *Oecologia*, 122(4): 470-478.
- BATES LS, WALDEREN RP, TEARE ID, 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies [J]. *Plant Soil*, 39(1): 205-207.

- BENZIE IFF, STEAIN JJ, 1996. The ferric reducing ability of plasma (FRAP) as a measure of "antioxidant power": the FRAP assay [J]. *Anal Biochem*, 239(1): 70-76.
- CAI HY, LIU N, WEN MH, et al., 2020. The ecological and biological characteristics of *Tournefortia argentea* in Xisha Islands [J]. *Guihaia*, 40(3): 375-383. [蔡洪月, 刘楠, 温美红, 等, 2020. 西沙群岛银毛树的生态生物学特性 [J]. *广西植物*, 40(3): 375-383.]
- CAO C, JIAN SG, REN H, et al., 2017. The ecophysiological characteristics of *Pemphis acidula*, a tropical beach plant [J]. *Ecol Environ Sci*, 26(12): 2064-2070. [曹策, 简曙光, 任海, 等, 2017. 热带海滨植物水芫花 (*Pemphis acidula*) 的生理生态学特性 [J]. *生态环境学报*, 26(12): 2064-2070.]
- CUNNINGHAM SA, SUMMERHAYES B, WESTOBY M, 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients [J]. *Ecol Monogr*, 69(4): 569-588.
- DENG Y, JIANG ZC, CAO JH, et al., 2004. Characteristics comparison of the leaf anatomy of *Cyclobalanopsis glauca* and its adaptation to the environment of typical karst peak cluster areas in Nongla [J]. *Guihaia*, 24(4): 317-322. [邓艳, 蒋忠诚, 曹建华, 等, 2004. 弄拉典型峰丛岩溶区青冈栎叶片形态特征及对环境的适应 [J]. *广西植物*, 24(4): 317-322.]
- DING M, WEN ZM, ZHENG Y, 2014. Scale change and dependence of plant functional traits in hilly areas of the loess region, Shaanxi Province, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 34(9): 2308-2315. [丁曼, 温仲明, 郑颖, 2014. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖 [J]. *生态学报*, 34(9): 2308-2315.]
- DONG FY, WANG WJ, CUI PJ, et al., 2016. Plasticity response of leaf anatomical characteristics of *Populus euphraticain* different soil conditions [J]. *J NW Bot*, 36(10): 2047-2057. [董芳宇, 王文娟, 崔盼杰, 等, 2016. 胡杨叶片解剖特征及其可塑性对土壤条件响应 [J]. *西北植物学报*, 36(10): 2047-2057.]
- DUAN J, TIAN CE, LIANG CY, 2000. Studies on effects and physiological changes of hull on grain-filling in rice [J]. *Acta Agron Sin*, (1): 71-76. [段俊, 田长恩, 梁承邨, 2000. 水稻结实过程中谷壳的作用及生理变化 [J]. *作物学报*, (1): 71-76.]
- ENDRESS PK, LORENCE DH, 2004. Heterodichogamy of a novel type in *Hernandia* (Hernandiaceae) and its structural basis [J]. *Int J Plant Sci*, 165(5): 753-763.
- Flora of China Editorial Committee, CAS, 1982. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* [M]. Beijing: Science Press, 31: 465. [中国科学院中国植物志编辑委员会, 1982. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社, 31: 465.]
- GOWER ST, KUCHARIK CJ, NORMAN JM, 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, APAR, and net primary production of terrestrial ecosystems [J]. *Remote Sens Environ*, 70(1): 29-51.
- GUO HJ, 2010. Research progress on osmotic adjustment material under water stress [J]. *J Anhui Agric Sci*, 38(15): 7750-7753. [郭华军, 2010. 水分胁迫过程中的渗透调节物质及其研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 38(15): 7750-7753.]
