种源地对两种红树叶片结构和功能的影响：对温度的适应性遗传

张小燕^{1,2} WEE Kim Shan Alison¹ KAJITA Tadashi³ 曹坤芳^{1,2*}

¹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 530004; ²广西大学林学院广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; ³Iriomote Station, Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus, Okinawa 9071541, Japan

摘要 植物叶片具有根据不同环境状况调整表型特征的能力, 叶片性状对环境的适应能力直接影响植物在气候变化背景下的生存、分布和迁移。受全球气候变暖的影响, 红树林正向高纬度地区扩张, 然而关于红树植物叶片性状对不同生长地点温度变异的适应性遗传仍缺乏了解。该研究采用同质园法以来自6个不同纬度种群的木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)和5个不同纬度种群的秋茄树(*Kandelia obovata*)幼苗为研究对象, 测定了其叶片解剖结构和生理功能参数, 分析红树幼苗叶片的解剖结构特征与生理功能之间的关系及对种源地温度的适应性遗传。结果发现: 木榄幼苗的叶片厚度、栅栏组织和表皮厚度与种源地年平均气温均呈显著负相关关系, 角质层厚度随年平均气温的升高呈下降的趋势; 与木榄幼苗相比, 秋茄树幼苗叶片具有较厚的表皮和角质层, 较小的气孔密度和叶脉密度, 叶片解剖结构未与种源地年平均气温表现出相关性。两种红树不同种源地幼苗的数据合在一起, 叶片栅栏组织和海绵组织厚度均与光合速率呈正相关关系, 与海绵组织厚度的相关性更强, 说明叶肉组织厚度变化对红树光合作用有影响; 叶脉密度与气孔密度、最大气孔导度也均呈显著正相关关系, 说明两种红树在遗传适应上能够维持叶片水平的水分供需平衡。综上所述, 两种红树叶片解剖结构存在差异, 对种源地温度的适应性遗传有显著区别, 木榄对长期生长环境形成适应性遗传; 秋茄树通过建成性的叶片结构特征遗传适应种源地温度; 叶片结构的差异引起了红树光合作用、最大气孔导度等生理功能发生相应的变化, 从而有利于红树在气候变化的背景下得以生存和繁衍。

关键词 种源; 红树植物; 叶片解剖; 光合特征; 温度

张小燕, Wee KSA, Kajita T, 曹坤芳 (2021). 种源地对两种红树叶片结构和功能的影响: 对温度的适应性遗传. 植物生态学报, 45, 1241-1250. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0221

Effects of provenance on leaf structure and function of two mangrove species: the genetic adaptation to temperature

ZHANG Xiao-Yan^{1,2}, WEE Kim Shan Alison¹, KAJITA Tadashi³, and CAO Kun-Fang^{1,2*}

¹State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Guangxi University, Nanning 530004, China; ²Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China; and ³Iriomote Station, Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus, Okinawa 9071541, Japan

Abstract

Aims Plant leaves have the ability to adjust phenotypic characteristics according to different environmental conditions. The adaptability of leaf traits to the environment directly affects the survival, distribution and migration of plants under climate change. With global warming, mangrove forests have been expanding to higher latitudes. However, there is still a lack of understanding about the genetic adaptation of leaf traits of different mangrove species to temperature variation of native habitats.

Methods The leaf anatomical structure and physiological function parameters of the seedlings from 6 provenances of *Bruguiera gymnorhiza* and 5 provenances of *Kandelia obovata* were measured, which were grown in a common garden. The relationships between the leaf anatomical traits and physiological function of mangrove seedlings were analyzed, and the genetic adaptation of two mangrove species to the temperature of provenance was analyzed.

Important findings The leaf thickness, thickness of palisade tissue, cuticle and epidermis of *B. gymnorhiza*

收稿日期Received: 2021-06-09 接受日期Accepted: 2021-08-31

基金项目: 国家自然科学基金(31670406)和广西八桂学者人才项目(33600992001)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31670406) and the Bagui Scholar Talent Project of Guangxi (33600992001).

* 通信作者Corresponding author (Kunfangcao@gxu.edu.cn)

seedlings were significantly negatively correlated with the mean annual temperature of their native habitats. Compared with the seedlings of *B. gymnorhiza*, the *K. obovata* seedlings had thicker leaf epidermis and cuticle, and the anatomical traits of *K. obovata* were not correlated with the annual average temperature of the provenances. Pooling the data of the seedlings of different provenances of the two species together, the palisade tissue and to a lesser extend spongy tissue were positively correlated with photosynthetic rate, suggesting an important role of palisade tissue for photosynthesis in mangroves. There was also a significant positive correlation between vein density and stomatal density, maximum stomatal conductance, revealing genetic adaptation for the balance between leaf transpirational demand and water supply. In conclusion, *B. gymnorhiza* showed the significant genetic adaptation to the temperature of the provenance, while *K. obovata* did not. The leaf anatomical structure of *K. obovata* adapts to the temperature of provenance through the persistent inheritance of stress resistance of leaf structure. The differences of leaf structure lead to the corresponding changes of physiological functions such as photosynthesis and maximum stomatal conductance of mangroves, which is conducive to the survival and reproduction of mangroves under the climate change.

