

热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性

张世柯^{1,2}, 黄耀^{1,2}, 简曙光¹, 刘楠^{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: 为了解红厚壳(*Calophyllum inophyllum*)的抗逆特性, 对西沙群岛自然生长的红厚壳叶片的形态解剖、生理生态、以及叶片和适生土壤的元素含量进行了研究。结果表明, 红厚壳是阳生性植物, 其上表皮厚, 海绵组织发达且栅栏组织排列紧密, 气孔排列松散且密度小(24.40 mm⁻²), 有利于叶片保水抵御干旱。叶片的叶绿素 a、b 含量低(分别为 0.87 和 0.43 mg g⁻¹), 表明红厚壳具适应强光环境的能力。叶片的 MDA 含量低(13.46 nmol g⁻¹), PRO 含量高(127.89 μg g⁻¹), SOD 活性高(149.42 U g⁻¹), 总抗氧化能力高(388.60 U g⁻¹), 显示红厚壳能通过提高自身的抗氧化能力抵御膜脂过氧化伤害。红厚壳自然生长的珊瑚岛土壤较为贫瘠、营养元素含量低, 但红厚壳植株体内具有较高的营养元素含量, 表明红厚壳营养元素利用率高, 对于贫瘠土壤具有很好的适应能力。因此, 红厚壳具有较高的抗氧化胁迫能力和耐受干旱的能力, 适宜生长在热带珊瑚岛等土壤贫瘠的生境, 可以作为热带珊瑚岛防风固沙和植被恢复的工具种。

关键词: 红厚壳; 营养元素; 生理生态; 形态解剖; 西沙群岛

doi: 10.11926/jtsb.4043

Stress Resistance Characteristics of *Calophyllum inophyllum*, A Tropical Beach Plant

ZHANG Shi-ke^{1,2}, HUANG Yao^{1,2}, JIAN Shu-guang¹, LIU Nan^{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 of *Calophyllum inophyllum*, the morphological and anatomical, eco-physiological characteristics, element contents in leaves and soil of *C. inophyllum* growing in Xisha Islands were analyzed. The results showed that *C. inophyllum* was heliophyte plant with thick leaf, well-developed spongy tissue and tightly arranged palisade tissue with low stomata density (24.40 mm⁻²), which was beneficial to its water retention and drought resistance of leaves. The contents of chlorophyll a and chlorophyll b were low (0.87 and 0.43 mg g⁻¹, respectively), indicating that *C. inophyllum* had good adaptability to the high irradiation environment. The low level of malondialdehyde content (13.46 nmol g⁻¹), the high level of proline content (127.89 μg g⁻¹), and superoxide dismutase activity (149.42 U g⁻¹) in leaves indicated that it had strong antioxidant capacity (388.60 U g⁻¹), so as to alleviate membrane lipid peroxidation under stress conditions. Though the nutrient in natural growing soil was poor, the content of nutrient elements in leaves of *C. inophyllum* was high, indicated that it had high utilization and good adaptability to poor soil. Overall, *C. inophyllum* had good adaptability to strong radiation, drought and poor soil, and could be used as a tool species for rehabilitation of

收稿日期: 2019-01-17 接受日期: 2019-02-28

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); 军队后勤开放研究科研项目(AHJ18J003); 广东省自然科学基金(2017A030313143)资助

This work was supported by the NSFC-Guangdong Joint Fund and Science (Grant No. U1701246); the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (Grant No. XDA13020500); Military Logistics Open Research Projects (Grant No. AHJ18J003); and the Guangdong Natural Science Foundation (Grant No. 2017A030313143).

作者简介: 张世柯(1995-), 男, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态学。E-mail: 120076124@qq.com

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

tropical coral islands.

Key words: *Calophyllum inophyllum*; Nutrient element; Ecophysiology; Morphological anatomy; Xisha Islands

红厚壳(*Calophyllum inophyllum*), 别名海棠木、琼崖海棠、君子树、胡桐等, 为藤黄科(*Guttiferae*)乔木(图 1), 树高 5~12 m; 叶对生, 革质较厚, 呈椭圆形或宽椭圆形; 叶片双面都有光泽, 波状或全缘, 叶柄短; 总状花序或圆锥花序, 花两性; 雄蕊多数, 球形核果^[1]。红厚壳分布于印度、斯里兰卡、中南半岛、马来西亚、印度尼西亚、澳大利亚、非洲东部等热带岛屿, 在我国主要分布于海南(含西沙群岛)和台湾^[2]。红厚壳主要生长在低海拔的沿海地区, 村边、公路

旁、海岸、河边、丘陵等环境中都可以观察到^[3]。红厚壳的根系较为发达, 抗风, 对盐碱环境有较强的耐受性, 能够在贫瘠且干旱的海滨地带以及低海拔的丘陵中生长^[4]。红厚壳是西沙群岛和东南亚地区常见的植物, 是西沙群岛森林群落中的优势种^[2]。红厚壳木材坚硬且耐腐蚀, 是良好的造船材料; 其叶能够去肿消炎, 有一定的药用价值; 其油脂具有粘合功能, 是良好的天然粘合剂^[1]。此外, 红厚壳具有良好的水土保持能力, 是用来防止土地荒漠化的理想树种^[4]。

