

三种红树植物对盐胁迫的生理适应

廖 岩 陈桂珠*

(中山大学环境科学与工程学院, 广州 510275)

摘要 无瓣海桑 (*Sa*)、海桑 (*Sc*)、红海榄 (*Rs*) 都属于乔木红树植物。这 3 种红树植物对盐度的敏感程度存在着差异, 因此对不同标准的盐度的适应性也大不相同。通过对这 3 种红树植物用不同的盐度的水 3 个月的处理, 发现 *Sa* 和 *Sc* 叶片的净光合作用速率、气孔导度、蒸腾速率都随着盐度的增加而降低。*Sa*, *Sc*, *Rs* 叶片中的可溶性总糖含量随着盐度的升高整体上有上升趋势。*Sa* 和 *Sc* 茎、叶中丙二醛 (MDA) 含量在低盐度时 (<10) 略有降低, 随着盐度升高, MDA 含量急速升高, 而 *Rs* 茎、叶中 MDA 只是在盐度超过 40 时才会有明显增长, 3 种红树植物根部的 MDA 含量变化都不明显。*Rs* 可以依靠超氧化物歧化酶 (SOD) 来消除活性氧自由基, 而红树植物 *Sa* 和 *Sc* 的耐盐性稍差, SOD 对膜的保护能力不强。根据实验结果, 可以得出对 3 种红树植物对盐度的适应范围, 这将为指导中国南海海岸线上的红树造林计划提供依据。

关键词 无瓣海桑; 海桑; 红海榄; 盐胁迫; 净光合作用速率; 气孔导度; 蒸腾速率; 可溶性糖; 膜脂质过氧化; SOD

文章编号: 1000-0933 (2007) 06-2208-07 中图分类号: Q142, Q948.1 文献标识码: A

Research on physiological adaptability of three mangrove species to salt stress

LIAO Yan, CHEN Gui-Zhu*

School of Environmental Science and Engineering, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2208 ~ 2214.

Abstract: The impact of salinity on three arboreal mangrove plants, *Sonneratia apetala* (*Sa*), *S. caseolaris* (*Sc*), *Rhizophora stylosa* (*Rs*) was studied. The three mangrove species were treated with different salinity levels over a 3 months period. The response and adaptation of these three mangrove species to salinity were shown to be different. Net photosynthesis rate, stomata conductance and transpiration rate of leaves decreased and soluble sugar content of leaves increased with salt concentration in all three mangrove species. The MDA content in stems and leaves of *Sa* and *Sc* was somewhat decreased when the salinity was lower than < 10, but rapidly increased with increased salt concentration. The MDA content in stems and leaves of *Rs* increased only when salinity was greater than 40. Changes of MDA content in roots of the three mangrove species were not observed. The adaptabilities of *Sa* and *Sc* to salt tolerance were limited. The more salt tolerance mangrove *Rs* likely eliminated the free oxygen radicals through the increase in activity of superoxide dismutase (SOD). Results of this experiment identified salinity levels best suited for growth and metabolism of the species providing information needed for maintaining mangrove forestation along the South China coast.

Key Words: *Sonneratia apetala*; *S. caseolaris*; *Rhizophora stylosa*; salt stress; net photosynthesis rate; stomata

基金项目 联合国环境规划署 (UNEP) 全球环境基金 (GEF) “扭转南中国海及泰国湾环境退化趋势”资助项目 (UNEP/GEF/SCS/Chi/MoU 2d)

收稿日期 2006-12-04; 修订日期 2007-03-16

作者简介 廖岩 (1977 ~) 男, 河南许昌市人, 博士生, 主要从事湿地盐生植物生态恢复研究. E-mail: liaoyan_1019@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhenguizhu@yeah.net

Foundation item The project was financially supported by UNEP GEF “Reversing Environmental degradation trends in the South China Sea and Gulf of Thailand” Program (UNEP/GEF/SCS/Chi/MoU 2d)

Received date 2006-12-04; **Accepted date** 2007-03-16

Biography LIAO Yan, Ph. D., mainly engaged in ecology restoration of halophyte in wetland. E-mail: liaoyan_1019@163.com

conductance ; transpiration rate ; soluble sugar ; membrane peroxidation ; SOD

红树林是生长在热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落,具有防浪护岸、为鱼虾蟹贝和鸟类提供栖息与觅食场所等重要生态功能^[2]。它也可以过滤陆地径流和内陆带出的污染物、减轻陆源污染对近海的污染^[3]。