- HAN TT, LIU N, SONG GM, et al., 2018. Ecophysiological characteristics of *Morinda citrifolia* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 26(1): 33-39. [韩涛涛, 刘楠, 宋光满, 等, 2018. 海滨木巴戟的生理生态特征研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 26(1): 33-39.]
- JIAN SG, REN H, 2017. Atlas on tool species for vegetation restoration on tropical coral islands [M]. Beijing: China Forestry Publishing: 104-105. [简曙光, 任海, 2017. 热带珊瑚岛礁植被恢复工具种图谱 [M]. 北京: 中国林业出版社: 104-105.]
- KHAN N, BANO A, RAHMAN MA, et al., 2019. UPLC-HRMS-based untargeted metabolic profiling reveals changes in chickpea (*Cicer arietinum*) metabolome following long-term drought stress [J]. *Plant Cell Environ*, 42(1): 115-132.
- LENG CX, ZHENG FY, ZHAO BP, et al., 2020. Advances on alkaline tolerance of rice [J/OL]. *Biotech Bull*: 1-7 [2020-06-28]. <https://doi.org/10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-0263>. [冷春旭, 郑福余, 赵北平, 等, 2020. 水稻耐碱性研究进展 [J/OL]. *生物技术通报*: 1-7 [2020-10-20]. <https://doi.org/10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2020-0263>.]
- LI HS, SUN Q, ZHAO SJ, et al., 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press: 134-261. [李合生, 孙群, 赵世杰, 等, 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社: 134-261.]
- LIANG X, MA ZL, QIN XM, et al., 2014. Physiological-biochemical characteristics and drought tolerance evaluation of representative plants in karst areas of southwest China [J]. *J Southern Agron*, 45(3): 368-375. [梁晓, 马祖陆, 覃星铭, 等, 2014. 西南石漠化地区典型植物生理生化特性及抗旱性评价 [J]. *南方农业学报*, 45(3): 368-375.]
- MA L, GUO XL, QI HZ, et al., 2020. Effects of biochar additio on photosynthetic characteristics and photoresponse of continuous-cropping strawberry [J]. *J NW For Univ*, 35(2): 72-78. [马丽, 郭学良, 齐红志, 等, 2020. 生物炭对连作草莓光合特性及光响应的的影响 [J]. *西北林学院学报*, 35(2): 72-78.]
- PU WC, XU YL, YU ZX, et al., 2019. Leaf anatomical structure and drought resistance of typical drought-tolerant plants in the dry-hot valley of Yuanjiang River [J]. *J SW For Univ (Nat Sci Ed)*, 39(1): 58-68. [蒲文彩, 许云蕾, 余志祥, 等, 2019. 元江干热河谷典型耐旱植物叶片解剖结构特征及抗旱性分析 [J]. *西南林业大学学报(自然科学版)*, 39(1): 58-68.]
- QI W, GUO SQ, CUI XL, et al., 2012. Variation of seed mass and SLA of 63 plant species in different habitats at various altitudes on the eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Acta*

- Pratac Sin, 21(6): 42-50. [齐威, 郭淑青, 崔现亮, 等, 2012. 青藏高原东部 4 科植物种子大小和比叶面积随海拔和生境的变异 [J]. 草业学报, 21(6): 42-50.]
- SACK L, COWAN PD, JAIKUMSR N, et al., 2003. The 'hydrology' of leaves: Co-ordination of structure and function in temperate woody species [J]. Plant Cell Environ, 26(8): 1343-1356.
- SINGLETON VL, ORTHOFER R, LAMUELA-RAVETOS RM, 1999. Methods in enzymology: oxidants and antioxidants part A (Vol. 299) [M]//PACKER L. New York: Academic Press: 152-178.
- SONG GM, LIU N, JIAN SG, et al., 2018. Physiological and biological characteristics of *Terminalia catappa* [J]. J Trop Subtrop Bot, 26(1): 40-46. [宋光满, 刘楠, 简曙光, 等, 2018. 榄仁树的生理和生物学特性 [J]. 热带亚热带植物学报, 26(1): 40-46.]
