

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201508016

向敏, 刘强, 李妮亚, 等. 引进红树拉关木和两种乡土红树离子平衡及光合作用的比较研究 [J]. 广西植物, 2016, 36(4):387-396

XIANG M, LIU Q, LI NY, et al. Comparison of ionic equilibrium and photosynthesis in introduced *Laguncularia racemosa* and two native mangrove species in China[J]. *Guihaia*, 2016, 36(4):387-396

引进红树拉关木和两种乡土红树离子平衡 及光合作用的比较研究

向敏, 刘强, 李妮亚*, 李伟, 张云云

(热带动植物生态学省部共建教育部重点实验室, 海南师范大学 生命科学学院, 海口 571158)

摘要: 为了比较引进红树与乡土红树的耐盐性差异, 该研究以引进红树植物拉关木 (*Laguncularia racemosa*) 和乡土红树植物木榄 (*Bruguiera gymnorrhiza*) 与秋茄 (*Kandelia obovata*) 幼苗作为实验材料, 分析其在不同 NaCl 浓度 (100, 200, 300, 400 mmol · L⁻¹) 处理下各器官离子浓度 (Na⁺, Cl⁻, K⁺, Ca²⁺ 和 Mg²⁺) 和叶光合作用的变化。结果表明: (1) 高盐胁迫 (400 mmol · L⁻¹ NaCl, 28 d) 处理下, 拉关木根系 Na⁺ 增幅较小, 秋茄根、叶 Cl⁻ 含量增幅均高于木榄和拉关木, 说明拉关木在较高的盐浓度时能限制根系对 Na⁺, Cl⁻ 的吸收, 减少向地上部分运输。(2) 高盐胁迫均增加 3 种红树根、叶的 K⁺ 浓度 (木榄叶 K⁺ 略有降低, 差异不显著), 表明 3 种红树均可吸收 K⁺, 来限制 Na⁺ 对植物的伤害; 同时, 降低 3 种红树根 Ca²⁺ 浓度, 但拉关木根 Ca²⁺ 下降幅度小于秋茄和木榄, 说明拉关木具有更强的防止 Ca²⁺ 流失的能力。(3) 拉关木根维持 Na⁺/K⁺, Na⁺/Ca²⁺ 平衡的能力强于秋茄和木榄。(4) 高盐胁迫引起秋茄与木榄光合速率均降低, 而拉关木光合速率却增加了 54.1%。综上所述, 拉关木能限制根系对 NaCl 的吸收, 有效维持 Na⁺/K⁺, Na⁺/Ca²⁺ 的平衡, 并保持较高的光合速率, 这表明拉关木与木榄和秋茄相比具有更高的耐盐性。

关键词: 秋茄, 木榄, 拉关木, 离子平衡, 光合作用

中图分类号: Q946.91, S682.31 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)04-0387-10

Comparison of ionic equilibrium and photosynthesis in introduced *Laguncularia racemosa* and two native mangrove species in China

XIANG Min, LIU Qiang, LI Ni-Ya*, LI Wei, ZHANG Yun-Yun

(Key Laboratory for Tropical Plant and Animal Ecology of State Education Ministry, College of Life Sciences, Hainan Normal University, Haikou 571158, China)

Abstract: To compare the salt resistance difference of the introduced mangrove and the native mangrove, dynamic variation of accumulation of Na⁺, Cl⁻, K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺ in different tissues and photosynthesis were examined in 3-month-old seedlings of the introduced mangrove *Laguncularia racemosa* and two native species *Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia obovata* under different treatments of NaCl (100, 200, 300 and 400 mmol · L⁻¹). The results were as follows: (1) The increase in Na⁺ concentration in *Kandelia obovata* and *Bruguiera gymnorrhiza* roots was greater than *Laguncularia*

收稿日期: 2015-08-24 修回日期: 2016-02-17

基金项目: 国家自然科学基金(31160150); 国家“十二五”科技支撑计划项目(2012BAC18B04) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31160150); “Twelfth Five-Year” Plan for National Key Technology R & D Program of China (2012BAC18B04)].

作者简介: 向敏 (1988-), 男, 湖北荆州人, 在读硕士, 研究方向为红树逆境生理, (E-mail) x8113462@163.com.

*通讯作者: 李妮亚, 博士, 研究员, 主要从事植物逆境生理研究, (E-mail) niyal6515@163.com.

racemosa, while the concentration of Cl^- in *Kandelia obovata* was higher than that of the other two species in leaves and roots. Thus, *Laguncularia racemosa* could restrict root absorption of Na^+ , Cl^- and reduce transportation to aerial parts under salt stress of $400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$. (2) K^+ concentration in roots and leaves increased in seedlings of all the three mangrove species under high salt stress except that K^+ concentration in *Bruguiera gymnorrhiza* leaves non-significantly reduced. The results showed that all the three mangrove species could absorb K^+ to restrict the damage from Na^+ . The Ca^{2+} concentration decreased in all the three mangrove species under high salt stress, but the decrease in Ca^{2+} concentration in *Laguncularia racemosa* leave was less than that in *Kandelia obovata* and *Bruguiera gymnorrhiza*, indicating that *Laguncularia racemosa* had stronger ability to prevent the loss of Ca^{2+} . (3) *Laguncularia racemosa* had a greater ability in maintaining Na^+/K^+ as well as $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ than *Kandelia obovata* and *Bruguiera gymnorrhiza*. (4) The net photosynthetic rates of *Kandelia obovata* and *Bruguiera gymnorrhiza* under high salt stress reduced while that of the *Laguncularia racemosa* increased by 54.1%. Taken together, *Laguncularia racemosa* could restrict root absorption of NaCl , maintain effective Na^+/K^+ , $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$, maintaining high net photosynthetic rate. The results indicated that *Laguncularia racemosa* had higher salt tolerance than *Kandelia obovata* and *Bruguiera gymnorrhiza*.

Key words: *Kandelia obovata*, *Bruguiera gymnorrhiza*, *Laguncularia racemosa*, ionic equilibrium, photosynthesis

红树植物是生长在热带、亚热带海滩潮间带的木本植物,经过长期的进化和自然选择,红树植物进化出了一系列耐盐机制,使其适应了高盐的生长环境(Tomlinson, 1994; 林鹏, 1984),是研究植物抗盐机制的又一种典型材料。植物有许多离子平衡的策略来适应盐生环境,包括根部的拒盐,限制根部对离子的吸收和转运;离子区域化,在叶肉细胞中将离子区隔在液泡中,减少对细胞的伤害(Munns & Tester, 2008)。盐胁迫下,由于环境渗透势的升高,为了保证植物吸水,植物会吸收大量的 Na^+ 和 Cl^- ,来维持渗透差,从而减少了根系对营养元素的吸收(Khan & Panda, 2002)。盐胁迫下,植物的离子平衡会遭到破坏,然而,耐盐植物能通过离子选择性吸收等机制来维持体内的离子平衡,从而提高植物的耐盐性。植物在盐胁迫环境下能否维持植物体内的离子平衡,特别是 K^+/Na^+ 的平衡,对其在盐胁迫下的生命活动起到重要作用(孙健, 2011)。同时, Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 值能够表明植物对盐离子和营养元素相对的吸收情况(陈少良等, 2002),这些比值变化,将影响植物正常的生理代谢(Ruiz et al, 1997)。研究红树植物离子平衡与耐盐性,对耐盐植物的选育具有重要的指导意义。

