

DOI: 10.20103/j.stxb.202301070050

张晓婷, 王俊杰. 红树植物功能性状对盐和铜胁迫的响应. 生态学报, 2024, 44(3): 1284-1297.

Zhang X T, Wang J J. Response of leaf functional traits of mangrove plants to single and combined stress of salt and copper. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1284-1297.

红树植物功能性状对盐和铜胁迫的响应

张晓婷¹, 王俊杰^{2,*}

¹ 广西山口红树林生态国家级自然保护区管理中心, 北海 536000

² 深圳大学生命与海洋科学学院, 深圳 518060

摘要: 目前, 室内通过人工控制方式开展红树林对环境胁迫的响应研究, 忽视了不同红树植物物种的生长习性, 且以单一胁迫为主。通过野外生长与人工控制相结合方式, 研究 5 个时期 (2018.6—2020.8) 盐和铜胁迫对 3 种红树植物 (秋茄、拉关木和木榄) 11 种功能性状的影响, 使用单因素和双因素方差分析研究不同时期不同树种下盐和铜胁迫对叶片功能性状的影响, 回答红树植物功能性状对盐和铜单一及复合胁迫响应的科学问题。结果表明, 不同时期下, 三种红树植物功能性状具有明显差异。随着时间增长, 三种植物的碳含量和冠层高度均呈升高趋势, 其他功能性状因物种不同而表现出不同趋势; 与乡土红树植物 (秋茄和木榄) 相比, 外来入侵物种 (拉关木) 具有更快的生长速度。不同时期下, 拉关木比秋茄和木榄具有更好耐盐性, 三个物种的植物生长发育对铜胁迫的响应均不敏感。大部分时期下, 单一盐胁迫对拉关木的植物功能性状无显著影响 ($P < 0.05$), 对秋茄和木榄的碳含量、冠层高度和比叶面积有显著影响 ($P < 0.05$); 单一铜胁迫对三个物种的绝大多数功能性状无显著影响。另外, 盐-铜复合胁迫对秋茄叶片碳、磷、氮磷比及冠层高度有显著影响 ($P < 0.05$), 对拉关木叶片碳、铜含量、冠层高度、比叶面积有显著影响 ($P < 0.05$), 仅对木榄 SPAD 值有显著影响 ($P < 0.05$)。在红树林保护修复工作中, 研究成果可为红树林退化原因和机理阐释、红树林生长监测评估、生境治理以及树种选择提供一定的理论依据。

关键词: 红树林; 盐; 铜; 胁迫; 植物功能性状

Response of leaf functional traits of mangrove plants to single and combined stress of salt and copper

ZHANG Xiaoting¹, WANG Junjie^{2,*}

¹ Guangxi Shankou Mangrove Ecological National Nature Reserve Management Center, Beihai 536000, China

² College of Life Sciences and Oceanography, Shenzhen University, Shenzhen 518060, China

Abstract: Mangrove is a wetland woody plant community growing in the Intertidal zone of tropical and subtropical beaches. It plays an important role in purifying seawater, preventing waves and protecting embankments, fixing carbon and storing carbon, promoting siltation and land formation, and maintaining biodiversity. At present, the indoor laboratory research on the response of mangroves to environmental stress is carried out by artificial control, which ignores the growth habits of different mangrove species, and most studies focus on single stress. Through the combination of field growth and manual control, this paper aims to study the effects of salt and copper stress on 11 functional traits of three mangrove plants (*Kandelia candel*, *Laguncularia racemosa* and *Bruguiera gymnorhiza*) in five periods (from June 2018 to August 2020). The effects of salt and copper stress on leaf functional traits of different tree species in different periods were studied by single factor and two-factor variance analysis, which could further answer the scientific problem of mangrove plant functional traits in response to single and combined stress of salt and copper. The results showed that the functional traits of the three

基金项目: 广东省基础与应用基础研究基金项目 (2019A151010741); 深圳市自然科学基金面上项目 (JCYJ20210324093210029)

收稿日期: 2023-01-07; **网络出版日期:** 2023-11-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wang_2015@szu.edu.cn

mangrove plants were significantly different in different periods. With the increase of time, the carbon content and canopy height of the three plants showed an increasing trend, and other functional traits showed different trends due to different species. Compared with native mangrove plants (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*), the invasive alien species (*Laguncularia racemosa*) had a faster growth rate. Under different periods, *Laguncularia racemosa* had better salt tolerance than *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*. The growth and development of the three species were not sensitive to copper stress. In most periods, the single salt stress had no significant effect on plant functional traits ($P < 0.05$), but had significant effects on carbon content, canopy height, and specific leaf area ($P < 0.05$). Single copper stress had no significant effect on most functional traits of the three species. In addition, salt-copper combined stress had significant effects on leaf carbon, phosphorus, nitrogen-phosphorus ratio, and canopy height of *Kandelia candel* ($P < 0.05$), and had significant effects on leaf carbon, copper content, canopy height, and specific leaf area of *Laguncularia racemosa* ($P < 0.05$), while the salt-copper combined stress only had significant effects on SPAD value of *Bruguiera gymnorhiza* ($P < 0.05$). In the protection and restoration of mangroves, the research results can provide a theoretical basis for interpretation of the causes and mechanisms of mangrove degradation, the monitoring and evaluation of mangrove growth, habitat management, and tree species selection.