- SUTHIWONG J, BOONLOH K, KUKONGVIRIYAPAN V, et al., 2018. Cytotoxicity against cholangiocarcinoma and hepg2 cell lines of lignans from *Hernandia nymphaeifolia* [J]. Nat Prod Commun, 13(1): 61-63.
- WANG XH, LIU N, REN H, et al., 2017. The ecological and biological characteristics of *Pisonia grandis* [J]. Guihaia, 37(12): 1489-1497. [王馨慧, 刘楠, 任海, 等, 2017. 抗风桐的生态生物学特征 [J]. 广西植物, 37(12): 1489-1497.]
- WU SH, CHEN HW, JIAN SG, et al., 2017. The biological characteristics of *Cordia subcordata* on tropical coral island in China [J]. Ecol Sci, 36(6): 57-63. [吴淑华, 陈昊雯, 简曙光, 等, 2017. 中国热带珊瑚岛橙花破布木的生物学特性 [J]. 生态科学, 36(6): 57-63.]
- XU BB, LIU N, REN H, et al., 2018. Stress resistance biological characteristics of *Scaevola sericea* in Paracel Islands [J]. Guihaia, 38(10): 1277-1285. [徐贝贝, 刘楠, 任海, 等, 2018. 西沙群岛草海桐的抗逆生物学特性 [J]. 广西植物, 38(10): 1277-1285.]
- YAN L, LI H, HE X, et al., 2000. Ecological anatomy of nine priority species in A La San Arwa [J]. J Inn Mongol Agric Univ (Nat Sci Ed), 21(3): 65-71. [燕玲, 李红, 贺晓, 等, 2000. 阿拉善地区 9 种珍稀濒危植物营养器官生态解剖观察 [J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 21(3): 65-71.]
- YE XY, HE H, ZHANG Y, et al., 2010. Effects of proline on physiological indexes related to heat resistance of kiwifruit seedlings under high temperature stress [J]. Shandong Agric Sci, (5): 44-46. [耶兴元, 何晖, 张燕, 等, 2010. 脯氨酸对高温胁迫下猕猴桃苗抗热性相关生理指标的影响 [J]. 山东农业科学, (5): 44-46.]
- ZHANG L, LUO TX, 2004. Advances in ecological studies on leaf life span and associated leaf traits [J]. Acta Phytoecol Sin, 28(6): 844-852. [张林, 罗天祥, 2004. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展 [J]. 植物生态学报, 28(6): 844-852.]
- ZHANG SK, HUANG Y, JIAN SG, et al., 2019. Stress resistance characteristics of *Calophyllum inophyllum*, a tropical beach plant [J]. J Trop Subtrop Bot, 27(4): 391-398. [张世柯, 黄耀, 简曙光, 等, 2019. 热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性 [J]. 热带亚热带植物学报, 27(4): 391-398.]
- ZHANG XN, ZHONG CR, LUO XW, et al., 2016. Concentrations of seven mineral elements in aborted plant of an endangered mangrove species *Hernandia nymphaeifolia* [J]. Wetland Sci, 14(5): 687-692. [张晓楠, 钟才荣, 罗忻武, 等, 2016. 濒危红树植物莲叶桐败育植株中 7 种矿质元素含量 [J]. 湿地科学, 14(5): 687-692.]
- ZHANG Y, ZHANG JW, JIN YH, et al., 2018. Complete chloroplast genome of an endangered mangrove plant *Hernandia nymphaeifolia* (C. Presl) Kubitzki (Hernandiaceae) [J]. Mitochondrial DNA Part B, 3(1): 231-232.
- ZHONG CR, LI SC, GUAN W, 2011. Current distributions of three endangered mangroves species in China [J]. Ecol Sci, 30(4): 431-435. [钟才荣, 李诗川, 管伟, 2011. 中国 3 种濒危红树植物的分布现状 [J]. 生态科学, 30(4): 431-435.]

(责任编辑 蒋巧媛)