

红树植物淹水胁迫响应研究进展

陈鹭真^{1, 2}, 林 鹏^{1*}, 王文卿¹

(1. 厦门大学生命科学学院, 厦门 361005; 2. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘要: 潮汐淹水是红树植物面临的主要环境胁迫之一, 也是导致目前红树林造林成活率低的一个关键因子。由于长期适应于水淹生境, 红树植物发育出一套适应于潮间带生长的抗淹水机制。综述了与红树植物相关的抗淹水胁迫响应机制, 包括了形态结构、生长、水分和光合作用、膜脂过氧化系统和根系脱氢酶系统、内源激素和胁迫多胺等 5 个方面。提出应用人工潮汐系统研究红树植物的淹水抗性机理是确定不同种类红树植物的耐淹水能力的有效手段。并指出生长的研究是淹水胁迫响应研究的基础, 而与分子手段相结合的激素水平的研究将在红树植物抗性胁迫研究中得到重视。

关键词: 红树林; 潮汐; 淹水胁迫; 抗性机制

文章编号: 1000-0933(2006)02-0586-08 **中图分类号:** Q143, Q178.1, Q948.8 **文献标识码:** A

Mechanisms of mangroves waterlogging resistance

CHEN Lu-Zhen^{1, 2}, LIN Peng^{1*}, WANG Wen-Qin¹ (1. School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China; 2. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 586 ~ 593.

Abstract: Tidal waterlogging is one of the most important stresses to mangroves. The duration of waterlogging is a limiting factor for the survival of mangrove seedlings. On adapting to waterlogging in the intertidal zones, mangroves have developed a set of mechanisms of waterlogging resistance, such as the growth of aerial roots and air space in the roots, special photosynthesis rates and nutrient circle. Scientists have shown great interest in mangroves waterlogging resistance. The present paper reviews five aspects of the mechanisms of mangroves in responses to waterlogging, which are morphological and anatomical factors, growth, water use efficiency and photosynthesis, activities of alcohol dehydrogenase and enzymes processing reactive oxygen species, and plant growth regulators. Aerial roots and aerenchyma in cortex are important for mangroves' resistance to waterlogging, by allowing oxygen to be replenished. Under tidal flooding, oxygen transported in the aerenchyma can maintain the oxygen demand of the roots. Like other stress, under waterlogging conditions the growth of mangroves falls, the photosynthetic rate declines, and leaves pigment contents change. In addition, the activities of enzymes processing reactive oxygen species and of dehydrogenase change. These physiological and photosynthetic responses of mangroves facilitate their tolerance to waterlogging. The plant growth regulator abscisic acid is also greatly induced by waterlogging. However, no reports about the relationship between content of ethylene or polyamine and waterlogging in mangroves have been reported.

To investigate waterlogging resistance mechanisms of mangroves, artificial tidal equipment is useful. It simplifies the conditions, and simulates different kinds of tidal cycles, including different durations of waterlogging. We find it necessary to study further the growth of mangroves to waterlogging, because it is the base for plant resistance research. Similarly, studies on plant hormone combined with molecular techniques will be of great interest in research on mangroves waterlogging. Further studies

基金项目: 国家基金资助项目(30200031); 教育部博士点基金资助项目(20030384007); 厦门市科技基金资助项目(3502Z20021046)

收稿日期: 2005-01-17; **修订日期:** 2005-12-20

作者简介: 陈鹭真(1977-), 女, 福建人, 博士, 主要从事植物生理生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: linpeng@jingxian.xmu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30200031); Doctorate Program Foundation of the Education Ministry of China (No. 20030384007); Item of Science and Technology in Xiamen (No. 3502Z20021046)

Received date: 2005-01-17; **Accepted date:** 2005-12-20

Biography: CHEN Lu-Zhen, Ph. D., mainly engaged in plant ecophysiology.

should be focused on the molecular mechanisms of hormone changes in mangroves during waterlogging. Studies on the mechanisms of mangroves waterlogging resistance will provide theoretical guidance for mangroves rehabilitation.

Key words: mangroves; tide; waterlogging stress; resistance mechanisms

自然状态下,红树植物及其幼苗的生长受到各种不利因素的干扰,除了人为干扰外,海水盐度、滩面高程、淹水时间,以及藤壶附着和啃齿类动物的啃食等都对其生长具有显著的影响。自然状态下,不同种类的红树植物根据其耐淹水能力不同,分布在不同高程的滩涂上^[1]。在大部分的潮汐周期中,红树植物幼苗经常被潮水淹没,处于没顶淹水的状态^[2]。由于生境的恶化,幼苗没顶淹水的时间延长,淹水深度加深^[3~7],将成为导致红树林造林成活率过低的一个关键因素^[2]。

国内外学者对红树植物的淹水耐性进行了大量的研究,其研究表明:红树植物由于长期适应于水淹生境,发育出一套适应于潮间带生长的抗淹水机制^[8~13],如特异的形态特征、生理响应以及营养循环。在不同高程的滩涂上,这些生理上和结构上的适应特性具有显著的梯度变化^[14~16]。本文将从形态结构、生长、水分和光合作用、膜脂过氧化系统和根系脱氢酶系统、内源激素和胁迫多胺等 5 个方面对红树植物的淹水抗性研究进行综述。

