

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202007036

梁芳, 檀小辉, 邓旭, 等. 半红树植物玉蕊对淹水-盐度胁迫的生长及生理响应 [J]. 广西植物, 2021, 41(6): 872–882.
LIANG F, TAN XH, DENG X, et al. Growth and physiological responses of semi-mangrove plant *Barringtonia racemosa* to waterlogging and salinity stress [J]. Guihaia, 2021, 41(6): 872–882.



半红树植物玉蕊对淹水-盐度胁迫的生长及生理响应

梁芳¹, 檀小辉^{2*}, 邓旭¹, 吴玉霜¹, 吴敏¹, 杨香春¹, 李金玲¹

(1. 玉林师范学院 生物与制药学院, 广西 玉林 537000; 2. 广西壮族自治区亚热带作物研究所, 南宁 530001)

摘要: 玉蕊 (*Barringtonia racemosa*) 是典型的半红树植物, 具有重要的药用及观赏价值, 目前已被列为濒危植物, 亟需保护。为探明不同淹水水位、淹水时长以及水体盐度对玉蕊生长的影响, 筛选出适合玉蕊生存的最佳环境组合, 该文以二年生玉蕊实生苗为试验材料, 模拟全日潮, 采用 $L_9(3^4)$ 正交试验设计, 对其生长及生理指标进行分析。结果表明: (1) 第 1 组 (淹水水位为地径高、淹水时长为 4 h、水体盐度为 4‰)、第 4 组 (淹水水位为枝下高、淹水时长为 4 h、水体盐度为 8‰)、第 6 组 (淹水水位为枝下高、淹水时长为 12 h、水体盐度为 4‰) 最适合玉蕊生长。(2) 第 5 组 (淹水水位为枝下高、淹水时长为 8 h、水体盐度为 12‰) 的植株叶片 MDA 含量最大, POD、CAT 活性及可溶性糖含量也达到最大值, 表明其通过启动保护酶系统及调节渗透物质有效抵抗逆境。(3) 第 7 组至第 9 组 (淹水水位为植株高) 均出现死亡株, 死亡率分别为 33.33%、8.33%、25%, 其中第 9 组在株高、地径、叶片数的增长量均为最小值。综上结果发现, 玉蕊在淹水水位 ≤ 枝下高、淹水时长 ≤ 12 h、水体盐度 ≤ 12‰ 的环境组合中均表现出积极的形态适应及较强的抗性, 能在一定的深度、淹水时长及盐度的潮汐水淹环境下生长, 而淹水水位和水体盐度对玉蕊生长影响显著, 淹水时长对植株整体影响不大。

关键词: 玉蕊, 半红树植物, 淹水-盐度胁迫, 濒危植物, 适生条件

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2021)06-0872-11

Growth and physiological responses of semi-mangrove plant *Barringtonia racemosa* to waterlogging and salinity stress

LIANG Fang¹, TAN Xiaohui^{2*}, DENG Xu¹, WU Yushuang¹,
WU Min¹, YANG Xiangchun¹, LI Jinling¹

(1. College of Biology and Pharmacy, Yulin Normal University, Yulin 537000, Guangxi, China; 2. Guangxi Subtropical Crops Research Institute, Nanning 530001, China)

Abstract: *Barringtonia racemosa* is a typical semi-mangrove plant with important medicinal and ornamental values, but it has been listed as an endangered plant and needs urgent protection. In order to explore the effects of different flooding levels, flooding durations, and water salinity on the growth of *B. racemosa*, the best environmental combination suitable for the survival of *B. racemosa* was screened out. In this study, two-year-old *B. racemosa* seedlings were used as experimental

收稿日期: 2020-11-03

基金项目: 国家自然科学基金(31660226); 广西高校中青年教师基础能力提升项目(2020KY14030, 2018KY0475) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660226); Basic Ability Improvement Project for Young and Middle-Aged Teachers in Guangxi Universities (2020KY14030, 2018KY0475)]。

作者简介: 梁芳(1984-), 硕士, 副教授, 主要从事园林植物抗逆生理研究, (E-mail) liangfang360@163.com。

*通信作者: 檀小辉, 博士研究生, 助理研究员, 研究方向为植物分子生物学, (E-mail) xiaohuitan@126.com。

materials to simulate all-day tides. The $L_9(3^4)$ orthogonal test design was used to analyze its growth and physiological indicators. The results were as follows: (1) The first group (the flooded water level was ground height, the flooded time was 4 h, and the water salinity was 4‰), the fourth group (the flooded water level was height under branch, the flooded time was 4 h, the water salinity was 8‰), and the sixth group (the flooded water level was height under branch, the flooded time was 12 h, and the water salinity was 4‰) were most suitable for the growth of *B. racemosa*. (2) The MDA content in the leaves of plants in the fifth group (the flooded water level was height under branch, the flooded time was 8 h, and the water salinity was 12‰) was the highest, while the POD, CAT activities and soluble sugar content also reached the highest, indicating that it could effectively resist adversity by activating the protective enzyme system and regulating osmotic substances. (3) The 7th-9th groups (the flooded water level was plant height) all showed dead plants, and the mortality rate was 33.33%, 8.33% and 25% respectively. Among them, the 9th group increased in plant height, ground diameter and number of leaves both were the least. All the above results indicate that *B. racemosa* exhibits better morphological adaptation and stronger resistance in environmental combinations where the flooded water level was less than height under branch, the flooded time was less than 12 h, and the water salinity was less than 12‰. It grows under tidal water flooded environment with salinity, while the flooded water level and water salinity have a significant effect on the growth of *B. racemosa*, and the flooded time has no significant effect on the overall plant.

Key words: *Barringtonia racemosa*, semi-mangrove plants, waterlogging and salinity stress, endangered plants, suitable conditions

海平面逐年上升,导致红树林植物的淹水时间延长和淹水频率提高。淹水及盐度胁迫是红树林生态系统最主要、最直接的影响因素 (Satyanarayana et al., 2010)。虽然红树植物能适应盐水浸淹的环境,但是其生理特征决定了它们不能长时间浸淹在海水中 (陈鹭真等, 2006; 何斌源等, 2007), 并且不同红树植物的耐盐能力也不同。红树林能在 0~90‰ 盐度范围内生长, 但红树植物都有最适宜的盐度范围, 盐度过高或过低都不利于其生长 (Perillo, 1995)。在自然环境中, 淹水胁迫和盐胁迫同时作用于红树植物, 水盐双重胁迫研究能更客观地反映其耐受能力 (游惠明, 2015)。半红树植物与红树植物具有相似的生态功能, 具有维持碳汇、保育海岸生物多样性和防风抗浪等重要生态功能 (Lee et al., 2014)。但是目前中国红树林面临着生境恶化萎缩、环境污染和资源过度利用等问题, 中国 37 种原生红树植物和半红树植物中有 50% 的种类已处于不同程度的珍稀濒危状态 (范航清和王文卿, 2017)。国内外学者对真红树植物的研究较多, 陈英华等 (2004) 研究发现红海榄 (*Rhizophora stylosa*) 在中高盐环境下, SOD、POD、CAT 等酶活性的升高可降低盐胁迫对质膜的伤害。谭芳林等 (2014) 研究表明红树植物秋茄 (*Kandelia candel*) 在盐度-淹水交互胁迫时伤害更为严重, 胁迫增强 (盐度 35‰, 淹水 6~8 h) 会致使秋茄幼苗对水盐胁迫的适应性降低。黄丽