Key Words: mangrove; salt; copper; stress; plant functional traits

红树林是生长在热带、亚热带海滩潮间带的湿地木本植物群落,在净化海水、防浪护堤、固碳储碳、促淤造陆和维护生物多样性等方面发挥重要作用^[1]。因海岸线变迁、侵蚀和污染,我国红树林受多种环境胁迫(如温度、重金属、盐度和污水等)影响,生态系统结构和功能衰退,影响红树林的生态恢复及科学管理。因此,掌握红树林对环境胁迫的响应及其机理对于红树林科学营造、退化红树林生态系统修复有重要意义。

盐度是红树林成活成林的主要限制因子,不同红树林适应的盐度范围不同,高于或低于适宜范围,红树林生长均受到影响,甚至死亡^[2]。铜是红树植物生长发育必需的微量营养元素,在光合作用、呼吸作用、抗氧化系统及激素信号转导等多种生理过程中发挥重要作用,其在植物体内含量过高或不足均会影响植物的正常生理代谢^[3]。为了研究盐和铜胁迫对红树植物生长的影响,国内外学者开展了大量人工控制实验,主要从植物功能性状(如叶片数量、株高、生物量、叶片叶绿素含量、叶片氮含量、叶片磷含量)^[4]、生理(如光合指标)^[5]、解剖结构(如栅栏组织层数和角质层厚度)^[2]、叶片反射光谱^[6-7]等角度探究无瓣海桑、桐花树、秋茄、木榄等红树植物对盐胁迫的响应;主要关注单一胁迫及镉-铜^[8]的复合胁迫,从抗氧化酶活性^[9]、水分代谢及调节、植物功能性状(如叶绿素含量及蛋白含量)等角度研究秋茄对铜胁迫的响应^[10]。植物功能性状能反映植物对生长环境变化的响应,并将环境、植物个体和生态系统结构、过程与功能紧密联系起来^[11],与植物生长对策、植株生物量及植物利用资源的关系密切^[12]。因此,很多学者利用多种功能性状探讨环境胁迫对植物个体及群落的影响机制,并与海拔、地形、土壤环境、气候、季节等因子进行关联研究^[13-15]。

目前,大多数研究通过室内人工控制方式开展红树林对环境胁迫的响应,且以植物个体为主,缺乏一定的群落结构,忽视了不同红树植物物种的生长习性;胁迫方式以单一胁迫为主,极少关注盐和铜复合胁迫对红树植物功能性状的影响,因此,得出的结论可能缺乏推广性,不能完全反映红树植物功能性状对环境胁迫的响应机制。另外,由于温度和降水等气候因素影响,夏季和冬季对红树植物功能性状的影响较大,需要考虑不同时期下植物功能性状对环境胁迫的响应。鉴于上述不足,本文通过野外生长与人工控制相结合的方式,选择 5 个时期(2018.6—2020.8,3 个时期为夏季,2 个时期为冬季)研究盐和铜胁迫对 3 种红树植物(秋茄、拉关木和木榄)的 11 种功能性状(叶片含水量、碳含量、氮含量、磷含量、铜含量、冠层高度、叶片相对叶绿素含量、平均叶长、比叶面积、碳氮比、氮磷比)的影响及其机制,重点回答红树植物功能性状对盐和铜单一及复合胁迫响应的科学问题,为红树林资源保护及红树林湿地生态系统的修复提供数据支撑与科学依据。

1 材料与方法

1.1 人工控制实验

本研究实验地点为广西北海市银海区北海市防护林场红树林良种培育基地(109°23'E, 21°45'N)。该基地主要用于人工培育良种和优势乡土红树苗木, 年均日照 2119.6 h, 年均降雨量 1638.2 mm, 年平均温度 22.6 °C, 年均无霜期 358 d, 属于亚热带海洋性季风气候。

