

海桑属红树植物离子积累、 光合和抗氧化能力及相关性分析

李诗川¹, 李妮亚^{2a,2b,①}, 刘 强^{2a}, 陈 坚^{2a,2b}, 向 敏^{2b}, 王永丹^{2b}

(1. 海南东寨港国家级自然保护区管理局, 海南 海口 571129;

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

摘要:以海桑属(*Sonneratia* Linn. f.)红树植物无瓣海桑(*S. apetala* Buch.-Ham.)、海桑[*S. caseolaris* (Linn.) Engl.]、杯萼海桑(*S. alba* Smith)、卵叶海桑(*S. ovata* Backer)、拟海桑(*S. × gulngai* N. C. Duke et B. R. Jackes)和海南海桑(*S. × hainanensis* W. C. Ko et al.)为研究对象,比较了根际土壤和叶片中离子含量以及叶片光合和叶绿素荧光参数、叶绿素含量、抗氧化酶活性和 O_2^- 产生速率的差异,并分析了叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量与部分生理生化指标的相关性。比较结果表明:海桑和拟海桑叶片中 K^+ 含量最高、 Na^+ 和 Cl^- 含量均显著低于其他种类,但它们的根际土壤中 Na^+ 和 Cl^- 含量却较高。供试6种植物中仅海桑叶片对 Cl^- 的富集系数小于1,各供试种类对 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的富集系数均大于1;无瓣海桑对离子的富集系数由大至小依次为 Mg^{2+} 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Na^+ 、 Cl^- ,其他种类对离子的富集系数由大至小均依次为 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 、 Cl^- 。无瓣海桑和海桑的 $chl a$ 、 $chl b$ 和总叶绿素含量差异不显著,但均高于其他种类;供试种类的 $chl a/chl b$ 比值均约为3,可能与海桑属植物为阳生植物有关。无瓣海桑的 P_n 、 Tr 和 G_s 均最高,而杯萼海桑的 P_n 、 Tr 和 G_s 均最低,但6种植物的 C_i 无明显差异。供试种类的 F_v/F_m 、 qP 、 ETR 和 Φ_{psII} 均无显著差异,仅部分种类间的 NPQ 差异显著。无瓣海桑叶片中 SOD 、 CAT 和 POD 活性均显著高于其他种类,但 O_2^- 产生速率最低;而卵叶海桑叶片中 O_2^- 产生速率最高,其 APX 活性也均显著高于其他种类。相关性分析结果表明:供试6种植物叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量与 P_n 、 qP 、 Φ_{psII} 和 ETR 负相关,与 NPQ 及 SOD 、 CAT 、 APX 和 POD 活性正相关。其中, Na^+ 含量与 qP 、 Φ_{psII} 、 ETR 和 SOD 活性极显著相关,与 NPQ 和 CAT 活性显著相关; Cl^- 含量与 SOD 活性极显著相关,与 qP 、 Φ_{psII} 和 ETR 显著相关。研究结果表明:供试海桑属植物对高盐生境有不同的耐性机制,其中,海桑和拟海桑通过拒吸 Na^+ 和 Cl^- 抵御盐胁迫的伤害;供试6种植物对海岸潮间带生境的适应性有明显差异,无瓣海桑最适宜在此生境中生长。

关键词:海桑属;离子积累;光合参数;叶绿素荧光参数;抗氧化酶活性;相关性分析

中图分类号: Q945.11; Q946.91; Q948.113 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2014)03-0015-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2014.03.03

Analyses on ion accumulation, photosynthetic and antioxidant capacities and their correlations of mangrove plants in *Sonneratia* LI Shichuan¹, LI Niya^{2a,2b,①}, LIU Qiang^{2a}, CHEN Jian^{2a,2b}, XIANG Min^{2b}, WANG Yongdan^{2b} (1. Administration Bureau of Dongzhai Harbor National Nature Reserve, Haikou 571129, China; 2. Hainan Normal University: a. Key Laboratory for Tropical Animal and Plant Ecology Co-established by Hainan Province and the Ministry of Education, b. College of Life Sciences, Haikou 571158, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2014, 23(3): 15-23

Abstract: Taking mangrove plants of *Sonneratia apetala* Buch.-Ham., *S. caseolaris* (Linn.) Engl., *S. alba* Smith, *S. ovata* Backer, *S. × gulngai* N. C. Duke et B. R. Jackes and *S. × hainanensis* W. C. Ko et al. in *Sonneratia* Linn. f. as investigation objects, differences in ion content in rhizosphere soil and

收稿日期: 2013-11-19

基金项目: 海南省自然科学基金资助项目(211016); 国家自然科学基金资助项目(31160150); 国家“十二五”科技支撑计划项目(2012BAC18B04)

