

红树植物桐花树生长发育过程的元素动态与抗盐适应性

赵 胡,郑文教,孙 娟,林 鹏

(厦门大学生命科学院,湿地与生态工程研究中心,福建 厦门 361005)

摘要:探讨了泌盐隐胎生红树植物桐花树(*Aegiceras corniculatum*) 种苗在母树上的胎生发育、种苗脱离母树后在林地的生长发育、以至成年母树各环节的 Cl, Na, K, Ca, Mg 及灰分含量动态与抗盐适应性。结果表明,桐花树种苗在母树上的胎生过程是一个低盐环节,也是一个低盐化过程,可以认为这是重演了其祖先的淡生特征。种苗胎生的孕育环境宿存果皮是一个盐分累积提高的高盐环境,这有利于种苗在胎生过程中对盐分的抗性锻炼。胎生种苗脱离母树后,在林地生长发育的初生苗期阶段是一个大量吸收和累积盐分的过程。林地初生小苗的胚轴部位有吸纳累积的大量盐分,这对初生苗期幼苗的抗盐适应具有积极意义。成年母树各部位中,叶片的 Cl, Na 含量高于幼苗,而其它部位则低于幼苗,母树根系吸收的盐分大量累积于树冠顶部,这有利于盐分从叶片泌盐腺排出体外。

关键词:红树林,桐花树(*Aegiceras corniculatum*);生长发育,元素动态,抗盐适应性

中图分类号: Q948.113 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3096(2004)09-0001-05

红树林是热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落,是一项珍贵的生物资源,在海岸河口生态系统中占有重要地位。红树湿地富含 Cl, Na, 红树植物在长期的演化中对盐分的适应形成了泌盐和拒盐两大植物类群^[1,2]。前者具有专司泌盐的盐腺,植物根系吸收盐分并通过盐腺不断排出体外;后者不具备盐腺,主要靠根系的特殊结构来拒挡盐分的大量吸收和随枯枝落叶而排出盐分^[2,3]。红树适应生境的另一特性,是不少红树植物具有独特的胎生(显胎生或隐胎生)现象^[1,3-5],种子在母树的果实内发芽、发育至形成成熟的胚轴种苗后才脱离母树。作者主要探讨了泌盐隐胎生红树植物桐花树(*Aegiceras corniculatum*) 从种苗胚轴在母树上的胎生发育、胎生种苗脱离母树后在林地的生长发育、至成年母树,各生长发育阶段的 Cl, Na, K, Ca, Mg 及灰分含量变化动态。为揭示红树植物抗盐适应性提供新的科学依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

研究地点位于福建九龙江口红树林自然保护区南岸浮宫镇的海滩红树林(24°24'N, 117°55'E)。该红树林湿地受潮汐周期淹没,林区海水盐度全年波动在 18~22,林地土壤为粉泥沉淀物、无结构,表层土壤含盐量 13.6 μH7.0。

2002 年 8~9 月于上述红树林区分别采集桐花树母株同一枝条上不同发育阶段的胎生胚轴、林地不同生长发育阶段小苗。其中:母树上胎生胚轴依其大小划分为未成熟(I)和发育成熟(II)两级,并把胎生胚轴与宿存果皮分开。成熟胚轴脱离母树于林地的生长发育,依其长根和叶片萌生与否,划分为尚漂漫于林地未长根叶的胚轴(III)、扎根但未长叶胚轴(IV)、扎根并萌生第一对真叶的初生小苗胚轴(V)共 3 级,并把初生小苗各组分分开。同时,分别采集林地一年生苗的叶片和茎样品,母树植株根、树干材、树干皮、侧枝、幼枝(当年生枝)和着生胚轴同一枝条的幼叶(第一对叶)、成熟叶(第三对叶)各组分,以及林地土壤样品。所有的样品各分别采集于不少于 5 个样点,尔后依相应组分混合,各样品取样 300~500 g 作为分析样品并立刻带回实验室。各植物样品分别用无离子水洗净、烘干、研磨成粉样后贮存待测。生境海水盐度则全年各月测定。