2017 年 4 月, 在实验基地外围滩涂上采用种植盆(50 cm×65 cm)人工栽培秋茄、拉关木、木榄三种红树种植盆的土壤来自外围滩涂表土层 5—20 cm, 无重金属污染; 每种红树各培育 50 盆, 每盆种植 9 棵 1 年生植物。秋茄、拉关木和木榄为北海市防护林场重点培育物种, 基本特征为: (1) 秋茄(*Kandelia candel*), 红树科秋茄树属植物, 灌木或小乔木, 具板状根, 单叶对生, 椭圆形或近倒卵形, 花白色, 胚轴圆柱形或棒形, 花期 7—8 月, 果期 12 月至翌年 5 月; (2) 拉关木(*Laguncularia racemosa*) 使君子科对叶榄李属植物, 乔木, 有指状呼吸根, 单叶对生, 全缘, 厚革质, 长椭圆形, 雌雄同株或异株, 总状花序腋生, 隐胎生果卵形或倒卵形, 花期为 2—9 月, 果实成熟期为 7—11 月; (3) 木榄(*Bruguiera gymnorhiza*) 红树科木榄属植物, 乔木或灌木, 叶椭圆状矩圆形, 花单生, 黄色, 花果期几全年。秋茄与木榄为我国优势树种, 多生于红树林中滩及中外滩, 对温度和潮带适应性较广, 是目前人工造林应用最广泛的红树植物种类之一, 而拉关木为外来树种, 是先锋树种也是速生树种。拉关木为泌盐红树^[16], 叶片细胞分化成盐腺, 排除体内多余的盐分, 维持体内盐类低浓度, 从而减轻盐对植物的伤害, 秋茄、木榄是非泌盐红树植物, 秋茄通过把盐分转移到变黄的老叶中^[17], 通过落叶的方式排盐, 木榄根部具有拒盐作用, 可拒出 99% 的盐分。从树种潮位分布、本地树种与外来物种相结合、泌盐方式等综合考虑, 选择这三种树种作为本文研究对象, 具有一定代表性和典型性。

半年的缓苗期期间, 给每盆红树植物浇灌培育基地涨潮时分的正常浓度海水。2017 年 11 月, 基于正交试验设计方法, 每种植物每天人工浇灌 5 种浓度梯度的海水(1/3 倍正常海水盐度、2/3 倍正常海水盐度、正常海水盐度、4/3 倍正常海水盐度、5/3 倍正常海水盐度) 20 L; 每个季度浇灌 5 种浓度梯度的硫酸铜溶液(0、50、100、200、400 mg/L) 2 L。因此, 每种红树植物共产生 25 个复合处理, 每个复合处理 2 盆植物。

1.2 数据收集

2018 年 6 月、2018 年 12 月、2019 年 7 月、2019 年 12 月、2020 年 8 月对每盆植物每棵树苗随机采摘 2 片成熟叶片, SPAD 值(相对叶绿素含量)通过 SPAD-502 叶绿素计测量, 利用电子秤测量每盆采摘叶片的鲜重(W_f); 利用皮尺从地径到树冠测量出每棵树的高度, 求平均值得到每盆的冠层高度(H); 利用叶面积仪测量采摘叶片的平均叶长(L)和叶片总面积(S)。鲜叶放入烘箱(65°C) 48 小时, 直至干重不变, 利用电子秤测量最终干重(W_d)。基于叶片总面积、干重、鲜重计算比叶面积($SLA = S/W_d$)和含水量($C_w = (W_f - W_d)/W_f$)。

利用烘干的叶片, 按照量测规范和国家相关标准, 在实验室内分别采用高温外热重铬酸钾氧化-容量法、硫酸-双氧水消煮-蒸馏滴定法、硫酸-双氧水消煮-钼钼黄比色法、干灰化-稀盐酸溶解-火焰原子吸收分光光度法测量全碳(C)、全氮(N)、全磷(P)和全铜(Cu)含量。

1.3 数据处理

使用单因素方差(ANOVA)分析不同时期不同树种盐和铜单一胁迫对叶片性状的影响, 使用双因素方差(two-way ANOVA)分析盐和铜复合胁迫对红树植物功能性状的影响。采用 Pearson 相关系数分析三种红树植物在 5 个时期下 11 个植物功能性状之间的相关性。

2 结果与分析

2.1 三种红树植物五个时期叶片功能性状

基于全部树种和 5 个时期的实测生长数据(图 1), 叶长和 Cu 含量具有最高的平均变异系数, 分别为 44.66% 和 33.87%, 叶片含水量和 C 含量具有最低的平均变异系数, 分别为 7.79% 和 5.61%。基于秋茄、拉关

木和木榄的 5 个时期数据(图 1), Cu 含量平均变异系数较高(36.09%、44.66%和 24.07%), 叶片含水量(8.73%、6.24%和 3.63%)和 C 含量(3.00%、2.67%和 2.55%)的平均变异系数最低。

