

深圳湾红树林老鼠簕灌丛的光合固碳及其影响因子

魏龙¹, 蔡坚^{1*}, 林秋莲², 杨琼³, 古伟唐⁴

(1. 广东省林业科学研究院 广东省森林培育与保护利用重点实验室, 广东 广州 510520; 2. 厦门大学 环境与生态学院, 福建 厦门 361102; 3. 广东内伶仃-福田国家级自然保护区管理局, 广东 深圳 518040; 4. 深圳大学 生命与海洋科学学院, 广东 深圳 518040)

摘要:红树林(Mangroves)是生长在热带和亚热带海岸潮间带的木本植物群落。老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)是我国红树林林下灌丛的主要物种,是林下植被碳库的主要构成成分。本研究选取深圳福田红树林区的林下、林窗、林缘和光滩等不同生境下自然生长的老鼠簕植株,测定植株生物量和光合特性等相关指标。研究表明,林窗生境下的老鼠簕植株的光合能力、光合固碳速率和地上生物量累积均达到最大;林下生境最不利于老鼠簕植株固碳;光滩的老鼠簕植株具有较高的地下生物量累积,但由于其蒸腾速率高、水分利用率低下,其固碳较低。光照强度是决定不同生境老鼠簕植株固碳的关键因子。在未来我国红树林造林中,老鼠簕可作为林下植被构建,以提高红树林生物量总碳库,但最适宜老鼠簕固碳的光照约为40%~80%。本研究结果将为红树林造林实践中的物种选择和林分构建提供理论参考。

关键词:红树林;碳库;生物量;光合作用;光照强度

中图分类号:P735;X145

文献标志码:A

文章编号:1003-2029(2020)01-0050-07

红树林是生长在热带和亚热带海岸潮间带的木本植物群落^[1]。老鼠簕(*Acanthus ilicifolius*)是爵床科老鼠簕属的常绿亚灌木,喜光而不耐荫蔽,在阳光充足处生长茂盛,高可达2 m,植株叶片坚硬光滑,为长椭圆形,边缘一般具刺状利齿,有泌盐现象。在我国,老鼠簕常构成红树林的林下灌丛^[1-2]。过去,对于老鼠簕的研究主要集中在其地理分布特征、群落外貌及其结构、药用价值等方面^[1-3];另一些研究则针对老鼠簕的种子萌发^[4]、幼苗耐盐性^[5]、潮汐淹水及其光照的适应性^[6]等方面展开。温室内的模拟研究表明:由于适应于林下的生境,老鼠簕幼苗在光照强度达到45%时,叶片达到最大光合固碳能力,生长迅速;而极低的光照强度使老鼠簕幼苗生长缓慢^[6]。

老鼠簕灌丛的生物量碳库是红树林林下植被

碳库的主要组成,约占广东内伶仃-福田国家级自然保护区(114°03'E, 22°32'N)红树林植被碳库的5%~10%^[7-8]。野外条件下,老鼠簕还是先锋植物,在光照较弱的红树林及前沿光滩亦可分布。近10年来,在深圳湾南岸的香港米埔湿地,老鼠簕的分布面积逐年增加,迅速占领中、高潮位的滩涂^[9]。因此,随着该区域的老鼠簕灌丛的扩张,其生物量碳库对于红树林生物量碳库的贡献将大幅增加。在位于深圳湾北岸的福田红树林区,老鼠簕主要分布于林下、林窗和林缘,少数也分布于红树林前沿光滩^[10]。然而,不同生境的环境因子将对老鼠簕植株的固碳效率产生不同影响,进而可能改变其生物量碳库的累积。在以造林增汇为目标的红树林造林中,物种配置和群落结构组成对于生物量碳库的影响极为显著,适当的林分改造大大提高了红树林碳储量^[11]。在热

收稿日期:2019-10-11

基金项目:深圳市城市管理局科研项目资助(201801);广东省林业科技创新项目资助(2017KJCX038);国家林业局林业生态站监测运行补助项目资助(2019132075)

作者简介:魏龙(1976-),男,高级工程师,主要从事林业碳汇、沿海防护林生态系统研究。E-mail: 443515951@qq.com

通讯作者:蔡坚(1973-),男,硕士,教授级高级工程师,主要从事森林、湿地生态系统生物多样性保护与监测,生态服务功能评估与评价研究。E-mail: 525535839@qq.com