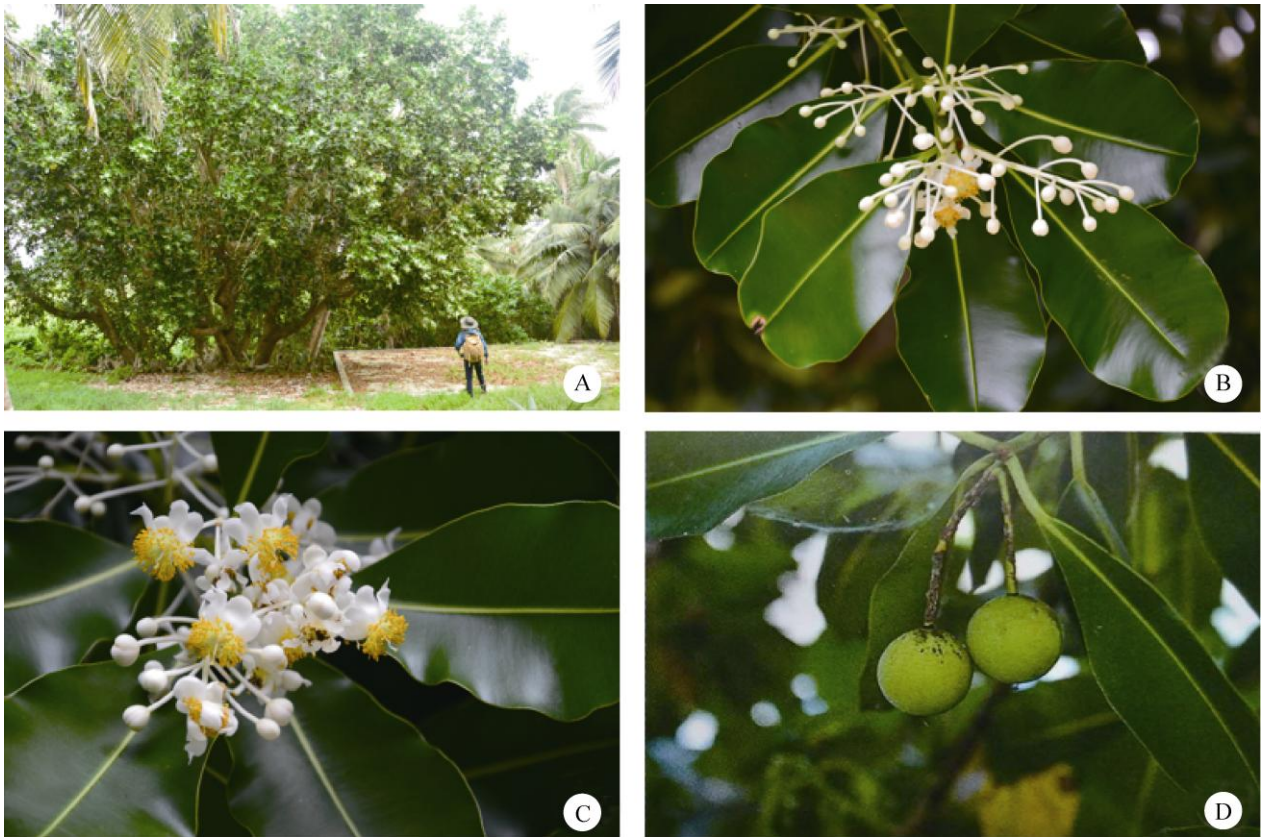


图 1 红厚壳。A: 植株; B: 花枝; C: 花; D: 果实。

Fig. 1 *Calophyllum inophyllum*. A: Plant; B: Branch with flowers; C: Flowers; D: Fruits.

目前对红厚壳的研究主要集中在药理活性^[5]、野生资源的保护^[6]、指纹图谱^[7]、生物碱提取^[8]、合成生物柴油^[9]、叶片韧性^[10]等方面, 但对于红厚壳的抗逆生物学特性的研究尚未见报道。本研究对西沙群岛东岛红厚壳的形态解剖学特征、生理学特性、植物元素含量等进行研究, 探究其对珊瑚岛环境的生态适应性, 为红厚壳的引种及开发利用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国西沙群岛东岛, 112°43'13"~112°44'22" E, 16°39'34"~16°40'31" N, 是椭圆形珊瑚岛, 面积约为 1.55 km², 是西沙群岛中的第二大岛。气候类型是热带海洋气候, 年均温为 26℃~

27℃, 年降水量约为 1 500 mm^[11], 主要集中在 6-11 月, 占全年降水量的 87%^[12]。干季(12-5 月)降水量小且海岛土壤保水能力低, 导致东岛季节性干旱。西沙群岛形成陆地时间较晚, 各岛均无特有植物, 主要依赖人类活动、海风和海水等传播而来。东岛人类活动稀少, 岛上植物种类少, 共有 103 种植物, 其中有 76 种为野生植物^[2]。