1 红树植物与淹水相关的形态结构

1.1 根系的形态学和通气组织的解剖学特征

和许多湿地植物一样,红树植物由于长期适应于水淹生境,发育出了发达的不定根,植株内存在的发达的气体交换系统,能将氧气源源不断的运送到根系,躲避根系厌氧^[17]。

红树林林下的土壤是由细质颗粒的沉积物组成的富含有机质的无结构土壤,高水分、高盐度、并缺乏氧气^[1],仅在表层沉积物中的一个薄层有氧气。假根或次生根的数量增多是红树植物缓解根系缺氧的一种机制^[18]。在白骨壤属(*Avicennia*)和海桑属(*Sonneratia*)的种类中,背地性生长气生根能有效地在大气和红树植物根系内部进行气体交换^[19];木榄属(*Bruguiera*)和榄李属(*Lumnitzera*)中的膝状呼吸根和表面根起到气体交换的作用^[19];红树属(*Rhizophora*)的植物中的支柱根能进行气体交换^[20]。

淹水改变了根系的解剖学构造。根系表面的皮孔是气体交换的门户,例如,萌芽白骨壤(*Avicennia germinans*)和大红树(*Rhizophora mangle*)通过皮孔可以从地上向地下部分运送空气^[8]。在许多红树植物的地上部分的根系皮孔周围,可见剥落的组织,它们构成了内部组织与外间环境进行气体交换的门户^[1]。白骨壤(*A. marina*)具有皮孔的假根在淹水后 3min 后可以完全恢复氧气的运送,而没有皮孔的假根至少需要 10min 才能恢复根内氧气的运送^[21]。皮孔不仅有利于氧气的进入,也有利于挥发性物质如乙醇和乙烯等的排出^[22]。同时,皮孔在气生根上的分布也很有规律,白骨壤(*A. marina*)的每个气生根上大约有 25 个皮孔,而在气生根与地下水平根系的交界处,皮孔多于 25 个^[21]。

一般而言,植物缺氧刺激乙烯合成,进而刺激纤维素酶的活性增强,细胞壁中果胶质分离,导致细胞分离,逐步形成由小到大的细胞间隙,在皮层中形成发达的通气组织,这是皮层气室形成的裂生方式^[23];若由于皮层中某些细胞的整个细胞崩溃而形成的通气组织,为溶生性通气组织^[23]。研究表明:红树植物根系中的几乎所有的气室都是通过裂生方式产生的,而只有小根中的部分气室是溶生方式产生的^[29]。在通气组织形成过程中,乙烯作为一种厌氧信号,激活 Ca^{2+} 和磷酸肌醇(phosphoinositides)的信号传导途径,最后导致细胞程序性死亡^[25]。根系皮层中产生的连续气室构成了气体通路,氧气可以在这个通道中运送^[26~28]。厌氧条件下,红树植物根系发达的通气组织能够把氧气从植株的地上部分运送到根部,保障缺氧条件下正常的生理活动^[1]。同时,红树植物茎的皮层中也有发达的气道起着输送氧气的作用^[1]。

大多数红树植物在生长 1a 内的幼苗期,植株未长出气生根,例如,白骨壤(*A. marina*)幼苗通常在 1a 后长出气生根^[30]。对于幼小的植株而言,当地上部分如茎、叶和胚轴暴露于空气中时,气体通过气孔进入叶片的海绵组织,经皮孔进入茎和胚轴,运送到根系,供给地下的根系^[31]。在 10 个月大小的白骨壤(*A. marina*)植株

中有连续的气室;叶柄、根、茎节间和胚轴这些较长的组织中,皮层的气室形成彼此连接的宽而长的通道,而茎节处则有大量的海绵组织连接,从而构成一个气体运送通道^[31];当植株长出呼吸根后,高潮时被海水覆盖,而退潮时呼吸根露出水面,进行气体交换,此时,气体通过呼吸根进入根系是红树植物的主要呼吸方式。Curran 等认为在正常的低潮时通过植株呼吸根进入根系的氧气就足以提供根内的气体需求^[32]。

通气组织的发达程度与耐淹水的能力呈正相关。通常根系皮层中的气室数量最多,气室体积最大,占根系体积 40%~50%^[33];而从根系切片上看,在白骨壤(*A. marina*)气生根和粗根(Cable roots)的通气组织分别占根系横截面积的 69%~80%和 81%~85%^[19]。因此,研究根系皮层及其气道面积占根系横截面积的比例、或通气组织在根系所占的比例是衡量不同红树植物不同根系贮气能力的有效手段^[19, 29, 31]。

1.2 红树植物的氧气运送

测定根系中氧气含量的变化是确定根系内贮气能力的另一有效手段。Scholander 等证明了涨潮时根系中的氧气含量下降,而退潮时氧气的含量恢复正常;在整个淹水的过程中,气生根内部的气压呈梯度下降,当根系露出水面后气压迅速恢复,而淹水后的低压能促使大量的空气在假根恢复呼吸时流入假根^[8]。Allway 等测定出潮水淹没白骨壤(*A. marina*)的气生根后,气生根中的气压下降到 1.7kPa,其中氧气的含量也下降,约为 $3\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$;但潮水退去,气生根干燥时,气压迅速回升到与大气相当,根系氧气含量也缓慢升高至与大气中的含量相当^[29]。