等 (2018) 研究发现木榄 (*Bruguiera gymnorhiza*) 较适生于淹水 2~4 h, 盐度为 15‰~20‰ 的环境组合中, 而淹水-盐交互作用的胁迫程度较单因素胁迫更为严重。但是对半红树植物适生环境研究较少, 其中杨叶肖槿 (*Thespesia populnea*) 和海芒果 (*Cerbera manghas*) (易慧琳等, 2015)、银叶树 (*Heritiera littoralis*) (王秀丽, 2014; Mangora et al., 2017)、水黄皮 (*Pongamia pinnata*) (邱凤英等, 2010)、黄槿 (*Hibiscus tiliaceus*) (Naidoo et al., 2002) 等半红树植物在抗逆生理上做了部分研究, 而玉蕊淹水-盐度胁迫下生长及生理响应研究尚未见报道。

玉蕊 (*Barringtonia racemosa*) 是典型的半红树植物, 也是极具开发价值的园林景观树种 (林晞, 1998)。玉蕊原产于非洲、亚洲和大洋洲的热带和亚热带地区, 在我国天然分布于海南、台湾、云南、广西和广东等省 (区), 但数量极少 (农淑霞和黎明, 2006)。玉蕊野生群落常见于高潮位低盐度的滨海沿岸, 多与海滨红树植物混生, 起到固沙消浪、护堤的作用。自 20 世纪 80 年代以来, 因生境破坏或干扰过大, 玉蕊野生资源状况持续恶化, 从 1998 年中国“易危”种 (于丹等, 1998) 到 2009 年“海南珍稀濒危植物” (梁淑云和杨逢春, 2009)、2011 年中国“渐危”种 (李婷婷, 2011), 再到 2017 年因栖息地质量持续下降, 玉蕊失去种群优势, 生境退化或丧失被列为中国“濒危植物” (覃海宁等,

2017)。可见,开展玉蕊生境恶化受多重因素胁迫的相关研究迫在眉睫。

目前,国内外主要对玉蕊的化学成分及药用价值(Murakami et al., 2000; 邵长伦等,2009; Amran et al., 2016)、群落分布(廖宝文和许方宏,2012;黄嘉欣等,2020)、种群动态(钟军弟等,2018)、园林应用(农淑霞和黎明,2006)、单因素盐胁迫生理(梁芳等,2019)等方面的初步研究,但对玉蕊适生的淹水水位、淹水时长及盐度等多因素共同胁迫的研究至今仍未涉及,从而限制了玉蕊开发利用,导致玉蕊在红树林造林、湿地恢复等方面应用较少。本研究从红树林生态恢复需求及玉蕊种质资源保护出发,以不同淹水水位、淹水时长以及水体盐度对玉蕊进行胁迫试验,找出适合玉蕊生存的最佳环境组合,为玉蕊的迁地保育、开发及园林利用提供重要参考,为玉蕊人工造林时的立地滩涂选择及红树林湿地恢复提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

玉蕊种子于 2017 年 10 月采自海南省儋州市天然玉蕊林,随采随播于温室大棚沙床内,待苗高至 10 cm 时,将供试玉蕊幼苗分别植入试验花盆(规格为口径 30 cm,高 28 cm)内,每盆栽 1 株,盆内装土 1.5 kg,所用土壤为果园土:椰糠=1:1(体积比),待苗木移栽后,充分浇水,正常管护,生长 1 a 后作为试验用苗。

1.2 试验设计

试验于 2019 年 3 月 3 日至 7 月 27 日完成,在玉林师范学院桂东南花卉繁育基地温室大棚(110°14' E、22°64' N)内进行。整个试验通过建立人工模拟湿地系统,由储水槽、植物培养槽,定时器插座、水泵(流量为 600 L·h⁻¹)、过滤系统、补光系统及遮阴系统等组成模拟潮汐自动控制装置,即用定时器插座来自动控制各处理槽里水泵的抽水时间,达到所设置淹水水位和淹水时长梯度。槽内水为人工配制海水(用日晒海盐与自来水配制而成),每 10 天更换一次,每天补充适量自来水以保持水位及盐度稳定。于 2019 年 3 月 3 日开始进行三因素三水平淹水-盐度胁迫试验,筛选出 120 盆生长良好、长势基本一致的玉蕊幼苗作为试材,试验模拟全日潮,以每 24 小时为一个淹

水周期,按照 L₉(3⁴) 正交表(表 1)设计开展试验,共 9 个处理,每处理 12 株幼苗,3 次重复,以正常养护的植株作为空白对照组(CK)。每 28 天测定一次生长指标,146 d 停止处理后采样,取玉蕊幼苗中上部着生位置相同的成熟健康叶片测定玉蕊各生理指标。温室大棚内环境指标使用温湿度记录仪监测。试验期间的最高温度为 46.7 ℃,最低温度为 13.4 ℃,平均温度为 26.5 ℃;最高湿度为 99.9%,最低湿度为 28.0%,平均湿度为 86.8%。

表 1 淹水-盐度胁迫的 L₉(3⁴) 正交试验设计表
Table 1 Design table of L₉(3⁴) orthogonal experiment of waterlogging and salinity stress

处理组 Treatment group	因素 factor		
	淹水水位 Flooded water level	淹水时长 Flooded time (h)	水体盐度 Water salinity (‰)
CK	0	0	0
1	地径高 Ground height	4	4
2	地径高 Ground height	8	8
3	地径高 Ground height	12	12
4	枝下高 Height under branch	4	8
5	枝下高 Height under branch	8	12
6	枝下高 Height under branch	12	4
7	植株高 Plant height	4	12
8	植株高 Plant height	8	4
9	植株高 Plant height	12	8

1.3 测定项目及方法

1.3.1 生长指标的测定 生长指标以处理前后株高、地径、叶片数、主根表面积、侧根表面积、根尖数量的变化情况来表示。

株高:在淹水处理前后,用卷尺测定植物株高(精确到 0.1 cm),每株测定 3 次,取平均值。按公式(1)计算株高增长量(H)。

$$H = H_2 - H_1 \tag{1}$$

式中: H_1 为淹水开始时的株高; H_2 为淹水结束时的株高。

地径:每株用游标卡尺在东、西、南、北方向各

测定 2 次(精确到 0.02 mm),取平均值,测定的植株选择同上。按公式(2)计算地径增长量(D)。

$$D = D_2 - D_1 \quad (2)$$

式中: D_1 为淹水开始时的地径; D_2 为淹水结束时的地径。

叶片数:植株叶片数直观且容易测定,直接读取,记录数据。按公式(3)计算叶片数变化量(L)。

$$L = L_2 - L_1 \quad (3)$$

式中: L_1 为淹水开始时的叶片数; L_2 为淹水结束时的叶片数。

根系指标测定:在盛有清水培养皿中,待根系完全舒展后用根系扫描仪(MRS-3200A3L, MICROTEK, 上海中晶科技有限公司)扫描,然后通过植物根系分析系统(万深 LA-S)得到根系主根、侧根表面积及根尖数量等数据。

