

盐胁迫对木榄幼苗各器官热值、能量积累及分配的影响*

王文卿** 叶庆华 王笑梅 林鹏 (厦门大学生物学系, 厦门 361005)

【摘要】 研究了人工培养条件下基质盐度对红树植物木榄 (*Bruguiera gymnorhiza*) 幼苗的热值、干物质及能量积累的影响。结果表明,木榄幼苗干物质和能量的积累存在低盐促进和高盐抑制的现象,其最大值出现于盐度 $10\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 处;随基质盐度的提高,木榄幼苗的干物质和能量积累倾向于叶片及细根等光合作用场所和养分吸收器官,木榄幼苗各器官干重热值及去灰分热值有不同的变化规律,其中叶片热值的变化规律能较好地反映木榄幼苗抗盐性的变化情况。本文从能量学角度探讨了红树植物的抗盐生理生态。

关键词 红树林 木榄 盐胁迫 热值 能量

文章编号 1001-9332(2001)01-0008-05 **中图分类号** Q945 **文献标识码** A

Impact of substrate salinity on caloric value, energy accumulation and its distribution in various organs of *Bruguiera gymnorhiza* seedlings. WANG Wenqing, YE Qinghua, WANG Xiaomei, LIN Peng (Xiamen University, Xiamen 361005). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2001, 12(1): 8~12.

The study with artificial culture showed that the accumulation of dry matter and energy in *Bruguiera gymnorhiza* seedlings was promoted by low substrate salinity, but inhibited by high substrate salinity, which peaked at $10\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ substrate salinity. With the increase of substrate salinity, the dry matter and the energy tended to be allocated to the micro-roots and leaves, which are nutrient-absorbing organ and photosynthetic organ, respectively. With the increase of substrate salinity, the changes in caloric values were differed in various organs of *B. gymnorhiza* seedlings, and those in leaves could reflect the changes in the salt-resistance of the seedlings.

Key words Mangroves, *Bruguiera gymnorhiza*, Salt-stress, Caloric value, Energy.

1 引言

自 Long^[9] 首先对向日葵不同部位叶片热值测定以来,对生态系统各种物质的热值及其变化机制的研究日趋广泛。李意德等^[4]、林鹏等^[7]、由文辉等^[15] 对同一群落不同生活型个体热值的比较,孙国夫等^[12] 对不同生育期水稻叶片热值的研究,均发现植物组织热值(尤其是叶片的热值)与其光合、呼吸等多种生理活动有关。林光辉和林鹏^[5] 对红树植物秋茄 (*Kandelia candel*) 叶片热值随纬度及季节的变化规律有过较为详细的研究,并比较了不同盐度下自然生长的秋茄叶片的热值变化。但这些研究均侧重于自然生长的物种,其热值变化受多种因素的综合作用,对受控环境条件下植物热值的变化规律尚未见报道。孙国夫等^[12] 对水稻叶片热值研究后指出,植物组织热值变化的最重要意义在于热值能反映组织各种生命活动的变化和植物生长状况的差异;各种环境生长因子对植物生长的影响,可以从热值的变化上反映出来,热值可作为植物生长状况的一个有效指标。

红树林(mangroves)为自然分布于热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落,通常生长在港湾河口地区

的淤泥质滩涂上,是海滩特有的森林类型。由于红树植物长期生长于滨海盐渍生境,逐渐形成了独特的抗盐机制。近年来,许多学者从生长、光合、呼吸、水分代谢、养分动态及酶学等角度对其抗盐生理生态进行了多方面的研究,但还没有人从能量学角度研究红树植物的抗盐生理生态。受盐碱影响的植物的能量生产和利用,都与耐盐性密切相关^[7]。本文以典型的拒盐红树植物木榄 (*Bruguiera gymnorhiza*) 为研究对象,在人工栽培条件下研究基质盐度对木榄幼苗各器官热值及能量积累和分配的影响。