秋茄(*Kandelia obovata*)和木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)是典型红树植物(卞阿娜和王文卿, 2009)。秋茄适应性广,是我国亚热带海岸滩涂绿化最广的红树之一,木榄是我国红树林造林的主要树种之一,也是滨海湿地公园岸边绿化的优良植物(王文卿和陈琼, 2013)。为适应海洋的生活环境,这2种红树植物叶片都进化出一系列特殊的结构,如具有较厚

的角质层,表皮下具有内皮层,内皮层是贮水组织;气孔均分布在下表皮,下陷,具有较大的孔下室;中脉维管束发达,粗大的导管,叶内都含有较丰富的单宁(李元跃和林鹏, 2006; 李妮亚, 2008)。秋茄自然分布的滩面较木榄低(林鹏, 1984),比木榄对水渍有更强的耐受力。木榄在长期盐胁迫下具有比秋茄更强的耐盐能力,根系能够更有效地排出盐离子,而叶中积累的盐离子显著小于秋茄(鲁彦君, 2013)。拉关木(*Laguncularia racemosa*)是使君子科(Combrretaceae)真红树,自然分布在美洲东岸和非洲西岸(王文卿和王瑁, 2007)。1999年,拉关木由墨西哥拉巴斯市引入海南东寨港自然保护区,由于其具有较强的耐寒性以及比国内树种强的抗盐性,已经成为海南红树林造林的主要树种之一(廖宝文等, 2006; 钟才荣等, 2011)。拉关木为乔木,高8~10 m,树干圆柱形,有指状呼吸根,雌雄同株或异株,隐胎生,果卵形或倒卵形(廖宝文等, 2006; 钟才荣等, 2011)。在沙质地条件下,与其他树种相比,拉关木的保存率和生长量均最大,更适合在沙质地上生长(陈玉军等, 2014; 林文欢等, 2014),拉关木光合同化能力较高,其幼苗具有比海桑属植物更高的生境适应能力,并且能够响应盐胁迫上调抗氧化酶活性,降低盐诱导的膜脂过氧化(韩淑梅等, 2010; 陈坚等, 2013)。在高盐度条件下,拉关木种子具有较高的发芽率并能正常生长,具有比乡土树种更强的耐盐能力(钟才荣等, 2011),但对其离子平衡方面的研究很少见有报道。

本研究以引种到海南东寨港的拉关木和东寨港的乡土树种秋茄、木榄的幼苗为材料,分析其在不同

NaCl 浓度处理下各器官离子浓度 (Na^+ 、 Mg^{2+} 、 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Cl^-) 的变化, 从离子平衡方面结合其光合作用对 3 种树种的耐盐性进行比较研究, 旨在为植物耐盐机理的研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 植物培养

从海口东寨港红树林保护区 ($19^{\circ}51' \text{N}$, $110^{\circ}24' \text{E}$) 采集拉关木、秋茄、木榄, 选择发育状况相近的无虫害的种子或胚轴, 栽于带托盘的花盆 (口径 15 cm, 高 18 cm) 中, 基质为土沙 1:1, 每盆重约 5 kg, 每盆种 3 颗, 待植物长出 4 对叶时 (约 3 个月) 进行不同浓度的盐处理。树苗培养和处理期间, 每天浇适量自来水补充水分, 每半个月浇一次 Hoagland 完全营养液。

1.2 实验方法

1.2.1 盐处理 待树苗长出 4 对叶片后, 选择生长状况一致的树苗进行盐处理, 每 3 盆一组, 共 4 个实验组 (A、B、C、D) 和一个对照组, 第 1 天实验组 D (3 盆) 浇用 1/4 Hoagland 营养液配成的 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaCl 处理液 200 mL, 第 8 天实验组 C、D (共 6 盆) 仍然浇用 1/4 Hoagland 营养液配成的 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaCl 处理液 200 mL, 第 15 天实验组 B、C、D (共 9 盆) 仍然浇用 1/4 Hoagland 营养液配成的 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaCl 处理液 200 mL, 第 22 天全部实验组 (共 12 盆) 仍然浇用 1/4 Hoagland 营养液配成的 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaCl 处理液, 其余组浇等量无 NaCl 的 1/4 Hoagland 营养液, 最终四个实验组盐浓度分别为 100、200、300、400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl, 每种浓度处理时间为 1 周, 共处理 28 d。对照组 (每个树种各 3 盆) 每周浇等量没加 NaCl 的 1/4 Hoagland 营养液。为防止盐分流失, 每天将托盘中的处理液倒回盆内。

1.2.2 土壤离子含量的测定 盐处理 28 d 后, 分别取幼苗根部附近的土壤烘干, 过筛。参照 Chen et al (2002) 的方法。采用火焰原子吸收光谱仪 (AAS novAA350) 测定土壤水溶性 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的含量。 Cl^- 用 AgNO_3 滴定法。

1.2.3 植物体离子含量的测定 在采集土壤的同时, 取出幼苗, 清洗干净后分根、茎、叶和胚轴四部分, 分别装入信封中, 105°C 杀青后, 80°C 烘干磨粉待测。参照 Chen et al (2001) 的方法。用火焰原子吸收光

谱仪 (AAS novAA350) 分别测定 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量。 Cl^- 用 AgNO_3 反式滴定法。

1.2.4 气体交换参数测定 盐处理 28 d 后, 使用美国 Li-COR 公司的 Li-6400 型便携式光合仪测定幼苗的光合气体交换特性。每个树种每个处理随机选择 3 颗健康的幼苗, 选择顶端向下数第三对完全成熟的叶片进行测定, 测定时间为早上 8:00–12:00, 采用仪器自带光源进行照光, 光量子通量密度为 $(1\ 000 \pm 5) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 胞间 CO_2 浓度为 $288 \sim 383 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 环境温度为 $26 \sim 30^{\circ}\text{C}$ 。

1.3 数据分析

使用 Excel 和 SPSS 16.0 进行数据整理分析; 使用单因素方差分析和 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 土壤中 Na^+ 、 Cl^- 的含量

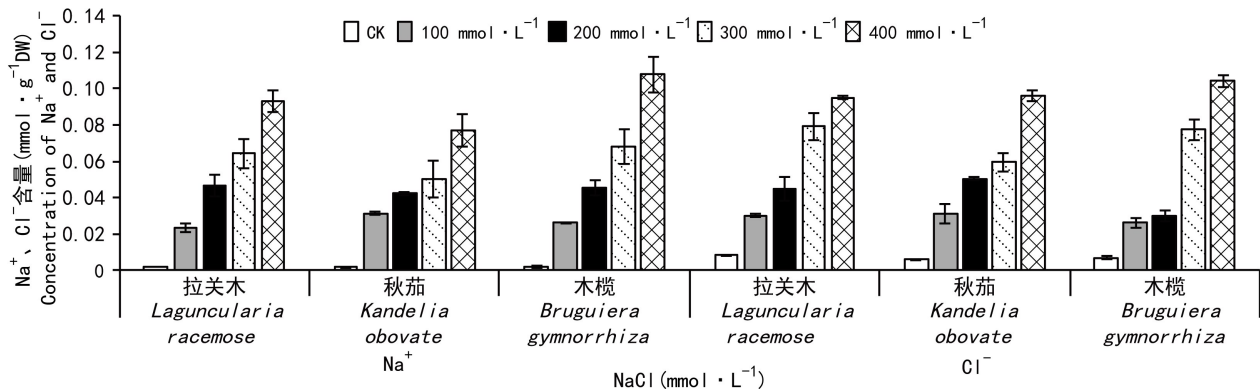
从图 1 可以看出, 对照组土壤中的 NaCl 含量很低, 随着时间的增加、盐处理浓度的增高, 各树种根际土壤中 Na^+ 、 Cl^- 含量均有明显梯度变化。