1.3.2 生理指标的测定 试验处理结束后,从每个处理中长势均匀的植株上随机选取无病虫害且着生部位相同的叶片测定生理指标。超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用氮蓝四唑(NBT)法;过氧化氢酶(CAT)活性测定采用紫外吸收法;过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法;丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸(TBA)氧化法;可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法;可溶性糖含量测定采用蒽酮法;游离脯氨酸含量测定采用茚三酮比色法。每个指标测定重复 3 次,吸光值测定均使用多功能酶标仪(Varioskan LUX, Thermo Varioskan, 新加坡)测定,以上各生理生化指标测定均参照李玲(2009)的方法并加以调整测定。

1.4 数据处理

所有试验数据采用 Excel 2007 整理后再用 GraphPad Prism 7.0 软件制图,数据统计分析使用 SPSS 19.0 软件,平均值间的比较采用无重复观察值无交互作用的单因素方差分析(张力等,2016),多重比较采用邓肯多重范围检验,显著性检验水平平均设置为 0.05。

2 结果与分析

2.1 淹水-盐度胁迫对玉蕊生长指标的影响

淹水-盐度胁迫后,玉蕊幼苗 9 个处理组中,第 1 组至第 6 组全是绿叶株,生长良好;第 7 组至第 9 组均出现死亡株,死亡率分别为 33.33%、8.33%、

25%。从植株叶片观察拍照得知试验第 3 组、第 6 组、第 9 组较 CK 组同一部位叶片形态大小相差较大(图 1),CK 组叶片大于所有处理组叶片,淹水水位达到植株高时叶片均小于其他处理组叶片。从图 2 可以看出,不同处理组显著影响玉蕊的株高、地径、叶片数以及主侧根表面积,玉蕊植株高度、地径、叶片数均有所增长(图 2:A,B,C),其最大值分别出现在第 8 组、第 6 组、第 1 组。所有处理组的主根表面积、侧根表面积及侧根根尖数量均大于 CK 组(图 2:D,E,F),其中第 1 组、第 3 组、第 7 组玉蕊主根表面积和第 4 组侧根表面积较 CK 组均呈显著差异($P < 0.05$),第 1 组和第 4 组侧根根尖数显著高于 CK 组和第 9 组,可见玉蕊植株通过提高根冠比以抵抗逆境。

2.2 淹水-盐度胁迫对玉蕊生理指标的影响

2.2.1 叶片保护酶系统 由图 3 可知,淹水-盐度胁迫对玉蕊幼苗叶片 CAT、POD 活性均有显著影响, SOD 活性变化无差异。CAT 活性最大值出现在第 5 组,最小值为第 1 组,第 5 组 CAT 活性较其他处理组均呈显著差异($P < 0.05$)(图 3:A)。POD 活性最大值是第 5 组,与其他处理组(第 8 组除外)呈显著差异($P < 0.05$)(图 3:B)。可见第 5 组的植株在应对淹水-盐度胁迫时酶活性均最高,启动了保护酶系统以抵抗逆境。

2.2.2 叶片渗透调节物质及细胞膜透性 第 9 组和第 5 组的脯氨酸含量均显著高于 CK 组($P < 0.05$),其他组的脯氨酸含量较 CK 组均无显著差异(图 4:A)。各组之间的可溶性蛋白含量均无显著性差异(图 4:B)。不同胁迫组中,第 5 组的可溶性糖含量均显著高于其他组合($P < 0.05$),且为最大值(图 4:C)。第 2 组、第 4 组至第 9 组玉蕊叶片的 MDA 含量均显著高于 CK 组、第 1 组、第 2 组,最大值是第 5 组,最小值是 CK 组(图 4:D),可见第 2 组、第 4 组至第 9 组植株均受到一定的胁迫。这说明玉蕊植株在逆境应答中渗透物质脯氨酸和可溶性糖均积极响应,以调节细胞间渗透物质的平衡,抵抗逆境。

2.3 玉蕊在淹水-盐度胁迫下生长及生理指标的方差分析

由表 2 可知,通过主体间效应检验,不同淹水水位对玉蕊生长指标中的地径、叶片数影响极显著($P < 0.01$),对玉蕊株高及主根、侧根表面积影响均不显著。不同淹水时长对玉蕊的主根表面积及



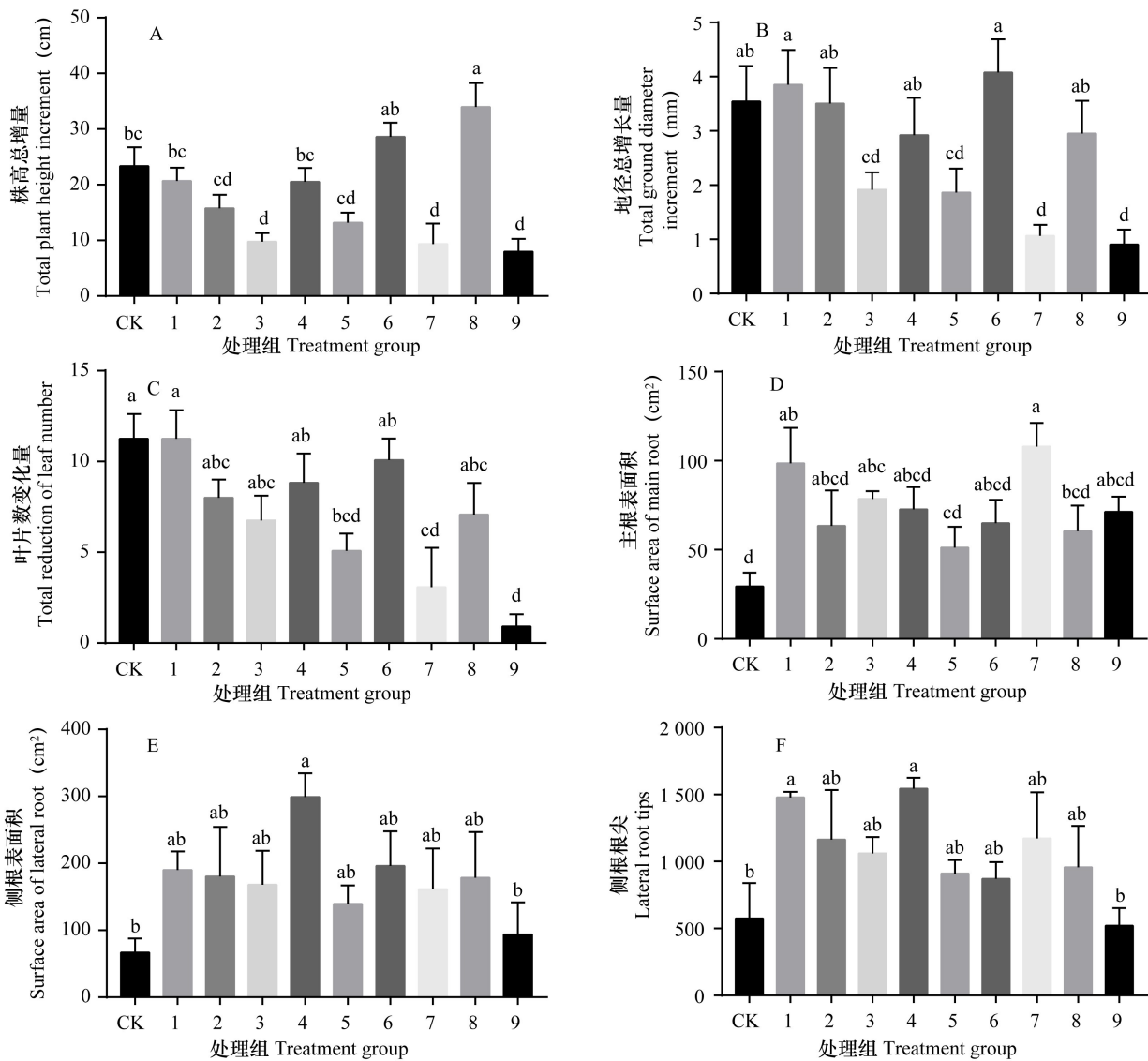
图中从左到右依次为第 9 组、第 3 组、第 6 组、CK 组的玉蕊同一部位叶片。
From left to right, the leaves in the same part of *Barringtonia racemosa* treated by the ninth group, the third group, the sixth group and CK group are in order.