带地区,如密克罗尼西亚的帕劳和雅浦,红树林的碳储量分别高达 $479\sim 1\,068\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$ 和 $853\sim 1\,385\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$,其复杂的林分结构和地被层碳库具有很大的贡献^[12]。因此,本研究对不同生境下老鼠簕的固碳效率的比较,不仅能揭示其生物量固碳的演变特征和响应机制,还将对红树林造林的生物量碳库累积评估和造林实践提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 样地概述

研究样地位于广东省深圳的广东内伶仃-福田国家级自然保护区($114^{\circ}03'\text{E}$, $22^{\circ}32'\text{N}$)的观鸟屋西侧。该区域属于亚热带季风气候,年均温 22.5°C ,最冷月(1月)均温 14.1°C ;雨季为每年的3月至9月,年均降水量 $1\,962\text{ mm}$,年均相对湿度 79% ;平均日照时数为 $2\,134\text{ h}$;潮汐为不规则半日潮,平均潮差 1.36 m (香港天文台, <http://www.hko.gov.hk>)。该区域内分布的天然林为秋茄(*Kandelia obovata*)-桐花树(*Aegiceras corniculatum*)群落、白骨壤(*Avicennia marina*)群落和人工引种的海桑(*Sonneratia caseolaris*)-无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)群落。根据曾雪琴等^[13]的调查结果,在天然秋茄-桐花树群落(秋茄林)、天然白骨壤群落(白骨壤林)、林中空地(林窗)、人工海桑-无瓣海桑群落的林缘和光滩等5种生境下,各选取4个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 的样方,随机选取样方内2棵植株测定。5种生境的分布如图1所示。

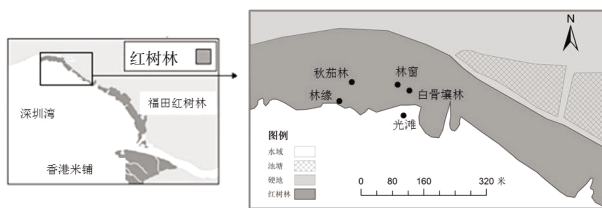


图1 深圳福田红树林的样地分布图

1.2 研究方法

1.2.1 生物量测定 在5种样方内,各采集成熟老鼠簕植株2棵作为水平样。将新鲜的植株分成根、茎、叶3部分,把样品放入烘箱用 105°C 烘 10 min 进行杀青, 60°C 烘干至恒重,分别称取各植株根、茎、叶的干重。

1.2.2 光合特性和样品元素含量测定 选取5种样方内的成熟植株各2棵作为水平样,测定成熟叶片的光合特性。采用 Li-6400 (LI-6400XT; Li-Cor,

Inc., Lincoln, NE, USA)便携式光合作用测定系统的外接红蓝 LED 光源叶室,在晴天 $10:00\sim 15:00$ 进行测定。选取枝条顶端向下的第二对健康成熟的叶片,在光照强度($PPFD$)为 $1\,000\text{ }\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 的光照条件下测定叶片的光合参数,主要包括叶片净光合速率(A),蒸腾速率(E)和气孔导度(g_s)等。仪器使用开放式气路, CO_2 浓度为 $380\text{ }\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。叶片 WUE 为同化速率和蒸腾速率比值(A/E),光合 N 利用率 $PNUE$ 为同化速率和叶片 N 含量的比值($A/[N]$)。光响应曲线的测定采用外接红蓝 LED 光源,设置 10 个光照强度梯度,分别为 $1\,600, 1\,200, 800, 400, 200, 100, 50, 20, 10, 0\text{ }\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,每个梯度的光照强度持续至少 2 min 。最大光合速率($A_{\max}$),光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)通过 Long 等^[14]的方法计算。所有参数可以通过公式(1)进行拟合^[15]:

$$A = \frac{\phi_{\text{CO}_2} Q + \sqrt{(\phi_{\text{CO}_2} Q + A_{\max})^2 - 4\phi_{\text{CO}_2} Q k A_{\max}}}{2k} - R_{\text{day}} \quad (1)$$

式中: A 为净光合速率, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$; ϕ_{CO_2} 为最大的表观量子产量, mol mol^{-1} ; $A_{\max}$ 为最大光合速率, $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$; Q 为光照强度, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$; k 为常数 ($0 < k < 1$); R_{day} 为暗呼吸速率, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 。