由于红树植物一般生长于具有一定海水盐度的特殊生境,已特化出一套有别于陆生或淡水生植物的适应机制。一般认为,红树植物的生长发育需要一定的盐度条件^[4,5]。不同的红树植物具有不同的盐度适应范围,高于或低于该盐度范围,生长将受到抑制甚至导致死亡;而对适宜盐度范围之外的低盐度或高盐度胁迫,不同红树植物的敏感程度与生理反应不尽相同,其体内的主要生理过程也会受到不同程度的影响,例如光合作用、蛋白质合成、能量和油脂代谢等^[6]。

无瓣海桑 *Sonneratia apetala* (Sa)、海桑 *S. caseolaris* (Sc)、红海榄 *Rhizophora stylosa* (Rs) 是我国南部沿海重要的 3 种优势红树植物,其中海桑和无瓣海桑是由孟加拉引种而来,并成为了沿海造林运动的主要树种。本文研究了 3 种红树植物在不同盐度条件下的生理反应,并探讨了它们之间的相互关系。这有助于揭示盐度变化对 3 种红树植物生长的影响,为耐盐树种的选育提供一些参考指标。

1 材料和方法

1.1 材料

无瓣海桑、海桑、红海榄幼苗于 2006 年 1 月采自于海南琼山县东寨港红树林自然保护区 (19°51'N, 110°24'E) 的海滩人工培育红树林幼苗 (林地表土盐度 14)。每种红树挑选 1 年生幼苗,且大小基本一致的植株作为实验材料。红树幼苗移植于盛有 60kg 底泥的塑料箱中培养,待幼苗存活后,每天用不同的盐度 (盐度分别为 0, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50) 的水 6L 进行浇灌培育,并在晚上放空,以后每隔数天补充一些自来水,以保持盐度的不变。每组处理设 3 个重复,于自然光下进行培养,以自来水浇灌组作为对照。每 30d 重新配制并更换盐水 1 次,并用仪器 (Orion 4 star) 分析水质。整个培养时间为 90d。

1.2 方法

盐度标定:用自来水溶解粗海盐配置,并用 WYY35T 型盐度计调整盐度。

净光合速率、气孔导度、蒸腾速率的测定采用美制 Li-6200 便携式光合作用仪。测定幼苗枝条上生长成熟稳定的功能叶,温度控制在 (20 ± 2) °C,光量子通量控制在 $600 \sim 800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,相对湿度为 $60\% \pm 5\%$, CO_2 密度 $3.6 \times 10^{-4} \text{mol}/\text{mol}$ 。

可溶性总糖含量用蒽酮比色法^[7]。提取液制取参考林植芳的方法^[8]。

蛋白质含量的测定按照 Bradford^[9]的方法用考马斯亮蓝 G-250 进行染色,在波长为 595nm 处进行比色。用牛血清蛋白作为标准蛋白。蛋白质含量以 mg/g 鲜重表示。

上清提取液用来测定超氧化物歧化酶 (SOD) 活性和丙二醛 (MDA) 含量,操作均在 $0 \sim 4^\circ\text{C}$ 下进行。膜脂质过氧化作用参考 Heath 的方法^[10]进行测定,MDA 作为膜脂质过氧化作用的指示物。MDA 含量可以根据 MDA 摩尔消光系数 $\Delta \epsilon$ ($532 \sim 600\text{nm}$) = $155 \mu\text{mol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ 来计算,用 mmol/mg 蛋白质表达。使用 Beauchamp & Fridovich^[11]的方法测定 SOD 活性,以抑制光还原 NBT50% 作为一个酶活性单位,酶活性单位用 unit/mg 蛋白质表达。

所有指标测定均重复 3 次以上。

2 结果与分析

2.1 盐度对 Sa, Sc, Rs 叶片净光合作用速率、气孔导度和蒸腾速率的影响

3 种红树植物叶片净光合作用速率、气孔导度和蒸腾速率在同一天被测量 (2006 年 4 月 27 日 9:00 点),发现高盐度抑制了 3 种红树植物的光合作用。当培养介质中的盐度从 0 升高到 40 时, Sa 和 Sc 净光合作用速率和气孔导度均低于对照 (图 1、图 2)。当盐度高于 15 时,下降趋势明显。对 Rs 来说,净光合作用速率在低

盐度时 (<20)稍有升高,在高盐度时 (>20)呈降低趋势,变化趋势相对不明显。*Rs* 的气孔导度在盐度为 10 时有一个最高值,但整体相差不大。3 种红树植物在高盐度时本身与外界的物质流循环减慢,表现在净光合作用速率和气孔导度均降低,植物主要通过体内主动积聚 CO₂ 来达到新陈代谢的需求。从变化趋势上看,*Sa* 和 *Sc* 在低盐度水平 (<15)时,净光合作用速率和气孔导度相对稳定,说明了这两种红树植物对低盐度的适应性。而 *Rs* 净光合作用速率和气孔导度分别在盐度为 20 和 15 时达到最大值,且在盐度更高时下降不是很明显,这可能与 *Rs* 根部的拒盐有关,使盐分并没有到达叶片部位,从而使高盐度对 *Rs* 的生理影响没有 *Sa* 和 *Sc* 明显。