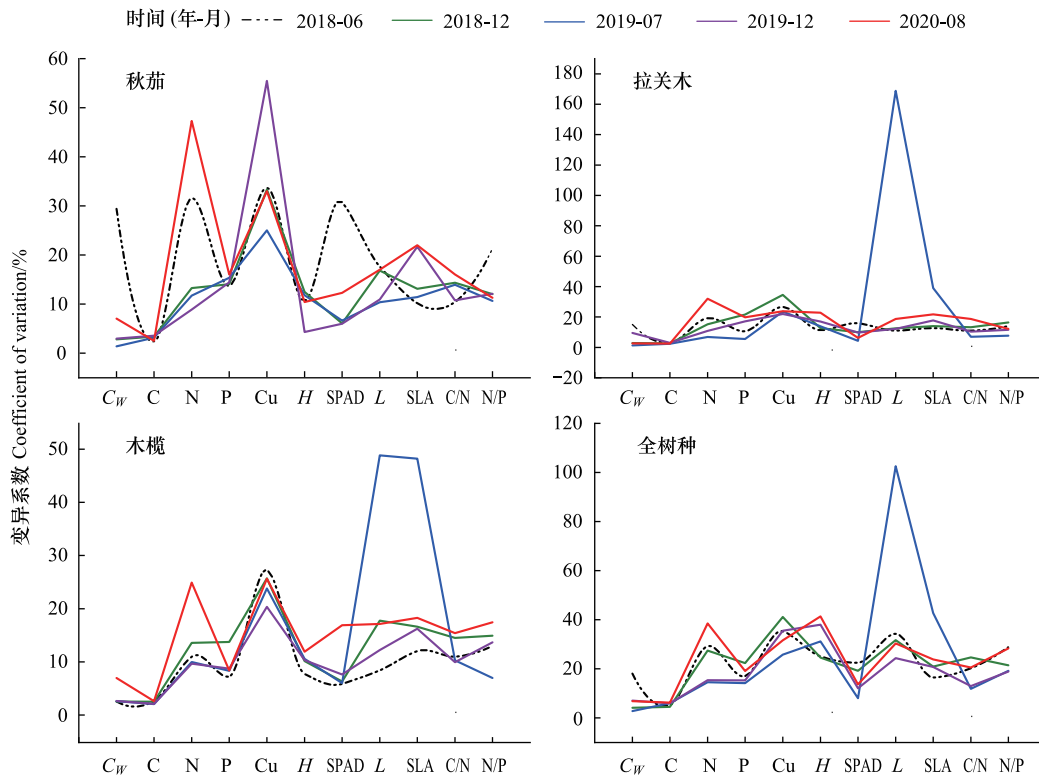


图 1 5 个时期下不同红树物种 11 个植物功能性状变异系数

Fig.1 Coefficients of variation (CV) of 11 plant functional traits of different mangrove species during five periods

C_w :含水量 Water content; C:全碳含量 Carbon content; N:全氮含量 Nitrogen content; P:全磷含量 Phosphorus content; Cu:全铜含量 Copper content; H:冠层高度 Canopy height; SPAD:相对叶绿素含量 Relative chlorophyll content; L:平均叶长 Mean leaf length; SLA:比叶面积 Specific dry matter content; C/N:碳氮比 Carbon/Nitrogen; N/P:氮磷比 Nitrogen/Phosphorus

秋茄在盐处理下(图 2),随着盐度增加,叶片含水量(C_w)呈升高趋势,C 含量和碳氮比呈降低趋势,N 含量、Cu 含量和冠层高度(H)、比叶面积(SLA)和氮磷比呈升高-降低趋势,P 含量呈降低-升高趋势,相对叶绿素含量(SPAD 值)无明显变化,叶长(L)无明显变化趋势。在铜处理下,随着硫酸铜溶液浓度的增加,秋茄叶片 C_w 呈降低趋势,Cu 含量则呈升高趋势,C 含量呈升高-降低趋势,N 含量、SPAD 值、叶长、SLA、碳氮比及氮磷比变化不明显,P 含量呈降低-升高趋势。

拉关木在盐处理下,随着盐度增加,C、N、SPAD 值及平均叶长无明显变化, C_w 、Cu 含量、冠层高度、SLA 及碳氮比呈升高-降低变化趋势,P 含量和氮磷比呈降低趋势;在铜处理下,随着硫酸铜溶液浓度的增加, C_w 和 Cu 含量呈升高-降低趋势,P 含量呈降低-升高趋势,冠层高度、平均叶长及 SLA 呈升高趋势,C、N、SPAD 值、碳氮比及氮磷比无明显变化趋势。