氧气是通过气体扩散进入气生根的皮孔^[32, 34],因为在退潮时根系氧气浓度的变化与通过扩散作用进入气生根的氧气基本一致^[34]。Andersen 和 Kristensen 的研究表明气生根中的氧气含量占空气饱和度的 63%~88%时,地下根系中的氧气含量只占 62%~73%,从地上部分到地下部分氧气含量呈下降趋势^[19]。Hovenden 等通过计算证明:当持续淹水超过 3.5h 以上,白骨壤(*A. marina*)根系中的氧气就会下降至 0^[35]。通过氧气的储存和交换能力的计算发现:具有 3~9 个气生根的较大的白骨壤(*A. marina*)植株根系中贮存的氧气至少可以在淹水条件下保持 6h 的有氧呼吸^[32]。

2 红树植物的生长分析

淹水能减缓植物的生长,促进根系分蘖、不定根增生、根系气腔形成^[36~38]。但红树植物是一类生长在海岸潮间带的植被类型,生长过程需要一定的潮汐作用^[17],适当的淹水对其生长有利^[2]。但其植株淹水过深、淹水时间过长也会导致生长发育减慢、叶面积减少、生存率下降^[2, 5, 35, 39]。

淹水处理下的植株生物量及其分配和相对生长率(RGR)可以反映淹水胁迫响应的能力^[5, 40, 41]。土壤表面淹水使白骨壤(*A. marina*)的总生物量和根系生物量显著下降^[34];而萌芽白骨壤(*A. germinans*),拉关木(*Laguncularia racemosa*)和大红树(*R. mangle*)等 3 种红树植物的根系和叶片的生长都受到显著抑制,总叶面积减少,碳同化率下降^[39]。

以大红树(*R. mangle*)为例,其幼苗在高潮带或低潮带的生长速率减缓,均低于在中潮带上的幼苗生长速率^[42]。在水深较深的滩涂上种植的大红树(*R. mangle*)幼苗,胚轴萌发初期生长最快,当植株成苗(sapling)后其生长下降^[5],同时地上部分的比例(root/shoot)升高,生长率下降^[43];反之,水深较浅处的大红树(*R. mangle*)的植株矮小,分枝和叶片少,叶片 C:N 比下降;而在正常潮位生长的植株,其生长指标均比水深较深和较浅的两个处理的植株高 10%~20%,相对生长率(RGR)比其它两个处理高 3%~23%^[5]。种于低潮位的红海榄(*R. stylosa*)幼苗成活率低,生长不良^[44]。淹水时间延长导致秋茄(*Kandelia candel*)植株趋向于减少根系的生物量的分配而增加幼枝的生物量的分配,秋茄根系将通过提高每单位根系生物量的营养吸收来维持较高的相对生长率(RGR)^[45]。这与耐淹水植物中存在一种机制相一致,即当根系中生物量的分配降低,植株可以提高每单位根系的营养吸收来维持较高的相对生长率(RGR)^[46]。

3 红树植物水分关系与光合呼吸作用

淹水导致红树植物叶片气孔关闭, RuBP 羧化酶活性受到抑制,光合速率(P_n)下降^[5, 41, 47]。叶片色素含量发生变化^[45, 47]。蒸腾速率(T_r)和气孔导度(g_s)也随淹水而发生变化,但对其水分利用率(WUE)没有显著影

响^[47, 48]。Ellison 和 Farnsworth 对大红树(*R. mangle*)幼苗的研究结果表明:淹水较深的处理植株的光合速率(P_n)最低,而生长在中潮带的幼苗,气孔导度下降,光合速率极大增加,净光合速率比淹水较深的处理高 30%^[5]。对萌芽白骨壤(*A. germinans*),拉关木(*L. racemosa*)和大红树(*R. mangle*)^[39],秋茄(*K. candel*)^[47],白骨壤(*A. marina*)^[48]和木榄(*Bruguiera gymnoriza*)^[49]的研究表明:淹水使叶片的水势和气孔导度减少,光合作用受到极显著抑制。

与其他环境胁迫相似,淹水胁迫使红树植物植株的光合特性降低, CO_2 同化速率减缓,最终减缓植株生长^[14, 50, 51]。大红树(*R. mangle*)受到高于正常潮位 16cm 的水深浸淹时,苗木的最大光合同化率下降,生长减缓^[5]。红海榄(*R. stylosa*)在胚轴淹水的生境里,叶片光合同化速率减慢,幼苗生长缓慢^[44]。

4 红树植物的膜脂过氧化系统和根系脱氢酶系统

4.1 红树植物的膜脂过氧化系统

当植物处于逆境时,活性氧等自由基能引起膜脂过氧化作用,从而破坏质膜,影响细胞的正常生理过程。但植物体内的抗氧化酶保护系统,能够防止自由基破坏的膜保护系统^[52]。抗淹水耐性较强的植物,过氧化酶系统活性提高,保护植物免受氧化损伤^[52, 53]。