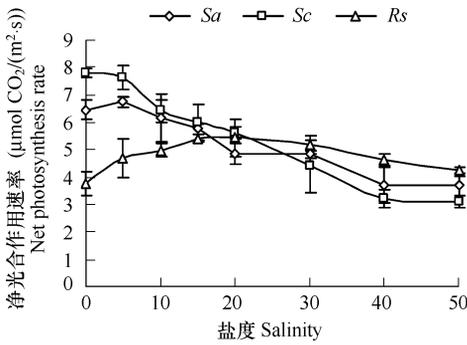


图 1 盐度对 *Sa*、*Sc*、*Rs* 叶片净光合作用速率的影响

Fig. 1 Effect of salinity on leaf net photosynthesis rate of *Sa*, *Sc* and *Rs*

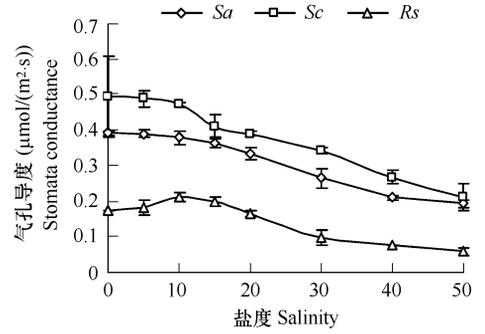


图 2 盐度对 *Sa*、*Sc*、*Rs* 叶片气孔导度的影响

Fig. 2 Effect of salinity on leaf stomata conductance of *Sa*, *Sc* and *Rs*

Sa 和 *Sc* 蒸腾速率随盐度的升高逐渐下降,其中 *Sc* 的蒸腾速率在低盐度时下降明显,而 *Rs* 的蒸腾速率基本保持恒定(图 3)。这与盐度对气孔导度的影响趋势基本相同,说明气孔导度的减少一定程度上也影响了蒸腾速率,并促进了红树植物在高盐度时的保水功能。而 *Rs* 蒸腾速率的稳定性也证明了其新陈代谢始终处于稳定水平。

2.2 盐度对 *Sa*, *Sc*, *Rs* 叶片中可溶性总糖含量的影响

经过 3 个月不同盐度下的培养,发现 *Sa*, *Sc*, *Rs* 叶片中的可溶性总糖含量随着盐度的升高整体上有上升趋势。*Sa* 和 *Sc* 叶片中的可溶性糖含量在高盐度时 (>30)比低盐度时 (<30)升高幅度加大,然而,对 *Rs* 来说,叶片中可溶性糖含量始终以平缓的趋势升高(图 4)。

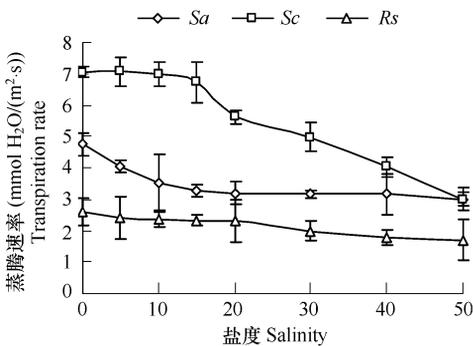


图 3 盐度对 *Sa*、*Sc*、*Rs* 叶片蒸腾速率的影响

Fig. 3 Effect of salinity on leaf transpiration rate of *Sa*, *Sc* and *Rs*

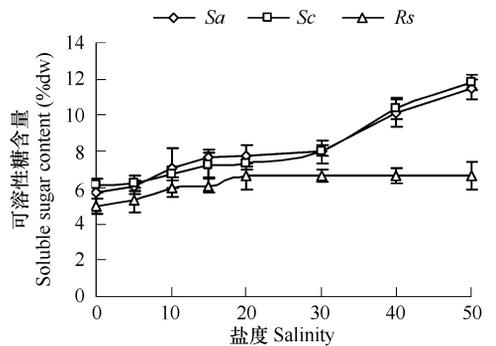


图 4 盐度对 *Sa*、*Sc*、*Rs* 叶片中可溶性糖含量的影响

Fig. 4 Effect of salinity on soluble sugar content in leaves of *Sa*, *Sc* and *Rs*