收稿日期:2003-06-09;修回日期:2004-03-08

作者简介:赵胡(1977-),男,安徽六安人,硕士研究生,研究方向:植物学,电话:0592-2181431, E-mail: zhaohu8196@sina.com;郑文教,通讯作者,电话:0592-5916762, E-mail: zhengwenjiao2008@sian.com

1.2 分析方法

植物样品 Cl 含量采用 Chapman 方法测定^[6]。Na, K, Ca, Mg 含量样品干灰化后,采用原子吸收分光光谱仪测定(WFX-IB 型)。灰分含量采用干灰化法测定(550℃, 5h)。生境盐度采用 AgNO₃ 滴定法测定^[7]。土壤 pH 采用电位法测定(水土比为 5:1, 室温 25℃)。以上各测试均设 2~3 个重复。

2 结果

2.1 胎生发育过程中的元素及灰分含量

桐花树种苗在母树上胎生发育过程中,胎生胚轴及孕育包被宿存果皮的 Cl, Na, K, Ca, Mg 及灰分含量变化见表 1。从表 1 可以看出,发育成熟的胎生胚轴 Cl, Na, K, Ca, Mg 及灰分含量均低于发育未成熟胚轴。其中:Cl, Na 含量发育成熟胚轴(II)分别比发育未成熟胚轴(I)低 8.3%和 25.5%, K, Ca, Mg 及灰分含量分别低了 34.0%、16.7%、16.7%和 17.4%。这一结果表明,桐花树种苗在母树上的胎生发育过程并不累积盐分。

表 1 桐花树种苗在母树上胎生过程中的元素及灰分含量

Tab.1 Changes in contents of elements and ash in hypocotyles and pericarps during development in the mother tree

组 分	阶 段	元素及灰分含量(%)					
		Cl	Na	K	Ca	Mg	Ash
胎生胚轴	I	0.48	0.55	1.00	0.054	0.030	2.35
	II	0.44	0.41	0.66	0.045	0.025	1.94
宿存果皮	I	1.90	1.09	0.50	0.141	0.198	4.48
	II	1.94	1.20	0.44	0.191	0.211	5.29

从表 1 也可以看出,胎生种苗的孕育包被宿存果皮的元素及灰分含量变化(除 K 外)与其内部孕育的胎生种苗不同,发育成熟时的宿存果皮的 Cl, Na, Ca, Mg 及灰分含量均相应高于发育未成熟胚轴的宿存果皮,各元素及灰分含量前者分别比后者高 2.1%, 10.1%, 35.5%, 6.6%和 18.1%。宿存果皮的 Cl, Na, Ca, Mg 及灰分含量均相应远高于其孕育的胎生胚轴,如胎生发育成熟时(II)宿存果皮的 Cl 含量是相应胎生胚轴含量的 4.4 倍。这一结果表明:桐花树种苗在母树上的胎生过程中,其孕育包被宿存果皮是一个盐分累积提高的环境。

2.2 胚轴脱离母树后生长发育中的元素

及灰分含量

2.2.1 胚轴繁殖体的元素及灰分含量

从表 2 可以看出,胎生胚轴脱离母树后在林地的生长发育中,其 Cl, Na, K, Ca, Mg 及灰分含量均表现为逐步累积提高。特别是当根和叶相继长出(V),胚轴的元素及灰分含量急剧上升,尤其是 Cl 含量。如林地已长根和叶的胚轴(V)的 Cl, Na, K, Ca, Mg 及灰分含量依次分别是母树上胎生发育成熟胚轴(II)含量的 13.3, 5.5, 2.3, 8.5, 11.2 和 6.8 倍,其中提高幅度依次为 Cl > Mg > Ca > Na > K > 灰分。这一结果表明,桐花树胚轴种苗脱离母树后,在林地生长发育中是一个明显大量吸收累积盐分的过程。

表 2 桐花树胚轴脱离母树后在林地初生小苗发育中元素及灰分含量

Tab.2 Changes in contents of elements and ash in hypocotyles during development in the forest