2 材料与方法

1996年6月选择发育良好,无病虫害,成熟度接近且长度、个体重量相近的木榄胚轴(平均长度 $16.43 \pm 1.38\text{cm}$, 平均鲜重 $17.06 \pm 0.99\text{g}$, 平均干重 $6.39 \pm 0.28\text{g}$, 采自福建九龙江口龙海市浮宫镇草埔头村的红树林引种园),于塑料盆中砂培,砂取自厦门港海滩,粒径 $1\sim 2\text{mm}$,经自来水反复浸泡冲洗后装入塑料网盆中,外面再套一不漏水的塑料盆。每盆砂重 5kg ,种植胚轴6根,浇以不同盐度的海水($0, 10, 20, 30, 40, 50\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$),

* 国家自然科学基金资助项目(39670135)。

** 通讯联系人。

1998-09-16 收稿, 1999-07-15 接受。

每盆培养液 2500ml,每处理 3 个重复.海水于高潮时取自厦门港,经 8 层纱布及活性炭过滤后测定其盐度,再用自来水和 NaCl 调配至所需盐度,用不加盐的自来水作为对照.玻璃温室中培养,每天补充适量的自来水以补充散失的水分,每隔 15d 更换 1 次培养液.培养 15 个月(1996 年 6 月~1997 年 9 月)后将各盆的根、茎、叶和胚轴等器官分开,其中根分为两类:直径 > 1mm 的为大根,直径 < 1mm 的为细根.各器官 105 °C 杀青 10min 后于 60 °C 烘干至恒重,称重,磨粉.

海水盐度测定采用 AgNO₃ 滴定法;植物样品热值采用 GR-3500 型氧弹式热量计(长沙仪器厂)测定,每样重复 2~3 次,重复间误差控制在 0.2kJ·g⁻¹以内;灰分含量采用干灰化法测定(550 °C,4h).

3 结 果

3.1 盐度对木榄幼苗生长和干物质分配的影响

盐度影响木榄幼苗干物质的积累,木榄幼苗总干重(不包括胚轴,下同)在基质盐度 10mg·g⁻¹时最高,达 8.07 ±0.76g/苗,当盐度大于 10mg·g⁻¹时,随基质盐度的提高,植株干重下降,盐度 50mg·g⁻¹时植株干重比盐度 10mg·g⁻¹时小 2.81 倍,也不到对照的 45%.盐度对各器官的干物质积累也有影响,大根、细根、茎及叶片的干物质积累均存在低盐促进和高盐抑制的现象,其最大值分别出现在盐度 10、10、10 和 30mg·g⁻¹处.其中大根的干重受盐度的影响最大,盐度 50mg·g⁻¹时大根干重还不到盐度 10mg·g⁻¹时 10%,而盐度对叶片干重的影响相对较小,盐度 50mg·g⁻¹时叶片干重和对照接近(表 1).

表 1 基质盐度对木榄幼苗的生长及干物质分配(%)的影响*

Table 1 Influence of substrate salinity on the distribution of dry matter in various fractions of *Bruguiera gymnorhiza* seedlings(g·ind.⁻¹)

盐度 Salinity(mg·g ⁻¹)	总重 Total weight	大根 Macro-root	细根 Micro-root	茎 Stem	叶 Leaf
0	4.74 ±0.58	2.43 ±0.34 (51.4 ±4.0)	0.40 ±0.07 (8.4 ±0.4)	0.84 ±0.09 (17.8 ±1.9)	1.07 ±0.22 (22.4 ±2.7)
10	8.07 ±0.76	3.59 ±0.39 (44.6 ±4.0)	1.30 ±0.08 (16.2 ±0.8)	1.00 ±0.31 (12.3 ±2.9)	2.17 ±0.32 (26.9 ±2.0)
20	7.17 ±0.69	2.85 ±0.37 (39.8 ±4.0)	1.20 ±0.12 (16.8 ±1.0)	0.93 ±0.09 (13.0 ±0.7)	2.18 ±0.34 (30.3 ±2.7)
30	6.77 ±0.56	2.27 ±0.18 (33.6 ±2.0)	1.24 ±0.10 (18.3 ±1.7)	0.84 ±0.11 (12.4 ±0.6)	3.42 ±0.28 (35.7 ±1.2)
40	3.80 ±0.43	0.83 ±0.16 (21.9 ±2.1)	0.73 ±0.08 (19.3 ±0.9)	0.53 ±0.07 (14.7 ±2.8)	1.64 ±0.13 (43.3 ±1.7)
50	2.12 ±0.26	0.36 ±0.04 (17.2 ±1.7)	0.38 ±0.07 (17.9 ±1.3)	0.34 ±0.03 (16.1 ±1.3)	1.03 ±0.15 (48.8 ±2.8)