2.2 不同浓度 NaCl 处理下植物体离子含量变化

随着盐处理浓度增高和处理时间延长 ($400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl, 28 d), 秋茄根中的 Na^+ 和 Cl^- 分别比对照高出 2.04 倍和 2.22 倍, 而叶中的 Na^+ 和 Cl^- 含量比对照高出 0.38 倍和 1.65 倍; 木榄根中的 Na^+ 和 Cl^- 分别比对照高出 1.18 倍和 1.37 倍, 而叶中的 Na^+ 和 Cl^- 含量比对照高出 0.10 倍和 0.41 倍; 拉关木的根中的 Na^+ 和 Cl^- 分别比对照高出 0.60 倍和 1.06 倍, 而叶中的 Na^+ 和 Cl^- 含量比对照高出 0.34 倍和 0.61 倍 (表 1, 表 2, 表 3)。这表明高浓度的 NaCl 处理时, 拉关木根拒盐的作用要大于两种乡土红树, 尤其是对 Na^+ 吸收均显著低于秋茄和木榄, 而木榄控制根冠运输的能力高于拉关木和秋茄。

在 $300 \sim 400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理时, 3 种红树根的 K^+ 含量均增加, 拉关木根部 K^+ 增加幅度最大, 为对照的 1.67 倍。而 3 种红树的根 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量均低于对照水平 (除木榄 Mg^{2+} 含量略有不显著外), 表明在较高盐处理下, 限制植物根对营养离子的吸收, 但拉关木根 Ca^{2+} 下降幅度低于秋茄和木榄, 说明拉关木具有更强的防止 Ca^{2+} 流失的能力, 拉关木仍能保持对 K^+ 的吸收, 降低根对 Na^+ 吸收。

随着盐处理浓度的增高与处理时间的延长 ($400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl, 28 d), 均增加 3 种红树叶的

图 1 不同浓度 NaCl 处理下土壤中 Na⁺、Cl⁻ 含量Fig.1 Concentrations of Na⁺ and Cl⁻ in the soil under different treatments of NaCl表 1 不同浓度 NaCl 处理下拉关木各器官中 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、Cl⁻ 的含量Table 1 Contents of Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ and Cl⁻ in the tissues of *Laguncularia racemosa* under NaCl treatment

组织 Tissue	NaCl (mmol·L ⁻¹)	Na ⁺ (mmol·g ⁻¹ DW)	K ⁺ (mmol·g ⁻¹ DW)	Ca ²⁺ (mmol·g ⁻¹ DW)	Mg ²⁺ (mmol·g ⁻¹ DW)	Cl ⁻ (mmol·g ⁻¹ DW)
根 Root	0	0.46±0.01e	0.57±0.00d	0.19±0.00b	0.28±0.04b	0.33±0.00d
	100	0.58±0.00d	0.65±0.00c	0.35±0.00a	0.51±0.01a	0.65±0.01c
	200	0.69±0.01c	0.76±0.01b	0.33±0.02a	0.24±0.00bc	0.73±0.01b
	300	0.85±0.01a	0.94±0.01a	0.20±0.01b	0.25±0.00bc	0.79±0.01a
	400	0.74±0.01b	0.74±0.01b	0.12±0.00c	0.18±0.00c	0.69±0.01bc
茎 Stem	0	0.49±0.02b	0.55±0.01c	0.06±0.01c	0.14±0.00a	0.41±0.02d
	100	0.50±0.01b	0.59±0.01bc	0.06±0.00c	0.15±0.00a	0.57±0.02c
	200	0.72±0.01a	0.57±0.01c	0.07±0.00ab	0.15±0.01a	0.66±0.01bc
	300	0.56±0.01b	0.64±0.01a	0.08±0.01ab	0.17±0.01a	0.63±0.02b
	400	0.68±0.03b	0.62±0.01ab	0.09±0.00a	0.16±0.00a	0.77±0.02a
叶 Leaf	0	0.37±0.01d	0.47±0.01b	0.41±0.01a	0.79±0.02b	1.05±0.00e
	100	0.37±0.00d	0.49±0.01ab	0.42±0.00a	0.86±0.01a	1.30±0.00d
	200	0.58±0.02a	0.57±0.03a	0.42±0.01a	0.76±0.01b	1.43±0.01c
	300	0.46±0.01c	0.54±0.00ab	0.42±0.01a	0.85±0.01a	1.54±0.01b
	400	0.50±0.01b	0.49±0.02ab	0.34±0.00b	0.79±0.01b	1.68±0.02a

注：每一数据为三株植物平均值±标准误差。不同字母代表不同处理之间的差异显著性($P < 0.05$)。下同。

Note: Data are shown as mean±SD. Means in the same column not sharing a common letter are significantly different according to LSD analysis at $P = 0.05$ level. The same below.

K⁺浓度(木榄叶 K⁺略有降低,差异不显著),同时拉关木和木榄叶中 Ca²⁺呈降低的水平,而秋茄叶中 Ca²⁺则较对照增加,秋茄和木榄叶中 Mg²⁺呈降低的水平,而此时拉关木叶中 Mg²⁺保持对照水平,远远高于秋茄和木榄。

2.3 不同浓度 NaCl 处理下红树盐分与营养元素的相对积累

短期低盐处理(100 mmol·L⁻¹, NaCl, 7 d),拉关

木根中 Na⁺/K⁺比对照略有增加(8%),而 Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺明显下降(表 4)。随着盐处理浓度增高与处理时间延长(400 mmol·L⁻¹ NaCl, 28 d),拉关木根中 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺比值均明显增加,增幅分别为 22.6%、163.2%、144%(表 4)。与拉关木相比,短期低盐处理,秋茄和木榄根中 Na⁺/K⁺比值分别增加(77.3%和 28.2%),同时,Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺均明显增高(表 5,表 6)。高盐处理使秋

表 2 不同浓度 NaCl 处理下秋茄各器官中 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、Cl⁻ 的含量Table 2 Contents of Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ and Cl⁻ in the tissues of *Kandelia obovata* under NaCl treatment