这个结果显示随着盐度的升高 (0 ~ 40),植物受到了水分胁迫。为了为调节液泡中的离子平衡,细胞会累积被称为相溶性物质的低分子化合物,它们在生化反应中代替水作为溶剂,保护细胞结构和水的流通^[2]。从实验结果可以看出,当盐度超过 30 时,*Sa* 和 *Sc* 通过提高叶片中可溶性糖的含量来增加植物体内的渗透

性,以维持水的代谢平衡^[13]。而 *Rs* 叶片中的可溶性糖含量始终保持在较低的水平,这可能是由于 *Rs* 为拒盐植物,盐分很难上升到叶片中,所以对叶片中的可溶性糖含量影响不大,也可能是 *Rs* 叶片中积累了脯氨酸^[4,15]、氨基乙酸(GB)^[16,17]或多羟基化合物^[18,19]等其他相溶性物质。

2.3 盐度对 *Sa*, *Sc*, *Rs* 根、茎、叶中膜脂质过氧化作用及 SOD 活性的影响

在盐胁迫下, *Sa*、*Sc* 和 *Rs* 的茎、叶的膜脂质过氧化破坏显著加强。*Sa* 和 *Sc* 茎、叶中 MDA 含量在低盐度时 (<10) 略有降低,随着盐度升高,MDA 含量急速升高(图 5、图 7),这与盐度对 *Sa* 和 *Sc* 茎、叶中 SOD 活性的影响趋势基本相反(图 6、图 8)。可见, *Sa* 和 *Sc* 茎、叶中虽然膜脂质过氧化破坏加强,但植物并没有相应的产生更多的 SOD,这主要与植物的种类有关,也可能是 *Sa* 和 *Sc* 产生了其他的过氧化物酶或过氧化氢酶等来阻止活性氧自由基对膜脂质的氧化破坏。

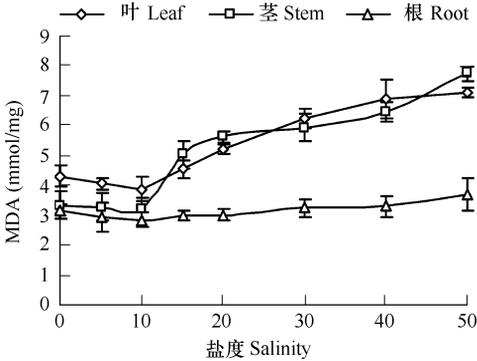


图 5 盐度对 *Sa* 叶、茎、根膜脂质过氧化作用的影响

Fig. 5 Effect of salinity on leaf membrane peroxidation in leaves, stems and roots of *Sa*

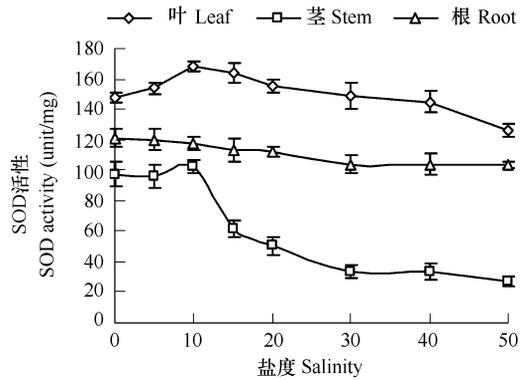


图 6 盐度对 *Sa* 叶、茎、根中 SOD 活性的影响

Fig. 6 Effect of salinity on SOD activity in leaves, stems and roots of *Sa*

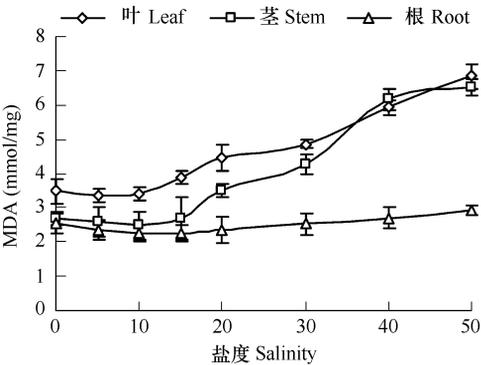


图 7 盐度对 *Sc* 叶、茎、根膜脂质过氧化作用的影响

Fig. 7 Effect of salinity on leaf membrane peroxidation in leaves, stems and roots of *Sc*