Key words provenance; mangrove; leaf anatomy; photosynthetic characteristics; temperature

Zhang XY, Wee KSA, Kajita T, Cao KF (2021). Effects of provenance on leaf structure and function of two mangrove species: the genetic adaptation to temperature. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1241-1250. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0221

近年来, 地球气候正经历着以全球变暖为主要特征的显著变化(Drake *et al.*, 2015)。气候变暖对生态系统产生了深刻的影响。气候变暖的速度有可能超过一些物种通过自然选择进行的迁移和基因适应过程, 也将显著改变物种目前占据的气候生态位(Corlett & Westcott, 2013; Burrows *et al.*, 2014; González-Orozco *et al.*, 2016)。而树种的长期生存取决于它们能否调整相关的表型性状, 或者在与温度有关的性状中能否表现出适应性的遗传变异(Alberto *et al.*, 2013)。

温度是影响植物叶片生长发育的一个非常重要而复杂的环境因子, 生长地点的温度条件可以导致植物的结构功能性状发生改变。生长在温度较高地区的植物叶片一般都具有小而密的气孔, 排列紧密的叶肉组织和较小胞间隙(苗琛等, 1994; 韩笑冰等, 1997)。生长在温度较低地区的植物叶片角质层较厚, 海绵组织在叶片中所占比例较小, 栅栏组织在叶片中所占比例增加(郑家基等, 1996)。

叶片的解剖结构特征不仅能体现叶片对特定环境的适应, 对植物的生理功能也有重要影响。叶片的表皮细胞为光进入叶肉提供了窗口, 且多数上表皮细胞具有凸面, 能够将进入叶肉的光线聚焦(Poulson & Vogelmann, 1990; Vogelmann & Martin, 1993; Vogelmann *et al.*, 1996; Brodersen & Vogelmann, 2007); 柱状的栅栏组织细胞具有光线通道的作用, 将光线传播到叶肉深层; 球状的海绵组织排列不规则, 可增加内部光散射, 从而提高吸收率(Delucia *et al.*, 1996)。叶片解剖结构也会影响其水

分功能性状(Caringella *et al.*, 2015)。叶脉系统是叶片运输水分的主要通道, 叶表皮上的气孔控制叶片与外界的水气交换, 二者协同作用对维持叶片水分供需平衡具有重要意义(Brodribb & Jordan, 2011)。高等植物中, 叶片水分运输还受到非木质组分的限制, 因此维管束鞘、栅栏组织、海绵组织等结构特征对叶片水分传导能力也会产生重要影响(Xiong *et al.*, 2017)。

由于长期对立地环境温度的适应, 分布广泛的同种植物叶片性状在不同地点往往存在明显差异(Suarez & Tsutsui, 2008; McCann *et al.*, 2014), 这种差异可能来自表型可塑性, 也可能是植物长期适应的遗传变异。同质园实验通过将来自同种植物的不同种源的个体放在相同的环境中生长, 可以最大程度地降低立地条件造成的影响, 进而说明该种植物不同种源植物叶片性状的表现, 是否是由于原种源地环境差异形成植物遗传性基因变异(纪若璇等, 2020)。

红树林在全球覆盖总面积小, 但纬向范围大, 在红树林分布区, 温度是随纬度梯度变化的主要环境因子。以往的跨纬度试验表明, 墨西哥湾红树植物 *Avicennia germinans* 叶片比叶质量和碳含量随着年平均气温升高而降低(Méndez-Alonzo *et al.*, 2008), 但关于红树植物叶片结构功能性状对温度的适应性研究, 尚未见过报道。红树植物往往生活在热带、亚热带潮间带地区, 受多重环境胁迫并衍生出多种特殊的适应性形态解剖特征, 较大的环境选择压力是否会对其表型可塑性产生影响, 目

前研究者较少; 此外, 根据红树植物对温度的适应范围, 秋茄树(*Kandelia obovata*)被划分为抗低温广布种, 而木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)被视为嗜热广布种(廖宝文和张乔民, 2014), 两种红树植物对温度适应性遗传是否存在种间差异, 也鲜有关。本研究试图回答下列两个问题: (1)红树植物叶片结构及功能性状是否存在对种源地温度的适应性遗传; (2)喜温性存在差异的秋茄树和木榄两种红树叶片结构、功能性状对温度的适应性遗传是否存在种间差异。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

同质园试验在广西大学林学院实验教学基地(22.84° N, 108.29° E)进行, 海拔83 m, 属南亚热带季风气候, 夏长冬短, 阳光充足, 雨量充沛, 年平均气温22 °C, 年降水量1 500 mm。

1.2 试验材料

试验材料为三年生木榄和秋茄树盆栽幼苗。2016年6–9月, 在中国海南、广西、广东、福建, 日本西田川和冲绳等地各选取3–5株长势相同且健康的木榄植物为母体, 在中国广西、福建, 日本西田川、冲绳等地各选取3–5株长势相同且健康的秋茄树植物为母体(表1), 从每个母体上分别采集10颗成熟果实, 消毒后播种在高为30 cm、直径为20 cm的聚乙烯塑料盆内, 盆内装有3 kg自然风干的滩涂淤泥, 每个盆内种植1株, 期间用0.5 mol·L⁻¹ Hoagland's营养液和0.2 mol·L⁻¹的NaCl溶液每周一次浇灌幼苗,

其他日用淡水浇灌, 以保持一定的土壤盐度和恒定的水分含量。在2019年各个种源地分别培育出20株以上的三年生幼苗, 并于11月在每个种源挑选长势相似的红树植株5株, 每株取枝条中部成熟叶片3–5片, 用于叶片解剖结构分析。