和湿地植物一样,红树植物的活性氧系统酶类有较高的活性,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性随淹水的增加而提高^[17, 36]。Takemura 等报道了木榄(*B. gymnoriza*)在环境胁迫下 SOD 酶活性升高^[54];Ye 等发现随土壤淹水时间延长,秋茄(*K. candel*)叶片中的 POD 和 SOD 活性显著增高,而木榄(*B. gymnoriza*)叶片中仅 POD 活性有显著变化,并认为秋茄(*K. candel*)的抗淹水能力高于木榄(*B. gymnoriza*)^[45]。Chen 等发现当周期性没顶淹水时间超过 8h,秋茄(*K. candel*)幼苗叶片的 POD 和 SOD 活性显著提高,幼苗抗性提高^[47]。Youssef 和 Saenger 研究表明抗淹水能力强的红树幼苗气生根的抗氧化能力强^[16]。与其他环境胁迫相似^[36],膜脂过氧化性可以作为红树植物淹水胁迫的指示剂。

丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的重要产物,会引起叶片的损伤^[17, 36]。淹水胁迫导致 MDA 含量升高,质膜受到损伤,膜透性升高,特别是根系细胞质膜透性增高,细胞内含物外渗^[36],这一胁迫特性在秋茄(*K. candel*)幼苗叶片中也同样存在^[47]。

4.2 红树植物的根系脱氢酶系统

对于旱生植物而言,缺氧迅速触发糖酵解过程,乳酸脱氢酶(LDH)活性迅速升高,乳酸发酵;当细胞质中的 pH 值达到 6.8 时,乙醇脱氢酶(ADH)与丙酮酸脱羧酶(PDC)被激活,进入乙醇发酵途径^[17, 23]。植物在缺氧时,将启动脱氢酶系统降解植物体内的毒性物质,如乳酸、乙醇以及苹果酸等毒害物质^[10]。其中,ADH 是根系在厌氧条件下产生的主要酶,ADH 活性的增加可以将毒害物质乙醇转化成乙醛,帮助植物躲避缺氧根系的主要毒害物质——乙醇的损伤^[10, 41, 55]。抗淹水植物的淹水耐性与 ADH 活性的变化是成正比的^[10]。湿生植物,特别是红树植物的无氧呼吸功能强,酶活性高,在淹水条件下,根系迅速厌氧呼吸,ADH 活性迅速升高^[17]。Pezeshki 等研究表明萌芽白骨壤(*A. germinans*)和大红树(*R. mangle*)的幼苗根系的 ADH 在淹水后有较大地提高^[41];Chen 等研究表明秋茄(*K. candel*)幼苗在每个潮水周期没顶淹水 4~6h,根系的 ADH 活性较其他淹水处理高^[47];但这也说明当幼苗期气生根还未形成时,幼苗根系中的充氧作用系统还不足以应付淹水时土壤条件的极度变化。另外,ADH 能通过提高巴斯德效应以维持较高的能荷,有利于保护膜结构功能的完整性,延长根系寿命^[36]。

同时,缺氧引起根系呼吸速率和根系活力变化显著降低^[36, 37]。红树植物淹水胁迫的研究结果也证明了根系缺氧时,根系活力显著降低^[45, 47, 56]。

5 红树植物的内源激素和胁迫多胺

淹水导致植物的一些生长发育特性改变,诸如气孔关闭、叶柄偏上性生长、叶片衰老、胚轴膨胀、通气组织形成、生长减缓,而这些变化主要受到内源激素的影响^[10]。淹水胁迫诱导的几种激素中,乙烯是研究得比较透彻的激素之一,也是植物对淹水胁迫反应最敏感的激素之一^[38]。但在红树植物淹水胁迫的研究中,胁迫乙

烯的含量变化还未见报导。

厌氧条件下,根系中柱中的 Met(甲硫氨酸)转化为 SAM(S-腺苷蛋氨酸),在 ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)合成酶作用下生成 ACC,扩散到低氧的根系皮层组织中,在需氧的 ACC 氧化酶作用下,ACC 被氧化成乙烯。乙烯再通过木质部运送到地上部分而行使功效^[10, 38]。淹水胁迫导致植株体内乙烯含量增加,主要有 3 个来源途径:(1)淹水使乙烯合成能力加强;(2)淹水使体内乙烯扩散减少;(3)淹水增加土壤微生物产生外源乙烯^[36]。乙烯含量增加使植株出现不定根增生、气腔形成、生长减慢、器官脱落以及衰老加速等症状^[57],特别是能激活纤维素酶活性,溶解细胞壁,破坏细胞结构,导致细胞死亡,促进根系气腔形成^[23],加速茎的韧皮部和木质部分化^[58]。