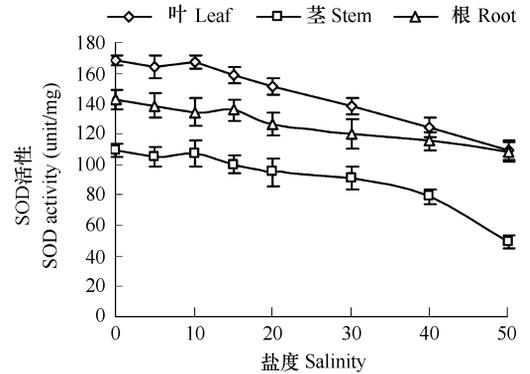


图 8 盐度对 *Sc* 叶、茎、根中 SOD 活性的影响

Fig. 8 Effect of salinity on SOD activity in leaves, stems and roots of *Sc*

Rs 茎、叶中盐度与 MDA 含量的关系与 *Sa* 和 *Sc* 变化趋势不同,在低盐度时 (<40) 一直处于下降趋势,只是在盐度超过 40 时才会有明显增长(图 9)。由于高盐度影响了活性氧自由基产生与猝灭的平衡,增加了活性氧自由基的活性,造成了膜结构被产生的超氧阴离子自由基和过氧化物等氧化破坏。对 *Rs* 来说,在高盐胁迫下,植物体内明显增加了 SOD 的活性(图 10),这与盐度对 *Rs* 茎、叶中 MDA 含量的趋势正好相反,且有很好的相关性 ($R^2 = 0.893$)。这说明了 *Rs* 主要依靠 SOD 来消除活性氧自由基, *Rs* 茎、叶中 SOD 活性的大小直接影响到 MDA 的含量。当盐度高于 40 时, *Rs* 体内的膜保护系统被打破, SOD 活性下降, MDA 含量同时升高。

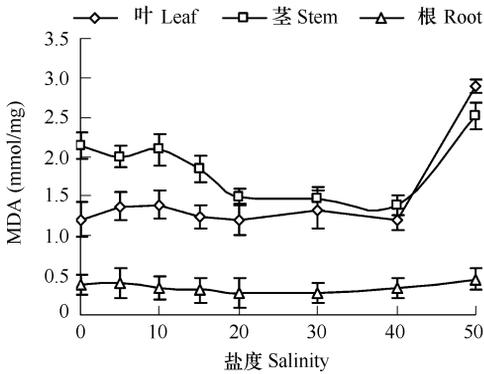
图9 盐度对 *R_s* 叶、茎、根膜脂质过氧化作用的影响

Fig. 9 Effect of salinity on leaf membrane peroxidation in leaves, stems and roots of *R_s*

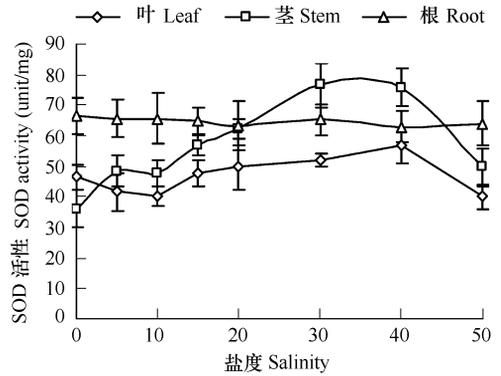
图10 盐度对 *S_a* 叶、茎、根中 SOD 活性的影响

Fig. 10 Effect of salinity on SOD activity in leaves, stems and roots of *R_s*

图中3种红树植物根部MDA含量和SOD活性的变化对高盐度相对不敏感。这是由于红树植物的根部经常浸泡在海水中或盐分高的淤泥中,根部缺乏足够的氧呼吸,因此红树植物已经进化出了适应这种特殊环境的根部代谢机制。这种根部代谢机制具有特殊的生理适应性,3种红树根部的膜脂质过氧化破坏相对较弱说明了这种适应机制。

综上所述,盐生的红树植物 *R_s* 在盐度 < 40 时,植物对盐胁迫能产生一定的适应性或耐性,生物膜保护系统的功能有所提高(茎、叶)或基本保持较高水平(根),从而使各种自由基对生物膜的破坏作用保持在较低水平,很好地保护了细胞地正常功能,保证了 *R_s* 幼苗地正常生长。当盐度更高时,膜保护系统地功能下降,体内各种自由基对生物膜地破坏作用加剧,膜脂质过氧化作用明显,致使细胞地正常代谢过程无法进行,细胞功能逐渐衰弱,植物对盐胁迫的耐性或适应性降低。可以认为,红树植物 *R_s* 幼苗在盐胁迫下也存在着自由基对膜的损伤,即膜脂质过氧化作用和SOD等膜保护系统对膜的保护作用两个相互的过程。而红树植物 *S_a* 和 *S_c* 的耐盐性稍差,SOD对膜的保护能力不强。