1.2 材料

红厚壳(*Calophyllum inophyllum*)主要分布于东岛海岸线地带(距离海洋 50~100 m), 数量少且分布稀疏, 多以单株形式分布。于 2016 年 6 月在西沙群岛东岛, 随机选取 5 株健康、长势良好且株高相仿(1.5~2.5 m)的成年红厚壳植株, 每株采集健康成熟且大小相近的中部叶片约 10 片, 放入装有冰袋的冰盒中保存。参照森林生态系统土壤采样方法, 采集红厚壳植株附近 0~20 cm 的表层土壤约 1 000 g, 装入密封袋保存。所有植物样品和土壤样品带回实验室。

1.3 形态解剖特征

选取成熟叶片徒手制作切片^[13], 根据 Duncan^[14]和任海^[15]的方法制作, 将样品切片放置于 Leica DM 4000B (Leica, 德国)显微镜下, 每片叶子取 3 个清晰的视野, 观察叶片、海绵组织、栅栏组织、气孔和保卫细胞。再通过 Image-J (<https://imagej.en.softonic.com>)软件对显微图片进行处理, 计算叶片、海绵组织和栅栏组织的厚度, 测量叶片气孔保卫细胞的长度(SL)和气孔密度(SD), 计算气孔面积指数(SPI), $SPI=SL^2 \times SD$ ^[16]。

1.4 方法

干物质含量和比叶面积 采用分析天平称取叶片样品的鲜质量(FW), 然后将叶片置于 65℃烘箱烘干, 称量干质量(DW)。利用 LI-3000C (LI-COR, 美国)便携式叶面积仪测定叶片的叶面积(LA)。计算叶片比叶面积(SLA)=LA/DW; 干物质含量(LDMC)=DW/FW。

叶绿素含量 参照胡秉芬等^[17]的方法, 采用分光光度计 UV-3802 (Unico, 中国)分别在 663 和 645 nm 波长下比色测量叶绿素 a、b 的吸光度^[17]。根据 Arnon 公式^[18]分别计算叶绿素 a、b 和叶绿素总含量。

过氧化氢酶(CAT)活性 采用紫外吸收法^[19-20]测定。

过氧化物酶(POD)活性 采用愈创木酚法^[21]测定。

超氧化物歧化酶(SOD)活性 采用四氮唑蓝(NBT)法^[22]进行测定。以抑制 NBT 还原 50%为 1 个酶活单位(U g⁻¹)。

总抗氧化能力(T-AOC) 采用 FRAP 法^[23]测定。

脱落酸(ABA)含量 采用高效液相色谱法^[24]测定。

丙二醛(MDA)含量 采用硫代巴比妥酸法^[25]测定。

脯氨酸(PRO)含量 采用茚三酮比色法^[26]测定。

总酚(TP)含量 采用福林酚比色法^[27]测定。

植物营养元素含量 将叶片置于 65℃的烘箱中烘干, 研磨并过 100 目筛。称取 0.15 g 粉末并酸化, 采用丘林法^[28]测定碳含量; 称取 0.15 g 粉末采用靛酚蓝比色法^[29]测定氮含量; 称取 0.15 g 粉末采用钼锑抗比色法^[29]测定磷含量。

土壤理化性质 将采集的土壤样品充分混匀, 用镊子去除土壤中的植物凋落物、动物残骸等杂质并过 2 目筛。过筛后的土壤样品在室内阴凉处自然风干, 研磨过 100 目筛。加入过量浓 HCl 去除碳酸盐, 再用纯水将土壤样品洗涤至中性, 放置于 65℃烘箱烘干。使用 pH211 (Hanna, 意大利)酸度计测定 pH 值; 采用靛酚蓝比色法^[29]测定氮含量; 采用丘林法^[28]测定碳含量; 采用钼锑抗比色法^[29]测定磷含量; 使用原子分光光度计测定其他元素含量。

1.5 数据处理

将测定所得的各项数据录入 Microsoft Excel 2013 计算平均值和标准误; 使用 Adobe Photoshop 5 对图片进行处理。

2 结果和分析

2.1 叶片形态解剖学特征

红厚壳叶片的形态学解剖特征如图 2 所示, 其叶片有明显的海绵组织和栅栏组织分化, 异面叶, 由上表皮、海绵组织、栅栏组织和下表皮组成。叶片厚(365.76±6.87) μm, 属于厚叶片, 上表皮厚(18.41±1.66) μm。海绵组织发达, 有一定程度的分化。栅栏

组织排列紧密,但厚度一般。栅栏组织厚(71.64 ± 10.04) μm ,海绵组织厚(176.73 ± 10.90) μm ,两者之比为 0.41 ± 0.07 。气孔保卫细胞长(31.10 ± 2.77) μm ,排列松散,密度为(24.40 ± 2.30) mm^{-2} 。叶片干物质含量为(38.00 ± 2.06)%,比叶面积为(83.71 ± 3.91) $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ 。

2.2 叶片生理学特征

叶片的叶绿素(Chl) a、b 含量分别为(0.87 ± 0.03)和(0.43 ± 0.09) mg g^{-1} , Chl a/b 为 2.02 ± 0.33 , 小于