作者简介: 李诗川(1970—),男,海南海口人,本科,助理工程师,主要从事红树林生态系统的研究。

①通信作者 E-mail: liniya@vip.sina.com

leaf and differences in photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content, antioxidant enzyme activity and O_2^- production rate in leaf were compared, and correlations of Na^+ and Cl^- contents in leaf with some physiological and biochemical indexes were analyzed. The comparison results show that K^+ content in leaf of *S. caseolaris* and *S. × gulngai* is the highest and Na^+ and Cl^- contents in their leaf are significantly lower than those of other species, but Na^+ and Cl^- contents in their rhizosphere soil are higher. In these six species, enrichment coefficient of leaf to Cl^- is lower than 1 only in *S. caseolaris*, while that of leaf to K^+ , Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} and Mg^{2+} in all species are higher than 1. Order of enrichment coefficient of *S. apetala* to ions from big to small is Mg^{2+} , K^+ , Ca^{2+} , Na^+ , Cl^- , while that of other species is K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , Cl^- . Differences in *chl a*, *chl b* and total chlorophyll contents between *S. apetala* and *S. caseolaris* are not significant but are higher than those of other species. Ratios of *chl a*/*chl b* of all species all are about 3, it may be related to *Sonneratia* species belonging to heliophyte. Pn, Tr and Gs of *S. apetala* all are the highest, while those of *S. alba* all are the lowest, but there is no obvious difference in Ci among all species. There is no significant difference in F_v/F_m , qP , ETR and Φ_{PSII} among all species, there is significant difference only in NPQ among some species. SOD, CAT and POD activities in leaf of *S. apetala* all are significantly higher than those of other species, but its O_2^- production rate is the lowest; while O_2^- production rate of *S. ovata* is the highest, and its APX activity is also significantly higher than that of other species. The correlation analysis results show that Na^+ and Cl^- contents in leaf of six species are negative correlated to Pn, qP , Φ_{PSII} and ETR, and positive correlated to NPQ and SOD, CAT, APX and POD activities. In which, Na^+ content is extremely significantly correlated to qP , Φ_{PSII} , ETR and SOD activity, and significantly correlated to NPQ and CAT activity; Cl^- content is extremely significantly correlated to SOD activity, and significantly correlated to qP , Φ_{PSII} and ETR. The research results show that there are different tolerant mechanisms of tested *Sonneratia* species to high salt habitat, in which, *S. caseolaris* and *S. × gulngai* can resist damage of salt stress through refusing to absorb Na^+ and Cl^- . There are obvious differences in adaptability of six tested species to coast intertidal zone habitat, and *S. apetala* is the most suitable to grow in this habitat.

Key words: *Sonneratia* Linn. f.; ion accumulation; photosynthetic parameter; chlorophyll fluorescence parameter; antioxidant enzyme activity; correlation analysis

红树植物(mangrove)是一类盐生植物或耐盐植物,其生境中的土壤基质不但盐度较高而且还受到高盐海水的周期性浸渍,致使其生境在结构和功能上既不同于陆地的生态系统也不同于海洋生态系统,因而红树植物在海陆边缘生态系统的自然生态平衡中有特殊作用^[1]。

海桑属(*Sonneratia* Linn. f.)的红树植物主要分布于印度洋和太平洋西部南北回归线之间的热带大陆沿岸及岛屿上。该属在中国有 3 种 2 杂交种,分别为海桑[*S. caseolaris* (Linn.) Engl.]、杯萼海桑(*S. alba* Smith)、卵叶海桑(*S. ovata* Backer)、海南海桑(*S. × hainanensis* W. C. Ko et al.)和拟海桑(*S. × gulngai* N. C. Duke et B. R. Jackes),均属于嗜热窄布种,开发程度较低;中国于 1985 年从孟加拉国引种无瓣海桑(*S. apetala* Buch.-Ham.)^[2],该种属于嗜热广布种^[3],目前已在广东沿海及海南的东寨港国家级自然保护区内有大面积分布^[4]。海桑属红树植物属于典型的非胎生红树,没有胎生胚轴,但生命力很强,对潮间带

环境有较强的适应性,为红树林海岸先锋树种^[5],是红树林海岸生态系统恢复的重要树种资源。

野外观察结果^[6]显示:海南省文昌清澜港自然分布有 5 种海桑属红树植物,但它们并不是集中分布,而是各自分布在不同地点,其空间分布呈现从下游到上游以及从低潮带到高潮带的双重分布格局,这一分布格局的成因及影响因素至今未知。迄今为止,对海桑属红树植物遗传多样性^[7-8]、群落结构^[9]、次生木质部形态特征^[10]、叶片结构及其生态适应性^[11]以及形态解剖特征^[12]等方面已有较多的研究,但从生理生化角度综合研究海桑属红树植物对生境适应性的研究报道则较为少见。

在研究显胎生红树种类秋茄[*Kandelia candel* (Linn.) Druce]和木榄[*Bruguiera gymnorhiza* (Linn.) Savigny]耐盐性的生理生化机制^[13-15]的基础上,作者对海南岛分布的 6 种海桑属红树植物的净光合速率、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性等生理生化指标进行了测定,同时分析了其叶及根际土壤中部分无机离

子(包括 Cl^- 、 Na^+ 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+})的含量,比较了海桑属植物对根际土壤中 Na^+ 和 Cl^- 的吸收状况以及叶中离子积累对其光合和抗氧化能力的影响,并对叶中 Na^+ 和 Cl^- 含量与其净光合速率、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的相关性进行了分析,以期揭示海桑属红树植物的耐盐机制,探讨其分布差异的成因,为进一步了解海桑属红树植物对生境的适应性及其耐盐机制提供基础研究数据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试杯萼海桑、海桑、卵叶海桑、拟海桑、海南海桑及无瓣海桑样株均生长在海南省东寨港国家级红树林自然保护区内,地理坐标为北纬 $19^{\circ}51'$ ~ $20^{\circ}01'$ 、东经 $110^{\circ}32'$ ~ $110^{\circ}55'$ 。

各树种随机选取 3 株样株,分别采集树冠外围向阳面完全展开且完整的成熟叶片 20 ~ 40 片,立即带回室内;经蒸馏水清洗干净后,将叶片置于 105°C 条件下杀青 10 min,再置于 80°C 烘箱中烘干至恒质量并粉碎;干燥粉末贮存于磨口瓶中,用于无机离子含量测定。同时,采集 6 种植物的叶片并立即放入液氮中,带回实验室后置于 -75°C 低温冰箱中贮藏,用于抗氧化酶活性和活性氧(O_2^-)产生速率的测定。另外,在采集叶片样品的同时采集样株根际 20 ~ 30 cm 土层的土壤样品,经风干后磨碎,过 100 目筛,备用。

1.2 方法

1.2.1 根际土壤及叶片中离子含量测定 参照文献[16]的方法,每种植物根际土壤样品各取 3 份,每份 10 g,用去离子水浸提土样中的 Cl^- 、 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 。参照文献[17]的方法提取叶片中的 Cl^- 、 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} ,具体流程为:精确称取各种类的叶片干粉 3 份,每份 0.5 g,加入 $1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{HNO}_3$ 溶液 25 mL,置于 95°C ~ 100°C 水浴中保温 12 h,冷却后研磨残渣并浸提过夜,抽滤,残渣用去离子水重复提取 3 次,合并滤液并定容至 50 mL,所得溶液即可用于叶片离子含量的测定。