1.3 试验方法

1.3.1 叶片解剖测定

在叶片主脉两侧剪取约1 cm × 1 cm的正方形叶块, 进行徒手切片, 每个叶片制作3个切片。利用光学显微镜观察并对叶片横切面进行拍照。每个切片在20倍镜下随机拍摄3个视野。

利用ImageJ 1.52软件对切片图(附录I)进行分析处理(Rueden *et al.*, 2016), 得出以下指标: 叶片上表皮厚度(UET)、下表皮厚度(LET)、上内皮层厚度(UST)、下内皮层厚度(LST)、上角质层厚度(UCT)、下角质层厚度(LCT)、栅栏组织厚度(PT)、海绵组织厚度(ST)以及叶片厚度(LT)。同时, 由此计算得出表皮层厚度(ET) = UET + LET; 内皮层厚度(HT) = UST + LST; 角质层厚度(CT) = UCT + LCT。

1.3.2 气孔密度和大小的测定

在叶片中上部位用指甲油涂抹在叶片背面中部(避开主脉)大致1 cm²的区域上, 等待3–5 min待指甲油干后, 用镊子撕下指甲油干后形成的膜, 置于载玻片上制片。利用光学显微镜观察并进行拍照。每个叶片制作2个样片, 分别在20倍、40倍镜下随机拍摄3个视野。利用ImageJ软件对拍摄得到的气孔图片进行分析处理, 得出保卫细胞长度和单位面积内的气孔数目即气孔密度(SD)。

表1 本研究选用的两种红树植物种源的地理位置及其年平均气温

Table 1 Geographical location and mean annual temperature of the selected provenances of two mangrove species in this study

树种 Species	种源地 Provenance	地理坐标 Geographical coordinates	年平均气温 Mean annual temperature (°C)
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	中国文昌 Wenchang, China	19.62° N, 110.84° E	24.4
	中国北海 Beihai, China	21.50° N, 109.76° E	23.2
	中国福田 Futian, China	22.52° N, 114.01° E	22.6
	中国云霄 Yunxiao, China	23.86° N, 117.51° E	21.0
	日本西田川 Nishida, Japan	24.41° N, 123.78° E	23.0
	日本冲绳 Okinawa, Japan	26.66° N, 128.01° E	21.9
秋茄树 <i>Kandelia obovata</i>	中国山口 Shankou, China	21.42° N, 109.21° E	23.2
	中国云霄 Yunxiao, China	23.92° N, 117.42° E	20.7
	日本西田川 Nishida, Japan	24.39° N, 123.82° E	23.0
	日本冲绳 Okinawa, Japan	26.46° N, 127.94° E	22.3
	中国福鼎 Fuding, China	27.28° N, 120.30° E	18.4

1.3.3 叶脉密度的测定

避开主脉,在叶片中上部剪取面积约为2 cm²的叶片,将其放入盛有5% NaOH溶液的试管中恒温煮沸20–30 min,观察叶肉组织的降解,待叶脉较明显时,将样本在蒸馏水中浸泡30 min,再移到5% NaClO里漂白10 min,取出样本用蒸馏水浸泡30 min,最后置于载玻片上制片。利用光学显微镜观察并进行拍照,每个叶片制作3个样片,分别在10倍显微镜下随机拍摄3个视野。用ImageJ软件测量视野内叶脉的总长度,计算单位叶面积叶脉的总长度,即叶脉密度。

1.3.4 叶片光合特征

使用便携式光合测定仪(LI-6800, LI-COR, Nebraska, USA)在夏季连续晴朗天气测定成熟健康叶片的光合作用。将光强设定为1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶片温度为30 °C,样本室CO₂浓度设置为400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,流速设置为500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。每个种源地选择5株个体,每个个体选取3片叶片进行测定,具体测定时间为9:00–11:30,先使用LED光源(LI-6400-2B, LI-COR, Nebraska, USA)诱导,待气体交换参数稳定后记录测量结果,获得叶片的光合速率(P_n)和气孔导度。

1.4 数据分析

用两种红树植物不同种源地每个重复的平均值

来表示叶片解剖结构特征。采用单因素方差分析比较不同种源地红树植物的叶片解剖性状和光合生理参数差异显著性($p < 0.05$),对差异性显著的性状用邓肯检验(Duncan's test)实现多重比较。用直线回归方程分析叶片解剖性状指标之间与种源地年平均气温、光合速率指标之间的Pearson相关性, $p < 0.05$ 为显著相关。利用SPSS 19.0软件进行数据分析,利用SigmaPlot 12.5软件绘图。用R语言对各种源地不同叶片解剖性状进行主成分分析。

2 结果和分析

2.1 两种红树植物的叶片解剖结构特征

两种红树植物叶片解剖结构特征,即其上下角质层、上下表皮层、上下内皮层细胞、栅栏组织、海绵组织厚度等特征见附录II。各种源地木榄幼苗叶片厚度变化范围较大,在438.32–522.76 μm 之间;各种源地秋茄树幼苗叶片厚度变化范围较小,在452.94–462.78 μm 之间(图1);与木榄幼苗相比,秋茄树幼苗具有较厚的表皮细胞和角质层细胞,表皮细胞厚度在36.47–43.90 μm 之间,角质层细胞厚度在8.14–15.11 μm 之间(附录II)。

2.2 叶片解剖性状与种源地年平均气温的相关性

各种源地木榄幼苗栅栏组织厚度、角质层厚度和叶片厚度与种源地年平均气温均呈极显著负相

图1 不同种源木榄(A)、秋茄树(B)叶片结构特征参数柱形图。

Fig. 1 Comparison of leaf structural composition of *Bruguiera gymnorhiza* (A) and *Kandelia obovata* (B) from different provenances.