理论值 3:1,能够促进红厚壳吸收光能和光合作用,Chl a+b 为(1.30 ± 0.12) mg g^{-1} 。红厚壳的 T-AOC 和 SOD 活性较高,分别为(388.60 ± 1.16)和(149.42 ± 3.63) U g^{-1} 。CAT 活性较低,仅为(78.89 ± 0.95) U g^{-1} 。PRO 含量较高,为(127.89 ± 2.35) $\mu\text{g g}^{-1}$,表明红厚壳具有良好的抗氧化胁迫能力。TP 和 MDA 的含量较低,分别为(13.24 ± 0.79) mg g^{-1} 和(13.46 ± 0.30) nmol g^{-1} ,表明氧化胁迫不足以导致红厚壳体内大量积累 MDA。

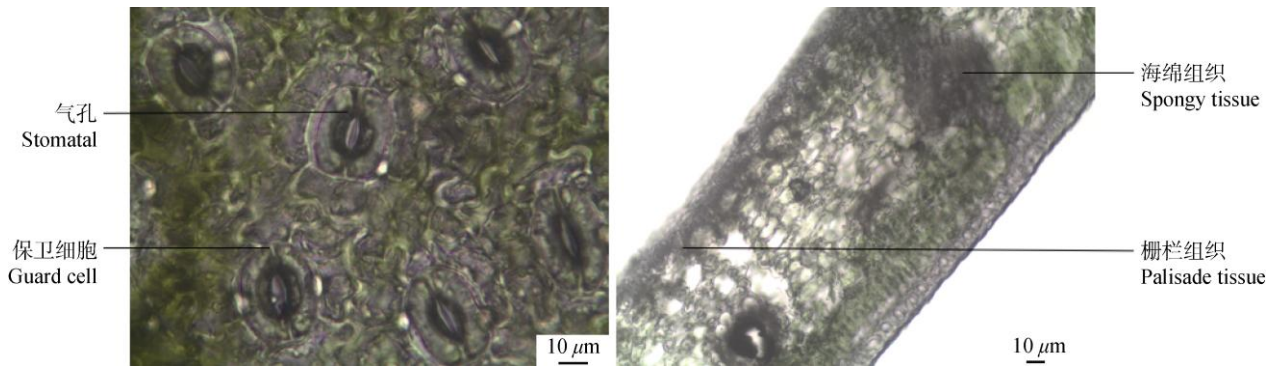


图 2 红厚壳叶片的形态解剖结构

Fig. 2 Anatomical structure of *Calophyllum inophyllum* leaf

2.3 植物营养元素和土壤理化性质

叶片总有机碳含量较高[(428.279 ± 15.879) g kg^{-1}],总 P 含量较低[(2.218 ± 0.318) g kg^{-1}],总 N 含量为(15.529 ± 3.679) g kg^{-1} ,叶片的 N/P 为 7.001, C/N 为 25.579。

土壤含水量为(14.21 ± 5.32)%, pH 为 8.12 ± 0.12 ,土壤呈碱性。有机碳含量为(4.59 ± 2.24)%,全 N 含量为(1.94 ± 0.65) g kg^{-1} ,全 P 含量为(1.27 ± 0.59) mg kg^{-1} 。土壤金属元素中,Ca 含量最高为(78.54 ± 11.53) g kg^{-1} ,Na 含量最低为(0.24 ± 0.10) g kg^{-1} ,K、Mg 和 Fe 含量分别为(0.45 ± 0.23)、(6.20 ± 1.62)和(1.13 ± 0.81) g kg^{-1} ,说明红厚壳适生环境的土壤为典型的碳酸钙基质,保水能力差,呈碱性,养分含量极低。

3 讨论和结论

3.1 形态解剖学特征与抗干旱的关系

比叶面积是植物的重要形态解剖学特征之一。低比叶面积的植物能够减少体内水分的丧失。因此在干旱环境中,较小比叶面积的植物更有竞争优势^[30]。叶片是植物对干旱敏感的器官,其形态

结构发生改变将会引起植物生理特性改变^[31]。研究表明^[32-34],西沙群岛优势乔木抗风桐(*Ceodes grandis*)、橙花破布木(*Cordia subcordata*)和榄仁树(*Terminalia catappa*)的比叶面积分别为 166.84、205.06 和 111.2 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$,而红厚壳比叶面积较低,为 83.71 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$,说明红厚壳具有良好的储水能力和抗干旱能力。红厚壳叶片革质,角质层发达,具有减少水分丧失的能力。比叶面积和叶片厚度成反比,即比叶面积小的叶片一般厚度较大,叶片的厚度能够反映植物的储水能力,厚度大的植物储水能力好^[35]。西沙群岛优势乔木海滨木巴戟(*Morinda citrifolia*)的叶片厚度为 221.73 μm ^[36],橙花破布木叶片厚 203.69 μm ,而红厚壳的叶片厚度达 365.76 μm ,说明红厚壳叶片具有较高的储水能力,有利于抵御季节性干旱的胁迫。

植物叶片的气孔性状与植物的抗旱能力密切相关,气孔密度与植物的蒸腾作用有很大关系^[37]。张义^[38]等统计了青海高原上 11 种城市森林植物的气孔密度,大约为 80.6~408.4 mm^{-1} 。西沙群岛优势乔木榄仁树的气孔密度为 32.40 mm^{-1} ,而红厚壳叶片气孔密度较小,为 24.40 mm^{-1} 。较小的气孔密