收集进行光合特性测定的叶片在 60°C 下烘干,研磨过 60 目筛。用稳定同位素质谱仪 (Thermo Finnigan MAT DELTAplus XP) 测定样品的 $\delta^{13}\text{C}$ (‰)。 $\delta^{13}\text{C}$ 用公式(2)表示:

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000 \quad (2)$$

式中: R_{sample} 为样品的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率; R_{standard} 为 Pee-Dee Belemnite 标准物的 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率;叶片的碳稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$ 值)代表了植物整个的生长季的水分利用率(WUE)^[16]。通过稳定同位素 $\delta^{13}\text{C}$ 分析植物水分利用率(WUE)的公式为:

$$WUE = C_a \left[1 - \left(\frac{\delta^{13}C_a - \delta^{13}C_p}{a(b-a)} \right) \right] / 1.6\Delta W \quad (3)$$

式中: C_a 为大气 CO_2 浓度; $\delta^{13}C_a$ 为大气 CO_2 碳同位素比率; $\delta^{13}C_p$ 为植物叶片碳同位素比率; a 为 CO_2 从空气中扩散过程的碳同位素分差 (4.4‰); b 为 RuBP 羧化酶在同化 CO_2 过程中对 $^{13}\text{CO}_2$ 的判别值 ($\approx 29\text{‰}$); ΔW 为叶片内外水蒸汽压差(可根据实验期间观测的大气温度和湿度计算获得)。

用德国 Elementar 公司 Vario EL III 型元素分析仪测定叶片总 N 的含量(%)。叶片光合氮利用率

($PNUE$)为光合速率 A 和叶片总 N 含量的比值。

1.2.3 环境因子测定 分别选取夏秋季的每月月中的天气晴朗、光照稳定的中午,测定样地的实际光照强度,与空地光照强度比较,即获得其相对光照强度每月重复测定样方内的光照强度。对每月测定的日照强度计算平均值。在生物量测定的样方内,采集每个样地内的表层土壤(0~10 cm)样品,带回实验室自然风干、研磨。通过硝化法、分光光度法测定其 N, P 含量^[17]。按比例(土:水=1:5)取样,用去离子水充分浸泡、振荡,离心或过滤后取上清,分别用盐度计和 pH 计测定其盐度和 pH 值。5 种生境的环境因子如表 1 所示。

表 1 5 种生境样地的环境因子

样地	光照 强度/%	盐度/ppt	pH 值	氮含量 / $mg \cdot g^{-1}$	磷含量 / $mg \cdot g^{-1}$
秋茄林	7.3 ± 1.0	5.5 ± 0.4	5.8 ± 0.8	1.14 ± 0.03	0.184 ± 0.003
白骨壤林	13.6 ± 1.9	5.7 ± 0.7	6.3 ± 0.6	1.13 ± 0.03	0.163 ± 0.040
林窗	47.0 ± 3.2	4.0 ± 0.9	6.5 ± 0.8	1.10 ± 0.03	0.142 ± 0.024
林缘	80.0 ± 1.9	5.3 ± 0.4	6.0 ± 0.7	1.20 ± 0.04	0.149 ± 0.033
光滩	99.5 ± 0.5	4.7 ± 1.3	6.1 ± 0.1	1.06 ± 0.03	0.150 ± 0.006

1.3 数据分析

应用统计软件 SPSS17.0 对数据进行统计分析。对不同生境下的生物量和光合作用参数进行比较和差异显著性分析 (One-way ANOVA, LSD 法), 当 $p > 0.05$ 为没有显著差异; 采用线性回归对叶片水分利用效率 (WUE) 和叶片 $\delta^{13}C$ 值、植株总生物量和叶片光合氮利用效率 ($PNUE$) 进行回归; 采用逐步回归对植株生物量、光合作用参数和生境的光照强度、土壤盐度和 pH 、土壤元素含量等进行回归分析。使用 Sigmaplot10.0 绘图。

2 结果与分析

2.1 植株生物量及其分配特征

5 种生境的老鼠簕植株的地上和地下生物量及其分配情况如图 2 所示。在林窗生境中的地上生物量显著高于其他样地, 而秋茄和白骨壤林下的地上生物量最低。地下生物量最高值 (4.62 ± 0.93 g) 出现在光滩的样方中。