3 讨论

盐胁迫对3种红树植物的生理生态影响很大。总体的趋势是 *S_a* 和 *S_c* 生理变化比 *R_s* 在盐胁迫下更为敏感,说明了 *R_s* 对高盐度的适应性。*S_a* 和 *S_c* 能够在高盐度(50)下存活3个月,但是高盐度严重影响了 *S_a* 和 *S_c* 正常的生长和新陈代谢。

在植物生理学方面,不少研究人员开展了一定程度上开展了盐度对红树植物生理学形态的影响的研究,关于盐度对蒸腾作用和气孔导度影响的研究也不少。Kotmire^[20]和 Nazaenko^[21]发现通过关闭气孔和部分抑制 RUBISCO 的活性,高盐度直接抑制了植物的光合作用。高温、强光、干旱、高盐度都被证明可以激发植物热冲击蛋白相关基因,红树植物也不例外,几项研究和本文的研究结果都表明盐胁迫减弱了红树植物的光合作用^[22-24]。也有报道说在盐分存在下植物光合作用并没有被削弱,甚至在低盐浓度下光合作用还有增强^[25-26],这主要与植物的种类有关,有些植物对盐胁迫的响应机制不同。

光合作用速率的降低是由于以下几个因素:(1)细胞膜的脱水降低了它们对二氧化碳的透气性,(2)盐毒性,(3)由于气孔的关闭造成的二氧化碳供应的减少,(4)盐分导致的衰老加快,(5)细胞质结构的改变导致的酶活性的改变^[27]。光合作用速率的降低也是因为气孔导度的下降造成的,这也使羧化反应所需的有效 CO₂ 出现不足^[28]。气孔关闭减少了水的蒸发损失,影响了叶绿体光合作用和能量转换体系,因此也改变了叶绿体的活性^[27]。气孔关闭影响光合作用容量的程度取决于叶片中二氧化碳局部压力的大小。也有人报道了盐胁迫下有并没有抑制气孔开度的光合作用。由于对在液相中的二氧化碳从叶肉墙到叶绿体二氧化碳减少的地点扩散阻力的增强和 RUBPCase 效率的降低,气孔开度并没有受到抑制^[27]。通过对其他盐诱导反应的

回馈,抑制某些碳代谢过程也可以造成光合作用能力的下降^[29]。

红树植物对抗高盐环境中的高渗透压的另外一个生物机制是在体内积聚相溶性物质。Popp^[30]等人曾研究了 23 种红树植物,发现松醇和甘露醇是最普遍的相溶性物质。他们也发现脯氨酸在木果楝 (*Xylocarpus*) 属植物中,甲基季胺盐化合物在两种海榄雌属 (*Avicennia*) 植物中,在老鼠簕 (*Acanthus ilicifolius*)、银叶树 (*Heritiera littoralis*)、黄槿 (*Hibiscus tiliaceus*) 中也被发现。在白骨壤 (*Avicennia marina*) 中也有发现氨基酸作为其相溶性物质^[31]。从本文的实验结果可以看出,当盐度超过 30 时, *Sa* 和 *Sc* 通过提高叶片中可溶性糖的含量来增加植物体内的渗透性,以维持水的代谢平衡。而 *Rs* 叶片中的可溶性糖含量始终保持在较低的水平,这可能是为拒盐植物,盐分对 *Rs* 叶片中可溶性糖含量的影响不大,也可能是 *Rs* 叶片中积累了其他种类的相溶性物质。

活性氧包括超氧化物、过氧化氢和氢氧自由基能被各种极端环境胁迫所诱导,例如极端温度、除草剂、干旱、营养胁迫。一些高等植物通过增加体内的抗氧化酶的活性来抵抗活性氧。SOD 催化了超氧化物向过氧化氢和氧气的转变反应^[32,33],过氧化氢被过氧化氢酶和过氧化物酶分解^[34]。然而,在盐胁迫下对活性氧清除机制的报道还很少见。超氧化物毒理学的生物学理论^[35]认为虽然活性氧自由基能引起膜脂质的氧化,以至于破坏膜的结构和细胞的正常生理功能,但植物体内也存在膜保护系统,减缓活性氧自由基的破坏作用。这种膜保护系统实际上是一种抗氧化系统,它产生各种抗氧化酶,SOD 就是其中一种重要的抗氧化酶。它能有效地消除活性氧自由基,防止膜的氧化破坏^[36]。