淹水胁迫诱导的另一类重要激素就是脱落酸(ABA)。作为植物的生长调节剂,在正常植株中,ABA 基本上是由地上部分合成的,特别是在老叶中合成,并向根系运送^[17]。植株淹水后,地上部分 ABA 合成加速,并减少了向根系运输的数量^[38]。ABA 经过韧皮部运送到茎中,在茎中从韧皮部运送到木质部,再运送到根系^[36],但淹水胁迫导致 ABA 合成增加的原因尚不清楚^[10, 38]。植株淹水后,ABA 首先在成熟叶和老叶中合成,再转运到幼叶中^[10],叶片中 ABA 含量发生变化,导致气孔关闭,蒸腾作用和呼吸速率均下降^[18, 23, 36, 59]。植物体内的 ABA 含量变化可以反映植物的抗涝性^[59]。但与红树植物淹水胁迫相关的 ABA 的研究鲜见报道^[47]。Chen 等研究表明:淹水时间的延长显著促进了秋茄(*K. candel*)幼苗叶片中的 ABA 含量提高^[47]。

多胺是一种低分子量含氮碱,一般认为它可作为广义上的植物激素,调节植物的生长发育,有助于提高植物的抗逆性^[60]。植物中常见的多胺有腐胺(Put)、尸胺(Cad)、亚精胺(Spd)、精胺(Spm)以及其他胺类,Put 是多胺生物合成途径的中心产物^[61]。植物体内的多胺常以游离态、结合态和束缚态形式存在。结合态的多胺能形成分子屏障,抵御外界不良因素的侵染;束缚态多胺则通过大分子的交联稳定细胞内成分。由于多胺带多个正电荷,易与多价阴离子的核酸和质膜的磷脂相结合,改变膜透性。多胺还能转化成生物碱达到解毒作用^[62]。

多胺代谢与胁迫乙烯的产生有一定的相关性,由于具有抑制衰老作用的亚精胺和精胺与促进衰老的乙烯具有相同的生物合成前体,即 SAM(S-腺苷蛋氨酸),因此有研究认为乙烯和多胺在胁迫条件下竞争同一底物^[63],是具有相反作用的调节物质^[64]。多胺可能通过降低 ACC 合成酶的合成和清除自由基而抑制乙烯产生,达到抑制衰老的作用^[65]。

在分生组织和生长细胞中,多胺的含量及多胺合成酶的活性最高,而在衰老组织中则最低;多胺的氨基越多,延缓衰老的活性越高,一般表现为 Spm > Spd > Put^[66]。同时在稳定膜结构、抑制核酸酶和蛋白酶活性的升高、抑制叶绿体的降解等方面,Spd 和 Spm 的功能远大于 Put^[67]。多胺不仅可以通过抑制内源乙烯的合成而延缓衰老,还能抑制外源乙烯所诱导的衰老^[68]。

在酸胁迫、渗透胁迫、盐胁迫和水分胁迫下,对植物内源多胺的含量变化及植物抗逆性有较多研究^[70],还未见淹水胁迫下多胺的变化研究;特别是与红树植物淹水胁迫相关的多胺研究也未见报道。

6 总结与展望

由于红树植物的自然生境受到自然气候条件和人为干扰的影响,红树植物的淹水抗性的研究是关系到红树林造林成活率低的重要问题,越来越多地受到国内外学者的关注,因此,此项研究也将继续得到深远发展。通过本文的综述,对红树植物的淹水胁迫响应提出以下展望:

(1) 植物生长的研究 植物的生长研究是研究的基础,能直观的反映出红树植物在淹水胁迫下的生长状况。在红树植物的抗淹水研究中,生长的研究是不容忽视的。

(2) 激素水平的研究 基于对各种激素了解的不断加深,在红树植物胁迫研究的激素水平响应也应得到重视。特别是与淹水胁迫相关的内源激素调节和作为广义激素的内源多胺的研究,也将逐步得到重视。还可以将其与分子和蛋白质技术相结合,从激素水平进一步揭示红树植物的淹水胁迫响应的分子机理。

(3) 红树植物长期适应于水淹生境,不同红树种类在潮间带的分布受周期性淹水频率的影响,当淹水频

率超过正常水平时,红树林将退化甚至死亡^[76]。因此,红树植物特别是其幼苗在潮间带的浸淹频率将引起国内外学者的关注。Waston, de Haan 和 Chapman 都从淹水等级的角度研究了不同红树植物种类的淹水耐性,对红树植物耐淹水能力和在潮间带的自然分布做了较好的总结^[77]。应用潮汐模拟装置,有效模拟自然潮汐作用下的红树植物的生长特征^[2, 47],是研究红树植物的淹水胁迫响应的一种新的思路。

因此,在探讨红树植物幼苗的抗淹水机制,确定红树植物在潮间带的浸淹频率和临界高程,划定不同红树植物种类的宜林临界线具有一定的指导意义,将对红树林造林具有重要的实践意义。

References:

- [1] Lin P. Mangrove ecosystem in China. Beijing: Science Press, 1999.
- [2] Chen L Z, Wang W Q, Lin P. Influence of waterlogging time on the growth of *Kandelia candel* seedlings. Acta Oceano. Sinica, 2004, 23(1): 149 ~ 158.
- [3] Snedaker S C, Meeder J F, Ross M S, et al. Mangrove ecosystem collapse during predicted sea-level rise——Holocene analogues and implications——discussion. J Coast Res., 1994, 10: 497 ~ 498.
- [4] Field C D. Impact of expected climate change on mangroves. Hydrobiologia, 1995, 295: 75 ~ 82.
- [5] Ellison A M, Farnsworth E J. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). Oecologia., 1997, 112: 435 ~ 446.
- [6] Chen X Y, Lin P. Responses and roles of mangroves in China to global climate changes. Transactions of Oceanology and Limnology, 1999, 2: 11 ~ 16.
- [7] Fan H Q, Li G Z. Effect of sea dike on the quantity, community characteristic and restoration of mangroves forest along Guangxi coast. Chinese J. of Applied Ecol, 1997, 8: 240 ~ 244.
- [8] Scholander P F, Van Dam L, Scholander S I. Gas exchange in the roots of mangroves. Amer. J. Bot., 1995, 42: 92 ~ 98.
- [9] Scholander P F, Hamner H T, Hemmingen E, et al. Salt balance in mangroves. Plant Physiol, 1962, 37: 722 ~ 729.
- [10] Kozlowski T T. Flooding and plant growth. London: Academic Press, INC, 1984.
- [11] Tomlinson P B. The botany of mangroves. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [12] Armstrong W, Brändle R, Jackson M B. Mechanisms of flood tolerance in plants. Acta. Bot. Neerl., 1994, 43: 307 ~ 358.
- [13] Ball M C. Ecophysiology of mangroves. Trees, 1988a, 2: 129 ~ 142.
- [14] Ball M C. Salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina* I. Water use in relation to growth, carbon partitioning and salt balance. Aust. J. Plant Physiol, 1988, 15: 447 ~ 464.
- [15] Pezeshki S R, DeLaune R D, Patrick W H. Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: Gas exchange and biomass partitioning. Can. J. For. Res., 1990, 20: 869 ~ 874.
- [16] Youssef T, Saenger P. Anatomical adaptive strategies to flooding and rhizosphere oxidation in mangrove seedlings. Aust. J. Bot., 1996, 44, 297 ~ 313.
- [17] Wang W Q, Zhang F S. The physiological and molecular mechanism of adaptation to anaerobiosis in higher plants. Plant Physiology Communications, 2001, 37, 63 ~ 70.
- [18] Lin P. Mangrove vegetation. Beijing: Ocean Press, 1988.
- [19] Andersen F Ø, Kristensen E. Oxygen microgradients in the rhizosphere of the mangrove *Avicennia marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1988, 44: 201 ~ 204.
- [20] Chapman V J. Mangrove vegetation. Cramer. Vaduz, 1976.
- [21] Hovenden M J, Allaway W G. Horizontal structures on pneumatophores of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh——a new site of oxygen conductance. Ann. Bot., 1994, 73: 377 ~ 383.
- [22] Yu S W, Tang Z C. Plant physiology and molecular biology. Beijing: Science Press, 1998. 739 ~ 751.
- [23] Pan R Z. Plant physiology. Beijing: Chinese High Education Press, 2001.
- [24] Zhao K F, Wang S T. Crops resistance physiology. Beijing: Agriculture Press, 1900. 226 ~ 248.
- [25] Drew M C, He C J, Morgan P W. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. Trens in Plant Sci., 2000, 5(3): 123 ~ 127.
- [26] Armstrong W. Rhizosphere oxidation in rice and other species: a mathematical model based on the oxygen flux component. Physiol. Plant., 1970, 23: 623 ~ 630.
- [27] Smirnov N, Crawford R M M. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. Ann. Bot., 1983, 51: 237 ~ 249.
- [28] Armstrong W. Justin S H F W, Beckett P M, et al. Root adaptation to soil waterlogging. Aquatic Botany, 1991, 39: 57 ~ 73.
- [29] Allaway W G, Curran M, Hollington L M, Ricketts M C, Skelton N J. Gas space and oxygen exchange in roots of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. var. *australasica* (Walp.) Moldenke ex N. C. Duke, the Grey mangrove. Wetlands Eco. & Management, 2001, 9: 211 ~ 218.