图 1 淹水-盐度胁迫试验处理组与对照组同一部位叶片形态大小示意图
Fig. 1 Diagram of leaves morphology and size in the same part of treatment groups and control group under waterlogging and salinity stress

侧根根尖数影响显著 ($P<0.05$), 对其他生长指标影响不显著。不同水体盐度对玉蕊株高、地径、叶片数影响极显著 ($P<0.01$), 对主根表面积、侧根表面积、侧根根尖数影响不显著。

由表 3 可知, 三个因素对植株保护酶系统的影响较大, 其中 CAT 活性受三因素的影响均呈极显著水平 ($P<0.01$), POD 活性受淹水水位及淹水时

长影响达到极显著水平 ($P<0.01$), 但 SOD 活性较稳定, 三个因素对其影响不大。对于玉蕊叶片的渗透调节物质而言, 不同淹水水位、淹水时长、盐度对可溶性糖含量影响显著 ($P<0.05$), 对可溶性蛋白含量影响不显著。不同水体盐度对脯氨酸含量影响显著 ($P<0.05$), 淹水水位及淹水时长影响不显著。对于细胞膜透性的破坏程度而言, 淹水



不同小写字母表示不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。
Different lowercase letters indicate significant differences among different treatment groups ($P < 0.05$). The same below.

图 2 淹水-盐度胁迫对玉蕊生长指标的影响
Fig. 2 Effects of waterlogging and salinity stress on the growth parameters of *Barringtonia racemosa*

水位极显著影响玉蕊叶片 MDA 含量 ($P < 0.01$), 水体盐度显著影响玉蕊叶片 MDA 含量 ($P < 0.05$), 但淹水时长对叶片 MDA 含量影响不显著。

3 讨论与结论

3.1 玉蕊幼苗生长指标的响应

形态指标是反映植株响应生长环境最直观的方法之一。红树植物在水淹过深、时间过长时其形态结构会发生较明显的变化, 经过长期进化已

形成与海岸潮间带环境相适应的叶片特征(黄依依等, 2020)。前人研究发现, 盐碱湿地植物面对淹水胁迫时, 绝大多数在形态和资源分配上表现出增加株高、改变叶片形状及面积、调整生物量积累与分配、增加根部通气组织等响应策略(Naidoo et al., 2001; Salter et al., 2007)。本试验中, 第 1 组至第 6 组全是绿叶株, 第 1 组、第 4 组、第 6 组植株株高、地径和叶片数的总增长量均较高, 整体生长状态最佳, 表明当盐浓度 $\leq 8\%$ 、淹水水位 $\leq$ 枝下高时最适合玉蕊生长, 这与梁芳等(2019)在单

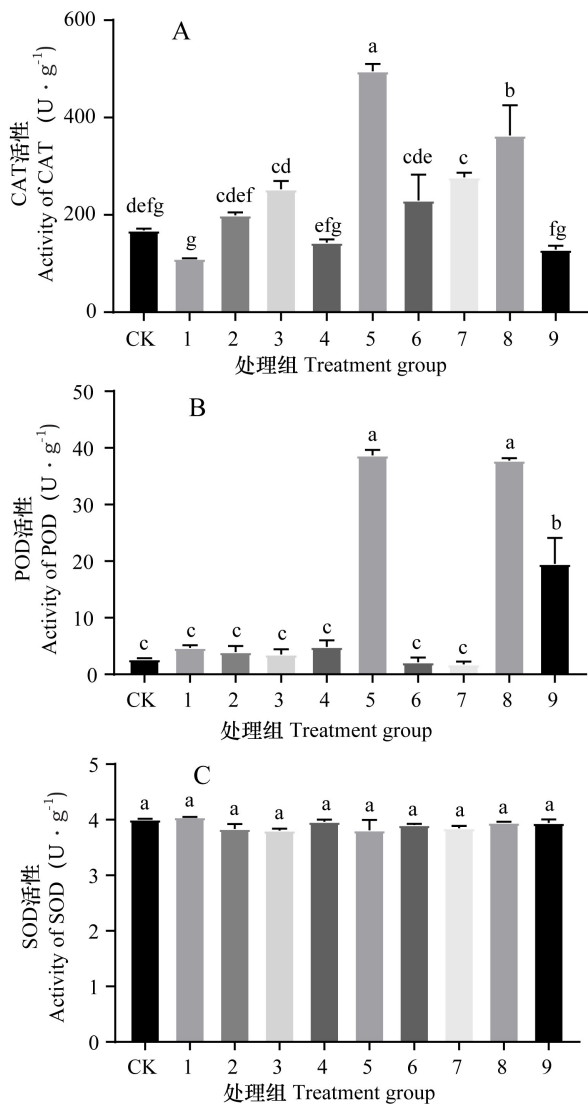


图3 淹水-盐度胁迫对玉蕊叶片CAT、POD、SOD活性的影响

Fig. 3 Effects of waterlogging and salinity stress on the contents of CAT, POD and SOD in *Barringtonia racemosa* leaves

因素盐胁迫玉蕊的研究结果一致。第7组至第9组均出现死亡株,表明当玉蕊植株完全被淹没时不利于植株的生长,长期淹没甚至导致死亡。这与廖宝文等(1996)设置不同水淹深度对红树植物秋茄幼苗成活率和保存率影响的研究结果相似。同时,淹水-盐度胁迫下各处理组的株高、地径、叶片数均有所增长,表明各组合处理的玉蕊植株有一定形态上的响应。当环境对植株不利时,植株会通过调整相应的生长机制,如通过缩小叶片面