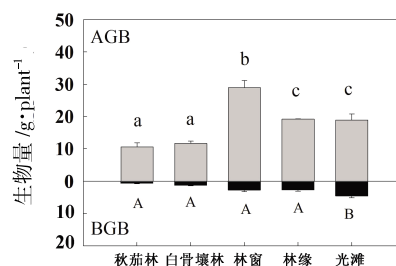


图 2 不同生境老鼠簕植株的地上生物量 (AGB) 和地下生物量 (BGB)

2.2 植株成熟叶片的光合特性

2.2.1 叶片光合特性和水分利用率 5 种生境下老鼠簕成熟叶片的净光合速率 A 、气孔导度 g_s 、蒸腾速率 E 和水分利用率 WUE 的变化趋势如图 3 所示。其中, 林窗、林缘和光滩 3 种生境下 A 和 g_s 达到最高, 而林下生境不利于叶片的光合作用。蒸腾速率 E 在林下较低, 而在光滩生境中达到最大值。 WUE 在林窗达到最大, 而在林下和光滩生境最低。

在 5 种不同生境中, 老鼠簕成熟叶片 WUE 与 $\delta^{13}C$ 值呈现显著正相关 ($R^2=0.301, P=0.015$); 总生物

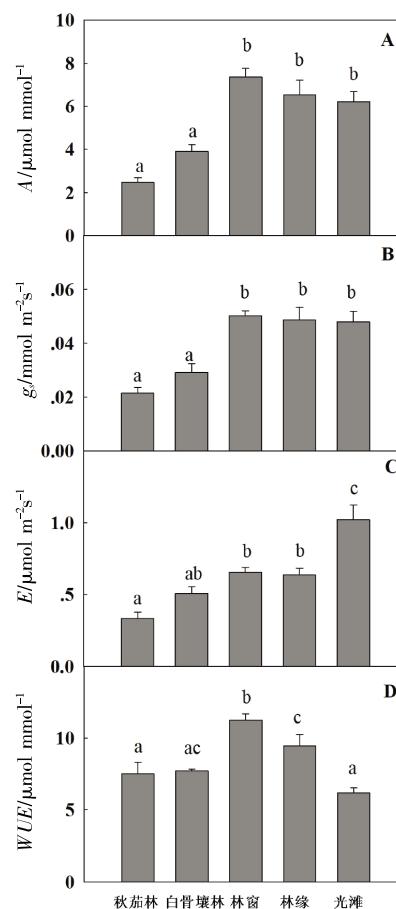


图 3 不同生境老鼠簕植株成熟叶片的光合特性和水分利用率

量与叶片 $PNUE$ 具有极显著的正相关($R^2=0.525, P=0.001$),如图 4 所示。

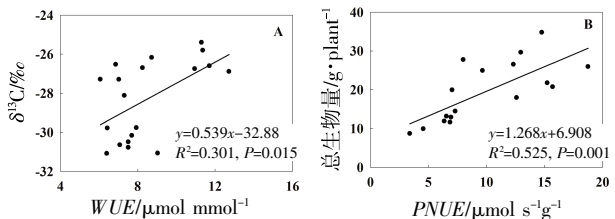


图 4 老鼠簕植株成熟叶片水分利用效率(WUE)和叶片 $\delta^{13}C$ 值(A)、叶片的光合氮分利用效率($PNUE$)和植株总生物量(B)的相关关系

2.2.2 叶片光响应曲线 5 种生境的老鼠簕植株成熟叶片的光响应曲线如图 5 所示,图中, A_{max} 为最大光合速率, LCP 为光补偿点, LSP 为光饱和点。林窗生境中的植株叶片最大光合速率(A_{max})最高;而两种林下生境中的 A_{max} 均最低, 叶片光合能力最弱。光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)的变化趋势与 A_{max} 相似。在林窗、林缘和光滩的生境中,叶片光合能力都处于较高水平,林窗的光照强度最有利于老鼠簕的光合作用。

2.3 影响植株光合固碳的关键生态因子

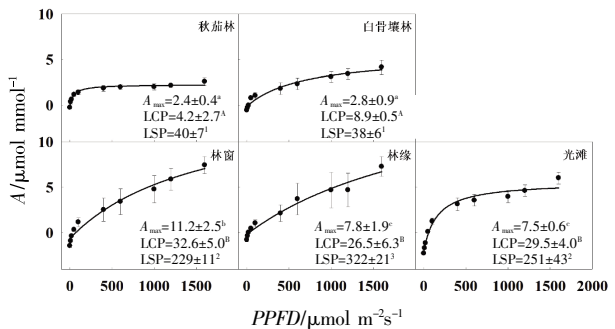


图 5 不同生境下老鼠簕植株成熟叶片的光响应曲线

在光照强度、土壤 pH 值、土壤盐度、土壤总氮和总磷含量等诸多环境因子中,老鼠簕植株的总生物量与光照强度存在显著的相关性 ($R^2=0.515, P=0.009$), 与叶片光合速率也存在显著的相关性 ($R^2=0.557, P<0.001$)(参见表 2);其他指标均不显著相关。