度加之较厚的叶表皮和角质层, 有利于植物保水, 防止水分散失, 是其维持抗旱能力的重要保障。

3.2 叶片生理学特征与抗逆性的关系

叶绿素是植物抗逆能力的重要指标^[39], 叶片的叶绿素含量低是对干旱环境做出的生理响应^[40]。叶绿素在光合作用中不仅承担光能吸收与能量转换, 还在不同环境下通过调整光能分配以保证光合系统的正常运行。与西沙群岛优势乔木榄仁树(1.85 mg g⁻¹)和海滨木巴戟(9.79 mg g⁻¹)相比, 红厚壳的叶绿素含量较低, 说明其通过降低叶绿素含量来减少干旱环境引起的伤害, 并增强抗旱能力和对强光环境的适应能力^[40]。

逆境会造成植物细胞代谢失调, 短时间内会出现超氧阴离子(O₂⁻)和 H₂O₂ 大量累积并超过膜伤害阈值, 引起膜脂过氧化对细胞造成危害。膜脂过氧化的产物是 MDA, 其含量常用于指示膜脂过氧化伤害程度^[41]。红厚壳叶片的 MDA 含量为 13.46 nmol g⁻¹, 和抗风桐(16.88 nmol g⁻¹)、橙花破布木(16.94 nmol g⁻¹) 很接近, 远低于西沙群岛野生乔木海滨木巴戟(65.86 nmol g⁻¹)。因此, 在海岛逆境中, 红厚壳受到的氧化胁迫伤害较小, 能够适应海岛逆境。

东岛干湿季分化明显, 干季降水量小且土壤保水能力较差, 使生活在东岛的植物受到干旱胁迫。PRO 是植物蛋白质的主要组成部分, 同时也是植物的渗透调节剂。在植物受到干旱胁迫和盐胁迫时, 体内会积累大量 PRO, 增加植物对渗透胁迫的抗性^[42]。红厚壳 PRO 含量为 127.89 μg g⁻¹, 低于海滨木巴戟(190.78 μg g⁻¹)、抗风桐(158.61 μg g⁻¹)和榄仁树(284.70 μg g⁻¹), 表明渗透胁迫对于红厚壳影响较小, 耐旱性较强。

为了避免活性氧大量积累破坏膜系统, 细胞的抗氧化系统会清除多余的活性氧自由基以保护细胞膜^[43]。SOD 和 CAT 是植物抗氧化过程中起主要作用的酶。红厚壳的 SOD 活性与榄仁树(148.47 U g⁻¹)相近; CAT 活性小于榄仁树(243.08 U g⁻¹), 高于橙花破布木(30.99 U g⁻¹)。此外红厚壳的总抗氧化能力高于西沙群岛上大多数优势乔木, 如抗风桐(217.28 U g⁻¹)、橙花破布木(145.74 U g⁻¹), 表明红厚壳有可能含有非酶类抗氧化剂用以清除过多的活性氧, 以减小其受到的氧化胁迫伤害。

3.3 叶片营养元素及土壤养分的关联

对红厚壳生长环境的土壤进行分析, 结果表

明, 土壤含水量低, pH 高, 有机碳含量、全 N 含量和全 P 含量偏低, 钙含量非常高。这说明红厚壳适生环境的土壤为典型的碳酸钙基质, 保水能力差, 呈碱性, 养分含量极低。氮和磷是植物体不可或缺的重要元素, 在一定范围内, 植物 N 含量与其光合作用速率以及电子传递效率呈正比^[44]。植物叶片中的磷与呼吸作用和光合作用有密切联系, 影响光合作用和呼吸作用过程中生物能值传递分子, 如脱氢酶复合物等的活性。据张义等^[38]对 11 种城市森林植物的研究, 植物的 N/P < 14 时, 会出现氮限制植物生长的现象。红厚壳的 N/P 比为 7.001, 说明其生长受到严重的氮限制, 与东岛土壤的贫瘠有关。尽管土壤养分含量总体偏低, 但红厚壳体内的养分元素含量与常绿阔叶林优势树种持平^[45], 说明红厚壳能够高效吸收和利用土壤养分, 合成有机物用于其自身的生理代谢。与热带珊瑚岛植物相比, 红厚壳氮、磷含量都高于热带海岛环境中生长的草海桐^[46], 说明红厚壳能够适应东岛贫瘠的土壤环境, 维持体内氮、磷的积累和正常周转。

红厚壳属于阳生植物, 具有叶片厚、比叶面积小、气孔密度低等适应干旱环境的形态解剖特征, 并具有叶绿素含量和丙二醛含量较低、脯氨酸含量较高、抗氧化能力和营养元素利用效率高等能够抵御多种逆境胁迫的生理特征。因此, 红厚壳具有较好的抗逆性, 能够在干旱、贫瘠、盐碱的珊瑚岛环境中生长, 在海岛绿化和植被恢复中有较好的应用前景, 可以作为热带珊瑚岛植被恢复工具种。

参考文献

- [1] YANG X F, FANG J, TAO Z L. Analysis of the development and application value of *Calophyllum inophyllum* L. [J]. Chin Wild Plant Res, 2001, 20(6): 33-35. doi: 10.3969/j.issn.1006-9690.2001.06.014.
阳辛凤, 方佳, 陶忠良. 海棠果的开发应用价值分析 [J]. 中国野生植物资源, 2001, 20(6): 33-35. doi: 10.3969/j.issn.1006-9690.2001.06.014.
- [2] 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/SPJ.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/SPJ.1003.2013.11222.
- [3] TAO Z L, FANG J, LAI Q X. Distribution and growth characteristics of *Calophyllum inophyllum* L. in Hainan Island [J]. Res Dev Mark, 2003, 19(2): 85-87. doi: 10.3969/j.issn.1005-8141.2003.02.009.