积和叶片数量来减少蒸腾作用,通过增加主根和侧根表面积、茎干高度及皮孔数来获取氧气,维持生长,积极适应淹水-盐度胁迫环境来提高其耐盐性及耐淹性,这与秦洪文等(2015)对黄菖蒲(*Iris pseudacorus*)淹水胁迫的研究结果相似。游惠明(2015)对秋茄幼苗对盐度、淹水环境的生长适应的研究也发现了相似规律,同时与王秋林等(2012)对水生植物菰(*Zizania latifolia*)和水烛(*Typha angustifolia*)对水位变化的形态响应较一致,都是通过调整各部位的生物量予以适应逆境,而玉蕊在应对水盐逆境时积极增加主根表面积、侧根表面积、根尖数等以应对淹水缺氧逆境。

通过主体间效应检验得知,在形态指标上,淹水-盐度对玉蕊生长指标的影响较淹水水位、淹水时长严重。但是随着淹水水位、淹水时长及盐度的升高,株高、叶片数随之增加以提高地上部分的生物量,减少根系的吸收压力,同时地径、主根表面积、侧根表面积及侧根根尖数均随之增加,地上部分通气组织的增大有助于减缓根系无氧呼吸及盐渍对植株的伤害,这可能是玉蕊具有自身独特的形态应答机制。

3.2 玉蕊幼苗生理指标的响应

保护酶系统SOD、POD和CAT作为植物内源的活性氧清除剂,清除ROS在红树植物耐盐性研究中起着重要作用(Jithesh et al., 2006)。本研究中淹水-盐度胁迫下,膜保护系统的功能在各处理组响应情况不一样,其中第5组的CAT、POD活性含量均较高,说明该组酶系统响应最好,表明当淹水水位为枝下高,淹水时长为8 h,淹水水体盐度为12‰的栽植条件时,玉蕊植株表现出较强的抗逆性。

植物在对水盐胁迫的适应过程中,可溶性有机物质的累积有助于植物细胞的渗透压调节,进而适应外界的低水势(靖姣姣等,2015)。在盐胁迫下,豌豆植株通过提高抗氧化酶活性和增强渗透调节能力来降低膜脂过氧化伤害,从而提高植株的耐盐性(马绍英等,2020)。红树植物小花木榄(*Bruguiera parviflora*)在高盐胁迫时通过累积游离脯氨酸,增加还原与非还原糖类、总氨基酸含量来抵抗逆境(Parida et al., 2004),而桐花树(*Aegiceras corniculatum*)(Zhu et al., 2011)及海莲(*Bruguiera sexangula*)(郑文教和林鹏,1992)在高盐下叶片的可溶性糖类含量随盐浓度升高反而降低,可见不同红树植物的可溶性渗透物质对盐胁迫

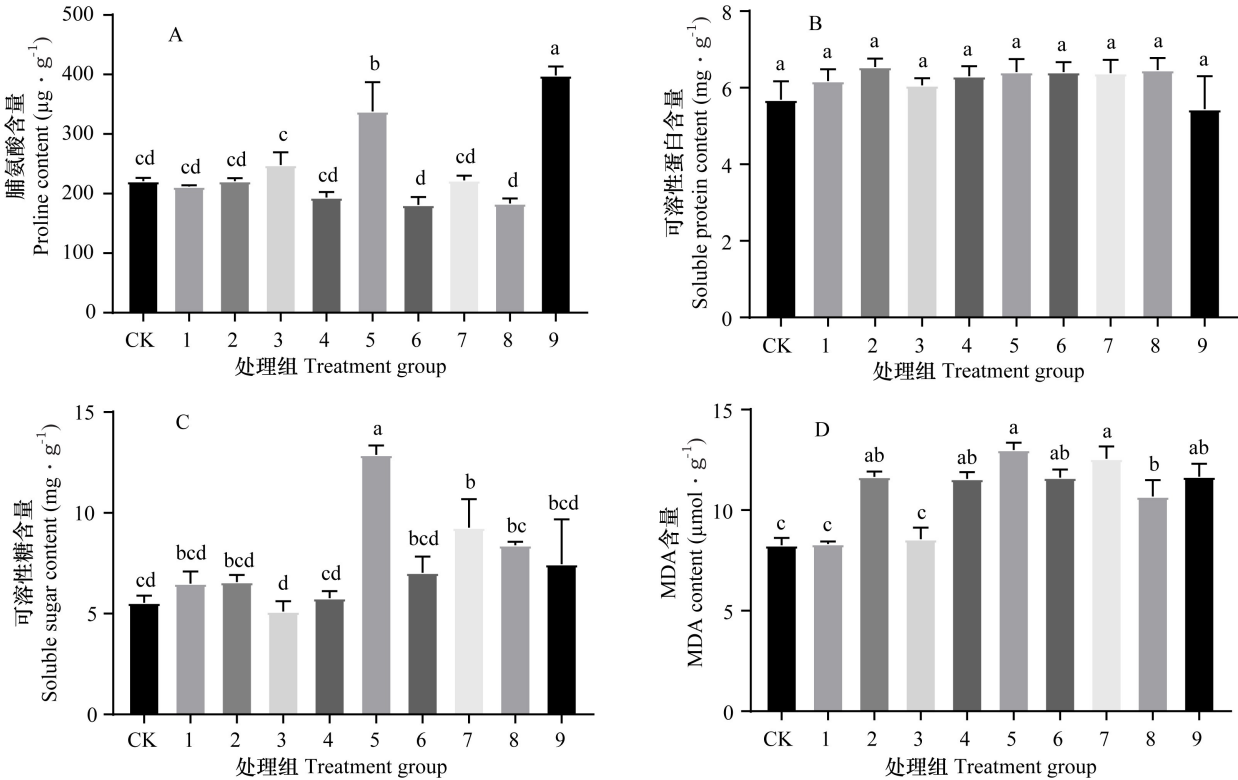


图 4 淹水-盐度胁迫对玉蕊叶片脯氨酸、可溶性蛋白、可溶性糖及 MDA 含量的影响
Fig. 4 Effects of waterlogging and salinity stress on the contents of proline, soluble protein, soluble sugar and MDA in *Barringtonia racemosa* leaves

迫的响应差异较大。本研究的渗透调节物质游离脯氨酸累积、可溶性糖和可溶性蛋白含量的变化与膜透性的加大并不完全同步,其中第 5 组 MDA 含量最高,但该组的脯氨酸含量并没有达到最高值,可溶性糖含量达到最大值,可溶性蛋白含量变化不大。各处理组的渗透调节物质有升有降,膜透性也出现对应变化,说明水盐双胁迫对细胞完整性造成一定伤害,玉蕊主要通过提高游离脯氨酸和可溶性糖含量以平衡细胞渗透势、可溶性蛋白的渗透调节作用不大,此响应机制与小花木榄 (Parida et al., 2004) 响应高盐胁迫较为一致。