木榄在盐处理下,随着盐度增加,叶片 C_w 、P 和 Cu 含量呈降低变化趋势,C、N 及 SPAD 呈升高-降低变化趋势,冠层高度和碳氮比呈下降趋势,叶长、SLA 及 N/P 呈升高-降低趋势;在铜处理下,随着硫酸铜溶液浓度的增加,叶片 C_w 、C、P、Cu 含量、叶长及 SLA 呈升高-降低趋势,N 含量、SPAD 值和氮磷比呈降低-升高变化趋势,C/N 呈降低趋势,冠层高度无明显变化趋势。

随着时间增长,三个物种的 C 含量和冠层高度(H)均呈升高趋势,N 和 P 含量均呈升高-降低趋势并于 2019 年 7 月达到峰值;秋茄和木榄 C_w 呈降低趋势,拉关木呈降低-升高趋势;秋茄 Cu 含量呈降低-升高趋势,

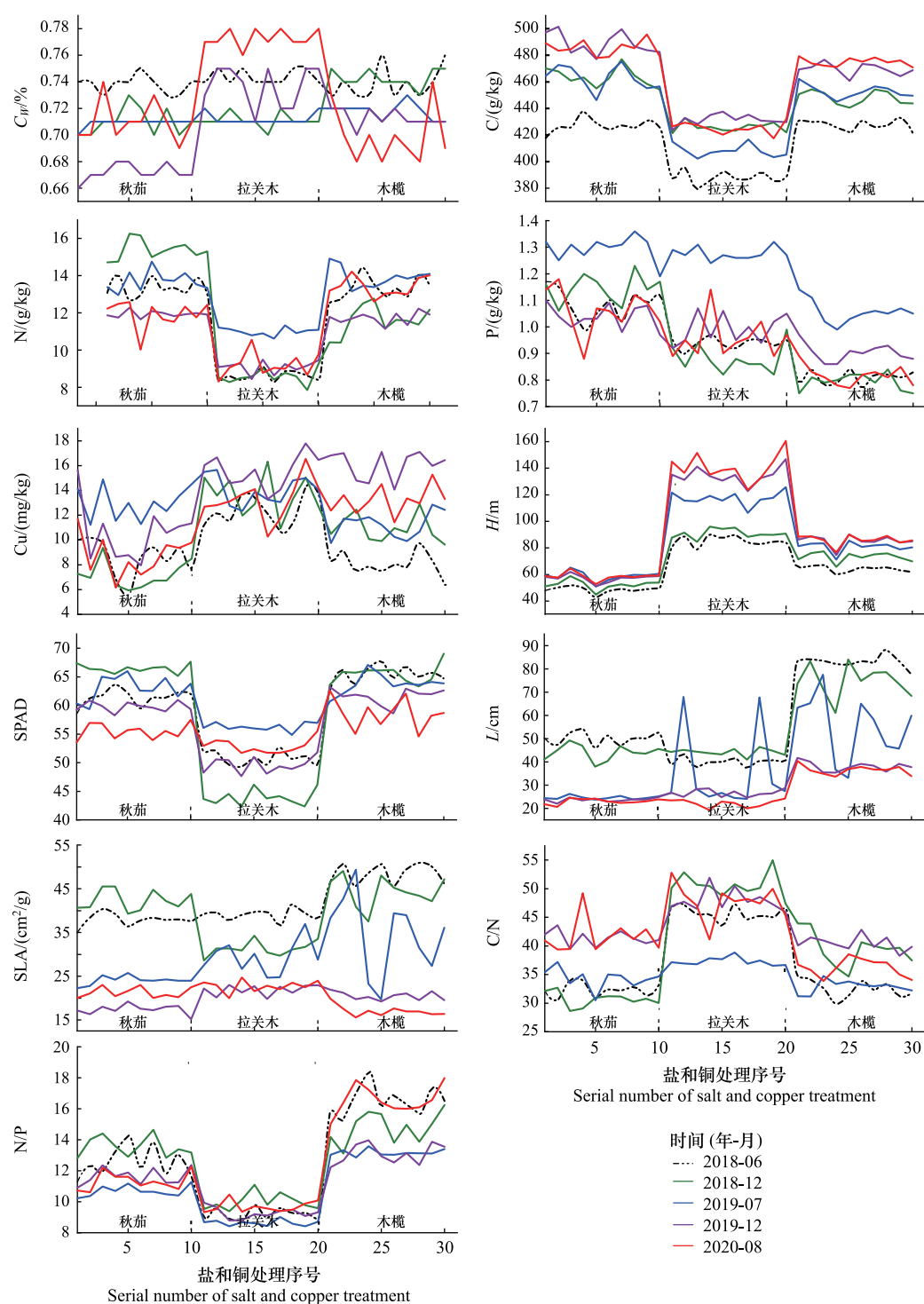


图2 5个时期3种红树植物在不同盐和铜处理下的植物功能性状平均值

Fig.2 Mean value of plant functional traits of three mangrove species under different salt and copper treatments during five periods