* 括号内的数值为各器官干重占植株总重(不包括胚轴)的百分数. Figures in the brackets are the percentages of various organs to total weight of seedlings (not including the weight of hypocoty).

表 2 不同盐度条件下木榄幼苗各器官灰分含量的变化(%)

Table 2 Influence of substrate salinity on the ash contents in various organs of *Bruguiera gymnorhiza* seedlings

盐度 Salinity(mg·g ⁻¹)	大根 Macro-root	细根 Micro-root	胚轴 Hypocotyl	茎 Stem	叶 Leaf
0	6.14 ±0.78	11.25 ±2.02	4.54 ±0.34	8.15 ±0.40	10.35 ±0.82
10	8.00 ±3.00	19.18 ±3.06	6.04 ±1.36	8.27 ±3.43	13.26 ±1.36
20	8.20 ±3.29	18.07 ±2.80	7.22 ±2.70	9.30 ±0.69	11.56 ±1.49
30	11.36 ±3.44	18.52 ±2.49	9.76 ±2.18	9.39 ±0.33	13.21 ±0.52
40	11.50 ±2.97	17.88 ±1.64	8.24 ±1.29	10.10 ±2.24	15.00 ±0.16
50	14.28 ±0.82	18.03 ±1.37	9.23 ±1.58	16.30 ±5.35	14.84 ±1.63
平均 Average	9.91	17.16	7.51	10.25	13.04

随基质盐度的提高,大根干重占植株总干重的百分比显著下降($r = -0.9916, P < 0.01$),叶片干重百分比显著提高($r = 0.9923, P < 0.01$),细根干重百分比随基质盐度的提高而提高,但盐度超过 40mg·g⁻¹时又开始下降,相关分析表明,细根干重百分比与基质盐度呈二次相关($Y = -0.0079X^2 + 0.5630X + 9.3429, r = 0.9604, P < 0.01$),而茎干重先下降后提高.叶片和细根在植株总干重中的百分比由对照的 30.8%上升到盐度 50mg·g⁻¹处的 66.7%.由此可见,随基质盐度的提高,木榄幼苗的干物质积累倾向于叶片和细根等光合作用场所和养分吸收器官.

3.2 盐度对木榄幼苗各器官灰分含量的影响

从表 2 可看出,木榄幼苗各器官灰分含量以细根为最高,叶片次之,胚轴最低,各器官灰分含量的大小顺序为:细根 > 叶 > 茎 > 大根 > 胚轴.所有器官灰分含量均随基质盐度的提高而提高,相关分析表明,大根($r = 0.9739, P < 0.01$)、胚轴($r = 0.8794, P < 0.05$)、茎($r = 0.8112, P < 0.05$)和叶片($r = 0.8652, P < 0.05$)的灰分含量和基质盐度显著正相关.当基质盐度从 0 上升到 10mg·g⁻¹时,细根灰分含量由 11.25%迅速升为 19.18%,而后灰分含量维持在较高水平.