- 陶忠良, 方佳, 赖齐贤. 红厚壳在海南岛的分布及其生长习性 [J]. 资源开发与市场, 2003, 19(2): 85–87. doi: 10.3969/j.issn.1005–8141.2003.02.009.
- [4] JIA R F, YIN G T, YANG J C, et al. Research progress and application prospects on *Calophyllum inophyllum* L. [J]. Guangdong For Sci Technol, 2011, 27(2): 85–90. doi: 10.3969/j.issn.1006–4427.2011.02.016.
- 贾瑞丰, 尹光天, 杨锦昌, 等. 红厚壳的研究进展及应用前景 [J]. 广东林业科技, 2011, 27(2): 85–90. doi: 10.3969/j.issn.1006–4427.2011.02.016.
- [5] HAN C R, SONG X P, CHEN G Y. Advances in the studies on chemical components of *Calophyllum* and related pharmacological activities [J]. Chin J Org Chem, 2003, 23(2): 212–219. doi: 10.3321/j.issn:0253–2786.2003.02.018.
- 韩长日, 宋小平, 陈光英. 红厚壳属植物化学成份及药理活性研究进展 [J]. 有机化学, 2003, 23(2): 212–219. doi: 10.3321/j.issn:0253–2786.2003.02.018.
- [6] CHEN J, TAO Z L. Empolder protective technique analysis of wild resource *Calophyllum inophyllum* Linn. [J]. Res Dev Market, 2007, 23(11): 1029–1031. doi: 10.3969/j.issn.1005–8141.2007.11.022.
- 陈娟, 陶忠良. 红厚壳野生资源的开发型保护途径分析 [J]. 资源开发与市场, 2007, 23(11): 1029–1031. doi: 10.3969/j.issn.1005–8141.2007.11.022.
- [7] BI H P, HAN C R, WANG M, et al. Studies on the fingerprint of *Calophyllum membranaceum* Gardn. et Champ [J]. J Hannan Norm Univ (Nat Sci), 2006, 19(3): 239–242. doi: 10.3969/j.issn.1674–4942.2006.03.012.
- 毕和平, 韩长日, 王媚, 等. 薄叶红厚壳的指纹图谱研究 [J]. 海南师范学院学报(自然科学版), 2006, 19(3): 239–242. doi: 10.3969/j.issn.1674–4942.2006.03.012.
- [8] HAN S Y, HAN C R. Extraction and determination of total alkaloids in *Calophyllum inophyllum* Linn. by spectrophotography [J]. Appl Chem Ind, 2010, 39(9): 1419–1421, 1431. doi: 10.3969/j.issn.1671–3206.2010.09.043.
- 韩淑云, 韩长日. 海南红厚壳中生物碱的提取与含量测定 [J]. 应用化工, 2010, 39(9): 1419–1421, 1431. doi: 10.3969/j.issn.1671–3206.2010.09.043.
- [9] SAPUTRA E, NUGRAHA M W, HELWANI Z, et al. Synthesis of geopolymer from rice husk ash for biodiesel production of *Calophyllum inophyllum* seed oil [C/OL]// IOP Conference Series: Materials Science and Engineering. Bristol: IOP Publishing Ltd., 2018, 345(1): 012019. doi: 10.1088/1757-899X/345/1/012019.
- [10] LUCAS P W, CHOONG M F, TAN H T W, et al. The fracture toughness of the leaf of the dicotyledon *Calophyllum inophyllum* L. (Guttiferae) [J]. Phil Trans Roy Soc Lond B: Biol Sci, 1991, 334(1269): 95–106. doi: 10.1098/rstb.1991.0099.
- [11] LIU X T, GE C D, ZOU X Q, et al. Carbon, nitrogen geochemical characteristics and their implications on environmental change in the lagoon sediments of the Dongdao Island of Xisha Islands in South China Sea [J]. Acta Oceanol Sin, 2017, 39(6): 43–54. doi: 10.3969/j.issn.0253–4193.2017.06.005.
- 刘晓瞳, 葛晨东, 邹欣庆, 等. 西沙群岛东岛潟湖沉积物碳、氮元素地球化学特征及其指示的环境变化 [J]. 海洋学报, 2017, 39(6): 43–54. doi: 10.3969/j.issn.0253–4193.2017.06.005.
- [12] CAO L, ZHANG S F, SHI H Q, et al. Primarily observation of breeding population of great frigatebirds (*Fregata minor*) on Dong Island of Xisha Archipelago [J]. Zool Res, 2003, 24(6): 457–461. doi: 10.3321/j.issn:0254–5853.2003.06.010.
- 曹垒, 张苏芳, 史洪泉, 等. 西沙群岛东岛小军舰鸟繁殖种群的初步观察 [J]. 动物学研究, 2003, 24(6): 457–461. doi: 10.3321/j.issn:0254–5853.2003.06.010.
- [13] ZHANG S M, LIU H Y, CHENG J J, et al. Free-hand section techniques for clear observation of cell structures of millet (*Setaria italica*) and rice (*Oryza sativa*) leaves [J]. Genom Appl Biol, 2015, 34(7): 1527–1530. doi: 10.13417/j.gab.034.001527.
- 张书敏, 刘红云, 程金山, 等. 快速徒手切片法观察谷子和水稻叶片显微结构 [J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(7): 1527–1530. doi: 10.13417/j.gab.034.001527.
- [14] DUNCAN W G. Leaf angles, leaf area, and canopy photosynthesis [J]. Crop Sci, 1971, 11(4): 482–485. doi: 10.2135/cropsci1971.0011183X001100040006x.
- [15] REN H, PENG S L, SUN G C, et al. The ecological comparison of *Psychotria rubra* and *Rhodomyrtus tomentosa* in south China [J]. Chin J Plant Ecol, 1997, 21(4): 386–392.
- 任海, 彭少麟, 孙谷畴, 等. 广东中部两种常见灌木的生态学比较 [J]. 植物生态学报, 1997, 21(4): 386–392.
- [16] SACK L, COWAN P D, JAIKUMAR N, et al. The ‘hydrology’ of leaves: Co-ordination of structure and function in temperate woody species [J]. Plant Cell Environ, 2003, 26(8): 1343–1356. doi: 10.1046/j.0016-8025.2003.01058.x.
- [17] HU B F, HUANG H L, JI Y Z, et al. Evaluation of the optimum concentration of chlorophyll extract for determination of chlorophyll content by spectrophotometry [J]. Pratacult Sci, 2018, 35(8): 1965–1974. doi: 10.11829/j.issn.1001–0629.2017-0418.
- 胡秉芬, 黄华梨, 季元祖, 等. 分光光度法测定叶绿素含量的提取液的适宜浓度 [J]. 草业科学, 2018, 35(8): 1965–1974. doi: 10.11829/j.issn.1001–0629.2017-0418.