参照文献[16-17]、采用 AASnovAA 350 原子吸收光谱仪(德国耶拿公司)测定叶片及土壤提取液中 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的含量;参照文献[16]、采用 AgNO_3 滴定法测定土壤中的 Cl^- 含量;参照文献[17]、采用 AgNO_3 反滴定法测定叶片中的 Cl^- 含量。

1.2.2 叶片光合参数和叶绿素荧光参数测定 各种类均选择 3 株样株,用 LI-6400 便携式光合测定仪(美国 LI-COR 公司)直接测定各样株树干外围向阳面叶片的光合参数;采用仪器自带光源,光量子通量密度为 $(1\ 000\pm 5)\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;每一样株重复测定 6 次。

用 PAM-2500 便携式调制叶绿素荧光仪(德国 WALZ 公司)直接测定各样株树干外围向阳面叶片的叶绿素荧光参数;测定前,叶片需暗适应 20 min。照射小于 $0.5\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的测量光以检测初始荧光产量(F_0);再照射 $2\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和脉冲以检测最大荧光产量(F_{max});持续照射 5 min 的 $110\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光化光以诱导荧光动力学反应,并每隔 20 s 进行 1 次饱和脉冲照射,测量光适应下的最大荧光产量(F'_{max})。记录充分暗适应时 PS II 最大光合量子产量(F_v/F_m)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)、PS II 实际光合量子产量(Φ_{PSII})以及 PS II 的表观光合电子传递速率(ETR)。

1.2.3 叶绿素含量测定 在每一样株上分别采集与上述指标测定同叶位的叶片,清洁表面灰尘后置于低温下带回实验室,并参照文献[18]的方法测定叶绿素含量。

1.2.4 抗氧化酶活性及 O_2^- 产生速率测定 每种类各称取叶片 3 份(视为 3 次重复),每份 0.3 g,于液氮中研磨至粉末状;加入 1.5 mL 预冷的酶蛋白提取液[含 $50\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{PBS-K}$ (pH 7.0)、 $1\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{EDTA}$ 和质量体积分数 1% PVP],匀浆,于 4°C 、 $12\ 000\ \text{g}$ 离心 20 min;上清液用于超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化物酶(POD)活性以及 O_2^- 产生速率的测定。采用氮蓝四唑法^[19]测定 SOD 活性;采用紫外吸收法^[20]测定 CAT 活性;在提取缓冲液中加入 $1\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 抗坏血酸(AsA),并参照文献[21-22]的方法测定 APX 活性;采用愈创木酚法^[23]测定 POD 活性;参照文献[24]的方法测定 O_2^- 产生速率。参照文献[25]的方法测定蛋白质含量,以小牛血清白蛋白(美国 Sigma 公司)为标准蛋白。

1.3 数据处理及统计分析

参照文献[26]计算各离子的富集系数,计算公式为:富集系数=植物体内某一离子的含量/土壤中该离子的含量。采用 SPSS 19.0 统计分析软件对相关实验数据进行单因素方差分析,并选用 Student-

Newman-Keuls 法检验各组数据平均值的差异显著性;采用 Pearson 法对叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量与净光合速率、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的相关性进行分析。

2 结果和分析

2.1 根际土壤和叶片中离子含量的比较

2.1.1 根际土壤中离子含量的比较 供试 6 种海桑属植物根际土壤中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量的测定结果见表 1。从测定结果看,6 种海桑属植物根际土壤中的 Cl^- 含量均最高、 Na^+ 含量次之、 K^+ 含量最低(无瓣海桑除外);除无瓣海桑根际土壤外,其他 5 种植物的根际土壤中 Mg^{2+} 含量也较高。在供试的 6 种植物中,海桑的根际土壤中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量均显著高于其他 5 种植物;而无瓣海桑根际土壤中各离子含量均最低(Ca^{2+} 含量除外),其中 K^+ 和 Mg^{2+} 含量的差异达到显著水平;海桑根际土壤中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量分别是无瓣海桑根际土壤中相应离子含量的 2.5、4.0、3.7、2.2 和 10.7 倍。

2.1.2 叶片中离子含量的比较 供试 6 种海桑属植

物叶片中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量的测定结果见表 2。从测定结果看,无瓣海桑、海南海桑、卵叶海桑和杯萼海桑叶片中 Cl^- 含量均最高、 Na^+ 含量次之,而海桑和拟海桑叶片中 K^+ 含量最高、 Cl^- 和 Na^+ 含量较低;各种类叶片中 Cl^- 含量均高于 Na^+ 含量。在供试的 6 种植物中,海南海桑叶片中 Cl^- 含量最高、 Na^+ 含量也较高,而拟海桑叶片中的 Na^+ 和 Cl^- 含量则最低;无瓣海桑叶片中 Na^+ 、 Cl^- 及 Ca^{2+} 含量与杯萼海桑叶片相近,但杯萼海桑叶中 K^+ 含量较高,而无瓣海桑叶中 Mg^{2+} 较高。

2.1.3 富集系数比较 供试 6 种海桑属植物叶片对 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的富集系数见表 3。从统计结果看,供试 6 种植物中,仅海桑对土壤中 Cl^- 的富集系数小于 1,其他 5 种植物对 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 以及海桑对 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 的富集系数均大于 1。并且,海桑、海南海桑、拟海桑、卵叶海桑和杯萼海桑对 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 富集能力的大小次序相同,按照富集系数由大至小均依次排序为 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Na^+ 、 Cl^- ;而无瓣海桑对各离子富集能力与其他 5 种植物有明显差异,按照富集系数由大至小依次排序为 Mg^{2+} 、 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Na^+ 、 Cl^- 。无瓣海桑对土壤中

表 1 6 种海桑属植物根际土壤中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量的比较 ($\bar{X} \pm \text{SD}$)¹⁾

