

# 互花米草混种密度对秋茄幼苗生理生态的影响

杨 坚, 张玲玲, 何斌源, 黄 旋, 林 鹏, 郑海雷\*

(厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361005)

**摘要:** 按照不同密度将互花米草与秋茄进行混种, 对比研究胁迫条件下秋茄幼苗生长、光合特性及其渗透调节物质变化规律。结果表明, 低密度互花米草促进秋茄的茎长以及各部分生物量, 高密度则起抑制作用。随着互花米草密度的增大, 秋茄幼苗叶片光合速率、气孔导度、蒸腾速率、水分利用率和蛋白含量均下降; 相反, 胞间  $\text{CO}_2$  浓度、可溶性糖、淀粉、脯氨酸含量却上升, 这些变化有利于对抗互花米草带来的不利影响。

**关键词:** 互花米草; 秋茄; 光合特性; 渗透调节物质

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1001 - 389X(2007)02 - 0176 - 04

## Effects of mixed-culture densities of *Spartina alterniflora* on eco-physiological characteristics of *Kandelia candel* seedling

YANG Jian, ZHANG Ling-ling, HE Bin-yuan, HUANG Xuan, LIN Peng, ZHENG Hai-lei

(College of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen, Fujian 361005, China)

**Abstract:** *Kandelia candel* seedlings were mix-cultured with *Spartina alterniflora* of different densities for 120 days, and their growth, photosynthetic characteristics as well as osmotic adjustment law were studied. The results showed that the stem height and biomass of *K. candel* seedlings were enhanced with low density *S. alterniflora* and inhibited with high density ones. With the density of *S. alterniflora* going up,  $P_n$ ,  $G_s$ ,  $T_k$ , WUE and protein content in *K. candel* seedlings decreased respectively. On the contrary, the content of sugar, starch, proline increased with the density of *S. alterniflora* increasing. These changes in the physiological properties helped *K. candel* seedlings to counteract the adverse effects from *S. alterniflora*.

**Key words:** *Spartina alterniflora*; *Kandelia candel*; photosynthetic characteristics; osmotic adjustment

互花米草 (*Spartina alterniflora*) 是一种原产于美国东海岸滩涂的草本盐沼植物<sup>[1]</sup>, 1979 年被初次引进中国, 次年 10 月在福建沿海等地试种成功, 之后陆续扩种和扩散到浙江、江苏、上海、广东和山东等地<sup>[2]</sup>。由于它具有耐盐、耐潮汐淹没、繁殖力强、根系发达等特点, 被认为是保滩护堤、促淤造陆的最佳植物<sup>[3]</sup>。然而由于其特殊的生物学特性, 其生长的速度远超过人们的控制能力, 致使大片适宜养殖的滩涂底质被侵占固化, 而且使海水营养盐含量下降, 浮游生物减少, 原有生态环境被破坏。

红树林是国际《湿地公约》、《生物多样性公约》、《联合国海洋法公约》、《中国湿地行动计划》和《中华人民共和国海洋环境保护法》等的重要保护对象之一<sup>[2]</sup>, 它的高生产力、高归还率和高分解率功能给近海海洋生态系统提供强大的物质基础, 在防止海岸侵蚀、减缓海平面上升、减轻污染、海洋药物研发、科研教育、生态旅游等方面发挥重要作用<sup>[4]</sup>。但近年来, 互花米草侵占裸露滩涂呈蔓延趋势, 而且不同程度地进入原本生长着红树林的林地滩涂, 红树林的生存受到威胁<sup>[2,5]</sup>。文中将互花米草与秋茄 (*Kandelia candel*) 以不同的密度混种, 对比研究秋茄幼苗的生长、光合特性和渗透调节物质的变化规律, 探索互花米草胁迫下红树植物反应的生理生态机制, 分析互花米草入侵模式, 为对防治互花米草的入侵及设计切实可行的生物替代方案提供科学依据。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30670317, 30271065); 福建省自然科学基金资助项目 (D0210001)。