组织 Tissue	NaCl (mmol · L ⁻¹)	Na ⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	K ⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	Ca ²⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	Mg ²⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	Cl ⁻ (mmol · g ⁻¹ DW)
根 Root	0	0.30±0.01d	0.51±0.01b	0.25±0.01b	0.30±0.00c	0.23±0.03b
	100	0.54±0.01c	0.52±0.00b	0.26±0.00b	0.40±0.02b	0.39±0.07b
	200	0.65±0.01b	0.61±0.02a	0.39±0.01a	0.42±0.02ab	0.39±0.03b
	300	0.93±0.01a	0.62±0.01a	0.22±0.00c	0.47±0.01a	0.78±0.01a
	400	0.92±0.01a	0.55±0.01b	0.14±0.00d	0.31±0.00c	0.73±0.01a
茎 Stem	0	0.36±0.01d	0.59±0.01d	0.10±0.01b	0.21±0.01c	0.48±0.00d
	100	0.49±0.02c	0.67±0.01c	0.15±0.01a	0.23±0.00bc	0.68±0.01c
	200	0.56±0.01b	0.90±0.01a	0.18±0.01a	0.24±0.00ab	0.87±0.01b
	300	0.68±0.01a	0.73±0.01b	0.15±0.01a	0.26±0.01a	0.96±0.02a
	400	0.51±0.01bc	0.62±0.00d	0.12±0.00b	0.17±0.00d	0.69±0.02c
叶 Leaf	0	0.30±0.05d	0.55±0.01d	0.12±0.00d	0.28±0.00c	0.22±0.02c
	100	0.39±0.03c	0.56±0.02d	0.15±0.01cd	0.26±0.01d	0.26±0.01c
	200	0.45±0.01b	0.77±0.00a	0.34±0.01a	0.31±0.00b	0.53±0.01b
	300	0.58±0.01a	0.69±0.00b	0.23±0.00b	0.35±0.00a	0.73±0.01a
	400	0.42±0.01bc	0.62±0.01c	0.16±0.00c	0.27±0.00cd	0.58±0.01b
胚轴 Hypocotyl	0	0.51±0.00d	0.36±0.01bc	0.13±0.00b	0.09±0.00b	0.24±0.03c
	100	0.64±0.00c	0.33±0.01d	0.15±0.00a	0.10±0.00a	0.44±0.02b
	200	0.70±0.02b	0.39±0.00ab	0.15±0.00a	0.08±0.00c	0.54±0.03a
	300	0.78±0.01a	0.40±0.01a	0.16±0.01a	0.10±0.00a	0.58±0.01a
	400	0.73±0.00b	0.35±0.00c	0.15±0.01a	0.08±0.00c	0.56±0.02a

茄和木榄根的 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺ 增幅明显高于拉关木; 分别为秋茄比对照增幅 183%、421%、194%; 木榄比对照增幅 47.9%、523%、102%; 而秋茄胚轴 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺ 比值增幅均要高于木榄(表 5, 表 6)。这表明在高盐处理时, 拉关木根维持 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺ 平衡的能力强于秋茄和木榄。

短期低盐处理, 拉关木叶中 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺ 比值均呈下降的趋势(表 4)。与拉关木相比, 秋茄和木榄叶中 Na⁺/K⁺ 比值分别增加(23.4% 和 5.8%), 同时 Na⁺/Ca²⁺ 明显提高(4.9%、11.7%), 而 Na⁺/Mg²⁺ 比值秋茄叶中较对照增幅 40%, 木榄则降低 6.9%(表 5, 表 6), 表明短期低盐处理木榄叶中提高 Mg²⁺ 含量, 降低叶 Na⁺ 含量。在高盐处理时, 拉关木叶中 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺ 比值均明显增加, 分别比对照增幅为 27.9%、63.2%、34.6%(表 4), 秋茄比对照分别增幅 21.6%、8.6%、46.4%(表 5), 木榄比对照分别增幅 23.4%、2.9%、11.5%(表

6)。表明在高盐处理时, 拉关木叶中 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺ 均高于两种乡土红树, 其原因是拉关木叶中 Na⁺ 积累要高于木榄, 同时, 叶中部分营养元素被 Na⁺ 取代。秋茄和木榄能较好维持叶中的离子平衡, 尤其是 Na⁺/Ca²⁺ 平衡。而在短期低盐处理时, 拉关木叶维持 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺ 平衡能力高于两种乡土红树。同时, 我们发现无论是短期低盐还是高盐处理, 木榄叶中维持 Na⁺/Mg²⁺ 平衡能力要高于秋茄。

2.4 盐处理对 3 种红树气体交换的影响

从表 7 可以看出, 低浓度 NaCl 处理(100、200 mmol · L⁻¹) 下, 拉关木净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均略微下降, 但净光合速率下降不显著; 随着盐胁迫浓度的增加, 净光合速率、气孔导度和蒸腾速率逐渐上升, 在 NaCl 浓度为 400 mmol · L⁻¹ 时, 净光合速率相比对照增加了 54.1%。而秋茄和木榄随着盐胁迫的进行, 净光合速率、气孔导度和蒸腾速率均为持续下降趋势, 最终净光合速率分别下降了 43.9%

表3 不同浓度 NaCl 处理下木榄各器官中 Na⁺、K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺、Cl⁻ 的含量Table 3 Contents of Na⁺, K⁺, Ca²⁺, Mg²⁺ and Cl⁻ in the tissues of *Bruguiera gymnorhiza* under NaCl treatment

组织 Tissue	NaCl (mmol · L ⁻¹)	Na ⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	K ⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	Ca ²⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	Mg ²⁺ (mmol · g ⁻¹ DW)	Cl ⁻ (mmol · g ⁻¹ DW)
根 Root	0	0.31±0.02d	0.38±0.00d	0.50±0.05a	0.26±0.02b	0.25±0.01c
	100	0.41±0.00c	0.40±0.00d	0.51±0.00a	0.26±0.01b	0.30±0.03bc
	200	0.54±0.02b	0.46±0.01c	0.45±0.02a	0.37±0.03a	0.37±0.02b
	300	0.70±0.02a	0.52±0.01b	0.26±0.00b	0.28±0.01ab	0.50±0.02a
	400	0.68±0.02a	0.57±0.01a	0.17±0.00b	0.28±0.01ab	0.59±0.03a
茎 Stem	0	0.52±0.01c	0.39±0.01b	0.14±0.00b	0.18±0.01b	0.39±0.01a
	100	0.61±0.00ab	0.41±0.01b	0.15±0.00b	0.21±0.01a	0.60±0.01b
	200	0.57±0.01bc	0.46±0.01a	0.13±0.01b	0.18±0.01b	0.60±0.01b
	300	0.65±0.02a	0.40±0.01b	0.19±0.01a	0.17±0.01b	0.61±0.02b
	400	0.62±0.02ab	0.40±0.01b	0.10±0.00c	0.17±0.01b	0.66±0.02b
叶 Leaf	0	0.76±0.00b	0.48±0.01a	0.25±0.01bc	0.30±0.01c	0.69±0.02b
	100	0.79±0.05ab	0.47±0.03a	0.24±0.01cd	0.34±0.03bc	0.77±0.06b
	200	0.91±0.01a	0.48±0.00a	0.37±0.00a	0.42±0.00a	1.01±0.01a
	300	0.89±0.01a	0.47±0.00a	0.27±0.00b	0.40±0.01ab	0.91±0.01a
	400	0.84±0.00ab	0.43±0.01a	0.22±0.01d	0.30±0.01c	0.98±0.01a
胚轴 Hypocotyl	0	0.44±0.00d	0.08±0.00c	0.17±0.00a	0.08±0.00a	0.14±0.01b
	100	0.55±0.01a	0.08±0.00c	0.17±0.00a	0.09±0.00a	0.16±0.03b
	200	0.49±0.01c	0.15±0.00ab	0.17±0.01a	0.08±0.00a	0.21±0.01ab
	300	0.53±0.01ab	0.16±0.00a	0.17±0.01a	0.09±0.00a	0.24±0.01a
	400	0.51±0.01bc	0.14±0.01b	0.17±0.01a	0.09±0.00a	0.27±0.02a

表4 不同 NaCl 处理下拉关木各器官中盐分与营养元素的相对积累

和 35.6%。从净光合速率变化可以看出拉关木比秋茄和木榄能耐受更高的盐度。

Table 4 Relative accumulation of salt and nutrient elements in *Laguncularia racemosa* under different concentrations of NaCl