3 讨论

红树林是热带地区碳储量最丰富的森林之一^[18]。近年来, 国内外对红树林碳库的评估成为研究热点,并为红树林造林提供诸多信息。我国红树林是全球红树林天然分布的北界,在植被生物量碳库上较热带地区的碳库为低^[19]。老鼠簕灌丛作为我国红

表 2 不同生境老鼠簕的生长/光合特性与主要环境因子的逐步回归分析结果

参数	变量	偏回归系数		<i>t</i>	<i>P</i>	<i>R</i> ²
		<i>B</i>	标准差			
总生物量	常数	11.821	2.650	4.461	0.001	0.515
	光照强度	0.142	0.044	3.256	0.009	
净光合速率	常数	3.225	0.567	5.683	<0.001	0.557
	光照强度	0.040	0.010	4.040	0.001	

树林的主要下木层植被,大大增加了红树林的植被碳库^[8]。因此,对于红树林内、林缘和光滩等不同生境条件下老鼠簕的光合固碳能力开展研究,有助于从固碳机制上揭示老鼠簕灌丛碳库累积的影响因子,为红树林人工造林的物种配置模式和造林增汇措施提供理论依据。

深圳福田红树林区的老鼠簕灌丛主要分布在秋茄林、白骨壤林内,也出现在林间空地、林缘和光滩上(图 1)。从生物量的分配来看,在林窗、林缘和光滩的老鼠簕植株地上生物量累积大大高于林下生境(图 2)。这与其叶片的光合速率有关(图 3):在林窗、林缘和光滩生境下,成熟叶片能获得更多的光能,从而提高光合作用效率;同时,光滩的植株也增加了根生物量的比重,提高其对营养元素的吸收以支持高的光合作用消耗。植物的生物量分配反映了植物生长中资源和能量分配的一般特征^[20-21]。在本研究中,在秋茄林和白骨壤林内,老鼠簕植株叶片的光合速率低、植株生物量较低,而林窗生境具有最高的总生物量。可见,老鼠簕植株的生物量分配策略与光照强度密切相关。

植物的气孔是叶片获取 CO_2 的通道,也是叶片水分蒸腾的门户。叶片光合速率增大,消耗 CO_2 增多,叶片通过调节气孔开度,增大气孔导度(g_s)来加速外界 CO_2 向叶细胞内的扩散,弥补 CO_2 的消耗^[16]。植物的光合速率和水分利用率的权衡,与植株有机碳固定密切相关,体现了植物生物量形成的物质基础^[22]。在本研究中,林窗、林缘和光滩的老鼠簕叶片光合同化速率最大;但光滩的老鼠簕叶片蒸腾速率最大,说明光滩的高光强显著提高了叶片水分蒸腾,使得叶片的水分利用率降低。林窗和林缘的老鼠簕植株的水分利用更具保守性,这一特点符合老鼠簕在的分布特征,即老鼠簕在林窗和林缘生境下能进行最佳的光合同化和生物量积累。叶片 $\delta^{13}C$ 反映了同化速率与气孔导度的平衡(内在水分利用效

率),叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值越高,植物水分利用效率就越高^[23]。本研究中,老鼠簕叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化与叶片 WUE 的变化是趋势一致,两者之间存在显著的正相关性(图4)。可见,中等光照强度下老鼠簕叶片较高的 WUE 是提高其碳同化的有效手段,而低光照条件对光合速率的抑制、高光照条件对蒸腾作用的促进均降低了其生物量积累。另外,叶片中 N 直接或是间接参与光合作用的各个环节,对植物叶绿素、光合速率、暗反应的主要酶等有所影响^[24]。 $PNUE$ 代表单位叶片 N 的净碳同化率,有效地指示了植物捕获碳源而付出的 N 。本研究中,老鼠簕叶片 $PNUE$ 与植株总生物量呈现显著的正相关(图4),暗示了其投入光合作用的 N 越多,光合捕获的碳也更多。

