

淹水胁迫对秋茄 (*Kandelia candel*) 幼苗 叶片 C、N 及单宁含量的影响 ——一个关于碳素-营养平衡假说的实验

何 缘, 张宜辉*, 于俊义, 黄冠闽, 林 鹏

(厦门大学生命科学学院, 福建 厦门 361005)

摘要:通过在福建厦门同安湾潮间带滩涂种植红树植物秋茄, 测定不同滩面高程(黄海高程 1.6, 1.0, 0.4 m)下 1 年生秋茄幼苗叶片单宁、C、N、叶绿素含量及幼苗的生长指标, 研究了淹水胁迫对秋茄幼苗次生代谢物质单宁的影响及作用机理。结果表明, 随着滩面高程的降低, 淹水胁迫增强, 秋茄幼苗生物量、叶片 C/N 及单宁含量显著降低, 在滩面高程 0.4 m 处, 与 1.0 m 和 1.6 m 相比, 幼苗生物量分别降低了 18.2% 和 47.0%, 叶片 C/N 比值分别降低了 17.5% 和 20.0%, 相应地, 叶片单宁含量也分别降低了 44.6% 和 70.5%。秋茄幼苗叶片单宁含量与叶片 C/N 比值呈显著正相关($R=0.8425$), 表明秋茄幼苗叶片中 C、N 含量及单宁含量对淹水胁迫的响应符合碳素/营养平衡假说。

关键词:秋茄; 淹水; 单宁; C/N 比值

文章编号: 1000-0933(2008)10-4725-07 中图分类号: Q142, Q178, Q948 文献标识码: A

Effect of waterlogging on the contents of C, N and tannins of *Kandelia candel* seedlings: a test of the carbon-nutrient balance hypothesis

HE Yuan, ZHANG Yi-Hui*, YU Jun-Yi, HUANG Guan-Min, LIN Peng

School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4725 ~ 4731.

Abstract: This study aimed to determine the effect of waterlogging on the contents of C, N, tannins and Chlorophyll in the leaves of *Kandelia candel* (L.) seedlings, which were planted at various topographic sites in an intertidal zone of Tongan Bay, Xiamen, China. The experimental plots were on a slope and showed a maximal elevation difference of 1.6 m. Three experimental plots were set up in bare areas of intertidal zones. The mean elevations of the plots were 0.4 m, 1.0 m and 1.6 m respectively. The intertidal elevation affects tidal inundation and the inundation period. At 1.6 m above the zero tidal level of Huang Ocean, *Kandelia candel* seedlings showed best growth and the highest tannin concentrations and C/N ratios. Tannin concentrations and C/N ratios tended to decline with decreasing elevation. The results showed that changes in the C, N and tannin concentrations in response to waterlogging. This indicates that longer waterlogging time resulted in lower C/N ratios. The responses of tannins to the altered C/N ratios were that lower C/N ratios resulted in lower tannin concentrations of leaves, decreased by 44.6% and 70.5%, respectively, the biomass of *Kandelia candel* seedlings decreased by 18.2% and 47.0%. In fact, there was a significant positive correlation between tannin concentrations and C/

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30600077)

收稿日期: 2007-06-13; 修订日期: 2008-03-25

作者简介: 何缘(1982~), 男, 湖南邵阳人, 硕士生, 主要从事恢复生态学研究. E-mail: heyuan1982@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zyh@xmu.edu.cn.

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China(No. 30600077)

Received date: 2007-06-13; **Accepted date:** 2008-03-25

Biography: HE Yuan, Master candidate, mainly engaged in restoration ecology. E-mail: heyuan1982@126.com

N ratio ($R = 0.8425$). The response of C, N and tannins in leaves to waterlogging was consistent with carbon-nutrient balance hypothesis.

Key Words: *Kandelia candel* (L.) Druce; waterlogging; tannin; carbon/nitrogen ratio

红树林是热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落,对维持生态平衡和保护环境起着重要的作用。秋茄 (*Kandelia candel*) 是我国红树植物群落中最为常见的红树植物之一^[1]。在大部分的潮汐周期中,秋茄幼苗经常被水淹没,处于没顶淹水的状态^[2,3]。随着滩面高程的降低,生长在中低潮带的红树植物幼苗没顶淹水时间延长,淹水深度加深,导致红树植物幼苗成活率降低^[4~6]。