发育阶段	元素及灰分含量(%)					
	Cl	Na	K	Ca	Mg	Ash
II	0.44	0.41	0.66	0.045	0.025	1.94
III	1.66	1.06	1.41	0.112	0.091	4.89
IV	2.46	1.33	1.45	0.141	0.108	6.07
V	5.84	2.25	1.54	0.382	0.281	13.10

2.2.2 林地小苗各组分的元素含量

从表 3 可以看出,林地初生小苗(IV)各组分的元素含量为苗根 > 胚轴,如苗根的 Cl,Na 含量分别是胚轴含量的 2.7 和 1.6 倍。而具根长叶的初生小苗(V)各组分的元素含量则为胚轴 > 苗根 > 苗叶,如胚轴的 Cl,Na 含量分别是苗根含量的 1.2 和 1.5 倍、分别是

苗叶含量的 3.8 和 5.4 倍。与初生小苗相比,一年生苗木叶片的元素含量均高于初生小苗叶片,如 Cl,Na 含量一年生苗木叶片分别是初生小苗叶片含量的 1.8 和 2.0 倍。这一结果表明,随着桐花树初生小苗生长发育,苗根的元素含量降低而叶片的元素含量则提高,盐分大量累积于胚轴。

表 3 桐花树林地不同发育阶段小苗各组分的元素含量

Tab.3 Features of element contents in different factions of seedlings at various development stages in forest

发育阶段	组 分	元 素 含 量(%)				
		Cl	Na	K	Ca	Mg
小苗(IV)	胚轴	2.46	1.33	1.45	0.14	0.11
	根	6.73	2.06	2.40	0.37	0.50
小苗(V)	叶	1.52	0.42	0.76	0.16	0.15
	胚轴	5.84	2.25	1.54	0.38	0.28
1 年生苗木	根	4.99	1.53	1.97	0.24	0.39
	叶	2.71	0.84	1.06	0.22	0.25
	茎	3.47	0.89	0.94	0.25	0.26

2.3 桐花树母树各组分的元素含量

2.3.1 胎生胚轴的元素含量

从表 4 可以看出,桐花树母树植物体各组分中,胎生胚轴的 Cl,Na,K,Ca,Mg 含量普遍远低于其他组分相应元素的含量。如 Cl,Na,胎生胚轴 Cl 含量仅分别是母树同一枝条上幼叶、成熟叶和幼枝含量的 15.0%,8.3%和 20.7%,Na 含量亦仅分别是相应组分含量的 31.8%,23.3%和 64.1%。

表 4 桐花树母树植株各组分的元素含量

Tab.4 Features of element contents in different factions of *Aegiceras corniculatum* mother tree

组 分	元 素 含 量(%)				
	Cl	Na	K	Ca	Mg
胎生胚轴	0.44	0.41	0.66	0.05	0.03
幼 叶	2.94	1.29	1.27	0.18	0.19
成 熟 叶	5.32	1.76	1.43	0.34	0.51
幼 枝	2.13	0.64	1.06	0.24	0.44
侧 枝	1.38	0.81	0.69	0.41	0.51
树 干 皮	1.35	0.64	0.79	0.76	0.53
树 干 材	0.48	0.39	0.28	0.14	0.10
树 根	1.96	1.12	0.65	0.23	0.41

2.3.2 林地小苗至成年母树各组分的元素含量

与林地小苗相比:母树根和枝 Cl,Na 含量(3)低于林地小苗相应组分的含量(表 3),而叶片则高于林地小苗叶片的含量。如 Cl 含量,母树的根仅分别是林地初生小苗(IV)和(V)根含量的 29.1%和 39.3%,而母树成熟叶片则是初生小苗(V)和一年生小苗叶片含量的 3.6 和 1.9 倍。母树幼枝 Cl,Na 含量仅分别是 1 年生小苗茎含量的 61.3%,71.9%。