- [18] LI H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 35–160.
李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 35–160.
- [19] AEBI H. Catalase *in vitro* [J]. Methods Enzymol, 1984, 105: 121–126. doi: 10.1016/S0076-6879(84)05016-3.
- [20] ZOU Q. Experiment Instruction of Plant Physiology [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 121–131.
邹琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 121–131.
- [21] WANG Y, CHEN J W, DI X Y. A comparative study on the SOD, POD, MDA and dissoluble protein of six provenances of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) under water stress [J]. Ecol Environ, 2011, 20(10): 1449–1453. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2011.10.011.
王琰, 陈建文, 狄晓艳. 水分胁迫下不同油松种源SOD、POD、MDA及可溶性蛋白比较研究 [J]. 生态环境学报, 2011, 20(10): 1449–1453. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2011.10.011.
- [22] DENG J M, XIONG G S, YUAN X L, et al. Differences in SOD, POD, CAT activities and MDA content and their responses to high temperature stress at peak flowering stage in cotton lines with different tolerance to high temperature [J]. Cotton Sci, 2010, 22(3): 242–247. doi: 10.3969/j.issn.1002-7807.2010.03.009.
邓注明, 熊格生, 袁小玲, 等. 棉花不同耐高温品系的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应 [J]. 棉花学报, 2010, 22(3): 242–247. doi: 10.3969/j.issn.1002-7807.2010.03.009.
- [23] BENZIE I F F, STRAIN J J. The ferric reducing ability of plasma (FRAP) as a measure of “antioxidant power”: The FRAP assay [J]. Anal Biochem, 1996, 239(1): 70–76. doi: 10.1006/abio.1996.0292.
- [24] LI X Y, ZHAO Q Q, LIU Y, et al. Determination of abscisic acid in crabapple by high performance liquid chromatography [J]. N Hort, 2018(4): 138–144. doi: 10.11937/bfy.20172564.
李晓颖, 赵晴晴, 刘月, 等. 海棠果实中脱落酸的高效液相色谱测定 [J]. 北方园艺, 2018(4): 138–144. doi: 10.11937/bfy.20172564.
- [25] SUN Q, HU J J. Research Technology of Plant Physiology [M]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University Press, 2006: 1–200.
孙群, 胡景江. 植物生理学研究技术 [M]. 杨凌: 西北农林科技大学出版社, 2006: 1–200.
- [26] BATES L S, WALDREN R P, TEARE I D. Rapid determination of free proline for water: Stress studies [J]. Plant Soil, 1973, 39(1): 205–207. doi: 10.1007/BF00018060.
- [27] LIU Q, LI Y, YAO H Y. Determination of total polyphenol in barley seed extracts by Folin-Ciocalteu colorimetry [J]. Food Sci Technol, 2007, 32(4): 175–177. doi: 10.3969/j.issn.1005-9989.2007.04.052.
刘清, 李玉, 姚惠源. Folin-Ciocalteu 比色法测定大麦提取液中总多酚的含量 [J]. 食品科技, 2007, 32(4): 175–177. doi: 10.3969/j.issn.1005-9989.2007.04.052.
- [28] WANG C T, LONG R J, LIU W, et al. Relationships between soil carbon distribution and species diversity and community biomass at different alpine meadows [J]. Resour Sci, 2010, 32(10): 2022–2029.
王长庭, 龙瑞军, 刘伟, 等. 高寒草甸不同群落类型土壤碳分布与物种多样性、生物量关系 [J]. 资源科学, 2010, 32(10): 2022–2029.
- [29] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 2003, 51(4): 335–380. doi: 10.1071/BT02124.
- [30] COSTA-SAURA J M, MARTÍNEZ-VILALTA J, TRABUCCO A, et al. Specific leaf area and hydraulic traits explain niche segregation along an aridity gradient in Mediterranean woody species [J]. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 2016, 21: 23–30. doi: 10.1016/j.ppees.2016.05.001.
- [31] SHI G R, CHENG X L, LIU L, et al. Anatomical and water physiological plasticity of *Grewia biloba* var. *parviflora* leaf and secondary xylem [J]. Chin J Appl Ecol, 2006, 17(10): 1801–1806. doi: 10.13287/j.1001-9332.2006.0356.
史刚荣, 程雪莲, 刘蕾, 等. 扁担木叶片和次生木质部解剖和水分生理特征的可塑性 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(10): 1801–1806. doi: 10.13287/j.1001-9332.2006.0356.
- [32] 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.
- [33] 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.
- [34] 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.
- [35] KULKARNI M, SCHNEIDER B, RAVEH E, et al. Leaf anatomical