在次生代谢物质随环境条件变化的生理机制方面,曾被提出了一些有意义的假说,其中碳素/营养平衡 (CNB) 假说成功地预测了许多有关营养、光照对植物次生代谢物质的影响^[7,8],但是许多研究也得出了一些相反的结论,对 CNB 假说的可适用性及适用范围一直存在争议^[9,10],这可能是因为不同植物之间确实存在着这种差异,另一方面,植物体内次生代谢物质的合成,不只与体内的 C、H、O、N 等元素的比例有关,它还受到其它因素比如酶活力的影响^[11]。本研究对种植在不同滩面高程的红树植物秋茄进行一年的野外跟踪调查,测定其幼苗叶片中 C、N 含量、单宁含量和叶绿素含量及幼苗生长指标,进一步分析了植物体内 C、N 含量与单宁积累的相关关系,旨在探讨植物次生代谢物质在水淹胁迫下变化的内在生理机制,研究结果可为红树林的生态恢复和造林工作提供科学依据。

1 研究方法

1.1 样地设置

样地位于厦门东海域同安湾同安西溪河口 (24°38'N, 118°11'E)。厦门属亚热带季风气候区,年均气温 20.7℃,厦门港属正规半日潮,海水盐度高、潮差大,多年平均高潮位 5.49 m、平均低潮位 1.50 m,平均潮差 3.98 m,最大潮差 6.92 m,最小潮差 0.99 m。样地滩面高程最低处为 0.09 m,最高处为 1.60 m (以黄海平均海平面为潮位基准面)。秋茄幼苗种植于 2005 年 4 月,为胚轴插植,株行距 30 cm × 30 cm,样地靠堤岸一侧呈直线,长 300 m,靠海一侧呈弧形,最宽处为 160 m,样地种植面积 $6.7 \times 10^4 \text{ m}^2$ 。

在样地布设 3 条高程水准测量横断面,沿堤岸垂直方向拉一条样线,从岸边人工堤岸开始到离岸 160 m 外的红树林带前缘,沿样线每隔 5 m 为一个测点。退潮时,携带标志杆和已装好水的透明塑料软管,根据连通器原理进行测量,得到离岸 0 ~ 160 m 之间样地滩涂的相对垂直高程 (图 1)。其中,离岸 160 m 处红树林生长带前缘高程为 0.09 m (以黄海平均海平面为潮位基准面),每个样带设有 5 m × 5 m 的 3 个重复的平行样方。3 个样带在滩涂上的分布位置如图 1 所示,样地高程、土壤 pH、盐度及基质情况如表 1 所示。

同时,每次采样过程中,采集各样方内 0 ~ 20 cm 的表层土壤带回实验室测定。土壤样品测定 pH 值 (酸度计法)、盐度 (电导法)、有机质含量 (重铬酸钾法) 以及土壤质地 (我国土壤质地分类法) 等指标,土壤背景值见表 1。

1.2 样品采集和测定

2006 年 6 月在 I、II 和 III 样地分别选取成熟叶和幼叶各 6 对,幼叶为主枝顶端完全展开的第 1 对叶;成熟叶为主枝顶端完全展开的第 3 对叶。叶片用蒸馏水冲洗阴干,单宁含量当天测量,剩余叶片 105℃ 杀青 10

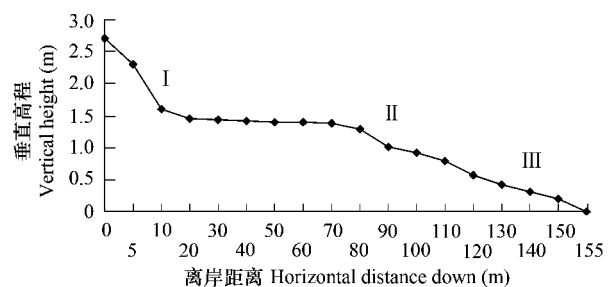


图 1 同安湾样地滩面高程剖面特征

Fig. 1 Beach profile of the sampling sites in the intertidal zone of Tongan Bay

滩面高程 Tidal level: I 1.6m, II 1.0m, III 0.4m

min, 80 ℃烘干至恒重, 研磨过筛, 保存备用。并在每个样方内随机选取 2 株幼苗带回实验室测量生长指标, 测定的生长指标包括生物量、基径、株高及全株叶片面积。

表 1 厦门同安湾各秋茄样方的土壤背景值

Table 1 Soil characters in different sample plots in the intertidal zones of Tongan Bay of Xiamen