3.3 盐度对木榄幼苗各器官干重热值(GCV)和去灰分热值(AFCV)的影响

各器官干重热值(gross calorific value, GCV)的变化范围在 15.50~18.00kJ·g⁻¹之间,其中以细根的 GCV 最低,叶片最高,各器官 GCV 大小顺序为:叶片

> 胚轴 > 大根 > 茎 > 细根。各器官去灰分热值 (ash-free caloric value, AFCV) 变化范围在 $17.53 \sim 20.58 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,其中以大根的 AFCV 最低,叶片最高,各器官 AFCV 的大小顺序为:叶片 > 胚轴 > 细根 > 茎 > 大根。

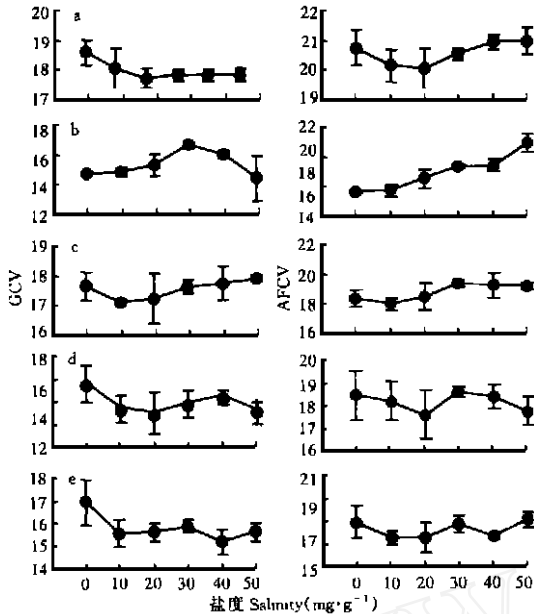


图1 基质盐度对木榄幼苗各器官干重热值(GCV)和去灰分热值(AFCV)的影响

Fig. 1 Influence of substrate salinity on the gross calorific value (GCV) and ash-free caloric value (AFCV) in various organs of *Bruguiera gymnorrhiza* seedlings.

a) 叶 Leaf, b) 茎 Stem, c) 胚轴 Hypocotyle, d) 细根 Micro-root, e) 大根 Macro-root, f) 整株 Total. 下同 The same below.

基质盐度影响木榄幼苗各器官的干重热值,随盐度的提高,各器官热值的变化趋势不同.从图1可看出,叶片的GCV以对照为最高,而后随基质盐度的提高而下降,当盐度超过 $20 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时趋于稳定;茎的GCV先随基质盐度的提高而提高,当盐度超过 $30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时则迅速下降;胚轴的GCV变化情况刚好和茎相反,随基质盐度的提高,GCV先下降后提高,最低值出现于盐度 $10 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 处;细根的GCV也以对照为最高,而后随基质盐度的提高而下降,当盐度超过 $20 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时又有所上升,而当盐度超过 $40 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时又开始下降;大根的GCV变化情况与叶片相似。

从图1可见,随基质盐度的提高,木榄幼苗各器官AFCV的变化情况因器官不同而异.叶片AFCV在低盐下随盐度的提高而下降,当盐度高于 $20 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时AFCV反而提高;茎的AFCV随盐度的提高而提高,相关分析表明,茎的AFCV与基质盐度极显著正相关($r = 0.9589, P < 0.01$);随盐度的提高,胚轴的AFCV有所提高,但不显著,细根和大根的AFCV变化不明显。

3.4 木榄幼苗能量积累

从图2可看出,木榄幼苗各器官的能量积累也存

在低盐促进和高盐抑制的现象,茎、大根、细根的能量积累最高值均出现于盐度 $10 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 处,而叶片的能量积累在盐度 $30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 处达到最大.木榄幼苗总能量于盐度 $10 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时最高,在盐度不超过 $30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时,其能量积累高于对照,而当盐度超过 $30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时,能量积累迅速降低,盐度 $50 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时植物体总能量分别只有对照和盐度 $10 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 处的 43.8% 和 27.4% 。