赵可夫^[37]的研究发现随着环境盐浓度的升高,植物中 MDA 含量增加,而 SOD 和 ATP 酶的活性降低,证实了活性氧自由基对陆生植物的破坏机制。我们的研究发现,对于耐盐的红树植物 *Sa*, *Sc* 和 *Rs* 各器官中,SOD 活性与 MDA 含量呈明显相反的趋势(图 5 ~ 图 10)。*Sa* 和 *Sc* 随着盐度的增加,膜脂质过氧化作用加强,SOD 活性同时也相应降低。*Rs* 只有盐度增加到 40 时膜脂质过氧化破坏作用才明显加强。

References :

- [1] Banijabatana D. Mangrove forest in Thailand. Proceedings of the 9th Pacific Science Congress. Bangkok, 1957. 22 - 34.
- [2] Savage T. Florida mangroves as shoreline stabilizers. Florida Department of Natural Research, 1972, Prof. Paper No. , 19, 46 - 47.
- [3] Dubinsky Z, Stambler N. Eutrophication, marine pollution and coral reefs. Global Change Biol. , 1996, 2, 511 - 526.
- [4] Conner V J. Growth of grey mangrove (*Avicennia marina*) in nutrient culture. Biotropica, 1969, 1 (2) : 37 - 40.
- [5] Downton W J S. Growth and osmotic relations of the mangrove *Avicennia marina*, as influenced by salinity. Aust. J. Plant Physiol. , 1982. , 9 : 519 - 528.
- [6] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants. Ann Rev Plant Biol, 2002, 53 : 247 - 273.
- [7] Zhang Zhiliang. instruction of experiment to Plant-physiology (the 3rd edition). Beijing : Higher Education Press, 2003. 127 - 128.
- [8] Lin Z F, Li S S. The relationship of consenescence of paddy rice leaves and hyperoxide dismutase activeness and the lipin peroxidation function. Chinese Plant Journal, 1984, 26 (8) : 605 - 619.
- [9] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem, 1976, 72 : 248 - 254.
- [10] Heath R L, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts, Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. Arch. Biochem Biophys. , 1968, 125 : 189 - 198.
- [11] Beauchamp C, Fridovich I. Superoxide dismutase, Improved assays and assay applicable to acrylamidegels. Anal. Biochem. , 1971, 44 : 276 - 287.
- [12] Zhi F G, Loescher W H. Expression of a celery mannose 6-phosphate reductase in Arabidopsis thaliana enhances salt tolerance and induces biosynthesis of both mannitol and a glucosyl-mannitol dimmer. Plant Cell Environ. , 2003, 26 : 275 - 283.
- [13] Zheng W J, Lin P. The physiological characteristics of salt tolerance for Kandelia candel seedlings. Journal of Xiamen University (natural science), 1993, 32 (4) : 113 - 118.
- [14] Zheng Q S, Liu L, Liu Y L, et al. Effects of Salt and Water Stresses on Osmotic Adjustment and Osmotica Accumulation in Aloe vera Seedlings. Acta Photophysiological Sinica, 2003, 29 (6) : 585 - 588.
- [15] Singh S K, Sharma H C, Goswami A M, Datta S P, Singh S P. In vitro growth and leaf composition of grapevine cultivars as affected by sodium chloride. Biol. Plant, 2000. 43 : 283 - 286.