2.3.3 母树植株各组分的元素含量

从表 4 可以看出,桐花树植物体不同组分的元素含量高低不同。其中 Cl,Na 以叶片、根系和幼枝含量

较高,侧枝和树干较低(Na 侧枝高于幼枝)。这表明植株吸收盐分并大量输送至树冠顶部,从而由叶片专司泌盐的盐腺泌出体外。K 含量以叶片和幼枝含量较

高,树干材含量较低;Ca, Mg 则以叶龄较大的叶片和树干皮含量较高,这与 Ca, Mg 移动性较小,易于在老器官组织中累积有关。

3 讨论

3.1 桐花树胎生种苗盐分含量

从本研究结果看,桐花树胎生种苗不仅 Cl, Na 含量,而且 K, Ca, Mg 含量,均远低于母树各组分的含量,更远低于林地小苗各组分的含量。同时,随着种苗的胎生过程,发育成熟的胚轴各元素含量均低于发育未成熟胚轴的含量。其中 Cl 含量:母树上胎生发育成熟胚轴种苗仅分别只有母树同一枝条上幼叶、成熟叶和幼枝含量的 8%~20%,亦仅为母树侧枝和根含量的 20%~30%,仅分别只有林地初生小苗各组分含量的 7%~30%和一年生小苗叶、茎含量的 12%~15%。这表明,桐花树种苗的胎生过程,在个体生活史中是一个低盐环节。可以认为这是重演了其祖先的淡生特征,也再一次证明了红树植物起源于淡生^[1,3,4,8]。

3.2 胎生发育过程种苗的元素动态与抗盐适应性

金杰里等^[4]认为红树幼苗在母体上发芽、生长的过程中,就进行了抗盐适应,对盐分适应的过程是靠从母体植株渐渐输送盐分进入胚轴而进行,这一观点也被林鹏所述^[1]。Joshi 等也有类似的看法^[5]。而郑文教等则有相反的结论^[3]。从本研究结果看:桐花树种苗在母树上的胎生过程,胎生种苗不仅始终远低于母树的盐分含量,同时随着胚轴的发育至成熟,不仅 Cl, Na 含量降低, K, Ca, Mg 及灰分含量也降低。这表明桐花树种苗在母树上的胎生过程,胎生种苗并不是一个盐分含量逐步累积提高的过程,而是一个低盐化的过程。

3.3 胎生发育过程孕育环境的元素动态与抗盐锻炼

桐花树种苗的胎生为“隐胎生”,胚轴在胎生发育过程中,始终被包孕在果实或宿存果皮内。从本研究的结果可以看出:桐花树种苗在胎生过程中,其孕育环境果实或宿存果皮不仅 Cl, Na 而且 Ca, Mg 及灰分含量动态为累积提高,且含量均远高于其内部孕育的胎生胚轴种苗。胚轴成熟时宿存果皮的 Cl, Na, Ca, Mg 及灰分含量是胎生胚轴含量的 4.4, 2.9, 4.2, 8.8 和 2.7 倍。这表明,桐花树种苗在母树上的胎生过程,其发育的孕育环境不仅一个盐分累积提高的环境,而且是一个高盐环境,这对种苗脱离母树后适应高盐生

境具有积极意义。可以认为桐花树种苗在胎生发育过程中,对盐分的适应并不是靠胎生胚轴增加盐分的累积而获得,而是在于胎生种苗在富含盐分的果实及宿存果皮的环境中孕育,对盐分的逐步适应而获得抗盐锻炼。这一点与前人的看法不同^[1,4,5]。

3.4 种苗脱离母树后生长发育过程的元素动态与抗盐适应性

从本研究结果看,桐花树胎生种苗脱离母树后,在林地生长发育至初生小苗这一阶段,胚轴的 Cl, Na 元素及灰分含量均表现逐步积累提高,特别是当胚轴根和叶相继长出,各元素及灰分急剧提高。这表明桐花树种苗在林地初生小苗生长发育阶段,是一个大量吸收和累积盐分的过程。至具第一对真叶的初生小苗的苗体根和胚轴的 Cl, Na 含量分别是刚脱离母树成熟胎生胚轴含量的 11~13 倍和 4~6 倍。