组织 Tissue	NaCl (mmol · L ⁻¹)	Na ⁺ /K ⁺	Na ⁺ /Ca ²⁺	Na ⁺ /Mg ²⁺
根 Root	0	0.82±0.02c	2.46±0.05c	1.72±0.20d
	100	0.89±0.01b	1.66±0.02d	1.12±0.03e
	200	0.91±0.01b	2.12±0.12cd	2.95±0.05c
	300	0.90±0.01b	4.29±0.11b	3.38±0.03b
	400	1.00±0.01a	6.47±0.28a	4.20±0.05a
茎 Stem	0	0.89±0.05c	8.74±0.99ab	3.40±0.10c
	100	0.85±0.01c	9.07±0.36ab	3.31±0.03c
	200	1.27±0.02a	10.06±0.32a	4.86±0.20a
	300	0.88±0.03c	7.51±0.96b	3.43±0.06c
	400	1.09±0.03b	7.53±0.51b	4.35±0.06b
叶 Leaf	0	0.79±0.02b	0.91±0.03c	0.47±0.02d
	100	0.76±0.01b	0.89±0.00c	0.43±0.01d
	200	1.04±0.07a	1.39±0.05a	0.77±0.04a
	300	0.85±0.01b	1.08±0.03b	0.53±0.00c
	400	1.01±0.04a	1.48±0.03a	0.63±0.00b

3 讨论

3种红树植物各器官在盐分积累的数量上存在差异。红树植物可以通过根系的拒盐能力来减少根系对盐离子的吸收,从而减少地上部分对盐离子的积累,减少盐离子对植物的伤害(王文卿和林鹏,2003)。高盐胁迫下,拉关木根中 Na⁺和 Cl⁻增幅明显低于秋茄和木榄,表明拉关木拒盐的能力高于秋茄和木榄,这也是拉关木能在高盐环境中生存的原因之一。秋茄根、茎、叶、胚轴中 Na⁺的增幅明显高于木榄,我们之前的研究表明在 400 mmol · L⁻¹NaCl 处理下,木榄的木质部汁液中的 Na⁺含量增加幅度小于秋茄,说明木榄具有比秋茄更强的拒盐能力,能限制 Na⁺从根部运输到地上部分(李妮亚,2008),减少 Na⁺从根部至叶的转运,从而减少叶子中的 Na⁺含量;而秋茄能将大量的 Na⁺储存在胚轴中,减少了叶中 Na⁺的积累,提高了秋茄对 NaCl 的耐受性(Lawton

表 5 不同 NaCl 处理下秋茄各器官中
盐分与营养元素的相对积累

Table 5 Relative accumulation of salt and nutrient elements
in *Kandelia obovata* under different concentrations of NaCl

组织 Tissue	NaCl (mmol · L ⁻¹)	Na ⁺ /K ⁺	Na ⁺ /Ca ²⁺	Na ⁺ /Mg ²⁺
根 Root	0	0.59±0.01d	1.23±0.05e	1.02±0.04e
	100	1.04±0.01c	2.10±0.02c	1.35±0.05d
	200	1.07±0.02c	1.67±0.01d	1.55±0.05c
	300	1.50±0.03b	4.15±0.10b	1.98±0.05b
	400	1.66±0.01a	6.42±0.12a	2.99±0.04a
茎 Stem	0	0.61±0.01d	3.54±0.23b	1.74±0.09d
	100	0.73±0.03c	3.23±0.13b	2.14±0.12c
	200	0.63±0.02d	3.23±0.20b	2.39±0.07c
	300	0.93±0.01a	4.61±0.23a	2.66±0.07b
	400	0.84±0.01b	4.48±0.06a	2.96±0.04a
叶 Leaf	0	0.56±0.00c	2.46±0.02c	1.08±0.02c
	100	0.69±0.04b	2.58±0.04ab	1.51±0.12ab
	200	0.59±0.01c	1.34±0.03d	1.47±0.01b
	300	0.85±0.02a	2.53±0.06bc	1.69±0.04a
	400	0.68±0.01b	2.67±0.03a	1.57±0.01ab
胚轴 Hypocotyl	0	1.40±0.02d	3.78±0.07c	5.73±0.03e
	100	1.97±0.03b	4.27±0.10b	6.44±0.06d
	200	1.81±0.03c	4.60±0.09ab	8.69±0.06b
	300	1.94±0.03b	4.98±0.22a	7.63±0.09c
	400	2.06±0.01a	4.72±0.20ab	9.05±0.13a

表 6 不同 NaCl 处理下木榄各器官中
盐分与营养元素的相对积累

Table 6 Relative accumulation of salt and nutrient elements in
Bruguiera gymnorrhiza under different concentrations of NaCl

组织 Tissue	NaCl (mmol · L ⁻¹)	Na ⁺ /K ⁺	Na ⁺ /Ca ²⁺	Na ⁺ /Mg ²⁺
根 Root	0	0.81±0.04d	0.63±0.03d	1.19±0.09c
	100	1.03±0.01c	0.81±0.00d	1.58±0.07b
	200	1.16±0.02b	1.20±0.06c	1.48±0.17bc
	300	1.34±0.02a	2.68±0.03b	2.48±0.08a
	400	1.19±0.05b	3.90±0.16a	2.41±0.11a
茎 Stem	0	1.32±0.03c	3.61±0.04c	2.93±0.06c
	100	1.48±0.01b	4.20±0.12b	2.89±0.06c
	200	1.23±0.01d	4.40±0.12b	3.18±0.06b
	300	1.63±0.02a	3.51±0.16c	3.71±0.08a
	400	1.58±0.02a	6.22±0.29a	3.76±0.11a
叶 Leaf	0	1.60±0.04c	3.00±0.02c	2.49±0.11b
	100	1.69±0.02b	3.35±0.18b	2.32±0.07bc
	200	1.91±0.02a	2.46±0.05d	2.17±0.04c
	300	1.88±0.02a	3.26±0.04bc	2.22±0.03c
	400	1.97±0.03a	3.81±0.07a	2.78±0.05a
胚轴 Hypocotyl	0	5.69±0.07b	2.56±0.02d	5.30±0.16c
	100	6.74±0.07a	3.21±0.09a	6.29±0.08a
	200	3.33±0.06d	2.87±0.08c	5.81±0.03b
	300	3.40±0.04d	3.09±0.10ab	6.18±0.04a
	400	3.61±0.09c	2.93±0.03bc	5.75±0.04b

et al, 1981)。本研究结果表明,盐处理下,秋茄叶片中的 Cl⁻ 增幅远大于木榄和拉关木,这可能是秋茄在盐胁迫下净光合速率下降的原因。

本研究中,3 种红树植物对盐离子和营养元素的相对吸收状况在不同盐处理下存在差异,秋茄和木榄在短期盐处理下,根系 Na⁺/K⁺ 增加幅度远大于拉关木,尽管短期盐胁迫下,拉关木根系 Na⁺ 含量增加,但是拉关木根系的 K⁺ 浓度较高,所以根系中 Na⁺ 含量的增加没有引起拉关木 Na⁺/K⁺ 的变化,因此,在短期盐胁迫下,拉关木能够较好地维持体内的 Na⁺/K⁺ 平衡。拉关木根 Na⁺/Ca²⁺ 与 Na⁺/Mg²⁺ 呈明显降低,表明拉关木根在短期盐胁迫时积累 Ca²⁺、Mg²⁺ 能力高于秋茄和木榄,在短期盐胁迫时,拉关木根可控制 Na⁺ 向地上输送,较好地维持拉关木叶中的离子平衡(拉关木叶中 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺、Na⁺/Mg²⁺ 比值均也呈下降的趋势)。Chen et al (2001) 发现,耐盐胡杨在盐胁迫下能维持叶片中的 Ca²⁺