- [30] Curran M. Gas movements in the roots of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. Aust. J. Plant Physiol, 1985, 9: 519 ~ 528.
- [31] Ashord A E, Allaway W G. There is a continuum of gas space in young plants of *Avicennia marina*. Mar. Ecol. Progr. Ser., 1995, 295, 5 ~ 11.
- [32] Curran M, Cole M, Allaway W G. Root aeration and respiration in young mangrove plants (*Avicennia marina* (Forsk.) Vierh.). J. Exp. Bot., 1986, 37: 1225 ~ 1233.
- [33] Curran M, James P, Allaway W G. The measurement of gas spaces in the roots of aquatic plants——Archimedes revisited. Aqua. Bot., 1996, 54: 255 ~ 261.
- [34] Skelton N J, Allaway W G. Thermo-osmotic gas supply not detected in *Avicennia marina* seedlings. Hydrobiologia, 1995, 295: 1 ~ 4.
- [35] Hovenden M J, Curran M, Cole M A, Goulter P F E, et al. Ventilation and respiration in roots of one-year-old seedlings of grey mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. Hydrobiologia, 1995, 295, 23 ~ 29.
- [36] Guan Z H. Introduction of plant iatrology. Beijing: China Agriculture University Press, 1996.
- [37] Liu Y L. Physiology of plant water stress. Beijing: Agriculture Press, 1992.
- [38] Li R Q, Wang J P. Plant stress physiology. Wuhan: Wuhan University Press, 2002.
- [39] Pezeshki S R, Delaune R D, Patrick W H Jr. Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: gas exchanges and biomass partitioning. Can. J. For. Res., 1989, 20, 869 ~ 874.
- [40] Naidoo G. Effects of waterlogging and salinity on plant-water relations and on the accumulation of solutes in three mangrove species. Aquat. Bot., 1985, 22: 133 ~ 143.
- [41] Pezeshki S R, Delaune R D, Meeder J F. Carbon assimilation and biomass partitioning in *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle* seedlings in response to soil redox conditions. Environ. Exp. Bot., 1997, 37: 161 ~ 171.
- [42] Ellison A M, Farnsworth E J. Seedling survivorship, growth, and response to disturbance in *Belizean mangal*. Am. J. Bot., 1993, 80: 1137 ~ 1145.
- [43] Ellison A M, Farnsworth E J. Spatial and temporal variability in growth of *Rhizophora mangle* saplings on coral cays: links with variation in insolation, herbivory, and local sedimentation rate. J. Ecol., 1996, 84: 717 ~ 731.
- [44] Kitaya Y, Jintana V, Piriyaoytha S, et al. Early growth of seven mangrove species planted at different elevations in a Thai estuary. Trees, 2002, 16, 150 ~ 154.
- [45] Ye Y, Tam N F Y, Wong Y S, et al. Growth and physiological responses of two mangrove species (*Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia candel*) to waterlogging. Environ. Exp. Bot., 2003, 49: 209 ~ 221.
- [46] Rubio G, Oosterheld M, Alvarez C R, Lavado R S. Mechanisms for the increase in phosphorus uptake of waterlogged plants: Soil phosphorus availability, root morphology and uptake kinetics. Oecologia, 1997, 112: 150 ~ 155.
- [47] Chen L Z, Wang W Q, Lin P. Photosynthetic and physiological responses of *Kandelia candel* (L.) Druce seedlings to duration of tidal immersion in artificial seawater. Environ. Exp. Bot., 2005, 54: 256 ~ 266.
- [48] Naidoo G, Rogalla H, Von-Willert D J. Gas exchange responses of a mangrove species, *Avicennia marina*, to waterlogged and drained conditions. Hydrobiologia, 1997, 352: 39 ~ 47.
- [49] Naidoo G. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lam. New Phytol., 1983, 93: 369 ~ 376.
- [50] Ball M C, Farquhar G D. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. Plant Physiol, 1984, 74: 1 ~ 6.
- [51] Lin G, Sternberg L da S L. Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). J. exp. Bot., 1993, 90: 9 ~ 16.
- [52] Bowler C, Montagu M V, Inze D. Superoxide dismutase and stress tolerance. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992, 43: 83 ~ 116.
- [53] Monk L S, Fagerstedt K V, Crawford R M M. Superoxide dismutase as anaerobic polypeptide. A key factor in recovery from oxygen deprivation in *Iris pseudacorus*. Plant Physiol., 1987, 85: 1016 ~ 1020.
- [54] Takemura T, Hanagata N, Sugihara K, et al. Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorrhiza*. Aquat. Bot., 2000, 68: 15 ~ 28.
- [55] Akhtar J, Gorham J, Qureshi R H, et al. Does tolerance of wheat to salinity and hypoxia correlate with root dehydrogenase activities of aerenchyma formation. Plant and Soil, 1998, 201: 275 ~ 284.
- [56] McKee K L. Growth and physiological responses of neotropical mangroves seedlings to root zone hypoxia. Tree Physiol, 1996, 16: 883 ~ 889.
- [57] Dong J G, Yu Z W, Yu S W. Effect of increased ethylene production during different periods on the resistance of wheat plants to waterlogging. Acta Phytophysiology Sinica, 1983, 9(4): 383 ~ 389.
- [58] Shen H J. Plant hormone and wood formation. Sci. Silvae Sinicae, 1996, 32(2): 165 ~ 170.
- [59] Li Z T, Zhou X. Plant hormone and immunoassay. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1996.
- [60] Galston A W. Polyamines as modulators of plant development. Bioscience, 1983, 33: 382 ~ 388.