作者简介: 杨坚 (1979 - ), 男, 福建松溪人, 硕士研究生, 从事植物生态学、湿地生态学研究。

\* 通讯作者: 郑海雷 (1966 - ), 男, 浙江丽水人, 教授, 博士生导师, 从事植物细胞生物学、植物生理生化、植物生理生态学、环境植物学等研究。

收稿日期: 2006 - 11 - 15; 修回日期: 2007 - 02 - 10。

## 1 材料与方 法

### 1.1 实验材料与处理设置

2006年 4月于福建厦门海沧青礁村海滩采集互花米草幼苗和秋茄成熟胚轴, 选取大小一致者(秋茄胚轴选取平均长度为  $(20.4 \pm 1.8)$  cm, 互花米草选取株高为 15 - 25 cm, 按照秋茄 互花米草 = 1 3、1 1和 3 1的密度将两者混种于沙盆(口径 35 cm, 高 15 cm)中。以单独种植秋茄为对照。每个处理 3个重复, 于自然光下培养。幼苗用盐度为 15‰海水培养, 每天用自来水补充蒸发水分, 15 d更换 1次。

### 1.2 指标测定与数据分析方法

处理 120 d后随机选取 6株用于幼苗生长数量特征和叶片光合特性测定。采用 CRAS-1型便携式光合作用测定系统(英国 PP Systems)测定单片叶片的气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、光合速率( $P_n$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )等光合特性参数。水分利用率(water use efficiency, WUE)计算公式为:  $WUE = P_n/T_r$ 。幼苗生长数量特征测定后将幼苗分解成胚轴、根、茎和叶 4部分, 80 ℃烘干测定生物量。又随机选取秋茄幼苗的第 2、3对成熟叶及尚未木质化的侧根及细根用于相关生理指标测定。用考马斯亮兰 G250法测定可溶性蛋白质<sup>[6]</sup>。用磺基水杨酸法测定游离脯氨酸含量<sup>[6]</sup>。用茚三酮比色法测定游离氨基酸含量<sup>[7]</sup>。用蒽酮比色法测定可溶性糖及淀粉含量<sup>[7]</sup>。数据用 SPSS统计软件进行单因素方差分析及相关性分析, 并根据多重比较的结果进行差异标记。

## 2 结果与分析

### 2.1 混种密度对秋茄幼苗生长的影响

与米草混种明显地影响秋茄幼苗的形态生长和生物量积累(表 1)。单因素方差分析显示各处理下秋茄茎长、叶重、茎重和根重在 95%水平上均有显著差异, 表明秋茄幼苗的生长受互花米草密度的影响。高密度(组)下的互花米草显著抑制了秋茄的生长, 茎长、叶重、茎重和根重与对照组相比均显著下降, 茎长仅为对照组的 55.9%, 叶重、茎重和根重仅为对照组的 60%、73.6%和 84.1%, 随着密度的降低, 抑制作用减弱、消失, 甚至转为促进作用。低密度(组)下的互花米草影响秋茄的茎长、叶重、茎重和根重与对照组相比存在极显著差异( $P < 0.01$ ), 与对照组相比分别提高了 55.2%、95.2%、102.8%和 29.2%。

表 1 混种密度对秋茄幼苗茎长和生物量的影响

Table 1 Effects of mixed-culture densities on stem height and biomass of *K. candel* seedlings

组号	处 理	茎长 /cm	叶重 /g	茎重 /g	根重 /g
	单独种植	9.04 $\pm$ 2.52b	1.25 $\pm$ 0.29a	0.72 $\pm$ 0.10a	2.77 $\pm$ 0.53ab
	秋茄 互花米草 = 3 1	14.03 $\pm$ 4.52c	2.44 $\pm$ 0.76b	1.46 $\pm$ 0.21b	3.58 $\pm$ 0.98b
	秋茄 互花米草 = 1 1	11.97 $\pm$ 4.5bc	2.41 $\pm$ 0.59b	1.31 $\pm$ 0.10b	3.64 $\pm$ 0.62b
	秋茄 互花米草 = 1 3	5.05 $\pm$ 1.46a	0.75 $\pm$ 0.33a	0.53 $\pm$ 0.07a	2.33 $\pm$ 0.75a

注: 表中的数值为平均值  $\pm$ 标准误, 同列数值后附不同字母者表示差异达 0.05显著水平。

实验中, 高密度下的互花米草影响了秋茄的生长, 表现在秋茄的茎长和各部分生物量明显下降, 可能是互花米草分泌出的次生代谢物质<sup>[8-9]</sup>, 致使秋茄的根系受害, 吸收能力减弱, 生长受到抑制。