关系(图2A–2C), 各种源地秋茄树幼苗栅栏组织厚度、角质层厚度、叶片厚度与种源地年平均气温均无显著相关性(图2A–2C)。

2.3 叶片解剖结构性状之间的相关性

与秋茄树幼苗相比, 木榄幼苗气孔密度表现为

小而密(图3A; 附录II)。两种红树不同种源地幼苗的数据合在一起, 叶脉密度与气孔密度以及最大气孔导度呈正相关关系, 与栅栏组织厚度未表现出显著相关性(图3A–3C)。

与秋茄树幼苗相比, 木榄幼苗具有较高的光合

图2 不同种源地木榄和秋茄树幼苗叶片解剖结构性状与种源地年平均气温的相关性。其中 R_1 、 p_1 代表木榄幼苗, R_2 、 p_2 代表秋茄树幼苗。

Fig. 2 Correlation between leaf anatomical structure of *Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia obovata* seedlings from different provenances and mean annual temperature of native habitats. R_1 , p_1 represents the seedlings of *Bruguiera gymnorrhiza*; R_2 , p_2 represents the seedlings of *Kandelia obovata*.

图3 不同种源地木榄和秋茄树幼苗叶脉密度与气孔密度(A)、最大气孔导度(B)和栅栏组织厚度(C)之间的相关关系(平均值±标准误)。

Fig. 3 Correlation between leaf vein density and stomatal density (A), maximum stomatal conductance (B) and palisade tissue thickness (C) of seedlings of *Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia obovata* from different provenances (mean $\pm$ SE).

速率(附录II)。综合两种红树的数据,它们的光合速率与栅栏组织厚度、海绵组织厚度和叶片厚度呈显著正相关关系,与叶脉密度未表现出相关性(图4A–4D)。

2.4 各种源地不同叶片结构性状的主成分分析

8个叶片性状的主成分分析的结果表明,前两个主成分解释了8个性状总变异的82.2%,其中第一主成分对总变异的贡献率为57.9%,第二主成分对总变异的贡献率为24.3% (图5)。对第一主成分贡献较大的是海绵组织厚度、光合速率、气孔密度,对第二主成分贡献较大的是栅栏组织厚度、叶片厚度(图5A)。木榄幼苗和秋茄树幼苗在第一主轴可以显著区分为两个类群,木榄幼苗主要分布在第一主轴的左端,且分布的多维空间大,其变异主要在第二主轴;秋茄树幼苗主要分布在第一主轴的右端,分

布较为集中(图5B)。

3 讨论

3.1 两种红树植物叶片结构特征对种源地气温适应性遗传的种间差异

同质园木榄幼苗叶片结构表现出适应性遗传,而秋茄树未表现叶片结构上的适应性遗传,说明不同种红树植物的适应遗传有差异,这对认识植物对全球气候变暖的响应有启发意义。木榄幼苗角质层厚度随着原生境年平均气温的升高有明显下降的趋势($p < 0.1$)(图2B)。角质层往往与植物的抗寒能力相关,其组成成分主要是脂类和碳水化合物的聚合物,以往的研究指出角质层越厚,蜡被越厚,植物的抗寒能力越好(Domínguez *et al.*, 2011),本研究结果与之一致。此外,低温环境下,厚的角质层和表皮

图4 不同种源地木榄和秋茄树幼苗光合速率与海绵组织厚度(A)、栅栏组织厚度(B)、叶脉密度(C)和叶片厚度(D)之间的相关关系(平均值±标准误)。

Fig. 4 Correlation between photosynthetic rate and spongy tissue thickness (A), palisade tissue thickness (B), vein density (C) and leaf thickness (D) of seedlings of *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia obovata* from different provenances (mean ± SE).

图5 不同种源地木榄和秋茄树幼苗8个叶片解剖结构性状(A)和11种源地(B)的主成分分析图。CT, 角质层厚度; LT, 叶片厚度; P_n , 光合速率; PT, 栅栏组织厚度; RPS, 栅栏组织厚度/海绵组织厚度; SD, 气孔密度; ST, 海绵组织厚度; VD, 叶脉密度。

Fig. 5 Principal component analysis of 8 leaf anatomical structure characters (A) and 11 provenances (B) of *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia obovata* seedlings from different provenances. CT, cuticle thickness; LT, leaf thickness; P_n , photosynthetic rate; PT, palisade tissue thickness; RPS, palisade tissue thickness/spongy tissue thickness; SD, stomatal density; ST, sponge tissue thickness; VD, vein density.