序号1—5 分别表示秋茄植物的盐处理为1/3倍、2/3倍、正常、4/3倍及5/3倍正常海水盐度;序号6—10 分别表示秋茄植物的铜处理为0、50、100、200、400mg/L 硫酸铜溶液;序号11—15 分别表示拉关木植物的盐处理为1/3倍、2/3倍、正常、4/3倍及5/3倍正常海水盐度;序号16—20 分别表示拉关木植物的铜处理为0、50、100、200、400mg/L 硫酸铜溶液;序号21—25 分别表示木榄植物的盐处理为1/3倍、2/3倍、正常、4/3倍及5/3倍正常海水盐度;序号26—30 分别表示木榄植物的铜处理为0、50、100、200、400mg/L 硫酸铜溶液

2018年12月达到最低值,拉关木变化趋势不明显,木榄呈升高趋势;秋茄和拉关木的SPAD值呈升高-降低趋势,而木榄一直呈降低趋势;秋茄和木榄叶长(L)呈降低趋势,拉关木则呈升高-降低趋势;秋茄SLA呈升高-降

低趋势,而拉关木和木榄呈降低趋势;秋茄碳氮比呈降低-升高趋势,拉关木呈升高-降低-升高趋势并于2019年夏季达到最低值,木榄总体呈升高趋势且冬季值比夏季值高;秋茄氮磷比呈升高-降低趋势,拉关木变化较小,木榄呈降低-升高趋势。

2.2 不同时期下 11 个植物功能性状之间的相关性

基于三个物种的所有样本(图3),发现不同时期下,各个性状之间表现出不同的相关性强度。2018年6月,SPAD值与 C_w 、C、N, N与C, SLA与叶长,碳氮比与N、冠层高度、SPAD值,氮磷比与N、碳氮比之间表现出强相关性($|r|>0.7, P<0.01$);2018年12月,SPAD值与N、冠层高度,碳氮比与N、冠层高度、SPAD之间具有强相关性($|r|>0.7, P<0.01$);2019年7月,C与冠层高度,N与碳氮比之间具有强相关性($|r|>0.7, P<0.01$);2019年12月,碳氮比与N、SPAD值,C与冠层高度之间具有强相关性($|r|>0.7, P<0.01$);2020年8月,C与冠层高度,N与碳氮比和氮磷比之间具有强相关性($|r|>0.7, P<0.01$)。

综合5个时期数据,发现 C_w 与P, N与SPAD值、碳氮比之间具有强相关性($|r|>0.7, P<0.01$); C_w 与C、SPAD值,氮磷比与P、SPAD值、碳氮比,Cu与冠层高度,SPAD值与碳氮比之间表现出中相关性($0.4<|r|<0.7$);其他性状之间的相关性较弱($|r|<0.4$)。

总体上,叶片 C_w 与C、P含量呈显著负相关关系,与SPAD值呈显著正相关关系;N含量与SPAD值呈显著正相关关系,与碳氮比呈显著负相关关系;P含量与氮磷比呈显著负相关关系;Cu与冠层高度呈显著正相关关系;SPAD值与碳氮比呈显著负相关关系,而与氮磷比呈显著正相关关系。