从叶片光合能力上,5种不同生境中老鼠簕叶片光响应曲线的结果显示林下 $A_{\max}$ 低下;林窗生境的叶片 $A_{\max}$ 最高;林缘和光滩的 $A_{\max}$ 有所下降的趋势(图5); LCP 和 LSP 的变化趋势也有类似趋势,且 LSP 的最大值出现在林缘生境。这一结果与光合固碳速率的变化趋势较为一致,说明林窗和林缘是老鼠簕光合能力最佳的生境,最适于老鼠簕植株的生物量碳累积。

综合老鼠簕生长的5种生境的环境因子,本研究发现光照强度是影响其生物量积累和光合碳同化的关键生态因子(表2)。在郁闭的冠层下,老鼠簕植株的生长和光合能力均受到抑制,而林窗和林缘生境的光合强度使其光合固碳达到最适。在光滩的强光照生境中,老鼠簕也能进行较高的光合固碳;但强光加速叶片水分丧失,降低 WUE ,进而抑制地上生物量累积。可见,光照强度是决定老鼠簕林下生长的重要因子。在林窗和林缘,光合速率和与光合速率有关的各项指标均处于高水平,说明在光强

40%~80%的林窗和林缘环境中,老鼠簕可以通过较高的光合速率和水分利用率加速生长。

光是植物必需的资源之一,对植物的生长、发育和演化具有极其重要的作用,同时又是影响植物形态和生理功能、调控植物生长的重要环境因子^[21-25]。红树林是滨海蓝碳的重要贡献者,其固碳效率显著高于热带雨林^[18]。因此,对于红树林下木层植被碳库而言,虽然郁闭的红树林冠层下老鼠簕仅贡献了5%~10%的植被碳库^[8],但在40%~80%的中等光照强度下老鼠簕对群落总碳库的贡献将达到最大值。可见,在深圳福田红树林中,老鼠簕灌丛的固碳率不容忽视,是该区域红树林蓝碳的重要组成。从滨海湿地生态修复的角度而言,物种配置对于红树林植被碳库极为重要^[11]。因此,在我国红树林造林中,通过在林下种植老鼠簕灌丛可提高植被碳储量,也能提升红树林的固碳效率,起到更好的减排效果。从固碳效率提升的角度看,还可对冠层植物群落的郁闭度进行适当控制,使其光照强度维持在40%~80%之间,以提高老鼠簕的生物量固碳。

4 结论

深圳福田红树林区的林窗生境下,自然生长的老鼠簕灌丛光合能力、光合固碳速率和地上生物量累积均高于林下、林缘和光滩生境,而达到最大;林下生境最不利于老鼠簕植株固碳;光滩的老鼠簕植株具有较高的地下生物量累积,但由于其蒸腾速率高、水分利用率低下,其植株固碳和生物量低下。光照强度是决定5种生境的老鼠簕植株固碳的关键因子。

参考文献:

- [1] 林鹏. 中国红树林生态系[M]. 北京: 科学出版社, 1999.
- [2] 王文卿, 王瑁. 中国红树林[M]. 北京: 科学出版社, 2007.
- [3] 邓云飞, 夏念和, 陈恒彬, 等. 中国爵床科老鼠簕属一新组合[J]. 热带亚热带植物报, 2006, 14(6): 530-531.
- [4] 张留恩, 廖宝文, 管伟, 等. 模拟潮汐淹没对红树植物老鼠簕种子萌发及幼苗生长的影响 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2165-2172.
- [5] Ye Y, Tam N F Y, Lu C Y, et al. Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species[J]. Aquatic Botany, 2005, 83(3): 193-205.
- [6] 刘滨尔, 廖宝文. 老鼠簕幼苗在潮汐环境下对不同光强的生理生态响应[J]. 林业科学研究, 2013, 26(2): 192-199.
- [7] 毛子龙, 杨小毛, 赵振业, 等. 深圳福田秋茄红树林生态系统碳循环的初步研究[J]. 生态环境学报, 2012, 21(7): 1189-1199.
- [8] 彭聪皎, 钱家炜, 郭旭东, 等. 深圳福田红树林植被碳储量和净初级生产力[J]. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2059-2065.