Table 1 Comparison on contents of K^+ , Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} and Mg^{2+} in rhizosphere soil of six species in *Sonneratia* Linn. f. ($\bar{X} \pm \text{SD}$)¹⁾

种类 Species	离子含量/g · kg ⁻¹ Ion content				
	K^+	Na^+	Cl^-	Ca^{2+}	Mg^{2+}
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	0.24±0.01e	2.84±0.23d	4.76±0.44d	0.46±0.02c	0.13±0.01d
海桑 <i>S. caseparis</i>	0.60±0.00a	11.39±0.53a	17.54±0.61a	0.99±0.06a	1.39±0.18a
海南海桑 <i>S. × hainanensis</i>	0.40±0.03c	4.00±0.33c	6.82±0.64c	0.49±0.04c	0.57±0.11c
拟海桑 <i>S. × gulgai</i>	0.34±0.06d	4.83±0.12b	7.46±0.37c	0.58±0.02b	0.97±0.04b
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	0.49±0.02b	5.22±0.09b	8.66±0.33b	0.60±0.02b	0.83±0.14b
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	0.30±0.01d	3.12±0.22d	5.47±0.54d	0.41±0.07c	0.57±0.07c

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

表 2 6 种海桑属植物叶片中 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 含量的比较 ($\bar{X} \pm \text{SD}$)¹⁾

Table 2 Comparison on contents of K^+ , Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} and Mg^{2+} in leaf of six species in *Sonneratia* Linn. f. ($\bar{X} \pm \text{SD}$)¹⁾

种类 Species	离子含量/g · kg ⁻¹ Ion content				
	K^+	Na^+	Cl^-	Ca^{2+}	Mg^{2+}
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	8.70±0.41d	25.63±1.08a	31.51±4.37a	12.23±0.12b	7.85±0.21a
海桑 <i>S. caseparis</i>	17.85±0.49c	14.00±0.28d	15.09±0.89c	5.69±0.20d	4.85±0.13d
海南海桑 <i>S. × hainanensis</i>	22.05±1.44b	22.52±1.57b	32.39±2.47a	9.94±0.82c	5.71±0.43c
拟海桑 <i>S. × gulgai</i>	27.83±1.06a	7.08±0.25e	10.21±0.44d	14.33±1.47a	5.67±0.26c
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	17.02±0.23c	18.24±0.73c	21.60±2.95b	13.91±0.25a	6.80±0.15b
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	21.54±1.20b	23.39±1.57b	31.80±0.26a	11.93±0.38b	6.74±0.37b

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

表3 6种海桑属植物叶片对 K^+ 、 Na^+ 、 Cl^- 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 富集系数的比较($\bar{X}\pm SD$)¹⁾
 Table 3 Comparison on enrichment coefficients of K^+ , Na^+ , Cl^- , Ca^{2+} and Mg^{2+} in leaf of six species in *Sonneratia* Linn. f. ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

种类 Species	各离子的富集系数 Enrichment coefficient of different ions				
	K^+	Na^+	Cl^-	Ca^{2+}	Mg^{2+}
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	36.37±2.53d	9.05±0.39a	6.61±0.48a	26.83±0.83ab	60.74±5.92a
海桑 <i>S. caseplaris</i>	29.63±0.74d	1.23±0.07e	0.86±0.03e	5.78±0.54d	3.52±0.43c
海南海桑 <i>S. × hainanensis</i>	56.00±4.61c	5.64±0.07c	4.77±0.38c	20.42±0.31c	10.32±2.10b
拟海桑 <i>S. × gulgai</i>	83.80±13.03a	1.47±0.09e	1.37±0.12e	24.83±1.75b	5.86±0.21bc
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	35.01±0.88d	3.50±0.20d	2.49±0.31d	23.19±1.06bc	8.36±1.28bc
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	71.56±4.27b	7.54±1.02b	5.86±0.62b	29.58±4.34a	12.07±2.04b

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P<0.05$).

Na^+ 、 Cl^- 和 Mg^{2+} 的富集能力均显著高于其他5种植物,尤其是对 Mg^{2+} 的富集作用非常强;而海桑对土壤中5种离子的富集系数均明显低于其他5种供试红树植物。

海南海桑和拟海桑根际土壤中 Cl^- 含量的差异不显著($P>0.05$),但二者叶片中 Cl^- 含量差异显著($P<0.05$),拟海桑叶片中 Cl^- 含量显著低于海南海桑,说明拟海桑根系对土壤中的 Cl^- 有选择性吸收能力,从而保持体内 Cl^- 含量处于较低水平。另外,拟海桑叶片中 Na^+ 含量在供试的6种海桑属植物中也最低,但其叶片中 K^+ 含量则最高(表2),并且该种对土壤中

K^+ 的富集系数也极高(达到83.80),表明拟海桑可大量富集 K^+ ,以减少对土壤中 Na^+ 的吸收。

2.2 叶片中叶绿素含量的比较

供试6种海桑属植物叶片中叶绿素含量的测定结果见表4。

统计结果显示:无瓣海桑和海桑叶片的总叶绿素、叶绿素a和叶绿素b含量相近,彼此间的差异均不显著,但均高于其他4种海桑属植物并与拟海桑、卵叶海桑和杯萼海桑间的差异显著。6种海桑属植物叶绿素a/b比值均在3左右,可能与海桑属植物属于阳生植物有关。

表4 6种海桑属植物叶片叶绿素含量的比较($\bar{X}\pm SD$)¹⁾
 Table 4 Comparison on chlorophyll content in leaf of six species in *Sonneratia* Linn. f. ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

种类 Species	叶绿素含量/ $mg \cdot g^{-1}$ Chlorophyll content			chl a/chl b
	chl a	chl b	总计 Total	
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	1.18±0.22a	0.40±0.05a	1.58±0.27a	2.98±0.20b
海桑 <i>S. caseplaris</i>	1.28±0.06a	0.38±0.01a	1.67±0.07a	3.37±0.11ab
海南海桑 <i>S. × hainanensis</i>	0.95±0.03a	0.34±0.06ab	1.29±0.08b	2.82±0.41b
拟海桑 <i>S. × gulgai</i>	0.97±0.00b	0.29±0.01bc	1.26±0.02b	3.32±0.77ab
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	0.74±0.05c	0.23±0.05cd	0.97±0.10c	3.26±0.56ab
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	0.78±0.01c	0.21±0.00d	0.98±0.00c	3.77±0.10a

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P<0.05$).