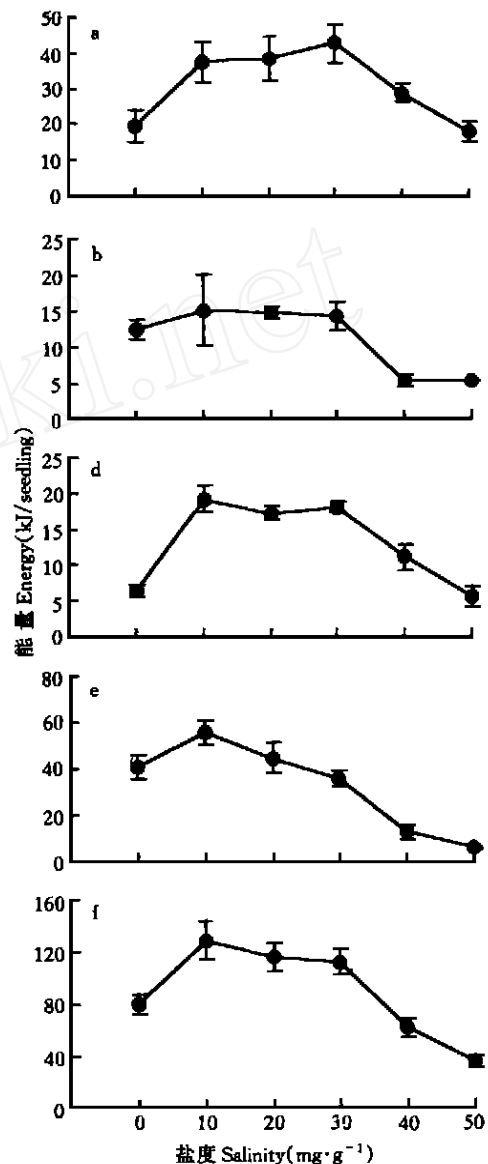


图2 盐度对木榄幼苗各器官能量积累的影响

Fig. 2 Influence of substrate salinity on energy accumulation of *Bruguiera gymnorrhiza* seedlings.

就总能量在各器官的分配来说(图3),随盐度的提高,叶片和细根的能量占植株总能量(不包括胚轴)的比例逐步升高,叶片和细根的能量百分比分别由对照的 24.8% 和 8.1% 升高到盐度 $50 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时的 52.6% 和 15.9% ,而大根则由对照的 51.4% 下降到盐度 $50 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 时的 16.2% ,茎的能量百分比受盐度的

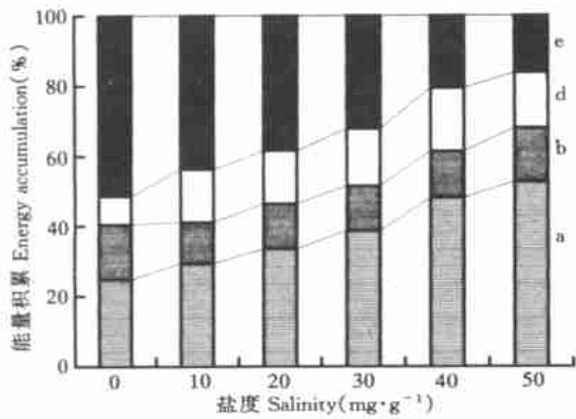


图3 盐度对木榄幼苗各器官能量积累百分比的影响
Fig.3 Influence of substrate salinity on the percentage of energy accumulation in various organs of *Bruguiera gymnorhiza* seedlings.