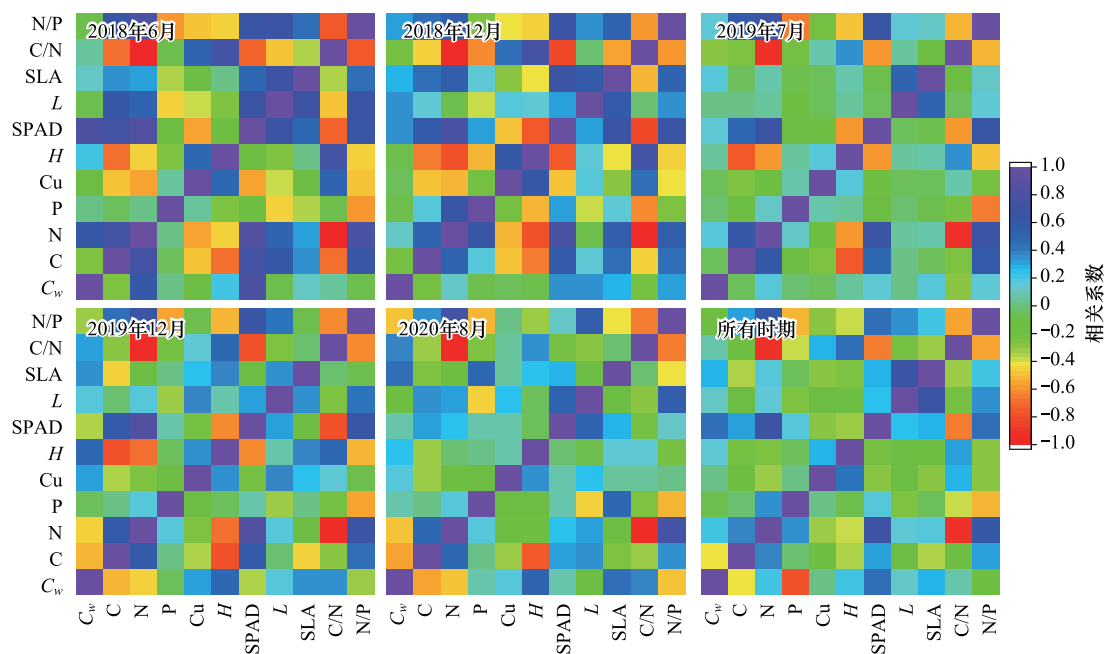


图3 五个时期及全部时期下基于全部样本($n=150$)的11个植物功能性状之间的相关性

Fig.3 Inter-correlation of 11 plant functional traits during five and all combined periods based on all samples ($n=150$)

2.3 红树植物功能性状对盐与铜单一胁迫的响应

2018年6月,盐胁迫处理对秋茄C、P、Cu、冠层高度、SLA有显著影响($P<0.05$,表1),且对C含量的影响最大;对拉关木C、冠层高度、叶长有显著影响,且对冠层高度影响最大;对木榄N、P、冠层高度、SPAD值、碳氮比、氮磷比有显著影响,且对冠层高度的影响最大。铜胁迫处理对秋茄和拉关木的11个功能性状无显著影响,只对木榄 C_w 、Cu、叶长有显著影响,且对Cu含量影响最大。

2018年12月,盐胁迫处理对秋茄Cu、冠层高度、叶长、SLA有显著影响,且对冠层高度影响最大;对拉关木的功能性状无显著影响;对木榄C、N、冠层高度、叶长、SLA、碳氮比有显著影响,且对碳氮比影响最大。铜

胁迫处理只对木榄 *SPAD* 值有显著影响,对其他物种的功能性状都无显著影响。

2019 年 7 月,盐胁迫处理对秋茄 *C*、*Cu*、冠层高度、*SPAD*、*SLA*、碳氮比有显著影响,且对冠层高度影响最大;对拉关木的功能性状无显著影响;对木榄 *C*、*N*、*P*、冠层高度、*SPAD* 值、叶长、*SLA* 有显著影响,且对 *SLA* 的影响最大。铜胁迫处理只对秋茄 *C*、拉关木 *SLA*、木榄 *Cu* 有显著影响。

表 1 盐和铜单一胁迫下不同时期不同物种的红树植物功能性状单因素方差分析结果

Table 1 One-way ANOVA of plant functional traits of different species in different periods under the single stress of salt and copper