通过主体间效应检验得知,淹水水位和盐度显著影响玉蕊叶片的细胞膜透性,而玉蕊会通过迅速提高保护酶系统 (CAT、POD) 活性以及渗透调节物质脯氨酸、可溶性糖含量来抵抗逆境,这与秋茄幼苗对盐度-淹水双胁迫的生理适应表现 (谭芳林等, 2014) 及流苏 (*Chionanthus retusus*) 幼苗通过调剂渗透调节物质响应 NaCl 胁迫较为一致 (韩丽霞等, 2020)。本研究结果表明玉蕊植株对不同

因素的响应程度不一致,玉蕊在应对不同淹水水位、淹水时长及盐度的逆境胁迫时,在保护酶系统的启动及渗透物质的调节上均表现出较强的抵抗力及耐受力。

在自然环境中,半红树植物会同时面临淹水及盐胁迫,多重胁迫下植物幼苗生长及生理方面的响应可能与单因素胁迫差异较大。本研究发现,淹水水位和水体盐度对玉蕊生长影响显著,淹水时长对植株整体影响不大;玉蕊能适应一定深度、淹水时长及盐度的潮汐水淹环境。在淹水水位 $\leq$ 枝下高、淹水时长 ≤ 12 h、盐度 $\leq 12\text{‰}$ 的组合中均表现出积极的形态适应及较强的抗性,其中第 1 组、第 4 组、第 6 组最适合玉蕊生长。第 5 组植株叶片在膜保护系统的功能、渗透调节物质上基本均保持较高水平,有效抵抗自由基对生物膜的破坏,很好地保护细胞的正常功能,使其生长良好。因此,在对玉蕊进行迁地保育时,应考虑在热带亚热带地区河口,承接上游河流和下游潮汐输入的中低盐区域进行栽培繁育,而玉蕊淹水-盐度

表 2 玉蕊在淹水-盐度胁迫下生长指标的方差分析 (主体间效应检验)

Table 2 Variance analysis of growth indexes of *Barringtonia racemosa* under waterlogging and salinity stress (inter-subject effect test)

因变量 Dependent variable	源 Source	Ⅲ类平方和 Class Ⅲ sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	<i>F</i>	显著性 Significance
株高 Plant height	淹水水位 Flooded water level	135.488	2	67.744	1.647	0.218
	淹水时长 Flooded time	148.251	2	74.125	1.802	0.191
	水体盐度 Water salinity	1422.3	2	711.15	17.287	0.000
地径 Plant diameter	淹水水位 Flooded water level	11.556	2	5.778	7.077	0.005
	淹水时长 Flooded time	1.058	2	0.529	0.648	0.534
	水体盐度 Water salinity	18.447	2	9.224	11.297	0.001
叶片数 Number of leaves	淹水水位 Flooded water level	131.116	2	65.558	8.049	0.003
	淹水时长 Flooded time	14.727	2	7.363	0.904	0.421
	水体盐度 Water salinity	101.352	2	50.676	6.222	0.008
主根表面积 The area of the main root surface	淹水水位 Flooded water level	1 760.984	2	880.492	1.653	0.217
	淹水时长 Flooded time	5 526.295	2	2 763.147	5.186	0.015
	水体盐度 Water salinity	454.262	2	227.131	0.426	0.659
侧根表面积 Surface area of lateral root	淹水水位 Flooded water level	20 200.589	2	10 100.294	1.191	0.325
	淹水时长 Flooded time	20 664.199	2	10 332.1	1.218	0.317
	水体盐度 Water salinity	6 736.626	2	3 368.313	0.397	0.677
侧根根尖数 Number of lateral root tips	淹水水位 Flooded water level	567 187.852	2	283 593.926	2.096	0.149
	淹水时长 Flooded time	1 575 413.852	2	787 706.926	5.822	0.010
	水体盐度 Water salinity	13 566.519	2	6 783.259	0.050	0.951

表 3 玉蕊在淹水-盐度胁迫下生理指标的方差分析 (主体间效应检验)

Table 3 Variance analysis of physiological indexes of *Barringtonia racemosa* under waterlogging and salinity stress (inter-subject effect test)

因变量 Dependent variable	源 Source	Ⅲ类平方和 Class Ⅲ sum of squares	自由度 Degrees of freedom	均方 Mean square	<i>F</i>	显著性 Significance
CAT 活性 Activity of CAT	淹水水位 Flooded water level	48 722.226	2	24 361.113	10.657	0.001
	淹水时长 Flooded time	161 028.59	2	80 514.296	35.22	0.000
	水体盐度 Water salinity	154 538.71	2	77 269.354	33.801	0.000
POD 活性 Activity of POD	淹水水位 Flooded water level	1 167.424	2	583.712	6.671	0.006
	淹水时长 Flooded time	2 672.139	2	1 336.07	15.269	0.000
	水体盐度 Water salinity	170.299	2	85.149	0.973	0.395
SOD 活性 Activity of SOD	淹水水位 Flooded water level	0.002	2	0.001	0.068	0.934
	淹水时长 Flooded time	0.042	2	0.021	1.25	0.308
	水体盐度 Water salinity	0.099	2	0.05	2.983	0.073
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	淹水水位 Flooded water level	0.342	2	0.171	0.376	0.692
	淹水时长 Flooded time	1.149	2	0.575	1.262	0.305
	水体盐度 Water salinity	0.318	2	0.159	0.349	0.71
可溶性糖含量 Soluble sugar content	淹水水位 Flooded water level	34.959	2	17.48	4.322	0.028
	淹水时长 Flooded time	37.212	2	18.606	4.6	0.023
	水体盐度 Water salinity	29.51	2	14.755	3.648	0.045
脯氨酸含量 Proline content	淹水水位 Flooded water level	8 160.987	2	4 080.494	0.897	0.424
	淹水时长 Flooded time	20 102.436	2	10 051.218	2.209	0.136
	水体盐度 Water salinity	36 618.606	2	18 309.303	4.024	0.034
MDA 含量 MDA content	淹水水位 Flooded water level	33.432	2	16.716	12.677	0.000
	淹水时长 Flooded time	6.918	2	3.459	2.623	0.097
	水体盐度 Water salinity	10.321	2	5.16	3.914	0.037

胁迫下能量代谢、离子转运、分子响应机制等问题还有待研究。同时植物的耐盐、耐水性还会受诸多因素的影响,如气候因子、土壤因子等,因此在红树林自然条件下玉蕊的抗逆性及造林技术等还需进一步验证与研究。

参考文献:

- AMRAN N, RANI AN, MAHMUD R, et al., 2016. Antioxidant and cytotoxic effect of *Barringtonia racemosa* and *Hibiscus sabdariffa* fruit extracts in MCF-7 human breast cancer cell line [J]. *Pharmacogn Res*, 8(1): 66–70.
- CHEN LZ, LIN P, WANG WQ, 2006. Mechanisms of mangroves waterlogging resistance [J]. *Acta Ecol Sin*, 26(2): 586–593. [陈鹭真, 林鹏, 王文卿, 2006. 红树植物淹水胁迫响应研究进展 [J]. *生态学报*, 26(2): 586–593.]
- CHEN YH, YAN CL, LI YH, et al., 2004. Study on the characteristic of proline accumulation and active oxygen metabolism in *Rhizophora stylosa* under salt stress [J]. *J Xiamen Univ (Nat Sci)*, 43(3): 402–405. [陈英华, 严重玲, 李裕红, 等, 2004. 盐胁迫下红海榄脯氨酸与活性氧代谢特征研究 [J]. *厦门大学学报(自然科学版)*, 43(3): 402–405.]
- FAN HQ, WANG WQ, 2017. Some thematic issues of mangrove conservation in China [J]. *J Xiamen Univ (Nat Sci)*, 56(3): 323–330. [范航清, 王文卿, 2017. 中国红树林保育的若干重要问题 [J]. *厦门大学学报(自然科学版)*, 56(3): 323–330.]
- HAN LX, OUYANG DJ, ZHANG GX, 2020. Growth, Na^+ and K^+ distribution and osmotic regulation of *Chionanthus retusus* seedlings under NaCl stress [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 40(3): 502–509. [韩丽霞, 欧阳敦君, 张鸽香, 2020. NaCl 胁迫对流苏幼苗生长、钠钾离子分布及渗透调节物质的影响 [J]. *西北植物学报*, 40(3): 502–509.]
- HE BY, FAN HQ, WANG M, et al., 2007. Species diversity in mangrove wetlands of China and its causation analyses [J]. *Acta Ecol Sin*, 27(11): 4859–4870. [何斌源, 范航清, 王瑁, 等, 2007. 中国红树林湿地物种多样性及其形成 [J]. *生态学报*, 27(11): 4859–4870.]
- HUANG JX, ZHENG MX, HUANG YY, et al., 2020. Composition and distribution of semi-mangrove communities in coastal areas in western Guangdong and their influence factors [J]. *Wetland Sci*, 18(1): 91–100. [黄嘉欣, 郑明轩, 黄颖彦, 等, 2020. 粤西沿海地区半红树植物群落组成和分布及其影响因子研究 [J]. *湿地科学*, 18(1): 91–100.]
- HUANG L, TAN FL, LIN J, et al., 2018. Physiological response of *Bruguiera gymnorrhiza* seedlings to flooding stress and salt stress [J]. *Prot For Sci Technol*, (12): 1–4. [黄丽, 谭芳林, 林捷, 等, 2018. 木榄幼苗对淹水-盐胁迫的生理响应 [J]. *防护林科技*, (12): 1–4.]
- HUANG YY, CAI SH, TAN SJ, et al., 2020. Comparative study on leaf traits of true mangrove and semi-mangrove speices [J]. *Guihaia*, 40(3): 345–355. [黄依依, 蔡水花, 谭淑娟, 等, 2020. 真红树植物和半红树植物叶片性状
- 的比较研究 [J]. *广西植物*, 40(3): 345–355.]
- JING JJ, ZHANG Y, BAI ZY, et al., 2015. The effects of salt stress on osmoregulation substance and chromosome of wheat substitution lines [J]. *J Plant Genet Resour*, 16(4): 743–750. [靖姣姣, 张颖, 白志英, 等, 2015. 盐胁迫对小麦代换系渗透调节物质的影响及染色体效应 [J]. *植物遗传资源学报*, 16(4): 743–750.]
- JITHESH MN, PRASHANTH SR, SIVAPRAKASH KR, et al., 2006. Antioxidative response mechanisms in halophytes: their role in stressdefence [J]. *J Genet*, 85(3): 237–254.
- KONG KW, ABDUL AZIZ A, RAZALI N, et al., 2016. Antioxidant-rich leaf extract of *Barringtonia racemosa* significantly alters the *in vitro* expression of genes encoding enzymes that are involved in methylglyoxal degradation III [J]. *PeerJ*, 4: e2379.
- LEE SY, PRIMAVERA JH, DAHDOUN-GUEBAS F, et al., 2014. Ecological role and services of tropical mangroveecosystems: A reassessment [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 23(7): 726–743.
- LI L, 2009. Module experiment guide of plant physiology [M]. Beijing: Science Press: 48–98. [李玲, 2009. 植物生理学模块实验指导 [M]. 北京: 科学出版社: 48–98.]
- LI TT, 2011. Assessment of mangrove degradation in China from mangrove communities [D]. Xiamen: Xiamen University. [李婷婷, 2011. 从红树植物群落评估中国红树林退化状况 [D]. 厦门: 厦门大学]
- LIANG F, HUANG QW, YU YP, et al., 2019. Physiological response of endangered semi-mangrove *Barringtonia racemosa* to salt stress and its correlation analysis [J]. *J Cent S Univ For Technol*, 39(10): 12–18. [梁芳, 黄秋伟, 於艳萍, 等, 2019. 濒危半红树植物玉蕊对盐胁迫的生理响应及其相关性分析 [J]. *中南林业科技大学学报*, 39(10): 12–18.]
- LIANG SY, YANG FC, 2009. Typical rare and endangered plants of Hainan Island [J]. *Subtrop Plant Sci*, 38(1): 50–55. [梁淑云, 杨逢春, 2009. 海南岛珍稀濒危植物 [J]. *亚热带植物科学*, 38(1): 50–55.]
- LIAO BW, XU FH, 2012. *Barringtonia racemosa*, a large area semi mangrove plant found in Leizhou Peninsula, Guangdong Province [J]. *Wetland Sci Manage*, 8(4): 39. [廖宝文, 许方宏, 2012. 广东省雷州半岛发现较大面积的半红树植物——玉蕊 [J]. *湿地科学与管理*, 8(4): 39.]
- LIAO BW, ZHENG DZ, ZHENG SF, et al., 1996. A study on the afforestation techniques of *Kandelia candel* mangrove [J]. *For Res*, 9(6): 586–592. [廖宝文, 郑德璋, 郑松发, 等, 1996. 红树植物秋茄造林技术的研究 [J]. *林业科学研究*, 9(6): 586–592.]
- LIN X, 1998. *Barringtonia racemosa*——An excellent ornamental tree [J]. *Subtrop Plant Sci*, 27(2): 45–47. [林晞, 1998. 玉蕊——一种极具开发价值的园林观赏树种 [J]. *亚热带植物通讯*, 27(2): 45–47.]
- MA SY, MA L, XU B, et al., 2020. Physiological responses of symbiotic *Rhizobium* pea to exogenous calcium under salt stress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 31(3): 969–977. [马绍英, 马蕾, 徐勃, 等, 2020. 盐胁迫下根瘤共生豌豆植株对外源钙的生理响应 [J]. *应用生态学报*, 31(3): 969–977.]
- MANGORA M, MTOLERA M, BJÖRK M, 2017. Effects