桐花树属泌盐红树,对盐分的代谢主要是靠叶片的盐腺分泌排除盐分。初生小苗苗体的高盐含量一方面可能与苗叶泌盐系统尚未健全有关,另一方面则可能与初生小苗的抗盐适应性密切相关。初生小苗紧贴于水湿林地与较长时间的海水淹浸,吸水与吸收养分的动力没有如母树有强大的蒸腾流拉力的抽动,吸收水分主要靠代谢性吸收。小苗累积有较高的盐分,有利于组织细胞渗透势的提高,对维持小苗吸水与高盐生境间的渗透平衡与离子平衡有积极意义。对此,可以认为初生苗期小苗相对有较大的盐分累积是非常必须与积极的,是初生苗期小苗适应高盐生境的机制之一。

但盐分在苗体内的过量积累,必将对幼苗造成毒害,初生苗期如何解决盐分过多的累积,值得关注。桐花树在林地初生苗期阶段,原胚轴一直伴随着生于苗体,并随着小苗的发育原胚轴吸水膨胀加粗伸长并逐步老化。这一阶段,胚轴体占有小苗总生物量的 90% 以上。从各组分的生物量结合元素含量来计算,初生苗期吸收的盐分总量有 80% 以上是贮纳于逐步老化胚轴部位。这随着初生小苗的进一步发育,叶片泌盐机能的逐步完善,过量积累的盐分将被逐步分泌出体外。可以认为,这是桐花树初生苗期抗盐适应性机制,有别于母树,桐花树主要是靠逐步老化的胚轴贮纳大量的盐分,这也是桐花树胎生现象的另一生物学意义,即胎生胚轴在林地初生苗期具有担负贮纳盐分的功能。

参考文献：

- [1] 林鹏. 红树林[M]. 北京: 海洋出版社, 1984. 25-34.
- [2] Teas H J. Silviculture with saline water [A]. Hollaender A. The Biosaline Concept[C]. New York: Plenum, 1979. 117-161.
- [3] Zheng W J, Wang W Q, Lin P. Dynamics of element contents during the development of hypocotyles and leaves of certain mangrove species[J]. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1999. 233: 247-257.
- [4] 金杰里, 方亦雄. 红树植物胎生的生理意义[J]. 植物学报, 1958, 7(2): 51-58.
- [5] Joshi G V, Pimplaskar M, Bhosale L J. Physiological studies in germination of mangroves[J]. *Botanica Marina*, 1972, 45: 91-95.
- [6] Chapman H D, Pratt P F. Chlorine[A]. Chapman H D, Pratt P F. Methods of Analysis for Soil, Plants and Water[C]. California: University of California, 1961. 97-100.
- [7] 陈国珍. 海水分析化学[M]. 北京: 科学出版社, 1965. 17-60.
- [8] Dawes C J. Marine Botany [M]. New York: Wiley, 1981. 521-523.

Dynamics of element levels and adaptation to saline environment during the development in *Aegiceras corniculatum* mangrove

ZHAO Hu, ZHENG Wen-jiao, SUN Juan, LIN Peng

(School of Life Sciences, Research Center for Wetland & Ecological Engineering, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Received: Jun., 9, 2003

Key words: mangrove; *Aegiceras corniculatum*; development; element dynamics; salt-resistance

Abstract: The changes in the levels of Cl, Na, K, Ca, Mg and ash in relation to adaptation to saline environment in *Aegiceras corniculatum* mangrove during the development were studied. The viviparous development of seedlings (hypocotyles) on the mother tree was not only a link of lowest salt level in the life but also a lowering of salt, which may be suggested to be a recapitulating sign of the character of the ancestors who lived in fresh-water habits. The fruits or persistent pericarps of breeding seedlings during the viviparous developing were rich in the salt and this may do favorable to adaptation of seedlings to highly saline environment. The development of seedlings in the habitats made an approach to salt absorption and accumulations largely after them drop off from the mother tree. The hypocotyle parties of the young seedlings in the habitats contain a large amount of salts, and this means a great deal to the young seedlings in adapting to saline environment. With the development from seedlings to the mother trees, the levels of Cl and Na in leaves increased. It indicated that the plant roots absorbed salts and transported them to the top of crown and then excluded via salt glands in the leaves.