细胞可以减少叶片蒸腾,也可能有反射光的作用,减轻低温下强光对光合系统的光抑制伤害(马小芬等, 2013)。以往的研究指出生长在温度较低地区的植物叶片栅栏组织在叶片中所占比例增加,光合速率升高(郑家基等, 1996)。在本研究中,木榄幼苗栅栏组织厚度与年平均气温呈显著负相关关系(图2A)。红树植物的最适生长温度为30–35 °C,年平均气温较低的生长地点,势必缩短红树的生长时间(Ellison & Stoddart, 1991)。栅栏组织是叶片进行光合作用的主要场所,较厚的栅栏组织增加了叶片内的细胞层数,使得叶片含有较多的叶绿体,从而有利于增加红树叶片的吸收和光反应,提高光合效率,使其在较短的生长时间内获得更多的同化产物,从而提高其对温度较低生境的适应能力(Gorsuch *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2015; Kröber *et al.*, 2015)。

与木榄幼苗相比,秋茄树幼苗叶片具有较厚的角质层和内皮层,叶片结构较为紧密(疏松度低),且栅栏组织厚度/海绵组织厚度较高(附录II)。陈燕等通过研究红树植物叶片结构与抗低温能力的关系发现,叶片抗寒性与疏松度呈负相关关系,与栅栏

组织厚度/海绵组织厚度呈正相关关系(陈燕等, 2014),因此,与木榄幼苗相比,秋茄树幼苗的叶片结构具有较高的抗寒性。此外,木榄幼苗叶片结构表现出较高的遗传差异(图5B),秋茄树幼苗的栅栏组织厚度、海绵组织厚度、角质层厚度与种源地气温均未表现出显著相关性(图2A–2C),这可能是由于秋茄树通过遗传上保守地保持叶片结构较高的抗寒性来适应不同种源地的环境温度。红树植物的分布广度取决于其耐寒性,相比于木榄,秋茄树耐寒性高,其自然分布范围大,然而以往的研究指出:生长在低纬度炎热地区的秋茄树个体往往并不高大,且受优势种排挤(李元跃和林鹏, 2006),这可能是秋茄树叶片结构对环境温度较为保守的遗传方式,降低了其在高温环境的生产潜力。Oguchi等(2005)通过探究3个树种幼苗叶片解剖结构在不同光照辐射下的响应机制发现,叶片解剖结构的光合适应性与抵抗胁迫的能力存在权衡关系,本研究结果与之一致。

此外,本研究发现,两种红树植物叶片均为异面叶(附录I)。而以往关于原生境秋茄树成年树叶片

解剖结构的研究指出, 其叶片为具有上下栅栏组织的对称结构, 即为等面叶(李元跃和林鹏, 2006), 本研究结果与之存在差异。这可能是本研究材料尚为幼苗, 且同质园环境与野外环境相比较为优越, 因此生境胁迫程度的减弱可能改变了植物叶片投资-收益的权衡(Wright *et al.*, 2004), 导致用于本实验的秋茄树幼苗缺乏下栅栏组织结构。

3.2 叶片解剖结构对生理功能的影响

本研究发现, 同质园两种红树不同种源的幼苗数据合在一起, 它们的解剖结构间存在着协同变化。各种源地红树植物的叶脉密度与气孔密度和最大气孔导度存在显著的正相关关系(图3A、3B)。气孔密度反映植物叶片水分蒸腾耗水能力, 叶脉密度反映叶片供水能力, 以往的研究指出, 为了协调光合与耗水的矛盾, 二者之间往往保持协同关系(Brodribb & Jordan, 2011; Wen *et al.*, 2020), 本研究结果与之一致。红树林植物长期生活在高温、高盐的生理干旱生境, 气孔和叶脉的协同作用有利于维持光合过程、提高水分利用效率, 增强红树抵御干旱胁迫的能力。

叶片的解剖结构特征不仅能体现叶片对特定环境的适应, 对植物的生理功能也有重要影响(Brodersen & Vogelmann, 2007)。栅栏、海绵组织是植物进行光合作用的主要部位, 本研究结果显示栅栏、海绵组织厚度与光合速率呈显著的正相关关系(图4A、4B), 这与前人的研究结果(季子敬等, 2013; 纪若璇等, 2020)一致。以往的研究表明, 叶片厚度的增加会导致CO₂的扩散阻力变大, 从而使植物光合速率受限(Vogelmann & Matin, 1993), 然而本研究结果发现, 红树植物叶片厚度与光合速率呈显著正相关关系(图4D)。这可能是因为叶片厚, 储水组织发达, 稀释叶片内盐分浓度, 从而在叶片蒸腾情况下能够维持其水势, 保证光合作用进行。另外, 厚的叶片提高了叶肉细胞暴露面积, 增加CO₂的溶解面积和扩散途径, 从而避免了叶片光合速率受CO₂限制(Parkhurst, 1994; Delucia *et al.*, 1996; Hanba *et al.*, 1999)。本研究发现红树植物的叶脉密度与栅栏组织厚度、光合速率不存在显著相关性(图3C, 图4C)。红树植物具有明显的内皮层和排列紧密且较大的海绵组织等储水结构, 削弱了叶脉供水对光合速率的影响, 进而导致叶脉密度与光合速率之间的解耦联(田尚青等, 2016)。

4 结论

本研究通过同质园实验发现两种红树植物的叶片结构的适应性遗传差异, 木榄对种源地温度存在适应性遗传, 其通过在遗传上增加叶片、角质层和栅栏组织厚度等来适应高纬度地区的生长环境; 而秋茄树植物叶解剖结构对种源地温度适应性遗传上保守, 可能通过叶片结构抗逆性的建成性遗传适应不同种源地的环境温度。同时, 各个种源地红树植物不同解剖结构性状之间与功能性状之间存在着协同变化, 反映出红树植物对不同种源地环境的良好适应性。本研究结果对于认识红树植物对全球气候变暖的响应有参考意义。