土壤背景值 Soil characters	样带 Sample plots		
	I	II	III
样地离岸距离 Horizontal distance down shore (m)	20	100	150
滩面高程(黄海高程) Tidal level, upper the zero tidal level of Huang	1.6	1.0	0.4
每个潮水周期平均浸淹时间 Waterlogging time per-tide-cycle (h)	4	5	5.9
土壤 pH 值 Soil pH	7.0a ± 0.02	6.7a ± 0.1	6.9a ± 0.1
土壤盐度 Soil salinity(‰)	20.0b ± 2.9	17.6a ± 0.6	21.2b ± 0.3
土壤有机质 Soil organic matter(%)	4.5a ± 1.8	3.4a ± 1.9	3.9a ± 0.4
土壤质地 Soil texture	粘壤土 Clay loam	粘壤土 Clay loam	粘壤土 Clay loam

* 同一行中标有不同字母的数值表示存在显著差异, $P < 0.05$ Means followed by same letters on the same column indicate significant differences at $P < 0.05$

1.3 秋茄幼苗叶片 C、N 含量及成熟叶片叶绿素含量的测定

幼苗叶片 C、N 含量用 CN 元素分析仪(Elementar Vario EL III)测定。成熟叶片的叶绿素含量采用丙酮提取比色法, 测定 645 nm 和 663 nm 的光吸收值, 并计算 Chl a 和 Chl b 含量。

1.4 秋茄幼苗叶片单宁含量的测定

称取样品 0.1 g, 加入 70% 丙酮提取液研磨, 浸提 3 次, 每次用 5 ml 提取液提取 30 min, 离心(5000 r/min)后收集上清液并定容至 25 ml。可溶性缩合单宁(ECT)、残渣中结合态缩合单宁(BCT)含量测定用正丁醇-盐酸法^[12]。总缩合单宁为可溶性缩合单宁和结合态缩合单宁的总和。

1.5 数据处理和分析

试验原始数据的处理采用 Excel 软件完成, 并采用 SPSS11.5 软件进行方差分析(ANOVA)完成。

2 结果与分析

2.1 水淹胁迫下秋茄幼苗生长的变化

随着滩面高程的降低, 水淹胁迫程度增强, 植株总生物量呈现下降的趋势(表 2)。滩面高程 0.4 m 处, 总生物量最小, 为(30.5 ± 1.6) g DW, 与高程 1.0 m 和 1.6 m 相比, 分别降低了 18.2% ($P < 0.01$) 和 47.0% ($P < 0.01$)。随着水淹胁迫程度的增强, 茎的伸长生长加剧, 茎的径向生长减缓。与高程 1.0 m 和 1.6 m 处相比, 高程 0.4 m 处的植株茎高表现为先下降后升高, 植株基径分别减小了 20.0% 和 42.9%。从茎生物量的比重情况来看, 随着淹水胁迫程度的增强, 茎生物量的比重表现为先下降后升高, 高程 0.4 m 处为 29.2%, 1.0 m 处为 27.6%, 1.6 m 处 30.5%。

表 2 淹水对秋茄幼苗茎和生物量的影响

Table 2 Effect of waterlogging on stems and biomass of *Kandelia candel* seedlings

参数 Parameter	滩面高程 Tidal level (m)		
	0.4	1.0	1.6
茎高 Lengths of stems (cm)	43.3a ± 4.9	39.3b ± 4.3	48.5a ± 4.0
基径 Diameters of stems (cm)	0.8b ± 0.1	1.0b ± 0.2	1.4a ± 0.2
茎干生物量 Biomass of stems (gDW)	8.9b ± 0.7	10.3b ± 1.3	17.6a ± 1.1
总生物量 Biomass of seedlings (gDW)	30.5c ± 1.6	37.3b ± 4.2	57.6a ± 2.8
全株叶面积 Leaf area of a seedling (cm ²)	101.7c ± 39.9	406.1b ± 104.9	867.2a ± 78.2

* 同一行中标有不同字母的数值表示存在显著差异, $P < 0.05$ Means followed by same letters on the same column indicate significant differences at $P < 0.05$