2.3 叶片光合参数的比较

供试6种海桑属植物叶片光合参数的测定结果见表5。统计结果显示:无瓣海桑叶片的净光合速率(P_n)最高,为 $12.23 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,其次是海桑,二者间差异不显著;但它们与其他4种海桑属植物叶片的 P_n 有显著差异;杯萼海桑叶片 P_n 最低,为 $5.18 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,仅约为无瓣海桑和海桑叶片 P_n 的50%。6种海桑属植物叶片蒸腾速率(Tr)的变化趋势与 P_n 相似,无瓣海桑和海桑叶片的 Tr 均高于其他

4种海桑属植物,且总体上差异显著;供试6种植物中,杯萼海桑叶片 Tr 最低。无瓣海桑叶片气孔导度(G_s)最高,而杯萼海桑叶片 G_s 最低,且二者间差异显著;但无瓣海桑与其他4种海桑属植物的叶片 G_s 无显著差异。供试6种植物中,海南海桑叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)最高、海桑叶片 C_i 最低,但供试6种植物间叶片 C_i 无显著差异。

2.4 叶片叶绿素荧光参数的比较

供试6种海桑属植物叶片叶绿素荧光参数的测

定结果见表 6。测定结果显示:供试 6 种植物的 PS II 最大光合量子产量 (F_v/F_m)、光化学淬灭系数 (qP)、PS II 实际光合量子产量 (Φ_{PSII}) 和 PS II 表观光合电子传递速率 (ETR) 均无显著差异,部分种类间仅非光化学淬灭系数 (NPQ) 存在显著差异。无瓣海桑和海桑的 F_v/F_m 相同,且均略高于其他 4 种海桑属植物;拟海桑和卵叶海桑的 F_v/F_m 也相同,但在 6 种植物中最

低。拟海桑的 qP 在 6 种植物中最高,而无瓣海桑的 qP 则最低。卵叶海桑的 NPQ 最高,而拟海桑的 NPQ 最低且与其他 5 种植物间差异显著,此外,拟海桑的 Φ_{PSII} 和 ETR 也均高于供试的其他 5 种植物。表明拟海桑的光反应强于其他 5 种植物,但其净光合速率却低于无瓣海桑和海桑,说明拟海桑光合作用中的暗反应比较弱。

表 5 6 种海桑属植物叶片光合参数的比较 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 5 Comparison on photosynthetic parameters in leaf of six species in *Sonneratia* Linn. f. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

种类 Species	净光合	蒸腾	气孔	胞间 CO ₂
	速率/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Net photosynthetic rate	速率/ $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Transpiration rate	导度/ $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Stomatal conductance	浓度/ $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ Intercellular CO ₂ concentration
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	12.23±2.29a	3.86±0.18a	0.21±0.02a	245.09±31.36a
海桑 <i>S. caseolaris</i>	11.98±0.24a	3.45±0.50a	0.20±0.03a	236.57±11.72a
海南海桑 <i>S. × hainanensis</i>	6.42±0.35b	2.56±0.01bc	0.18±0.00a	296.68±3.78a
拟海桑 <i>S. × gulgai</i>	8.32±0.23b	3.12±0.18ab	0.18±0.01a	286.20±1.61a
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	6.66±0.86b	2.09±0.08c	0.14±0.00ab	277.55±6.02a
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	5.18±0.61b	1.93±0.28c	0.11±0.03b	278.11±25.46a

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

表 6 6 种海桑属植物叶片叶绿素荧光参数的比较 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 6 Comparison on chlorophyll fluorescence parameters in leaf of six species in *Sonneratia* Linn. f. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

种类 Species	F_v/F_m	qP	NPQ	Φ_{PSII}	ETR
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	0.82±0.00a	0.71±0.06a	0.86±0.19ab	0.51±0.06a	21.67±2.31a
海桑 <i>S. caseolaris</i>	0.82±0.01a	0.82±0.12a	0.92±0.17ab	0.58±0.08a	24.33±3.21a
海南海桑 <i>S. × hainanensis</i>	0.81±0.01a	0.80±0.05a	0.75±0.06b	0.57±0.03a	24.00±1.00a
拟海桑 <i>S. × gulgai</i>	0.80±0.02a	0.89±0.01a	0.26±0.07c	0.65±0.02a	27.00±1.41a
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	0.80±0.00a	0.77±0.05a	1.21±0.14a	0.50±0.04a	21.00±2.00a
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	0.81±0.01a	0.79±0.07a	1.01±0.16ab	0.54±0.06a	22.67±2.31a

¹⁾ F_v/F_m : PS II 最大光合量子产量 The maximum photosynthetic quantum yield of PS II; qP : 光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient; NPQ: 非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient; Φ_{PSII} : PS II 实际光合量子产量 Actual photosynthetic quantum yield of PS II; ETR: PS II 表观光合电子传递速率 Apparent photosynthetic electron transport rate of PS II. 同列中不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

2.5 叶片抗氧化酶活性及 O₂⁻ 产生速率的比较

供试 6 种海桑属植物叶片超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 和过氧化物酶 (POD) 活性及 O₂⁻ 产生速率的测定结果见表 7。统计结果显示:无瓣海桑的 SOD 和 CAT 活性均显著高于其他 5 种供试植物,其中,无瓣海桑的 SOD 活性分别是卵叶海桑和拟海桑的 6.6 和 7.6 倍,其 CAT 活性分别是卵叶海桑和拟海桑 2.0 和 1.9 倍。卵叶海桑的 APX 活性显著高于其他 5 种植物,而海桑的 APX 活性则最低,前者的 APX 活性是后者的 19.4 倍。无瓣海桑和卵叶海桑的 POD 活性均显著高于其他 4 种供试植物,而拟海桑和杯萼海桑的