和 Mg²⁺ 的含量。本研究在高盐胁迫下,3 种红树根中 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺ 与 Na⁺/Mg²⁺ 都显著提高,比值的提高来自于两方面,即组织中 Na⁺ 的增加与营养元素水平的降低。然而,拉关木 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺ 与 Na⁺/Mg²⁺ 比值的提高远低于秋茄和木榄(木榄 Na⁺/Mg²⁺ 除外)。这表明在高盐处理时,拉关木根维持 Na⁺/K⁺、Na⁺/Ca²⁺ 平衡的能力强于秋茄和木榄。相对于 Na⁺,拉关木增强了根中 K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺ 的积累,尤其是对 K⁺ 积累,根系拒 Na⁺ 能力较强。一般认为,K⁺ 对植物抵抗盐胁迫具有重要的作用,高浓度 Na⁺ 能够导致植物组织中的 K⁺ 含量降低,对植物造成伤害(Shabala & Cuin, 2008)。因此,能否维持体内的 K⁺/Na⁺ 平衡是检验植物耐盐性的重要依据。

在盐胁迫下,秋茄根系 Na⁺ 与营养元素的比例显著增加,说明相对于 Na⁺ 而言,秋茄减少了 K⁺、Ca²⁺ 与 Mg²⁺ 积累。鲁彦君(2013)研究表明:无论是

表7 不同NaCl处理下3种红树气体交换参数
Table 7 Gas exchange parameters of the three mangroves under different concentrations of NaCl

树种 Species	盐处理 浓度 Concentration of NaCl (mmol · L ⁻¹)	净光合速率 P _n (μmol · m ⁻² · s ⁻¹)	气孔导度 G _s (mmol · m ⁻² · s ⁻¹)	蒸腾速率 Tr (mmol · m ⁻² · s ⁻¹)
拉关木 <i>Laguncularia racemosa</i>	0	2.37±0.06b	0.11±0.01a	2.29±0.32ab
	100	2.04±0.46b	0.07±0.01b	1.44±0.04c
	200	1.85±0.05b	0.09±0.01ab	1.42±0.03c
	300	3.22±0.13a	0.11±0.02a	2.41±0.26a
	400	3.65±0.14a	0.09±0.00ab	1.81±0.04bc
秋茄 <i>Kandelia obovata</i>	0	7.87±0.83a	0.19±0.03a	3.26±0.19a
	100	7.25±0.14a	0.17±0.00a	3.29±0.02a
	200	6.60±0.05ab	0.16±0.02a	3.66±0.00a
	300	5.55±0.30bc	0.16±0.02a	3.29±0.36a
	400	4.41±0.62c	0.09±0.01b	1.97±0.16b
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	0	6.95±0.17a	0.18±0.00a	2.64±0.19a
	100	4.82±0.02b	0.19±0.00a	1.91±0.00bc
	200	4.19±0.00b	0.15±0.01b	1.73±0.00c
	300	3.91±0.57b	0.13±0.01c	2.05±0.00b
	400	4.48±0.42b	0.12±0.00c	2.08±0.00b

低盐处理还是高盐处理,木榄根要比秋茄根更具有调控K⁺/Na⁺平衡的能力。其原因是:(1)木榄根尖排Na⁺能力高于秋茄;(2)短期与长期盐胁迫还诱导了木榄和秋茄K⁺外排,但秋茄K⁺外排流速更大,用抑制剂实验证实了Na⁺外排的原因是Na⁺的主动跨膜运输。木榄具有比秋茄更高的Na⁺/H⁺逆向转运蛋白活性,在盐胁迫下,能更有效地将Na⁺排出体外,从而减少细胞中Na⁺的积累(Lu et al, 2013)。本研究结果显示,高盐胁迫下,秋茄根Na⁺/K⁺增幅183%,而木榄增幅47.9%,且木榄保持地上部较低Na⁺含量,表明了秋茄根拒Na⁺能力要低于木榄。

在高浓度的盐环境下,耐盐植物可以通过抑制根系Na⁺的吸收来防止植物体内Na⁺的过量积累(Maathuis & Amtmann, 1999)。本研究表明,在高浓度的NaCl处理时,拉关木根有效限制Na⁺吸收或者拉关木根存在有效的排Na⁺机制,即质膜Na⁺/H⁺逆向转运蛋白活性是否增强,需要进一步的研究。拉关木根更有效积累大量的K⁺。K⁺是植物进行渗透调节物质、调节酶活性等一系列重要生理活动的必需元素,植物是否能有效维持K⁺/Na⁺平衡,是判断植物耐盐能力的重要依据(Zhu, 2003)。红树植

物可以通过减少Na⁺的吸收,促进K⁺的吸收来维持植物体内的K⁺/Na⁺平衡,从而提高植物的耐盐性(鲁彦君,2013)。

拉关木在低盐时Na⁺/Ca²⁺降低,即使在高盐胁迫Na⁺/Ca²⁺增幅要低于秋茄和木榄。曾有研究表明外源高浓度的Ca²⁺可以提高植物的耐盐性,这种Ca²⁺对盐胁迫的缓解机理在于Ca²⁺抑制了细胞质膜上非选择性阳离子通道(VI-NSCCs)的开放,从而阻止了Na⁺的进入(Demidchik et al, 2002; Tester & Davenport, 2003)。Shabala et al(2006)发现在盐胁迫下,外源Ca²⁺能够抑制K⁺通道,从而减少K⁺的流失,缓解了盐胁迫对植物的伤害。

短期盐处理均降低3种红树净光合速率、气孔导度、蒸腾速率。王瑞刚(2007)研究表明,在NaCl处理的初始阶段,胡杨叶的气孔关闭,导致了净光合速率和蒸腾速率的快速下降,认为导致胡杨光合速率下降的原因不是Na⁺的离子毒害,而是根部的信号作用。我们之前实验也表明秋茄根系在盐胁迫的初期就能促使植物分泌合成ABA(Li et al, 2009)。随着盐浓度的增加秋茄净光合速率、气孔导度、蒸腾速率降低的幅度均大于木榄,可能是秋茄在盐胁迫下产生了更多的信号物质,使得气孔关闭,进而减少了水分和离子的运输(Chen et al, 2002)。而在高盐处理时拉关木净光合速率相对对照增加了54.1%,之前研究也表明,在生境盐浓度逐渐升高的环境下,拉关木幼苗具有比海桑属植物更高的光合能力(韩淑梅等,2010)。在高盐处理时,拉关木叶能够维持更高的F_v/F_m,F_v/F_m反映了植物的潜在最大光合能力(秦梅等,2014),盐胁迫下拉关木PSⅡ的原初光能转换效率没有受到明显的影响,同时在高浓度NaCl处理下,拉关木能上调抗氧化酶的活性,减小了盐胁迫引起的膜酯过氧化(陈坚等,2013),保持高的光合速率。表明拉关木是耐高盐度的速生树种,并能在原生境海水盐度达45‰的海滩中生长(钟才荣等,2011)。

本研究中,高盐胁迫引起秋茄和木榄光合速率分别下降了43.9%和35.6%,同时,秋茄叶中积累的NaCl要高于木榄,Ball & Anderson(1986)发现,红树植物PSⅡ对NaCl的反应很敏感,因此Na⁺的大量积累会造成PSⅡ的损伤。盐胁迫下,Na⁺在植物叶肉细胞中的区隔化的差异可能是两种红树光合作用受抑制测度不同的原因,在高盐胁迫下,木榄叶肉细胞中的Na⁺含量要显著高于叶绿体,而秋茄叶肉细胞