参考文献

- Alberto FJ, Aitken SN, Alía R, González-Martínez SC, Hänninen H, Kremer A, Lefèvre F, Lenormand T, Yeaman S, Whetten R, Savolainen O (2013). Potential for evolutionary responses to climate change—Evidence from tree populations. *Global Change Biology*, 19, 1645-1661.
- Brodersen CR, Vogelmann TC (2007). Do epidermal lens cells facilitate the absorptance of diffuse light? *American Journal of Botany*, 94, 1061-1066.
- Brodribb TJ, Jordan GJ (2011). Water supply and demand remain balanced during leaf acclimation of *Nothofagus cunninghamii* trees. *New Phytologist*, 192, 437-448.
- Burrows MT, Schoeman DS, Richardson AJ, Molinos JG, Hoffmann A, Buckley LB, Moore PJ, Brown CJ, Bruno JF, Duarte CM, Halpern BS, Hoegh-Guldberg O, Kappel CV, Kiessling W, O'Connor MI, *et al.* (2014). Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, 507, 492-495.
- Caringella MA, Bongers FJ, Sack L (2015). Leaf hydraulic conductance varies with vein anatomy across *Arabidopsis thaliana* wild-type and leaf vein mutants. *Plant, Cell & Environment*, 38, 2735-2746.
- Chen BY, Wang CH, Tian YK, Chu QG, Hu CH (2015). Anatomical characteristics of young stems and mature leaves of dwarf pear. *Scientia Horticulturae*, 186, 172-179.
- Chen Y, Liu KD, Li HL, Xu FH, Zhong JD, Cheng XL, Yuan CC (2014). Leaf structures and stress resistance in five mangrove species. *Journal of Northeast Forestry University*, 42(7), 27-31. [陈燕, 刘锴栋, 黎海利, 许方宏, 钟军弟, 成夏岚, 袁长春 (2014). 5种红树植物的叶片结构及其抗逆性比较. 东北林业大学学报, 42(7), 27-31.]
- Corlett RT, Westcott DA (2013). Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 482-488.
- DeLucia EH, Nelson K, Vogelmann TC, Smith WK (1996).

- Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. *Plant, Cell & Environment*, 19, 159-170.
- Domínguez E, Cuartero J, Heredia A (2011). An overview on plant cuticle biomechanics. *Plant Science*, 181, 77-84.
- Drake JE, Aspinwall MJ, Pfautsch S, Rymer PD, Reich PB, Smith RA, Crous KY, Tissue DT, Ghannoum O, Tjoelker MG (2015). The capacity to cope with climate warming declines from temperate to tropical latitudes in two widely distributed *Eucalyptus* species. *Global Change Biology*, 21, 459-472.
- Ellison JC, Stoddart DR (1991). Mangrove ecosystem collapse during predicted sea-level rise: holocene analogues and implications. *Journal of Coastal Research*, 7, 151-165.
- González-Orozco CE, Pollock LJ, Thornhill AH, Mishler BD, Knerr N, Laffan SW, Miller JT, Rosauer DF, Faith DP, Nipperess DA, Kujala H, Linke S, Butt N, Külheim C, Crisp MD, Gruber B (2016). Phylogenetic approaches reveal biodiversity threats under climate change. *Nature Climate Change*, 6, 1110-1114.
- Gorsuch PA, Pandey S, Atkin OK (2010). Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves. *Plant, Cell & Environment*, 33, 244-258.
- Han XB, Li RQ, Wang JB (1997). Cellular structural comparison between different thermo-resistant cultivars of *Raphanus sativus* L. under heat stress. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 15, 173-178. [韩笑冰, 利容千, 王建波 (1997). 热胁迫下萝卜不同耐热性品种细胞组织结构比较. 武汉植物学研究, 15, 173-178.]
- Hanba YT, Miyazawa SI, Terashima I (1999). The influence of leaf thickness on the CO₂ transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. *Functional Ecology*, 13, 632-639.
- Ji RX, Yu X, Chang Y, Shen C, Bai XK, Xia XL, Yin WL, Liu C (2020). Geographical provenance variation of leaf anatomical structure of *Caryopteris mongholica* and its significance in response to environmental changes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 277-286. [纪若璇, 于笑, 常远, 沈超, 白雪卡, 夏新莉, 尹伟伦, 刘超 (2020). 蒙古莢叶片解剖结构的地理种源变异及其对环境变化响应的意义. 植物生态学报, 44, 277-286.]
- Ji ZJ, Quan XK, Wang CK (2013). Variations in leaf anatomy of *Larix gmelinii* reflect adaptation of its photosynthetic capacity to climate changes. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 6967-6974. [季子敬, 全先奎, 王传宽 (2013). 兴安落叶松针叶解剖结构变化及其光合能力对气候变化的适应性. 生态学报, 33, 6967-6974.]
- Kröber W, Heklau H, Bruehlheide H (2015). Leaf morphology of 40 evergreen and deciduous broadleaved subtropical tree species and relationships to functional ecophysiological traits. *Plant Biology*, 17, 373-383.
- Li YY, Lin P (2006). Anatomical characteristics of leaves in three mangrove species. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 14, 301-306. [李元跃, 林鹏 (2006). 三种红树植物叶片的比较解剖学研究. 热带亚热带植物学报, 14, 301-306.]
- Liao BW, Zhang QM (2014). Area, distribution and species composition of mangroves in China. *Wetland Science*, 12, 435-440. [廖宝文, 张乔民 (2014). 中国红树林的分布、面积和树种组成. 湿地科学, 12, 435-440.]
- Ma XF, Wang XF, Li Q, He X (2013). The analysis of drought resistance and the comparison of anatomical structures of the leave of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge introduced from different regions. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 27, 92-96. [马小芬, 王兴芳, 李强, 贺晓 (2013). 不同种源地文冠果叶片解剖结构比较及抗旱性分析. 干旱区资源与环境, 27, 92-96.]
- McCann S, Greenlees MJ, Newell D, Shine R (2014). Rapid acclimation to cold allows the cane toad to invade montane areas within its Australian range. *Functional Ecology*, 28, 1166-1174.
- Méndez-Alonzo R, López-Portillo J, Rivera-Monroy VH (2008). Latitudinal variation in leaf and tree traits of the mangrove *Avicennia germinans* (Avicenniaceae) in the central region of the Gulf of Mexico. *Biotropica*, 40, 449-456.
- Miao C, Li RQ, Wang JB (1994). Leaf structural changes of *Brassica campestris* and *B. oleracea* in response to heat stress. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 12, 207-211. [苗琛, 利容千, 王建波 (1994). 热胁迫下不结球白菜和甘蓝叶片组织结构的变化. 武汉植物学研究, 12, 207-211.]
- Oguchi R, Hikosaka K, Hirose T (2005). Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell & Environment*, 28, 916-927.
- Parkhurst DF (1994). Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. *New Phytologist*, 126, 449-479.
- Poulson ME, Vogelmann TC (1990). Epidermal focussing and effects upon photosynthetic light-harvesting in leaves of *Oxalis*. *Plant, Cell & Environment*, 13, 803-811.
- Rueden CT, Hiner MC, Eliceiri KW (2016). ImageJ: image analysis interoperability for the next generation of biological image data. *Microscopy and Microanalysis*, 22, 2066-2067.
- Suarez AV, Tsutsui ND (2008). The evolutionary consequences of biological invasions. *Molecular Ecology*, 17, 351-360.
- Tian SQ, Zhu SD, Zhu JJ, Shen ZH, Cao KF (2016). Impact of leaf morphological and anatomical traits on mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance in mangrove plants. *Plant Science Journal*, 34, 909-919. [田尚青, 朱师丹, 朱俊杰, 申智骅, 曹坤芳 (2016). 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. 植物科学学报, 34, 909-919.]