- [61] Shen H J, Xie Y F. Polyamine and plant stress. J. Nanjing Forestry University, 1997, 21(4): 26 ~ 30.
- [62] Zhao F G, Liu Y L. Metabolism and regulation of uncommon polyamines in high plants. Plant Physiology Communications, 2000, 36(1): 1 ~ 6.
- [63] Wang S Y, Steffens G L. Effect of paclobutrazol on water stress——induced ethylene biosynthesis and polyamine accumulation in apple seedling leaves. Phytochemistry, 1985, 24: 2185 ~ 2190.
- [64] Kaur-Sawhney R, Shin L M, Flores H E. Relation of polyamine synthesis and titer to aging and senescence in oat leaves. Plant Physiol, 1982, 69: 405 ~ 415.
- [65] Drolet G, Dumbroff E B, Legg R, *et al.* Radical scavenging properties of polyamines. Phytochem, 1986, 25: 367 ~ 371.
- [66] Wang X Y, Zou Q. Advances in studies on relation ship between polyamines and plant senescence. Chinese Bulletin Botany, 2002, 19(1): 11 ~ 20.
- [67] Ting D T. Stress ethylene production——A measure of plant response to stress. Hortscience, 1980, 15(5): 16 ~ 19.
- [68] Fuhrer J, Kaur-Sawhney R, Shih L M, *et al.* Inhibition of ethylene biosynthesis by aminoethoxyvinylglycine and by polyamines shunts lavel from Cl_4 -methionine into spermidine in aged orange peel discs. Plant Physiol., 1982, 70: 1597 ~ 1600.
- [69] Zhao F G, He L F, Luo Q Y. Plant stress physiological ecology. Beijing: Chemical Industry Press and Environmental Science and Ecology Press, 2004. 193 ~ 216.
- [70] Wasinger V C, Cordwell S J, Cerpa-Poljak A, *et al.* Progress with gene-product mapping the mollicutes: mycoplasma genitalium. Electrophoresis, 1995, 16: 1090 ~ 1094.
- [71] Sachs M M, Freeling M, Okimoto R. The anaerobic proteins of maize. Cell, 1980, 20: 761 ~ 767.
- [72] Andrews D L, Cobb B G, Johnson J R. Hypoxic and anoxic induction of alcohol dehydrogenase in root sand Zea may. Plant Physiol., 1993, 101: 407 ~ 414.
- [73] Zeng Y, Wu Y, Avigne W T. Differential regulation of sugar sensitive sucrose synthase by hypoxia and anoxia indicate complementary transcriptional and post translational response. Plant Physiol., 1998, 116: 1573 ~ 1583.
- [74] Mujer C V, Rumpho M E, Lin J J. Constitutive and inducible aerobic and anaerobic stress proteins in the Echinochloa complex and rice. Plant Physiol., 1993, 101: 217 ~ 226.
- [75] Chang W W, Huang L, Shen M. Patterns of synthesis and tolerance of anoxia in root tips of maize seedlings acclimated to alow oxygen environment, and identification of proteins by mass spectrometry. Plant Physiology, 2000, 122: 3517 ~ 3526.
- [76] Zhang Q M, Yu H B, Chen X S, *et al.* The relationship between mangrove zone on tidal flats and tidal levels. Acta Ecologica Sinica, 1997, 17: 258 ~ 265.
- [77] Snedaker S C, Snedaker J G. The mangrove ecosystem; research methods. UK: Unesco Press, 1984.

参考文献:

- [6] 陈小勇, 林鹏. 我国红树林对全球气候变化的响应及其作用. 海洋湖沼通报, 1999, 2: 11 ~ 16.
- [7] 范航清, 黎广钊. 海堤对广西沿海红树林的数量、群落特征和恢复的影响. 应用生态学报, 1997, 8(3): 240 ~ 244.
- [17] 王文泉, 张福锁. 高等植物厌氧适应的生理及分子机制. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 63 ~ 70.
- [22] 余叔文, 汤章城主编. 植物生理与分子生物学. 北京: 科学出版社, 1998. 739 ~ 751.
- [23] 潘瑞炽主编. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [24] 赵可夫, 王韶唐主编. 作物抗性生理. 北京: 农业出版社, 1990. 226 ~ 248.
- [36] 管致和编. 植物医学导论. 北京: 中国农业大学出版社, 1996. 100 ~ 104.
- [37] 刘友良. 植物水分逆境生理. 北京: 农业出版社, 1992. 144 ~ 187.
- [38] 利容千, 王建波主编. 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 2002.
- [57] 董建国, 俞子文, 余叔文. 在渍水前后的不同时期增加体内乙烯产生对小麦抗渍性的影响. 植物生理学报, 1983, 9(4): 383 ~ 389.
- [58] 沈惠娟. 植物激素与木材形成. 林业科学, 1996, 32(2): 165 ~ 170.
- [59] 李宗庭, 周璧著. 植物激素及其免疫检测技术. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996. 114 ~ 203.
- [61] 沈惠娟, 谢寅峰. 多胺(Pas)与植物的几种胁迫反应. 南京林业大学学报, 1997, 21(4): 26 ~ 30.
- [62] 赵福庚, 刘友良. 高等植物体内特殊形态多胺的代谢及调节. 植物生理学通讯, 2000, 36(1): 1 ~ 6.
- [66] 王晓云, 邹琦. 多胺与植物衰老关系研究进展. 植物学通报, 2002, 19(1): 11 ~ 20.
- [69] 赵福庚, 何龙飞, 罗庆云. 植物逆境生理生态学. 北京: 化学工业出版社环境科学与工程出版中心, 2004. 193 ~ 216.
- [76] 张乔民, 于红兵, 陈欣树, 郑德璋. 红树林生长带与潮汐水位关系的研究. 生态学报, 1997, 17(3): 258 ~ 265.