与叶绿体中的 Na^+ 含量没有差异(李妮亚, 2008)。李林锋等(2015)研究表明, 自然条件下, 秋茄表观量子效率(AQY)要高于木榄, 表明秋茄叶片的光能利用效率较大, 对弱光的利用能力也较强, 这与我们研究有不同之处, 可能是幼苗和成年树的差异。

综上所述, 高盐处理时, 拉关木根大量吸收营养离子, 尤其是吸收 K^+ , 限制 Na^+ 的吸收, 较好维持根离子平衡。而高盐处理时, 拉关木叶中 Na^+/K^+ 、 $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ 与 $\text{Na}^+/\text{Mg}^{2+}$ 增幅均要高于两种乡土红树, 但拉关木仍能在较高盐生境中正常生长, 可能存在更有效的离子平衡的方式, 即拉关木叶可能有泌盐的功效或叶的离子区隔化的能力较强, 以至于在高盐生境中, 能维持较高的光合速率, 表明拉关木比乡土树种秋茄和木榄具有更高的耐盐性。

参考文献:

BALL MC, ANDERSON JM, 1986. Sensitivity of Photosystem II to NaCl in relation to salinity tolerance comparative studies with thylakoids of the salt-tolerance mangrove, *Avicennia marina*, and the salt-sensitive pea, *Pisum sativum* [J]. Aust J Plant Physiol, 13: 689-698.

BIAN AN, WANG WQ, 2009. Configuration and selection of salt-tolerant landscaping plant in the gulf boulevard of Xiamen [J]. J Zhangzhou Norm Univ, 22(3): 125-129. [卞阿娜, 王文卿, 2009. 厦门海湾大道耐盐园林植物的选择与配置 [J]. 漳州师范学院学报, 22(3): 125-129.]

CHEN J, LI NY, LIU Q, et al, 2013. Antioxidant defense and photosynthesis for non-indigenous mangrove species *Sonneratia apetala* and *Laguncularia racemosa* under NaCl stress [J]. Chin J Plant Ecol, 37(5): 443-453. [陈坚, 李妮亚, 刘强, 等, 2013. NaCl 处理下两种引进红树的光合及抗氧化防御能力 [J]. 植物生态学报, 37(5): 443-453.]

CHEN SL, LI JK, WANG TH, et al, 2002. Osmotic stress and ion-specific effects on xylem basic acid and the relevance to salinity tolerance in poplar [J]. Plant Growth Regul, 21(3): 224-233.

CHEN SL, LI JK, YIN WL, et al, 2002. Tissue and cellular K^+ , Ca^{2+} and Mg^{2+} of poplar under saline salt stress conditions [J]. J Beijing For Univ, 24(5): 84-88. [陈少良, 李金克, 尹伟伦, 等, 2002. 盐胁迫条件下杨树组织及细胞中钾、钙、镁的变化 [J]. 北京林业大学学报, 24(5): 84-88.]

CHEN SL, LI JK, WANG SS, et al, 2001. Salt nutrient uptake and transport and ABA of *Populus euphratica*: a hybrid in response to increasing soil NaCl [J]. Trees-Struct Funct, 15(3): 186-194.

CHEN YJ, LIAO BW, LI W, et al, 2014. Field planting experiments of mangrove on high-salinity beaches [J]. J S Chin Agric Univ, 35(2): 78-85. [陈玉军, 廖宝文, 李政等, 2014. 高盐度海滩红树林造林试验 [J]. 华南农业大学学报, 35(2): 78-85.]

DEMIDCHIK V, DAVENPORT RJ, TESTER M, 2002. Nonselective cation channels in plants [J]. Ann Rev Plant Biol, 53(1): 67-107.

HAN SM, LI NY, HE P, et al, 2010. Photosynthetic characteristics of

introduced and indigenous mangrove seedlings in China [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 30(8): 1 667-1 674. [韩淑梅, 李妮亚, 何平等, 2010. 引种红树与中国乡土红树幼苗光合特性研究 [J]. 西北植物学报, 30(8): 1 667-1 674.]

KHAN MH, PANDA SK, 2002. Induction of oxidative stress in roots of *Oryza sativa* L. in response to salt stress [J]. Biol Plant, 45(4): 625-627.

LAWTON JR, TODD A, NAIDOO DK, 1981. Preliminary investigations into the structure of the roots of the mangroves *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorhiza* in relation to ion uptake [J]. New Phytol, 88: 713-722.

LI LF, WU XF, LIU SQ, 2015. Characteristics of photosynthesis and photosynthetic carbon fixation capacity of five mangrove tree species in Zhanjiang City [J]. Guihaia, 35(6): 825-832. [李林锋, 吴小凤, 刘素青, 2015. 湛江 5 种红树林树种光合作用特性及光合固碳能力研究 [J]. 广西植物, 35(6): 825-832.]

LI NY, 2008. Regulation of ionic and reactive oxygen species homeostasis in seedlings of two mangrove and the relevance to salinity [D]. Beijing: Beijing Forestry University: 1-130. [李妮亚, 2008. 两种红树幼苗离子平衡及活性氧调控与耐盐性研究 [D]. 北京: 北京林业大学: 1-130.]

LI NY, LI CY, CHEN SL, et al, 2009. Abscisic acid, calmodulin response to short term and long term salinity and the relevance to NaCl-induced antioxidant defense in two mangrove species [J]. Open For Sci J, 2: 48-58.

LI YY, LIN P, 2006. Anatomical characteristics of leaves in three mangrove species [J]. J Trop Subtrop Bot, 14(4): 301-306. [李元跃, 林鹏, 2006. 三种红树植物叶片的比较解剖学研究 [J]. 热带亚热带植物学报, 14(4): 301-306.]

LIAO BW, ZHENG SF, CHEN YJ, et al, 2006. Preliminary report on introduction of several alien mangrove plants in Dongzhai harbour of Hainan Province [J]. J Cent S For Univ, 26(3): 63-67. [廖宝文, 郑松发, 陈玉军, 等, 2006. 海南东寨港几种国外红树植物引种初报 [J]. 中南林学院学报, 26(3): 63-67.]

LIN P, 1984. Mangrove [M]. Beijing: China Ocean Press: 1-104. [林鹏, 1984. 红树林 [M]. 北京: 海洋出版社: 1-104.]

LIN WH, ZHAN CA, ZHENG DX, et al, 2014. Study on afforestation of six mangrove species in sandy beach of eastern Guangdong [J]. Guangdong For Sci Technol, 30(2): 69-71. [林文欢, 詹潮安, 郑道序等, 2014. 粤东沙质滩涂 6 种红树林树种造林试验研究 [J]. 广东林业科技, 30(2): 69-71.]

LU YJ, 2013. Ionhomeostasis regulation and salt-tolerance between two non-secretor mangrove species [D]. Beijing: Beijing Forestry University: 1-102. [鲁彦君, 2013. 两种非泌盐红树离子平衡调控机理与耐盐性研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 1-102.]

LU YJ, LI NY, SUN J, et al, 2013. Exogenous hydrogen peroxide, nitric oxide and calcium mediate root ion fluxes in two non-secretor mangrove species subjected to NaCl stress [J]. Tree Physiol, 33(1): 81-95.