任何化感物质对植物的作用都与浓度有关, 低浓度促进、高浓度抑制是普遍的现象<sup>[10-12]</sup>。在本实验中, 低密度互花米草混种时, 所释放的次生物质没有抑制秋茄幼苗的生长, 有些分泌物却促进了秋茄的合成代谢, 增加了物质的积累, 提高了各部分的生物量。研究发现, 比例 1 1以上生物量的累积无明显差异, 说明互花米草的密度可能存在一个阈值, 控制在一定范围内对红树林可能是无害的。

### 2.2 混种密度对秋茄幼苗叶片光合特性的影响

混种对秋茄叶片光合作用有明显的影 响(表 2)。单因素方差分析表明, 秋茄幼叶  $G_s$ 、 $T_r$ 、 $P_n$ 、 $C_i$ 、 $WUE$ 在各处理下均存在显著差异( $P < 0.05$ )。在低密度组,  $P_n$ 有所升高, 但随着互花米草密度的增加,  $P_n$ 逐渐减少, 第 3组的  $P_n$ 仅为对照组的 40%。 $C_i$ 最高值是  $366.57 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 它的  $G_s$ 仅为对照组的 61%, 远低于其它组。当少量互花米草存在时(组), 对秋茄幼叶  $WUE$ 的影响不明显( $P > 0.05$ ), 但随着互花米草的增多,  $WUE$ 显著减少, 第 3组的  $WUE$ 为  $1.79 \mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ , 仅为对照组的 38.5%。

表 2 混种密度对秋茄幼叶光合特性的影响

Table 2 Effects of mixed-culture densities on photosynthetic characteristics of *K. candell* seedlings

组号	$G_s$ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$Tr$ $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$C_i$ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	$P_n$ $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$WUE$ $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$
	73.00 $\pm$ 2.38b	0.87 $\pm$ 0.09a	281.43 $\pm$ 17.45b	6.16 $\pm$ 0.44c	4.65 $\pm$ 0.57c
	140.43 $\pm$ 9.86c	1.52 $\pm$ 0.11b	261.14 $\pm$ 10.02a	7.31 $\pm$ 0.31d	4.85 $\pm$ 0.49c
	69.86 $\pm$ 4.70b	2.49 $\pm$ 0.14c	344.14 $\pm$ 7.95c	4.01 $\pm$ 0.45b	2.47 $\pm$ 0.13b
	44.43 $\pm$ 4.58a	1.40 $\pm$ 0.23b	366.57 $\pm$ 14.67d	2.46 $\pm$ 0.53a	1.79 $\pm$ 0.46a

注：表中的数值为平均值  $\pm$ 标准误，同列数值后附不同字母者表示差异达 0.05 显著水平。

当秋茄和高密度的互花米草混种时，可能是其叶片叶绿素含量下降（数据另文发表），叶片气孔收缩，气孔导度降低，从而限制了  $\text{CO}_2$  向叶绿体的输送，导致  $P_n$  下降。由于叶片的  $C_i$  要始终保持低于环境  $\text{CO}_2$  浓度，当  $C_i$  升高时，气孔导度会降低以便适应环境的变化<sup>[13]</sup>。 $WUE$  由植物的光合速率和蒸腾速率 2 方面决定，即消耗单位重量的水植物所固定的碳水化合物。 $WUE$  的大小往往可以反映植物对环境适应能力的强弱<sup>[14]</sup>。

综合分析，秋茄的光合作用受到互花米草的显著影响，使幼苗叶片叶绿素含量下降， $P_n$  降低， $G_s$  减小， $Tr$  降低， $WUE$  下降，秋茄的生长受到了显著抑制，这与 2.1 中各器官生物量显著减少相符。

### 2.3 混种密度对秋茄幼苗可溶性糖、淀粉含量的影响

低密度混种（I 组）时，秋茄幼苗叶片和根中的可溶性糖的含量最高（图 1），分别为对照组的 1.24 倍和 1.91 倍，随着互花米草密度的增大，秋茄幼苗叶和根中可溶性糖的含量逐渐下降至对照组以下。各处理组间秋茄叶片可溶性糖含量与对照差异显著（ $P < 0.05$ ），根中可溶性糖与对照差异极显著（ $P < 0.01$ ），表明秋茄幼苗可溶性糖含量受互花米草的影响。高密度组秋茄叶片淀粉含量低于其它组，根中淀粉含量则无显著差异（ $P > 0.05$ ）（图 1）。