影响不大。

4 讨 论

4.1 不同器官对盐胁迫反应的差异

随基质盐度的提高,木榄幼苗各器官干物质及能量的积累均存在低盐促进和高盐抑制的现象。这是共性,但就干物质和能量积累来说,不同器官对盐胁迫的反应不同,主要表现在:1)大根、细根、茎和叶片等器官的干物质及能量积累最大值分别出现于基质盐度 10、10、10 和 30mg·g⁻¹处,表明不同器官的干物质和能量积累受基质盐度影响的程度不同,其中根的敏感程度大于茎和叶,原因可能是在高盐胁迫下叶片向根输送的光合同化产物减少。2)随基质盐度的提高,各器官干物质和能量积累占植株总干重及总能量积累的百分比变化趋势不同。随基质盐度的提高,细根和叶片的干物质及能量积累百分比增大,大根减少,茎变化不明显。说明随基质盐度的提高,木榄幼苗的干物质和能量积累倾向于细根及叶片等养分吸收器官及光合作用场所,这是红树植物对盐胁迫的一种积极适应。此外,木榄幼苗干物质及能量积累的最大值出现于基质盐度 10mg·g⁻¹处,在盐度低于 40mg·g⁻¹范围内,木榄幼苗的干物质和能量积累均高于对照,说明 10mg·g⁻¹是木榄幼苗生长的最适盐度,且木榄幼苗对盐度的适应范围比较广;这与前人报道的木榄幼苗生长的最适盐度范围为 8~34mg·g⁻¹相符^[11]。3)随基质盐度的提高,各器官的 GCV 及 AFCV 的变化趋势不同(图 1)。刘祖祺等^[8]认为,除细胞外,地上部分的相互作用和整个植物各器官的协调,是植物对盐碱反应的一个整体表现。我们的研究从能量角度证实了这种观点。

4.2 木榄幼苗各器官热值的变化

叶片是反映植物体生命活动变化趋势的最灵敏的

部位。从图 1 可看出,木榄幼苗叶片的 GCV 和 AFCV 均存在低盐促进和高盐抑制的现象。随基质盐度提高,叶片热值先下降,当盐度超过 20mg·g⁻¹时,叶片热值开始上升,这种变化趋势在 AFCV 中尤其突出。

林鹏等^[6]发现冬季秋茄鲜叶热值随纬度的提高而提高,认为这种升高是由于低温刺激使其积累有机物以增强抗寒力的结果。Golley^[3]在研究热带森林植物热值时也发现热带植物的热值存在着随纬度增加而上升的现象。极地冻原植物热值随纬度的提高而上升的主要原因是低温刺激植物积累高能物质所致^[14]。龙瑞军等^[10]认为高热值是植物适应高寒气候条件的生理基础所在。孙国夫等^[12]在研究水稻叶片热值的动态变化后发现,生育期叶片热值变化与水稻物质能量的合成、积累、运输和转化相吻合,他们认为植物组织热值变化的最重要意义在于它能反映组织各种生命活动的变化和植物生长状况的差异,两种不同的变化趋势可能代表两种截然不同的生长状况。红树植物在高盐生境下地上部为避免水分丢失的同时降低了光合碳生产,且根系在水分吸收过程中消耗了大量光合碳产物^[1,2]。盐胁迫条件下植物吸收多余的盐离子及进行各种生物合成作用,必须消耗大量的能量,抗盐植物为保持能量平衡,就积累能量丰富的化合物^[8],从而表现为热值的升高。能量过分消耗而其代价是生长的降低。但这是有限度的,当盐胁迫超过某一阈值时,植物体通过降低生长还不足以维持能量的平衡时,只有动用自身的能量储备,结果引起热值的下降。

木榄是一种盐生植物,如果根据以上论断,那么,在一定范围内,木榄幼苗叶片的热值应随基质盐度的升高而升高,而当超过某域值时,热值开始下降。但我们的研究结果与此刚好相反,只是当盐度超过 40mg·g⁻¹时,叶片 AFCV 才有下降的趋势。

目前,国内外对红树植物的生长是否离不开盐分还有争论,有人认为红树植物对滨海盐渍生境的需求是一种生态需求而不是生理需求,也就是说红树植物可以在缺盐生境中正常生长,也有人认为红树植物的正常生长发育离不开盐渍生境^[13]。本研究结果倾向于后一种观点。因为虽然木榄幼苗在淡水中存活了近 15 个月,但其干物质及能量的积累均低于盐度 10、20 和 30mg·g⁻¹培养者。对另一种红树植物秋茄的长期培养发现,在缺盐生境中生长的秋茄幼苗后期发生严重的顶芽枯萎及落叶现象(未发表)。Downton^[2]曾指出,红树植物白骨壤(*Avicennia marina*)幼苗在培养初期以无盐条件下生长最快,但随着培养时间的延长,叶片和生长点的损害趋于严重,干物质生产渐趋缓慢,初期高

速生长变得无足轻重. 可以认为, 这几种红树植物的正常生长发育需要一定的盐分, 生境盐浓度过高或过低均是一种胁迫, 反映在热值上就是叶片的热值在低盐条件下随基质盐度的提高而下降, 在高盐下随基质盐度的提高而上升. 我们的测定结果刚好与此相符.