MAATHUIS FJM, AMTMANN A, 1999. K^+ nutrition and Na^+ toxicity: the basis of cellular K^+/Na^+ ratios [J]. Ann Bot-London, 84(2): 123-133.

MUNNS R, TESTER M, 2008. Mechanisms of salinity tolerance [J]. Ann Rev Plant Biol, 59(1): 651-681.

- QIN M, CHEN BB, ZOU DH, 2014. The increased atmospheric CO₂ concentrations alleviated the physiological stress resulted by high NH₄⁺ levels in *Porphyra haitanensis* (Rhodophyta) [J]. *Ecol Sci*, 33(5): 832-838. [秦梅, 陈斌斌, 邹定辉, 2014. 大气 CO₂ 浓度升高缓解高浓度 NH₄⁺ 对坛紫菜 (*Porphyra haitanensis*) 生理特性的胁迫作用 [J]. *生态科学*, 33(5): 832-838.]
- RUIZ D, MARTINEZ V, CERDA A, 1997. Citrus response to salinity: growth and nutrient uptake [J]. *Tree Physiol*, 17: 141-150.
- SHABALA S, CUIN TA, 2008. Potassium transport and plant salt tolerance [J]. *Physiol Plant*, 133(4): 651-669.
- SHABALA S, DEMIDCHIK V, SHABALA L, et al, 2006. Extracellular Ca²⁺ ameliorates NaCl-induced K⁺ loss from Arabidopsis root and leaf cells by controlling plasma membrane K⁺-permeable channels [J]. *Plant Physiol*, 141(4): 1 653-1 665.
- SUN J, 2011. Signaling Network in the perception of salt stress and ionic homeostasis regulation in *Populus euphratica* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 3-11. [孙健, 2011. 胡杨响应盐胁迫与离子平衡调控信号网络研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 3-11.]
- TESTER M, DAVENPORT R, 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants [J]. *Ann Bot-London*, 91(5): 503-527.
- TOMLINSON PB, 1994. The botany of mangroves [M]. Cambridge: Cambridge University Press: 1-419.
- WANG RG, 2007. Salt-induced oxidative stress and the relevance to salt tolerance in Poplar [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 1-90. [王瑞刚, 2007. 盐诱导氧化胁迫与杨树耐盐性研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 1-90.]
- WANG WQ, CHEN Q, 2013. Salt-tolerant plant resources form coastal areas of South China [M]. Xiamen: Xiamen University Press: 284-292. [王文卿, 陈琼, 2013. 南方滨海耐盐植物资源(一) [M]. 厦门: 厦门大学出版社, 284-292.]
- WANG WQ, LIN P, 2003. Element distribution in mangroves and salt-tolerant mechanism [J]. *Sci Silv Sin*, 39(4): 30-39. [王文卿, 林鹏, 2003. 红树植物体内元素分布特点与抗盐机理 [J]. *林业科学*, 39(4): 30-39.]
- WANG WQ, WANG M, 2007. *Themangroves of China* [M]. Beijing: Science Press, 183-184. [王文卿, 王瑁, 2007. 中国红树林 [M]. 北京: 科学出版社, 183-184.]
- ZHONG CR, LI SC, YANG YC, et al, 2011. Analysis of the introduction effect of a mangrove species *Laguncularia racemosa* [J]. *J Fujian For Sci Technol*, 38(3): 96-99. [钟才荣, 李诗川, 杨宇晨, 等, 2011. 红树植物拉关木的引种效果调查研究 [J]. *福建林业科技*, 38(3): 96-99.]
- ZHU JK, 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 6(5): 441-445.

(上接第 455 页 Continue from page 455)

- HE K, HUANG ZD, 1987. Rubber culture in the northern part of tropical area [M]. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press: 407-410. [何康, 黄宗道, 1987. 热带北缘橡胶树栽培 [M]. 广州: 广东科技出版社, 407-410.]
- MEI ZG, LIU SZ, XIAO XZ, et al, 2014. Analysis of chemical components of the latex from *Hevea brasiliensis* by GC-MS [J]. *Chin J Trop Crops*, 32(2): 315-319. [梅志刚, 刘实忠, 校现周, 等, 2014. 巴西橡胶树胶乳化学成分的 GC-MS 分析 [J]. *热带作物学报*, 32(2): 315-319.]
- SANDO T, TAKAOKA C, MUKAI Y, et al, 2008a. Cloning and characterization of mevalonate pathway genes in a natural rubber producing plant, *Hevea brasiliensis* [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 72(8): 2 049-2 060.
- SANDO T, TAKENO S, WATANABE N, et al, 2008b. Cloning and characterization of the 2-C-methyl-D-erythritol 4-phosphate (MEP) pathway genes of a natural-rubber producing plant, *Hevea brasiliensis* [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 72(11): 2 903-2 917.
- SUN BX, WEN YQ, LIU D, et al, 2000. Influence of metabolic intermediate products on culture cell growth and Taxol content of *Taxus chinensis* var. *mairei* [J]. *Acta Univ Trad Med Sin Pharmacol Shanghai*, 14(3): 54-56. [孙彬贤, 翁颖琦, 刘涤, 等, 2000. 代谢中间产物和诱导子对南方红豆杉培养细胞生长和紫杉醇含量的影响 [J]. *上海中医药大学学报*, 14(3): 54-56.]
- WANG H, YANG JF, DENG KE, et al, 2014. Methyl jasmonate affects metabolism and gene transcription of volatile terpenoids from *Amomum villosum* Lour [J]. *World Sci Technol Mod Trad Chin Med Mat Med*, 16(7): 1 528-1 536. [王焕, 杨锦芬, 邓可, 等, 2014. 茉莉酸甲酯影响阳春砂挥发性萜类代谢和基因转录 [J]. *世界科学技术—中医药现代化专题讨论*, 16(7): 1 528-1 536.]
- WANG LJ, FANG X, YANG CQ, et al, 2013. Biosynthesis and regulation of secondary terpenoid metabolism in plants [J]. *Sci Chin Life Sci*, 43(12): 1 030-1 046. [王凌健, 方欣, 杨长青, 等, 2013. 植物萜类次生代谢及其调控 [J]. *中国科学: 生命科学*, 43(12): 1 030-1 046.]
- WANG YQ, YE QH, ZHU Y, 2008. Preliminary study on the cell suspension culture of *Eucommia ulmoides* and secondary metabolite-chlorogenic acid [J]. *Guihaia*, 28(5): 671-674. [王亚琴, 叶清华, 朱媛, 2008. 杜仲悬浮培养生产绿原酸的初步研究 [J]. *广西植物*, 28(5): 671-674.]
- WEI JS, YANG JF, LING M, et al, 2013. Regulatory effect of methyl jasmonate on *HGMR*, *DXR*, *DXS* genes expression in *Amomum villosum* Lour [J]. *J Guangzhou Univ Trad Chin Med*, 30(1): 88-92. [魏洁书, 杨锦芬, 凌敏, 等, 2013. 茉莉酸甲酯调控阳春砂 *HGMR*, *DXR* 和 *DXS* 基因表达 [J]. *广州中医药大学学报*, 30(1): 88-92.]
- ZHANG ZP, QIU J, YANG WF, et al, 2014. Cloning and bioinformatics analysis of squalene synthase gene (*SQS*) from *Hevea brasiliensis* [J]. *Guihaia*, 34(2): 235-241. [张志平, 仇键, 杨文凤, 等, 2014. 巴西橡胶树鲨烯合酶基因的克隆与序列分析 [J]. *广西植物*, 34(2): 235-241.]