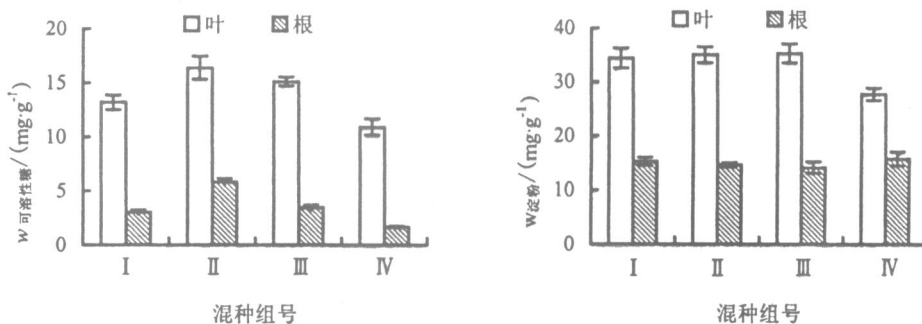


图 1 混种密度对秋茄幼苗可溶性糖、淀粉含量的影响

Figure 1 Effects of mixed-culture densities on sugar and starch content of *K. candell* seedlings

可溶性糖是调节渗透胁迫的小分子物质，在植物对胁迫的适应性调节中，是增加渗透性溶质的重要组成部分。受到互花米草的影响，秋茄在一定程度上通过积累可溶性糖作为渗透调节物质，维持其正常的生理代谢。低密度处理（I 组）下，可溶性糖含量升高，一方面是由于光合作用加强，促进了可溶性糖的积累，以提供更多能量促进秋茄的生长；另一方面，也有可能是大分子碳水化合物和蛋白质的合成受到抑制，分解加强，可溶性糖增加。高密度处理（IV 组）下，秋茄得不到正常的养分供给，通过对淀粉的消耗，从而维持秋茄的生长。

### 2.4 混种密度对秋茄幼苗可溶蛋白与脯氨酸含量的影响

随着互花米草密度的增加，秋茄幼苗中可溶性蛋白含量显著下降，游离脯氨酸含量逐渐上升（图 2），表明二者含量均受互花米草密度的影响。

很多植物叶片中含有大量的酚类物质，它们可以抑制蛋白质合成、改变脂类和有机酸的代谢<sup>[15]</sup>。本研究的结果也表明，在高密度互花米草混种条件下，秋茄体内蛋白质合成受到抑制，水解加剧，进而导致蛋白含量的下降，氨基酸含量上升，其中脯氨酸的上升最突出，并且随胁迫程度的加重呈上升趋势。

游离脯氨酸含量常作为指示植物遭受水分胁迫程度的指标<sup>[16]</sup>，作为渗透调节物质，脯氨酸具有水

溶性和水势高的特点, 能保持原生质与环境渗透平衡<sup>[17]</sup>。游离脯氨酸积累还可以降低水分胁迫期间蛋白质水解产生的游离氨的毒害, 贮存氮素和碳架, 为逆境解除后恢复生长提供呼吸基质和能源<sup>[18]</sup>。脯氨酸积累是水分胁迫条件下敏感性状的一种表现, 秋茄在互花米草的影响下积累了大量的脯氨酸, 这是为了对抗胁迫而采取的一种保护性渗透调节反应, 通过积累可溶性糖、游离脯氨酸, 降低细胞内溶质的渗透势, 维持一定的水势, 从而维持秋茄细胞的正常生长, 对抗高密度互花米草的不利影响。

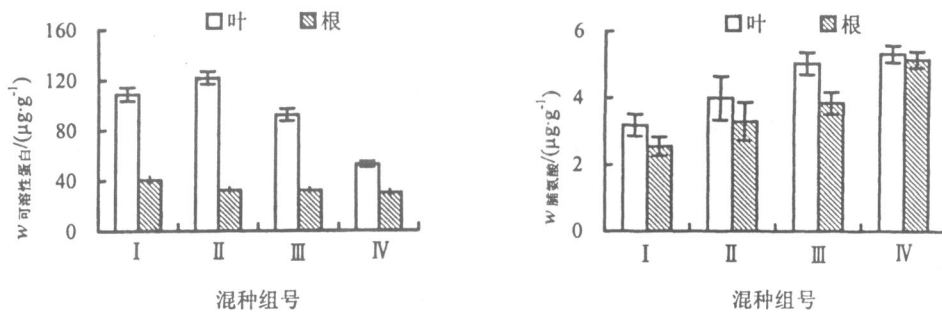


图 2 混种密度秋茄幼苗可溶性蛋白和游离脯氨酸含量的影响

Figure 2 Effects of mixed-culture densities on soluble protein and proline contents of *K. candel* seedlings