- of waterlogging, salinity and light on the productivity of *Bruguiera gymnorrhiza* and *Heritiera littoralis* seedlings [J]. *Afr J Mar Sci*, 39(2): 167–174.
- MURAKAMI A, ALI AM, MAT-SALLEH K, et al., 2000. Screening for the *in vitro* anti-tumor-promoting activities of edible plants from Malaysia [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 64(1): 9–16.
- NAIDOO G, TUFFERS AV, VON WILLERT DJ, 2002. Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment [J]. *Trees-Struct Funct*, 16(2–3): 140–146.
- NONG SX, LI M, 2006. Fine ornamental tree species——*Barringtonia racemosa* [J]. *For China*, (21): 39. [农淑霞, 黎明, 2006. 优良园林观赏树种——玉蕊 [J]. *中国林业*, (21): 39.]
- PARIDA AK, DAS AB, MOHANTY P, 2004. Defense potentials to NaCl in a mangrove, *Bruguiera parviflora*: Differential changes of isoforms of some antioxidative enzymes [J]. *J Plant Physiol*, 161(5): 531–542.
- PERILLO GME, 1995. Chapter 1 geomorphology and sedimentology of estuaries: an introduction [J]. *Dev Sedimentol*, 53: 1–16.
- QIN HN, YANG Y, DONG SY, et al., 2017. Threatened species list of China's higher plants [J]. *Biodivers Sci*, 25(7): 696–744. [覃海宁, 杨永, 董仕勇, 等, 2017. 中国高等植物受威胁物种名录 [J]. *生物多样性*, 25(7): 696–744.]
- QIN HW, ZHONG Y, GAO F, et al., 2015. Influence of submergence on growth and physiology of *Iris pseudacorus* seedlings [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 31(11): 118–123. [秦洪文, 钟彦, 高芳, 等, 2015. 完全水淹对黄菖蒲幼苗生长和生理的影响 [J]. *中国农学通报*, 31(11): 118–123.]
- QIU FY, LI ZH, LIAO BW, 2010. Effect of salinity on the growth and eco-physiological characteristics of semi-mangrove species *Pongamia pinnata* seedlings [J]. *J Central S Univ For Technol*, 30(10): 62–67. [邱凤英, 李志辉, 廖宝文, 2010. 半红树植物水黄皮幼苗耐盐性的研究 [J]. *中南林业科技大学学报*, 30(10): 62–67.]
- SALTER J, MORRIS K, BAILEY PCE, et al., 2007. Interactive effects of salinity and water depth on the growth of *Melaleuca ericifolia* Sm. (Swamp paperbark) seedlings [J]. *Aquat Bot*, 86(3): 213–222.
- SATYANARAYANA B, IDRIS IF, MOHAMAD KA, et al., 2010. Mangrove species distribution and abundance in relation to local environmental settings: A case-study at Tumpat, Kelantan Delta, east Coast of peninsular Malaysia [J]. *Bot Mar*, 53(1): 79–88.
- SHAO CL, FU XM, WANG CY, et al., 2009. Investigation on the status of mangrove resources and medicinal research in China III. status of folk medicinal usage and medicinal research [J]. *Period Ocean Univ Chin*, 39(4): 712–718. [邵长伦, 傅秀梅, 王长云, 等, 2009. 中国红树林资源状况及其药用调查 III. 民间药用与药物研究状况 [J]. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 39(4): 712–718.]
- TAN FL, YOU HM, HUANG L, et al., 2014. Physiological adaptability of *Kandelia candel* seedlings to salt-water stress [J]. *Chin J Trop Crop*, 35(11): 2179–2184. [谭芳林, 游惠明, 黄丽, 等, 2014. 秋茄幼苗对盐度-淹水双胁迫的生理适应 [J]. *热带作物学报*, 35(11): 2179–2184.]
- THOMAS TJ, PANIKKAR B, SUBRAMONIAM A, et al., 2002. Antitumor property and toxicity of *Barringtonia racemosa* Roxb seed extract in mice [J]. *J Ethnopharmacol*, 82(2–3): 223–227.
- WANG QL, CHEN JR, LIU H, et al., 2012. The growth responses of two emergent plants to the water depth [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, 36(3): 583–587. [王秋林, 陈静蕊, 刘晖, 等, 2012. 两种挺水植物对水位变化的生长响应 [J]. *水生生物学报*, 36(3): 583–587.]
- WANG XL, 2014. Study on growth differences and mechanism of salt tolerance of *Heritiera littoralis* seedlings in Guangdong Province [D]. Zhanjiang: Guangdong Ocean University. [王秀丽, 2014. 广东银叶树种源幼苗生长差异及耐盐机理研究 [D]. 湛江: 广东海洋大学.]
- YI HL, XU FH, LIN GX, et al., 2015. Photosynthetic characteristics of two semi-mangrove plants *Thespesia populnea* and *Cerbera manghas* [J]. *Ecol Environ Sci*, 24(11): 1818–1824. [易慧琳, 许方宏, 林广旋, 等, 2015. 半红树植物杨叶肖槿和海芒果的光合特性研究 [J]. *生态环境学报*, 24(11): 1818–1824.]
- YOU HM, 2015. Adaptability of mangrove *Kandelia obovata* seedlings to salinity-waterlogging [J]. *Chin J Appl Ecol*, 26(3): 675–680. [游惠明, 2015. 秋茄幼苗对盐度、淹水环境的生长适应 [J]. *应用生态学报*, 26(3): 675–680.]
- YU D, CHONG YX, TU MH, et al., 1998. Study on the threatened aquatic higher plant species of China [J]. *Chin Biodivers*, 6(1): 13–21. [于丹, 钟云霄, 涂芒辉, 等, 1998. 中国水生高等植物受危种的研究 [J]. *生物多样性*, 6(1): 13–21.]
- ZHANG L, GAN QF, WU X, 2016. Application of SPSS 19.0 (Chinese version) in Biostatistics [M]. 3rd ed. Xiamen: Xiamen University Press: 66–69. [张力, 甘乾福, 吴旭, 2016. SPSS19.0(中文版)在生物统计中的应用 [M]. 3版. 厦门: 厦门大学出版社: 66–69.]
- ZHENG WJ, LIN P, 1992. Effect of salinity on the growth and some eco-physiological characteristics of mangrove *Bruguiera sexangula* seedlings [J]. *Chin J Appl Ecol*, 3(1): 9–14. [郑文教, 林鹏, 1992. 盐度对红树植物海莲幼苗的生长和某些生理生态特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 3(1): 9–14.]
- ZHONG JD, CHENG XL, MO YX, et al., 2018. Dynamic of *Barringtonia racemosa* population in Jiulongshan mangrove national wetland park, Leizhou [J]. *Wetl Sci*, 16(2): 231–237. [钟军弟, 成夏岚, 莫雨杏, 等, 2018. 雷州九龙山红树林国家湿地公园玉蕊种群动态 [J]. *湿地科学*, 16(2): 231–237.]
- ZHU Z, ZHANG RF, LIU TW, et al., 2011. Solute accumulation and osmotic adjustment characteristics of the mangrove *Avicennia marina* under NaCl-induced salinity stress [J]. *Bot Mar*, 54(3): 335–341.