参考文献

- 1 Ball MC. 1988. Salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina* L. Water use in relation to growth, carbon partitioning, and salt balance. *Aust J Plant Physiol*, **15**:447 ~ 464
- 2 Downton WJS. 1982. Growth and osmotic relations of the mangrove *Avicennia marina* as influenced by salinity. *Aust J Plant Physiol*, **9**: 519 ~ 528
- 3 Golley FB. 1969. Caloric value of wet tropical forest vegetation. *Ecology*, **50**(3) :517 ~ 519
- 4 Li Y-D(李意德), Wu ZH-M(吴仲明), Zeng Q-B(曾庆波) *et al.* 1996. Caloric values of main species in a tropical mountain rain forest at Jianfengling, Hainan Island. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **20**(1) :1 ~ 10(in Chinese)
- 5 Lin G-H(林光辉), Lin P(林鹏). 1991. The change of caloric values of a mangrove species, *Kandelia candel* in China. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **11**(1) : 44 ~ 48(in Chinese)
- 6 Lin P(林鹏), Lin G-H(林光辉). 1991. Study on the caloric value and ash content of some mangrove species in China. *Acta Phytoecol et Geobot Sin* (植物生态学与地植物学学报), **15**(2) :114 ~ 120(in Chinese)
- 7 Lin P(林鹏), Shao Ch(邵成), Zheng W-J(郑文教). 1996. Study on the caloric values of dominating plants in a subtropical rain forest in Hexi of Fujian. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **20**(4) :303 ~ 304(in Chinese)
- 8 Liu Z-Q(刘祖祺), Zhang Sh-Ch(张石城). 1994. Plant Resistant Physiology. Beijing:China Agriculture Press. 232 ~ 282(in Chinese)
- 9 Long FL. 1934. Application of calorimetric methods to ecological research. *Plant Physiol*, **9**(2) : 323 ~ 327
- 10 Long R-J(龙瑞军), Xu Ch-L(徐长林), Hu Z-Zh(胡自治) *et al.* 1993. Calorific value and its seasonal dynamics of fodder shrub species on Tianzhu alpine grasslands. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **12**(5) :13 ~ 16(in Chinese)
- 11 Smith TJ. 1992. Forest structure. In: Robertson AI and Alongi DM eds. Coastal and Estuarine Studies-Tropical Mangrove Ecosystems. Washington, DC:American Geophysical Union. 110
- 12 Sun G-F(孙国夫), Zheng ZH-M(郑志明), Wang ZH-Q(王兆骞). 1993. Dynamics of calorific values of rice. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **12**(1) :1 ~ 4(in Chinese)
- 13 Tomlinson PB. 1986. The Botany of Mangroves. Cambridge: Cambridge University Press. 126
- 14 Wielgolaski FE, Kjelson S. 1975. Energy content and use of solar radiation of Feunoseandian Tundra plants. In: Wielgolaski FE ed. Feunoseandian Tundra Ecosystem Part I: Plants and Microorganisms. Springer-Verlag. 201 ~ 207
- 15 You W-H(由文辉), Song Y-C(宋永昌). 1995. A study of energy in vascular aquatic macrophyte communities in Dianshan Lake. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **19**(3) :208 ~ 216(in Chinese)

作者简介 王文卿,男,1971年生,理学博士,副研究员,现在厦门大学化学博士后流动站工作,主要从事植物生理生态学的研究工作,发表论文10余篇. E-mail: wenqing2001@hotmail.com