### 3 结论

(1) 高密度互花米草 (秋米 = 1 3) 使秋茄幼苗的茎长、叶重、茎重和根重均减少, 抑制秋茄幼苗的生长, 与对照相比差异显著 ( $P < 0.05$ ); 低密度互花米草 (秋米 = 3 1) 则促进秋茄的生长, 使秋茄幼苗茎长、叶重、茎重和根重显著增加。(2) 高密度互花米草影响下, 秋茄幼叶光合速率降低, 气孔导度减小, 蒸腾速率降低, 水分利用率较低, 导致生长受到抑制。(3) 秋茄幼苗通过积累可溶性糖和游离脯氨酸, 降低细胞内溶质的渗透势, 维持一定的膨压, 从而维持细胞的正常生长, 对抗高密度互花米草的不利影响。(4) 在高密度互花米草的影响下, 秋茄体内蛋白质水解加剧, 进而导致蛋白含量的下降, 游离氨基酸含量上升。(5) 秋茄幼苗的生长及生理特性的变化可能与互花米草的化感作用有密切关联, 关于这些化感物质的种类有待进一步研究。

### 参考文献:

- [1] 钦佩, 仲崇信. 米草的应用研究 [M]. 北京: 海洋出版社, 1992: 14 - 130.
- [2] 杜文琴, 马丽娜, 刘建, 等. 红树林区内互花米草防除技术研究 [J]. 中国生态农业学报, 2006, 14(3): 154 - 156.
- [3] 肖强, 郑海雷, 叶文景, 等. 水淹对互花米草生长及生理的影响 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(9): 1 025 - 1 028.
- [4] 林鹏. 中国红树林生态系统 [M]. 北京: 科学出版社, 1997: 297 - 316
- [5] 孙书存, 朱旭斌, 吕超群. 外来种米草的生态功能评价与控制 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(3): 93 - 98.
- [6] 张志良. 植物生理实验指导 (第 2 版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 1990: 88 - 91.
- [7] 邹琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 64 - 67, 110 - 115, 173 - 175.
- [8] 马永建, 李莉, 袁宝君, 等. 互花米草成分研究. GC/MS 法研究叶片中脂肪酸 [J]. 中国生化药物杂志, 2001, 22(4): 184 - 186.
- [9] 马永建, 袁宝君, 李莉, 等. 互花米草成分研究. GC/MS 法研究挥发性成分 [J]. 中国生化药物杂志, 2002, 23(1): 36 - 37.
- [10] 林思祖, 黄世国, 曹光球, 等. 杉木自毒作用的研究 [J]. 应用生态学报, 1999, 10(6): 661 - 664.
- [11] 李玫, 廖宝文, 郑松发, 等. 无瓣海桑对乡土红树植物的化感作用 [J]. 林业科学研究, 2004, 17(5): 641 - 645.
- [12] 莫竹承, 范航清. 木榄和秋茄的种间化感作用研究 [J]. 广西科学, 2001, 8(1): 61 - 62.
- [13] 王立, 杨允菲, 孙伟, 等. 两个生态型羊草对  $\text{CO}_2$  浓度倍增的光合生理响应 [J]. 草地学报, 2003, 11(1): 52 - 57.
- [14] 刘金祥, 麦嘉玲, 刘家琼.  $\text{CO}_2$  浓度增强对沿阶草光合生理特性的影响 [J]. 中国草地, 2004, 26(3): 13 - 23.
- [15] 郑丽, 冯玉龙. 入侵植物的生理生态特性对碳积累的影响 [J]. 生态学报, 2005, 25(6): 1 430 - 1 438.
- [16] 马成仓, 高玉葆, 蒋福全, 等. 小叶锦鸡儿和狭叶锦鸡儿的生态和水分调节特性比较研究 [J]. 生态学报, 2004, 24(7): 1 442 - 1 451.
- [17] 马翠兰, 刘星辉, 胡又厘. 渗透调节物质和水分状态与红溪蜜柚抗寒性的关系 [J]. 福建农业大学学报, 2000, 29(1): 31 - 34.
- [18] 彭志红, 彭克勤, 胡家金, 等. 渗透胁迫下植物脯氨酸积累的研究进展 [J]. 中国农学通报, 2002, 18(4): 80 - 83.

(责任编辑: 江 英)