2.2 水淹胁迫下秋茄叶片叶绿素的变化

由图 2 可以看出,随着淹水时间的增长,叶片的叶绿素 a (Chl. a) 含量显著降低,滩面高程 0.4 m 处,叶片叶绿素 a (Chl. a) 含量显著低于滩面高程 1.0 m 和 1.6 m 的叶绿素 a 含量 ($P < 0.05$)。叶绿素 b (Chl. b) 的含量有所降低,但其变化不显著 ($P > 0.05$)。全株叶面积的变化情况见表 1,随着滩面高程的降低,叶片面积显著减小 ($P < 0.01$),高程 1.6 m 处,总叶面积为 (867.2 ± 78.2) cm^2 , 1.0 m 处,总叶面积为 (406.1 ± 104.9) cm^2 , 0.4 m 处,总叶面积为 (101.7 ± 39.9) cm^2 。

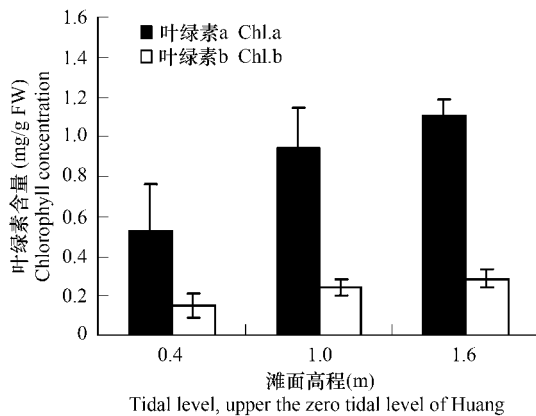


图 2 淹水对秋茄叶片叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effects of waterlogging on contents of Chlin *Kandelia candel* leaves

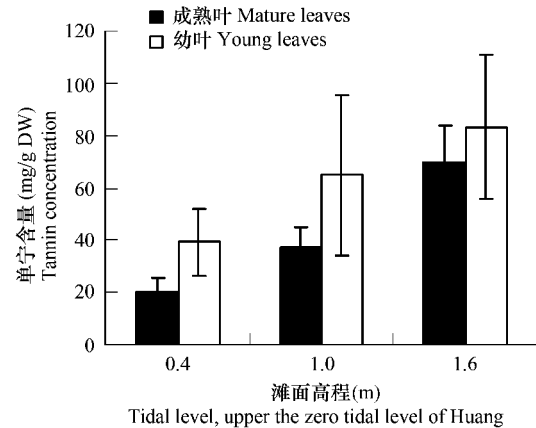


图 3 淹水对秋茄叶片单宁含量的影响

Fig. 3 Effects of waterlogging on contents of tannin in *Kandelia candel* leaves

2.3 水淹胁迫下秋茄叶片单宁的变化

实验结果(图 3)表明:高程 1.6 m 处幼苗成熟叶片单宁含量最高,为 (69.5 ± 14.1) mg/g DW ,随着淹水时间的增长,胁迫增强,叶片单宁含量降低,高程 0.4 m 处成熟叶片单宁含量降至最低,为 (20.5 ± 5.0) mg/g DW ,与高程 1.0 m 和 1.6 m 处相比,单宁含量分别降低了 44.6% ($P = 0.042$) 和 70.5% ($P < 0.01$)。幼叶单宁含量与成熟叶单宁含量的变化趋势一致,但幼叶单宁含量显著高于成熟叶单宁含量 ($P < 0.01$),其变化范围为 39.1 ~ 83.2 mg/g DW 。

2.4 水淹胁迫下秋茄叶片 C、N 含量的变化

淹水对秋茄幼苗成熟叶片 C 和 N 的影响见表 3。随着淹水时间的增长,叶片 C 含量降低,而 N 含量有所增高,C/N 比值降低,与高程 1.0 m 和 1.6 m 处相比,0.4 m 处幼苗叶片 C 含量分别降低了 15.2% ($P < 0.01$) 和 17.1% ($P < 0.01$),C/N 比值分别降低了 17.5% ($P < 0.01$) 和 20.0% ($P < 0.01$),N 含量变化差异不显著 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 水淹胁迫下对秋茄幼苗生长的影响

以往对植物的淹水胁迫的研究表明,淹水对植物的生长有显著的影响,白骨壤 (*Avicennia marina*) 在淹水胁迫下,总生物量显著下降^[13],秋茄在长时间淹水条件下幼苗的生长受到显著抑制^[14]。

研究样地的不同滩面高程是经过人工填土而成,土壤质地、pH 值及有机质含量等不存在显著差异(表 1)。随着滩面高程的降低,淹水时间逐渐延长,胁迫增大,秋茄幼苗生物量显著下降,幼苗基径有下降的趋势,而幼苗茎高则呈现为先下降后升高的趋势。从茎的生物量、茎高、基径及茎生物量占总生物量的比例可以