- Vogelmann TC, Martin G (1993). The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant, Cell & Environment*, 16, 65-72.
- Vogelman TC, Nishio JN, Smith WK (1996). Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in Plant Science*, 1, 65-70.
- Wen Y, Zhao WL, Cao KF (2020). Global convergence in the balance between leaf water supply and demand across vascular land plants. *Functional Plant Biology*, 47, 904-911.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Xiong DL, Flexas J, Yu TT, Peng SB, Huang JL (2017). Leaf anatomy mediates coordination of leaf hydraulic conductance and mesophyll conductance to CO₂ in *Oryza*. *New Phytologist*, 213, 572-583.
- Zheng JJ, Lu W, Chen LH, Li PC (1996). Relationship between leaf rate of leaf air space in longan and Chinese olive and cold resistance. *Journal of Fujian Agricultural University*, 25(2), 40-43. [郑家基, 卢炜, 陈利恒, 李平聪 (1996). 龙眼、橄榄叶片空隙率与耐寒性的关系. 福建农业大学学报, 25(2), 40-43.]
- 责任编辑: 于飞海 责任编辑: 李 敏

附录I 两种红树叶片横切面

Supplement I Leaf cross-section of two mangroves

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2021.0221-S1.pdf>

附录II 不同种源木榄、秋茄树幼苗解剖结构和生理功能参数

Supplement II Leaf anatomical structure and physiological function parameters of *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia ovata* seedlings from different provenances

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2021.0221-S2.pdf>

张小燕, WEE Kim Shan Alison, KAJITA Tadashi, 曹坤芳 (2021). 种源地对两种红树叶片结构和功能的影响: 对温度的适应性遗传. 植物生态学报, 45, 1241-1250. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0221

Zhang XY, WEE KSA, KAJITA T, Cao KF (2021). Effects of provenance on leaf structure and function of two mangrove species: the genetic adaptation to temperature. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1241-1250. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0221

<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2021.0221>

附录I 两种红树叶片横切面

Supplement I Leaf cross-section of two mangroves

A, 木榄。B, 秋茄树。

A, *Bruguiera gymnorhiza*. B, *Kandelia candel*.

张小燕, WEE Kim Shan Alison, KAJITA Tadashi, 曹坤芳 (2021). 种源地对两种红树叶片结构和功能的影响: 对温度的适应性遗传. 植物生态学报, 45, 1241-1250. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0221
Zhang XY, Wee KSA, Kajita T, Cao KF (2021). Effects of provenance on leaf structure and function of two mangrove species: the genetic adaptation to temperature. Chinese Journal of Plant Ecology, 45, 1241-1250. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0221
<https://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2021.0221>

附录II 不同种源木榄、秋茄树幼苗解剖结构和生理功能参数(平均值±标准误, $n = 5$)
Supplement II Leaf anatomical structure and physiological function parameters of *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia obovata* seedlings from different provenances (mean ± SE, $n = 5$)