POD 活性则较低,但与海桑和海南海桑的 POD 活性无显著差异。卵叶海桑的 O₂⁻ 产生速率显著高于其他 5 种供试植物,分别是杯萼海桑、海桑、拟海桑和海南海桑的 1.7、2.3、2.3 和 48.0 倍;而无瓣海桑的 O₂⁻ 产生速率的具体数值并未测出。

2.6 叶片中 Na⁺ 和 Cl⁻ 含量与部分生理生化指标的相关性分析

采用 Pearson 法对供试 6 种海桑属植物叶片中 Na⁺ 和 Cl⁻ 含量与净光合速率 (Pn)、叶绿素荧光参数 (包括 qP 、NPQ、 Φ_{PSII} 和 ETR) 及抗氧化酶活性 (包括 SOD、CAT、APX 和 POD 活性) 的相关性进行分析,相关系数见表 8。由表 8 可以看出:供试海桑属植物叶

片中的 Na^+ 和 Cl^- 含量与 Pn 、 $q\text{P}$ 、 Φ_{PSII} 和 ETR 呈负相关,与 NPQ 以及 SOD、CAT、APX 和 POD 活性均呈正相关;其中, Na^+ 含量与 $q\text{P}$ 、 Φ_{PSII} 、ETR 和 SOD 活性的相关性达极显著水平,与 NPQ 和 CAT 活性的相关性达显著水平; Cl^- 含量与 $q\text{P}$ 、 Φ_{PSII} 和 ETR 的相关性达显著水平,与 SOD 活性的相关性达极显著水平。

表7 6种海桑属植物叶片中的抗氧化酶活性及 O_2^- 产生速率的比较 ($\bar{X} \pm \text{SD}$)¹⁾

Table 7 Comparison on activity of antioxidant enzymes and O_2^- production rate in leaf of six species in *Sonneratia* Linn. f. ($\bar{X} \pm \text{SD}$)¹⁾

种类 Species	酶活性/ $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ Enzyme activity				O_2^- 产生 速率/ $\text{nmol} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ O_2^- production rate
	SOD	CAT	APX	POD	
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	256.20 \pm 12.76a	39.86 \pm 5.98a	33.79 \pm 3.74c	40.25 \pm 1.88a	—
海桑 <i>S. caseolaris</i>	55.27 \pm 1.79d	20.52 \pm 0.35b	9.06 \pm 0.44d	5.41 \pm 0.13c	0.41 \pm 0.01c
海南海桑 <i>S. × hainanensis</i>	90.34 \pm 1.60b	18.56 \pm 0.54b	51.49 \pm 6.31b	5.18 \pm 1.56c	0.02 \pm 0.00d
拟海桑 <i>S. × gulngai</i>	33.72 \pm 2.05e	20.96 \pm 1.64b	14.07 \pm 0.74d	2.39 \pm 0.49c	0.42 \pm 0.11c
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	38.82 \pm 0.56e	19.79 \pm 2.74b	175.97 \pm 11.79a	34.65 \pm 5.24b	0.96 \pm 0.05a
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	71.09 \pm 2.58c	27.92 \pm 8.25b	14.41 \pm 1.74d	2.55 \pm 0.68c	0.58 \pm 0.06b

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$). —: 未测出 Undetected.

表8 6种海桑属植物叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量与净光合速率、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的相关系数¹⁾

Table 8 Correlation coefficient of Na^+ and Cl^- contents with net photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activity in leaf of six species in *Sonneratia* Linn. f.¹⁾

离子含量 Ion content	相关系数 Correlation coefficient								
	Pn	$q\text{P}$	NPQ	Φ_{PSII}	ETR	SOD	CAT	APX	POD
Na^+	-0.026	-0.678**	0.579*	-0.643**	-0.625**	0.688**	0.527*	0.124	0.422
Cl^-	-0.175	-0.554*	0.423	-0.508*	-0.492*	0.607**	0.410	0.050	0.239

¹⁾ Pn: 净光合速率 Net photosynthetic rate; $q\text{P}$: 光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient; NPQ: 非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient; Φ_{PSII} : PS II 实际光合量子产量 Actual photosynthetic quantum yield of PS II; ETR: PS II 表观光合电子传递速率 Apparent photosynthetic electron transport rate of PS II; SOD: 超氧化物歧化酶活性 Activity of superoxide dismutase; CAT: 过氧化氢酶活性 Activity of catalase; APX: 抗坏血酸过氧化物酶活性 Activity of ascorbate peroxidase; POD: 过氧化物酶活性 Activity of peroxidase. **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$.

3 讨论和结论

武传兰等^[27]对2个杨树(*Populus* spp.)品系扦插苗的研究结果表明:在NaCl胁迫条件下,“南杨2号”各器官的 Na^+ 和 Cl^- 含量以及 Na^+/K^+ 比值的增幅均低于“南杨1号”,据此认为“南杨2号”具有更强的维持离子平衡的能力,耐盐性也优于“南杨1号”。从6种海桑属植物叶片对离子积累状况的分析结果看:无瓣海桑、杯萼海桑、海南海桑和卵叶海桑叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量显著高于海桑和拟海桑,它们的 Na^+/K^+ 比值也明显高于后2种植物;此外,拟海桑和海桑叶片中均可富集 K^+ ,以减少植株对 Na^+ 的吸收。表明拟海桑和海桑对盐生环境的适应性在一定程度上与其维持 Na^+/K^+ 比值平衡的能力有关;而无瓣海桑、杯萼海桑、海南海桑和卵叶海桑这4种红树植物主要通过积累盐分来抵御高盐生境引起的渗透胁迫。