- characteristics and physiological responses to short-term drought in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.) [J]. *Sci Hort*, 2010, 124(3): 316–322. doi: 10.1016/j.scienta.2010.01.005.
- [36] HAN T T, LIU N, SONG G M, et al. Eco-physiological characteristics of *Morinda citrifolia* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2018, 26(1): 33–39. doi: 10.11926/jtsb.3811.
韩涛涛, 刘楠, 宋光满, 等. 海滨木巴戟的生理生态特征研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2018, 26(1): 33–39. doi: 10.11926/jtsb.3811.
- [37] SINGH S K, RAJA REDDY K. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.] under drought [J]. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 2011, 105(1): 40–50. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2011.07.001.
- [38] ZHANG Y, WANG D X, SONG B, et al. Leaf anatomical structure based drought resistance evaluation of 11 urban forest plants in Xining City [J]. *J NW Agric For Univ (Nat Sci)*, 2014, 42(8): 86–92, 98. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.08.004.
张义, 王得祥, 宋彬, 等. 基于叶片解剖结构的西宁市 11 种城市森林植物抗旱性评价 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2014, 42(8): 86–92, 98. doi: 10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.08.004.
- [39] ZHAO J, BAI J, PAN Q H, et al. Study on changes regularity of chlorophyll contents in different *Sabina chinensis* (L.) varieties (Lines) during drought stress [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2007, 23(3): 236–239. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2007.03.052.
赵瑾, 白金, 潘青华, 等. 干旱胁迫下圆柏不同品种(系)叶绿素含量变化规律 [J]. *中国农学通报*, 2007, 23(3): 236–239. doi: 10.3969/j.issn.1000-6850.2007.03.052.
- [40] WU S, ZHANG X Q, CAI Y. Effects of drought stress on chlorophyll contents and photosynthetic characteristics of cucumber seedlings [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2014, 30(1): 133–137.
吴顺, 张雪芹, 蔡燕. 干旱胁迫对黄瓜幼苗叶绿素含量和光合特性的影响 [J]. *中国农学通报*, 2014, 30(1): 133–137.
- [41] ZHANG H M, WANG M Y, HOU J H. Effects of drought stresses upon the contents of hydrogen peroxide and MDA and the activities of SOD and CAT in maize [J]. *J Inner Mongolia Inst Anim Husb*, 1993, 14(4): 92–95.
张海明, 王茅雁, 候建华. 干旱对玉米过氧化氢、MDA 含量及 SOD、CAT 活性的影响 [J]. *内蒙古农牧学院学报*, 1993, 14(4): 92–95.
- [42] DOBRA J, MOTYKA V, DOBREV P, et al. Comparison of hormonal responses to heat, drought and combined stress in tobacco plants with elevated proline content [J]. *J Plant Physiol*, 2010, 167(16): 1360–1370. doi: 10.1016/j.jplph.2010.05.013.
- [43] PRYOR W A. *Free Radicals in Biology* [M]. New York: Academic Press, 1976: 1–239.
- [44] MOLLIER A, PELLERIN S. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency [J]. *J Exp Bot*, 1999, 50(333): 487–497.
- [45] LIU N, WU S H, GUO Q F, et al. Leaf nitrogen assimilation and partitioning differ among subtropical forest plants in response to canopy addition of nitrogen treatments [J]. *Sci Total Environ*, 2018, 637–638: 1026–1034. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.05.060.
- [46] XU B B, LIU N, REN H, et al. Stress resistance biological characteristics of *Scaevola sericea* in Paracel Islands [J]. *Guihaia*, 2018, 38(10): 1277–1285. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201711012.
徐贝贝, 刘楠, 任海, 等. 西沙群岛草海桐的抗逆生物学特性 [J]. *广西植物*, 2018, 38(10): 1277–1285. doi: 10.11931/guihaia.gxzw201711012.