- [9] Liu M F, Zhang H S, Lin G H, et al. Zonation and directional dynamics of mangrove forests derived from time-series satellite imagery in Mai Po, Hong Kong[J]. Sustainability, 2018, 10(6): 1–16.
- [10] 王伯荪,廖宝文,王勇军,等. 深圳湾红树林生态系统及其持续发展[M]. 北京:科学出版社, 1999.
- [11] 高天伦,管伟,毛静,等. 广东省雷州附城主要红树林群落碳储量及其影响因子[J].生态环境学报, 2017, 26(6): 985–990.
- [12] Kauffman J B, Heider C, Cole T G, et al. Ecosystem carbon stocks of Micronesian mangrove forests [J]. Wetlands, 2011, 31(2): 343–352.
- [13] 曾雪琴,陈鹭真,谭凤仪,等. 深圳湾引种红树植物海桑的幼苗发生和扩散格局的生态响应 [J]. 生物多样性, 2008, 16(3): 236–244.
- [14] Long S P, Baker N R, Raines C A. Analysing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration[J]. Vegetation, 1993, 104/105: 33–45.
- [15] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: A critical analysis of the methods used[J]. Annals of Botany, 1977, 41(4): 789–800.
- [16] Farquhar G D, O’Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1982, 9(2): 121–137.
- [17] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京:中国农业科技出版社, 1999.
- [18] Donato D C, Kauffman J B, Murdiyarso D, et al. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics [J]. Nature Geoscience, 2011, 4(5): 293–297.
- [19] Hutchison J, Manica A, Swetnam R, et al. Predicting global patterns in mangrove forest biomass [J]. Conservation Letters, 2014,7(3): 233–240.
- [20] Bostock S J, Benton R A. The reproductive strategies of five perennial *Coposita*[J]. Journal of Ecology, 1997, 67 (1): 91–107.
- [21] Kremer. E, Kropff. M J. Comparative growth of triazine susceptible and resistant biotypes of *Solanum nigrum* at different light levels[J]. Annals of Botany, 1999, 83(6): 637–644.
- [22] Chen L Z, Tam N F Y, Huang J H, et al. Comparison of ecophysiological characteristics between introduced and indigenous mangrove species in China[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2008, 79(4): 644–652.
- [23] 林光辉. 稳定同位素生态学[M]. 北京:高等教育出版社, 2013.
- [24] Field C, Mooney H A. The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants: On the economy of plant form and function (ed. T. J. Givnish)[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [25] Poorter H, Niinemets U, Ntagkas N, et al. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance[J]. New Phytologist, 2019, 223(3): 1073–1105.

Photosynthetic Carbon Fixation and the Impact Factors of *Acanthus ilicifolius* Shrubs in Mangroves of the Shenzhen Bay of China

WEI Long¹, CAI Jian¹, LIN Qiu-lian², YANG Qiong³, GU Wei-tang⁴

1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Silviculture, Protection and Utilization/Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong Province, China;

2. College of the Environment and Ecology, Xiamen University, Xiamen 361102, Fujian Province, China;

3. Neilingding-Futian National Nature Reserve, Shenzhen 518040, Guangdong Province, China;

4. College of Life Sciences and Oceanography, Shenzhen University, Shenzhen 518040, Guangdong Province, China

Abstract: Mangroves are woody communities naturally distributed along the coastal line of tropical and subtropical regions. As the major under-forest species in mangroves of China, *Acanthus ilicifolius* is one of the major components of vegetative carbon stock in mangroves. This study aimed to discover the growth and leaf assimilation traits of *Acanthus ilicifolius* in different environments in natural mangroves, which were two kinds of environments under dense canopy of *Kandelia obovata* and *Avicennia marina* forests, forest gaps, forest edges and the mudflats. The results show that the leaf assimilation capacities, assimilation rates and aboveground biomass reached the maximum in forest gaps and forest edges among the five environments. The two understory environments were not suitable for *Acanthus ilicifolius* carbon accumulation. Although *Acanthus ilicifolius* in mudflats maintained the highest belowground biomass, the highest transpiration rates and the lowest water use efficiency depressed the total biomass. Light intensity was the key among all environmental factors contributing to carbon assimilation of *Acanthus ilicifolius* vegetation. In future mangrove reforestation, *Acanthus ilicifolius* vegetation could act as an understory carbon stock and contribute to total vegetative carbon stocks of mangroves. However, around 40% to 80% of light intensity would be the most suitable for *Acanthus ilicifolius* carbon assimilation. The results obtained in this paper provide a reference for species selection and forest structure establishment in mangrove afforestation in China.

Key words: mangrove; carbon stock; biomass; photosynthesis; light intensity