在自然生境中,海桑属植物能够将叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量维持在一定水平,从而保持植物正常的光合能力。无瓣海桑和海桑的 Pn、Tr 和 G_s 均高于其他4种海桑属植物,表明这2种红树植物具有一定的耐盐性。有研究^[28]表明,随着 Na^+ 含量的增加,桑树(*Morus alba* Linn.)叶片的气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)、净光合速率(Pn)、PS II 实际光化学效率(PS II 实际光合量子产量, Φ_{PSII})、PS II 表观光合电子传递速率(ETR)和光化学淬灭系数($q\text{P}$)均明显降低,而非光化学淬灭系数却增加^[27]。本实验中,卵叶海桑和杯萼海桑的 Pn、Tr 和 G_s 均低于其他4种海桑属植物,而非光化学淬灭系数(NPQ)却高于其他4种海桑属植物,表明 Na^+ 和 Cl^- 含量增加会加剧叶片中叶绿素的非光化学淬灭反应,这也是盐生植物适应环境的自我调节机制之一。供试6种海桑属植物叶片中 Na^+ 和 Cl^- 含量与4种抗氧化酶活性均呈正相关,说明对于

具有吸盐性的红树植物而言,当植株体内积累的 Na^+ 和 Cl^- 达到一定水平时,可作为上调其体内抗氧化酶活性的信号,尤其是激活 SOD 的活性,有利于迅速清除体内产生的活性氧,以增加机体的抗氧化防御能力。在 NaCl 胁迫条件下,彰武松 (*Pinus densiflora* var. *zhangwuensis* S. J. Zhang et al.) 叶片中 CAT 活性是对照的 6~23 倍,大大提高了其清除体内过氧离子的能力^[29]。虽然无瓣海桑叶片中的 Na^+ 和 Cl^- 含量均显著高于其他 5 种海桑属植物,但其仍然能够保持高于其他 5 种海桑属植物的 Pn,并维持正常的 PS II 最大光合量子产量 (F_v/F_m),推测这可能与无瓣海桑叶片中较高的 SOD、CAT 和 POD 活性有关,使无瓣海桑的抗氧化防御能力高于其他海桑属植物。前人的研究结果^[30-31]显示:具有 5 a 树龄的无瓣海桑的树高和冠幅均大于其他海桑属植物的同龄植株,而且无瓣海桑的光合效率高于乡土红树植物。本实验结果显示:尽管无瓣海桑的 F_v/F_m 高于其他海桑属植物,但其 qP 、 Φ_{PSII} 和 ETR 均较低。由于 qP 、 Φ_{PSII} 和 ETR 指标反映了光合作用中光反应活性,因此推测无瓣海桑叶片 Pn 较高与暗反应的作用有关,也可能是由于无瓣海桑可能具有 C_4 光合途径,具体原因有待进一步实验研究。

无瓣海桑叶片的形态解剖特征表明该种最适于海岸潮间带的生长环境^[11-12];而海南海桑和卵叶海桑与无瓣海桑的遗传距离最小^[7],它们在各种生理生化特性上可能也会与无瓣海桑接近。本实验结果表明:无瓣海桑、海南海桑和卵叶海桑叶片对 Na^+ 和 Cl^- 的富集作用均高于海桑和拟海桑;无瓣海桑、海南海桑和卵叶海桑的 APX 活性显著高于其他海桑属植物;此外,无瓣海桑和海南海桑的 SOD 活性也显著高于其他海桑属植物,而这 2 种植物的 O_2^- 产生速率均低于其他海桑属植物。表明无瓣海桑、海南海桑和卵叶海桑具有内在的对盐生环境的生理适应能力。因而,可对海南海桑和卵叶海桑进行更为细致的耐盐性研究。

杯萼海桑可形成低潮带前缘的高大植物群落^[32];而且杯萼海桑相对较为独立^[32],是海桑属耐盐性最强的红树种类^[10];此外,杯萼海桑叶片的气孔数少于其他海桑属红树植物^[11]。本实验结果表明:杯萼海桑的 Gs 和 Pn 均低于供试的其他 5 种海桑属植物,而叶绿素 a/b 比值和 qP 却较高,表明在裸露的海岸潮间带生长的杯萼海桑能将吸收的大量光能以热

能的形式释放出来,这是其自我保护的表现。吴钿等^[11]的研究结果表明:与海南海桑、卵叶海桑、海桑和拟海桑相比,杯萼海桑的泌盐腺较大。本研究中,杯萼海桑对 Na^+ 和 Cl^- 的富集程度仅次于无瓣海桑,表明杯萼海桑可通过较大的泌盐腺将叶中的 Na^+ 和 Cl^- 排出体外,进而提高其机体的耐盐性。

海桑在自然界中的生态位与杯萼海桑完全不同,其生境为河岸和具有淤泥质潮水岸边区域^[32]。本研究中,海桑和拟海桑对 Na^+ 和 Cl^- 的富集程度均较低,表明这 2 种红树植物的根系具有拒盐能力,能保持体内盐含量处于较低水平,以维持植株较强的光反应。

对供试 6 种海桑属植物的地理分布、生态位和生理生态适应特征的分析结果表明,海桑属植物的种间分布范围不同、生理生态适应能力也具有明显差异。海桑属植物的形态解剖观察结果^[11]与本实验结果有吻合之处:海南海桑和卵叶海桑在某些形态特征上具有相似之处,且这 2 种植物均属于根系吸盐型红树,并在光合特性和抗氧化防御能力等方面具有类似的表现;海桑和拟海桑则属于根系拒盐型红树,抗氧化防御能力类似,也有近似的形态特征,但海桑的 Pn、Gs 和 NPQ 均高于拟海桑;杯萼海桑对土壤 Na^+ 和 Cl^- 的富集能力仅次于无瓣海桑,并能保持机体拥有较高的抗氧化防御能力和 NPQ,维持较低的 Pn,这也是杯萼海桑独立于其他海桑属生态位的特点;无瓣海桑具有特殊的形态结构和优异的生理生化特征,在海桑属红树植物中该种最适于海岸潮间带的生长环境,使外来的无瓣海桑可以在广东^[10]及海南^[4]沿海的部分区域大面积生长,与本土的红树植物产生一定的竞争态势。