表 3 淹水对秋茄幼苗叶片 C 和 N 含量的影响

Table 3 Effect of waterlogging on concentrations of N and C in *Kandelia candel* leaves

滩面相对高程 Tidal level (m)	有机 C (g/kg) Organic C	全 N (g/kg) Total N	C/N 比值 C/N ratios
0.4	324.6b ± 16.2	24.8a ± 2.2	13.2b ± 0.6
1.0	382.9a ± 10.8	24.0a ± 1.4	16.0a ± 0.9
1.6	394.6a ± 1.2	23.9a ± 0.3	16.5a ± 0.2

* 同一列中标有不同字母的数值表示存在显著差异, $P < 0.05$

Means followed by same letters on the same column indicate significant differences at $P < 0.05$

看出,在生长过程中,由于受到淹水胁迫,茎的伸长生长加剧,特别是在淹水时间最长的样Ⅲ,植株通过加大茎生物量的比重、加快茎的伸长生长、减缓茎的径向生长,最大限度的使茎伸出水面。研究认为,淹水水稻将增加内源激素的分泌,进而加快茎、叶的向上生长^[15],秋茄幼苗也存在类似的现象,即在淹水时间较长的环境条件下,茎的生物量升高,将茎叶伸出水面,可能是缓解根系缺氧的一种机制^[14],而茎生物量的升高可能是以牺牲植物体内的次生代谢物质含量为代价^[16,17]。

3.2 水淹胁迫下对秋茄叶片 C、N 含量的影响

植物体内的次生代谢物质的产生与体内的 C、N 元素的比例有关^[18],营养、光照强度、CO₂ 浓度等因子都会使植物体内的 C/N 比值发生变化^[19~21]。Lawler 的研究表明,高光照强度和高浓度的 CO₂ 使植物叶片的 C/N 比值增高^[19]。同样,Cronin 证实,低光照强度和高营养分别使植物叶片的 C/N 比值降低了 37% 和 31%^[21]。这可能是由于淹水使气孔关闭,CO₂ 扩散的气孔阻力增加,随着淹水时间的延长,羧化酶活性逐渐降低,叶绿素含量下降,绿叶面积减少,淹水不仅降低光合速率,光合产物的运输也有所下降^[22]。

本实验结果表明,随着淹水时间的延长,植物叶片的叶绿素含量降低、叶片面积减少,植物叶片 C 含量也逐渐降低,N 含量则出现上升的趋势,与高程 1.0 m 和 1.6 m 处相比,0.4 m 处秋茄幼苗叶片 C/N 比值分别降低了 17.5% 和 20.0%,差异极显著($P < 0.01$)。表明不同的淹水时间对秋茄幼苗叶片的 C/N 比值产生了显著影响。长时间淹水条件下,由于光照强度的减弱、光照时间的降低及幼苗叶片叶绿素含量的降低,同化作用受到抑制,以 C 为基础的能源物质积累减少,从而导致植物体内 C/N 比值降低。有研究认为,随着植物体内 C 含量的降低,N 含量则会上升,植物体内的 C 含量的增大会稀释 N 的含量^[20],而长时间淹水,会减弱植物有效的光合作用和干物质的合成^[14],降低植物体内的 C 含量^[23]。而在水淹胁迫下叶片的 N 含量没有明显改变,推测其原因,随着淹水时间的延长,植物体内 C 含量降低,N 含量上升,另一方面,水淹胁迫与其它逆境胁迫不同,长时间水淹胁迫明显抑制植物根系对氮素的吸收,加快脱氮和淋洗过程,降低有机氮的矿化速率,从而降低植株地上部的 N 含量^[22]。

3.3 水淹胁迫下对秋茄叶片单宁含量的影响

单宁作为植物次生代谢物质,主要存在于植物的叶、根、皮、果及花中^[24]。植物体内单宁累积水平受生物和非生物等因子影响,如营养、光照、温度、CO₂ 浓度、水分、紫外线辐照^[25~27]。目前,在次生代谢物质随环境条件变化的生理机制方面,提出了一些有意义的假说^[11]。其中碳素/营养平衡(Carbon-Nutrient Balance Hypothesis, CNB)假说认为,植物体内以 C 为基础的次生代谢物质(如植物多酚等以 C、H、O 为主要结构的化合物)与植物体内的 C/N(碳素/营养)比呈正相关,而以 N 为基础的次生代谢物质(如生物碱等含 N 化合物)与植物体内 C/N 比呈负相关。