- [16] Macnae W. A general account of the fauna and flora of mangrove swamps and forest in the Indo-West-Pacific region. *Advances in Marine Biology*, 1968, 6 :74 – 270.
- [17] Wang Y, Nil N, Changes in chlorophyll, ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *Hortic. Sci. Biotechnol.*, 2000, 75, 623 – 627.
- [18] Bohnert H J, Nelson D E, Jensen R G. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*, 1995, 7, 1099 – 1111.
- [19] Zhang H Y, Fan Z F. Comparative Study on the Content of Inorganic and Organic Solutes in Ten Salt tolerant Plants in Yuncheng Saltlake. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (3) 352 – 358.
- [20] Kotmire S Y, Bhosale L J. Photosynthesis in *Avicennia* and *Thespesia*. *Indian Bot. Reporter*, 1985, 4, 46 – 49.
- [21] Nazaenko L V. Effect of sodium chloride on ribulosebiphosphate carboxylase of *Euglena* cells. *Fiziologiya Rastenii* (Moscow), 1992, 39, 748 – 752.
- [22] Morimoto R I. Heat shock : the role of transient inducible responses in cell damage, transformation and differentiation. *Cancer Cells*, 1991, 3, 295 – 301.
- [23] Peng C L, Lin Z F, Lin G Z, *et al.* Effect of human disturbance on antioxidative ability in leaves of subtropical forest woodyplants. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18 (1) :101 – 106.
- [24] Lichtenthaler H K. Vegetation stress : an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol*, 1996, 148, 4 – 14.
- [25] Rajesh A, Arumugam R, Venkatesalu V. Growth and photosynthetic characteristics of *Ceriops roxburghiana* under NaCl stress. *Photosynthetica*, 1998, 35, 285 – 287.
- [26] Kurban H, Saneoka H, Nehira K, Adilla R, Premachandra G S, Fujita K. Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant *Alhagi pseudoalhagi* (Bieb.). *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1999, 45, 851 – 862.
- [27] Iyengar E R R, Reddy M P, Photosynthesis in highly salt tolerant plants. In : Pesserkali, M. ed., *Handbook of photosynthesis*. Marshal Dekar, Baten Rose, USA, 1996. 897 – 909.
- [28] Brugnoli E, Bjorkman O, Growth of cotton under continuous salinity stress : influence on allocation pattern, stomatal and nonstomatal components of photosynthesis and dissipation of excess light energy. *Planta*, 1992, 187, 335 – 347.
- [29] Greenway H, Munns R, Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol*, 1980, 31, 149 – 190.
- [30] Popp M, Larther F, Weigel P. Osmotic adaptation in Australian mangroves. *Vegetatio*, 1985, 61, 247 – 254.
- [31] Ashihara H, Adachi K, Otawa M, Yasumoto E, Fukushima Y, Kato M, Sano H, Sasamoto H, Baba S. Compatible solutes and inorganic ions in the mangrove plant *Avicennia marina* and their effects on the activities of enzymes. *Z. Naturforsch*, 1997, 52, 433 – 440.
- [32] He X L, Zhao LL, Li Y P. Effects of AM fungi on the growth and protective enzymes of cotton under NaCl stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (1) :188 – 193.
- [33] Ye Y, Lu C Y, Hu H Y, Tam Nora-FongYee. Comparisons of tolerances to salt stress among three salt-secreting mangrove species. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (11) 2444 – 2450.
- [34] Salin M L. Chloroplasts and mitochondrial mechanisms for protection against oxygen toxicity. *Free Rad. Res. Commun.*, 1991, 12 (13) :851 – 858.
- [35] Fridovich I, *Free radical in biology*. Vol. New York : Academic Press, 1976. 239.
- [36] Li G Q, An S Q, Zhang J L, *et al.* Impact of salt stress on peroxidase activity in *Populus deltoides* cambium and its consequence. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14 (6) 871 – 874.
- [37] Zhao K F, Li M L, The physiology foundation of the membrane penetrability increases with salt tolerance. The proceedings of the sixth conference of vegetable academic committee in China. 1993. 345.

参考文献 :

- [7] 张志良. 植物生理实验指导 (第3版). 北京 : 高等教育出版社, 2003. 127 ~ 128.
- [8] 林植芳, 李双顺, 林桂珠, 等. 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶活性及膜质过氧化作用的关系. *植物学报*, 1984, 26 (8) :605 ~ 619.
- [13] 郑文教, 林鹏, 郑逢中, 等. 秋茄抗盐的生理特征. *厦门大学学报 (自然科学版) 生命科学*, 1993, 32 (4) :489 ~ 493.
- [14] 郑青松, 刘玲, 刘友良, 等. 盐分和水分胁迫对芦荟幼苗渗透调节和渗透物质积累的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2003, 29 (6) :585 ~ 588.
- [19] 张海燕, 范哲峰. 运城盐湖十种耐盐植物体内无机及有机溶质含量的比较研究. *生态学报*, 2002, 22 (3) :352 ~ 358.
- [23] 彭长连, 林植芳, 林桂珠, 等. 人为干扰对亚热带森林木本植物叶片抗氧化能力的影响. *生态学报*, 1998, 18 (1) :101 ~ 106.
- [32] 贺学礼, 赵丽莉, 李英鹏. NaCl 胁迫下 AM 真菌对棉花生长和叶片保护酶系统的影响. *生态学报*, 2005, 25 (1) :188 ~ 193.
- [33] 叶勇, 卢昌义, 胡宏友, 谭凤仪. 三种泌盐红树植物对盐胁迫的耐受性比较. *生态学报*, 2004, 24 (11) :2444 ~ 2450.
- [36] 李国旗, 安树青, 张纪林, 等. 盐胁迫对杨树形成层过氧化物酶活性及其效应的影响. *应用生态学报*, 2003, 14 (6) :871 ~ 874.
- [37] 赵可夫, 李明亮, 王宝山, 等. 盐分胁迫下植物细胞质膜透性增大的生理生化基础. *中国植物生理学会第六次全国会议论文汇编*, 1993. 345 ~ 348.