参考文献:

- [1] 林 鹏. 中国红树林生态系[M]. 北京: 科学出版社, 1997: 1-8.
- [2] 王文卿, 王 瑁. 中国红树林[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 11-17.
- [3] 胡宏友, 陈顺洋, 王文卿, 等. 中国红树植物种质资源现状与苗木繁育关键技术[J]. 应用生态学报, 2012, 23(4): 939-946.
- [4] 秦卫华, 王 智, 徐网谷, 等. 海南省 3 个国家级自然保护区外来入侵植物的调查和分析[J]. 植物资源与环境学报, 2008, 17(2): 44-49.
- [5] DUKE N C, JACKES B R. A systematic revision of the mangrove genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae) in Australasia [J]. Blumea, 1987, 32: 277-302.
- [6] 汤燕娜. 非胎生红树植物的繁殖体发育过程及其潮间带分

- 布——以海桑属为例[D]. 厦门: 厦门大学生命科学学院, 2008: 12.
- [7] 周涵韬, 林 鹏. 海桑属红树植物遗传多样性和引种关系研究[J]. 海洋学报, 2002, 24(5): 98-106.
- [8] 李海生, 陈桂珠. 无瓣海桑引种种群遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 热带海洋学报, 2005, 24(4): 7-13.
- [9] 王 旭, 马宗耀, 杨 怀, 等. 海南东寨港无瓣海桑-海桑人工红树群落结构特征[J]. 热带作物学报, 2008, 29(3): 374-379.
- [10] 邓传远, 林 鹏, 郭素枝. 海桑属红树植物次生木质部解剖特征及其对潮间带生境的适应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(3): 392-399.
- [11] 吴 钿, 周 畅, 刘敏超, 等. 五种海桑属红树植物叶片的结构及其生态适应[J]. 广西植物, 2010, 30(4): 484-487.
- [12] 陈泽濂. 国产海桑属(*Sonneratia* Linn. f.)植物的形态解剖[J]. 热带亚热带植物学报, 1996, 4(2): 18-24.
- [13] LI N Y, CHEN S L, ZHOU X Y, et al. Effect of NaCl on photosynthesis, salt accumulation and ion compartmentation in two mangrove species, *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorrhiza* [J]. Aquatic Botany, 2008, 88: 303-310.
- [14] LI N Y, LI C Y, CHEN S L, et al. Abscisic acid, calmodulin response to short term and long term salinity and the relevance to NaCl-induced antioxidant defense in two mangrove species [J]. The Open Forest Science Journal, 2009, 2: 48-58.
- [15] LU Y J, LI N Y, SUN J, et al. Exogenous hydrogen peroxide, nitric oxide and calcium mediate root ion fluxes in two non-secretor mangrove species subjected to NaCl stress [J]. Tree Physiology, 2013, 33: 81-95.
- [16] CHEN S L, LI J K, FRITZ E, et al. Sodium and chloride distribution in roots and transport in three poplar genotypes under increasing NaCl stress [J]. Forest Ecology and Management, 2002, 168: 217-230.
- [17] CHEN S L, LI J K, WANG S S, et al. Salt, nutrient uptake and transport, and ABA of *Populus euphratica*: a hybrid in response to increasing soil NaCl [J]. Trees: Structure and Function, 2001, 15: 186-194.
- [18] 何斌源, 梁士楚, 凌俊文. 红树植物叶片叶绿素提取方法比较及其活体测定[J]. 广西科学院学报, 1993, 9(2): 77-81.
- [19] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants [J]. Plant Physiology, 1977, 59: 309-314.
- [20] JIANG M Y, ZHANG J H. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidative defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings [J]. Plant and Cell Physiology, 2001, 42: 1265-1273.
- [21] MISHRA N P, MISHRA R K, SINGHAL G S. Changes in the activities of anti-oxidant enzymes during exposure of intact wheat leaves to strong visible light at different temperatures in the presence of protein synthesis inhibitors [J]. Plant Physiology, 1993, 102: 903-910.
- [22] 沈文彪, 徐朗莱, 叶茂柄, 等. 抗坏血酸过氧化物酶活性测定的探讨[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(3): 203-205.
- [23] 陈 坚, 李妮亚, 刘 强, 等. 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, 2013, 37(5): 443-453.
- [24] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧物自由基与羟胺反应的定量关系 [J]. 植物生理学通讯, 1990, 29(6): 55-57.
- [25] BRADFORD M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. Analytical Biochemistry, 1976, 72: 248-254.
- [26] 胡恭任, 于瑞莲, 赵金秀, 等. 泉州湾洛阳江河口桐花树和秋茄红树植物中重金属元素的分布与富集特征[J]. 岩矿测试, 2010, 29(3): 236-240.
- [27] 武传兰, 隆小华, 梁明祥, 等. NaCl 胁迫对2个杨树品系扦插苗生长及体内离子含量和运输的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2013, 22(1): 63-69.
- [28] 张会慧, 张秀丽, 李 鑫, 等. NaCl 和 Na_2CO_3 胁迫对桑树幼苗生长和光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(3): 625-631.
- [29] 孟 鹏, 李玉灵, 张柏习. 盐碱胁迫下沙地彰武松和樟子松苗木生理特性[J]. 应用生态学报, 2013, 24(2): 359-365.
- [30] 钟才荣, 李诗川, 杨宇晨, 等. 红树植物拉关木的引种效果调查研究[J]. 福建林业科技, 2011, 38(3): 96-99.
- [31] 黄敏参, 杜晓娜, 廖蒙蒙, 等. 东南沿海潮间带防护林主要树种的光合特性及水分利用策略[J]. 生态学杂志, 2012, 31(12): 2996-3002.
- [32] 毛礼米, 李妮娅, 王 东, 等. 海桑属6种植物花粉形态兼化石花粉指南[J]. 古生物学报, 2009, 48(2): 254-267.

(责任编辑: 佟金凤)