本研究表明,高程 1.6 m 处秋茄幼苗叶片单宁含量最高,为 (69.5 ± 14.1) mg/g DW,随着淹水时间的延长,叶片单宁含量迅速减少,0.4 m 处秋茄幼苗叶片单宁含量降低了 70.5%,与 C/N 比值的变化趋势相同。秋茄幼苗叶片单宁含量与叶片 C/N 比值呈正相关,且相关性显著($R = 0.8425$),与 CNB 假说一致。在本实验中,样Ⅲ的幼苗通过加大茎生物量的比重、加快茎的伸长生长、减缓茎的径向生长,最大限度的使茎伸出水面,而次生代谢物质单宁含量却显著降低,CNB 假说认为,植物光合作用降低,植物体内 C/N 比值降低,导致酚类等不含 N 次生代谢物质含量降低,且次生代谢物质的产生是不会以减少植物生长为代价的,在淹水胁迫程度足以影响到植物的生命时,植物则可能将更多的能量分配到生长上,进而导致以 C 为基础的次生代谢物质单宁含量降低。另外,幼叶和成熟叶比较结果表明,幼叶单宁含量明显高于成熟叶,从植物的角度来看,这种对于次生物质防御功能的分配是合理的,只将最多的防御物质分配到昆虫最可能为害的部位^[28]。

4 结论

环境胁迫下,植物必然产生一系列的生理和化学响应,环境、生理和次生代谢物质三者之间必然存在联系。

(1) 水淹胁迫下秋茄幼苗叶片中的 N 含量没有明显改变,而叶片中的单宁和 C 含量均受到水淹的影响,

随着淹水胁迫的增强,光合能力下降,同化作用受到抑制,从而引致缺乏合成单宁的原料和能量的来源,最终引起单宁含量显著降低。

(2) CNB 假说成功的解释了秋茄幼苗叶片中的单宁、C、N 含量及幼苗生长对淹水胁迫的响应及三者之间的关系:秋茄幼苗叶片中的 C、N 含量及单宁含量对淹水胁迫的响应符合 CNB 假说。本实验中,只测定分析了一种次生代谢物质单宁,对 CNB 假说的适用范围有待进一步研究和验证。

References:

- [1] Lin P. Mangrove Research Papers (III). Xiamen: Xiamen University Press, 1990. 30—40.
- [2] Chen L Z, Wang W Q, Lin P. Influence of waterlogging time on the growth of *Kandelia candel* seedlings. *Acta Oceanologica Sinica*, 2004, 23 (1): 149—158.
- [3] Chen L Z, Lin P, Wang W Q. Mechanisms of mangroves waterlogging resistance. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (2): 586—593.
- [4] Lin P. A review on the mangrove research in China. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 2001, 40 (2): 592—603
- [5] Zhang Q M, Sui S Z, Zhang Y C, *et al.* Marine environmental indexes related to mangrove growth. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21 (9): 1427—1437.
- [6] Kitava Y, Jintana V, Piriya yotha S, *et al.* Early growth of seven mangrove species planted at different elevations in a Thai estuary. *Trees*, 2002, 16: 150—154.
- [7] Gershenzon J. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress Recent A dv. *Phytochem.* 1984, 18: 273—320.
- [8] Hems D, Mattson W J. The dilemm a of plants: To grow or to defend Q. *Rec Biol*, 1992, 67: 283—335.
- [9] Lerdau M. Benefits of the Carbon-Nutrient Balance Hypothesis. *Opinion*, 2002, 98 (3): 534—536.
- [10] Jason G, Hamilton, Arthur R, *et al.* The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters*, 2001, 4: 86—95.
- [11] Kong C H, Xu T, Hu F, Huang S S. Allelopathy under environmental stress and its induced mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20 (5): 849—854.
- [12] Porter L J, Hrstich L N, Chan B G. The conversion of procyanidins and prodelphinidins to cyanidin and delphinidin. *Phytochemistry*, 1986, 25 (1): 223—230.
- [13] Hovenden M J, Curran M, Col E M A, *et al.* Ventilation and respiration in roots of one-year-old seedlings of grey mangrove *Avicennia marina* (Forsk) Vierh. *Hydrobiologia*, 1995, 295: 23—29.
- [14] Chen L Z, Wang W Q, Lin P. Influence of waterlogging time on the growth of *Kandelia candel* seedlings. *Acta Oceanologica Sinica*, 2005, 27 (2): 141—147.
- [15] Guan Z H, *Phytomedicine: An introductory treatise*. Beijing: China Agricultural University Press, 1996. 100—104.
- [16] Bazzaz F A, Nona R C, Coley P D, *et al.* Allocating resources to reproduction and defense. *Bioscience*, 1987, 37: 58—67.
- [17] Chapin F S III, Arnold J B, Christopher B F, *et al.* Plant response to multiple environmental factors. *Bioscience*, 1987, 37: 49—77
- [18] Bryant J P, Chapin III F S, Klein T H. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 1983, 40: 357—368.
- [19] Lawler L R, Foley W J, Woodrow I E, *et al.* The effects of elevated CO₂ atmospheres on the nutritional quality of *Eucalyptus* foliage and its interaction with soil nutrient and light availability. *Oecologia*, 1997, 109: 59—68.
- [20] Cronin G, Lodge D M. Effects of light and nutrient availability on the growth, allocation, carbon/nitrogen balance, phenolic chemistry, and resistance to herbivory of two freshwater macrophytes. *Oecologia*, 2003, 137: 32—41.
- [21] Booker F L, Maier C A. Atmospheric carbon dioxide, irrigation, and fertilization effects on phenolic and nitrogen concentrations in loblolly pine (*Pinus taeda*) needles. *Tree Physiology*, 2001, 21: 609—616.
- [22] Liu Y L. *Physiology of plant water stress*. Beijing: Agriculture Press, 1992. 163—171.
- [23] Xiao Q, Zheng H L, Ye W J, *et al.* Effects of waterlogging on growth and physiology of *Spartina alterniflora*. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24 (9): 1025—1028.
- [24] Kraus T E C, Yu Z, Preston C, Dahlgren R A and Zasoski R J. Linking chemical reactivity and protein precipitation to structural characteristics of

foliar tannins. J. Chem. Ecol, 2003, 29: 703—730.

- [25] Kraus T E C, Zasoski R J, Dahlgren R A. Fertility and pH effects on polyphenol and condensed tannin concentrations in foliage and roots. Plant and Soil, 2004, 262: 95—109.
- [26] Alonso-Amelot M E, Oliveros A, Calcagno-Pisarelli M P. Phenolics and condensed tannins in relation to altitude in neotropical *Pteridium* spp. A field study in the Venezuelan Andes. Biochemical Systematics and Ecology, 2004, 32: 969—981.
- [27] Hyvarinen M, Walter B, Koopmann R. Impact of fertilisation on phenol content and growth rate of *Cladonia stellaris*: a test of the carbon-nutrient balance hypothesis. Oecologia, 2003, 134: 176—181.
- [28] Yan F M. Chemical Ecology. Beijing: Science Press, 2003. 50—59.

参考文献:

- [1] 林鹏. 红树林研究论文集(1980~1989年). 厦门:厦门大学出版社,1990. 30~40.
- [4] 陈鹭真,林鹏,王文卿. 红树植物淹水胁迫响应研究进展. 生态学报,2006,26(2):586~593.
- [4] 林鹏. 中国红树林研究进展. 厦门大学学报(自然科学版),2001,40(2):592~603.
- [5] 张乔民,隋淑珍,张叶春,于红兵,孙宗勋,温孝胜. 红树林宜林海洋环境指标研究. 生态学报,2001,21(9):1427~1437.
- [11] 孔垂华,徐涛,胡飞,黄寿山. 环境胁迫下植物的化感作用及其诱导机制. 生态学报,2000,20(5):849~854.
- [14] 陈鹭真,王文卿,林鹏. 潮汐淹水时间对秋茄幼苗生长的影响. 海洋学报,2005,27(2):141~147.
- [15] 管致和. 植物医学导论. 北京:中国农业大学出版社,1996. 100~104.
- [22] 刘友良. 植物水分逆境生理. 北京:农业出版社,1992. 163~171.
- [23] 肖强,郑海雷,叶文景,陈瑶,朱珠. 水淹对互花米草生长及生理的影响. 生态学杂志,2005,24(9):1025~1028.
- [28] 阎凤鸣. 化学生态学. 北京:科学出版社,2003. 50~59.