物种	种源	PT (μm)	ST (μm)	CT (μm)	ET (μm)	LT (μm)	VD (mm·mm ⁻²)	P_n	LP	PT/ST	SD (No.·mm ⁻²)	G_s
Species	Provenance							(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)				(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	中国文昌 Wen-chang, China	102.38 ± 4.79 ^a	250.22 ± 6.20 ^a	8.16 ± 0.35 ^a	24.31 ± 0.32 ^a	438.32 ± 10.48 ^a	5.27 ± 0.12 ^a	9.09 ± 0.63 ^{ab}	0.57	0.41	164.52 ± 2.56 ^a	0.31 ± 0.01 ^a
	中国北海 Beihai, China	101.16 ± 4.10 ^a	277.27 ± 10.36 ^{abc}	8.80 ± 0.23 ^a	24.29 ± 0.96 ^a	465.82 ± 14.31 ^{ab}	4.55 ± 0.76 ^{ab}	8.89 ± 0.77 ^a	0.59	0.36	156.11 ± 7.12 ^a	0.34 ± 0.01 ^a
	中国福田 Futian, China	119.16 ± 4.48 ^{ab}	271.76 ± 10.53 ^{ab}	9.74 ± 0.29 ^b	25.92 ± 0.60 ^a	481.20 ± 12.70 ^{bc}	5.10 ± 0.51 ^b	10.71 ± 0.22 ^{ab}	0.56	0.44	159.67 ± 8.44 ^a	0.29 ± 0.02 ^a
	中国云霄 Yunxiao, China	118.63 ± 4.03 ^{ab}	290.18 ± 14.44 ^{bc}	9.78 ± 0.18 ^b	25.02 ± 0.33 ^a	509.47 ± 14.86 ^c	5.14 ± 0.28 ^b	11.83 ± 0.47 ^b	0.57	0.41	148.29 ± 9.08 ^a	0.30 ± 0.02 ^a
	日本西田川 Nishida, Japan	120.00 ± 1.51 ^{ab}	299.54 ± 2.59 ^{bc}	10.07 ± 0.10 ^b	27.82 ± 0.23 ^b	504.56 ± 4.81 ^{bc}	4.42 ± 0.11 ^{ab}	11.95 ± 0.43 ^b	0.59	0.40	148.54 ± 7.29 ^a	0.29 ± 0.01 ^a
	日本冲绳Okinawa, Japan	123.11 ± 5.53 ^b	304.82 ± 6.56 ^c	10.17 ± 0.43 ^b	24.64 ± 0.63 ^a	522.76 ± 15.27 ^c	4.19 ± 0.41 ^b	10.27 ± 0.91 ^b	0.58	0.40	143.71 ± 8.54 ^a	0.13 ± 0.01 ^b
	中国山口 Shankou, China	109.35 ± 1.55 ^a	218.91 ± 8.47 ^a	14.68 ± 1.07 ^b	37.34 ± 1.58 ^a	457.48 ± 13.17 ^a	3.92 ± 0.31 ^a	6.45 ± 1.26 ^a	0.48	0.50	113.65 ± 4.49 ^a	0.14 ± 0.01 ^b
秋茄树 <i>Kandelia obovata</i>	中国云霄 Yunxiao, China	108.47 ± 1.88 ^a	223.93 ± 9.07 ^a	15.11 ± 1.21 ^b	36.47 ± 2.04 ^a	461.62 ± 14.31 ^a	4.24 ± 0.43 ^{ab}	6.16 ± 1.32 ^{ab}	0.49	0.48	107.08 ± 5.02 ^a	0.19 ± 0.01 ^b
	日本西田川 Nishida, Japan	116.07 ± 3.61 ^a	220.93 ± 4.69 ^a	13.17 ± 0.39 ^b	41.48 ± 1.46 ^a	452.94 ± 12.70 ^a	4.65 ± 0.18 ^b	7.35 ± 1.38 ^b	0.49	0.53	124.03 ± 6.85 ^a	0.20 ± 0.02 ^b
	日本冲绳 Okinawa, Japan	116.86 ± 1.82 ^a	221.34 ± 5.68 ^a	8.14 ± 0.17 ^a	40.94 ± 0.74 ^b	462.78 ± 10.09 ^a	4.59 ± 0.15 ^{ab}	8.28 ± 1.45 ^{ab}	0.48	0.53	105.80 ± 5.72 ^a	0.13 ± 0.01 ^b
	中国福鼎 Fuding, China	119.01 ± 2.68 ^a	217.14 ± 4.12 ^a	14.39 ± 0.56 ^b	43.90 ± 1.01 ^a	458.14 ± 6.21 ^a	4.07 ± 0.50 ^b	8.37 ± 1.11 ^b	0.47	0.55	112.53 ± 2.90 ^a	0.19 ± 0.02 ^b

同列数值后不同小写字母表示处理间在 $p < 0.05$ 水平上的差异显著。CT, 角质层厚度; ET, 表皮层厚度; G_s , 光合速率; LP, 叶片疏松度; LT, 叶片厚度; P_n , 光合速率; PT, 栅栏组织厚度; PT/ST, 栅栏组织厚度/海绵组织厚度; SD, 气孔密度; ST, 海绵组织厚度; VD, 叶脉密度。
Value of the different case letters indicate significant differences at the $p < 0.05$ level. CT, cuticle thickness; ET, epidermal thickness; G_s , photosynthesis; LP, leaf porosity; LT, leaf thickness; P_n , photosynthetic rate; PT, palisade tissue thickness; PT/ST, palisade tissue/spongy tissue; SD, stomata density; ST, sponge tissue thickness; VD, vein density.