时间(年-月) TimePeriod	胁迫 Stress	树种 Mangrove species	<i>C_w</i>	<i>C</i>	<i>N</i>	<i>P</i>	<i>Cu</i>	<i>H</i>	<i>SPAD</i>	<i>L</i>	<i>SLA</i>	<i>C/N</i>	<i>N/P</i>
2018-06	盐胁迫	秋茄	2.46	7.49 *	1.88	2.66 *	6.55 *	6.36 *	1.99	1.24	3.84 *	2.36	1.67
		拉关木	1.08	3.49 *	0.10	0.60	1.06	3.54 *	1.10	2.71 *	0.21	0.76	1.11
		木榄	2.52	0.96	2.96 *	3.20 *	0.94	4.55 *	3.35 *	0.16	1.57	3.55 *	3.84 *
	铜胁迫	秋茄	0.86	0.56	1.04	0.66	0.53	0.35	1.22	0.48	0.03	0.36	1.12
		拉关木	1.27	0.40	1.17	0.15	2.30	0.72	1.60	1.26	1.41	0.49	0.43
		木榄	3.13 *	1.46	1.06	2.02	3.67 *	0.76	0.49	3.27 *	1.80	0.85	0.84
	盐胁迫	秋茄	1.98	1.49	1.48	1.22	3.83 *	10.61 *	0.26	4.94 *	3.32 *	1.82	1.97
		拉关木	0.23	1.62	0.43	0.67	0.71	2.3	1.18	0.17	2.34	0.46	1.85
		木榄	0.42	2.79 *	7.82 *	0.73	1.57	5.48 *	0.59	7.85 *	6.45 *	9.19 *	3.01
2018-12	铜胁迫	秋茄	1.09	3.73	0.10	1.42	1.58	0.46	0.48	1.08	1.25	0.13	1.89
		拉关木	1.05	0.84	1.66	1.23	2.16	0.63	1.01	1.65	1.11	1.79	0.61
		木榄	1.49	1.92	0.54	1.45	2.03	0.98	3.36 *	0.97	0.63	0.40	2.25
	盐胁迫	秋茄	1.34	8.40 *	2.37	0.22	2.72 *	10.58 *	8.18 *	1.52	3.63 *	3.23 *	1.27
		拉关木	0.47	2.56	0.47	1.12	2.38	0.30	0.41	0.97	0.44	0.29	0.37
		木榄	0.56	6.16 *	4.14 *	9.06 *	1.03	5.90 *	6.05 *	8.10 *	9.92 *	2.40	0.92
	铜胁迫	秋茄	0.48	3.88 *	0.31	0.99	1.48	0.63	0.89	0.55	0.02	0.25	0.88
		拉关木	2.18	3.50	1.26	0.90	0.68	2.07	1.61	0.97	3.08 *	1.33	1.48
		木榄	0.97	0.88	0.13	0.07	2.83 *	0.22	0.05	0.99	0.93	0.14	0.20
2019-07	盐胁迫	秋茄	1.91	4.38 *	0.56	0.57	3.20	7.78 *	0.86	1.54	2.17	1.69	1.50
		拉关木	0.69	2.07	1.67	1.79	0.63	0.32	0.98	3.58 *	0.88	2.27	2.51
		木榄	2.25	3.49	0.14	3.92 *	1.55	7.15 *	0.59	4.73 *	1.06	0.32	1.66
	铜胁迫	秋茄	0.54	1.69	0.04	1.49	0.67	1.14	0.42	0.80	1.03	0.27	1.89
		拉关木	0.49	0.277	0.99	0.72	3.44 *	1.48	0.80	2.34	1.22	1.16	0.27
		木榄	0.41	1.18	1.67	0.51	1.34	0.31	1.37	0.855	0.76	1.97	1.29
	盐胁迫	秋茄	1.11	1.45	1.12	5.80 *	7.91 *	7.11 *	0.42	1.80	0.52	4.37 *	2.82 *
		拉关木	1.04	1.06	2.73	3.72	0.31	0.66	0.71	1.86	1.43	2.48	1.65
		木榄	1.29	0.66	0.21	4.57 *	0.74	3.15 *	0.79	1.66	2.95 *	0.83	1.33
2020-08	铜胁迫	秋茄	0.71	3.12 *	0.70	0.49	1.28	0.12	0.32	0.17	0.66	0.36	1.83
		拉关木	0.40	2.98 *	1.74	0.53	9.22 *	2.06	2.52	1.50	0.73	0.31	0.53
		木榄	1.60	0.41	1.09	0.80	1.51	0.32	0.69	0.61	0.58	0.75	0.83
	盐胁迫	秋茄	1.56	1.54	1.24	1.72	8.43 *	23.95 *	0.81	1.10	0.80	1.96	3.01 *
		拉关木	1.33	0.88	0.73	0.62	0.69	0.02	0.52	1.23	0.06	0.455	1.40
		木榄	1.22	1.82	0.28	2.28	0.70	9.15 *	0.80	2.34	1.80	1.54	4.13 *
	铜胁迫	秋茄	0.71	2.12	0.66	2.04	1.85	1.51	0.93	0.28	0.10	0.25	1.96
		拉关木	0.44	0.41	0.74	0.63	6.85 *	2.16	0.34	0.96	1.91	1.04	0.79
		木榄	0.91	0.85	0.96	0.47	1.59	0.80	1.12	0.29	0.09	1.78	2.11

* 差异显著 ($P < 0.05$); *C_w*: 含水量 Water content; *C*: 全碳含量 Carbon content; *N*: 全氮含量 Nitrogen content; *P*: 全磷含量 Phosphorus content; *Cu*: 全铜含量 Copper content; *H*: 冠层高度 Canopy height; *SPAD*: 相对叶绿素含量 Relative chlorophyll content; *L*: 平均叶长 Mean leaf length; *SLA*: 比叶面积 Specific dry matter content; *C/N*: 碳氮比 Carbon/Nitrogen; *N/P*: 氮磷比 Nitrogen/Phosphorus

2019 年 12 月,盐胁迫处理对秋茄 C 和冠层高度有显著影响,且对冠层高度影响较大;对拉关木叶长有显著影响;对木榄 P、冠层高度、叶长有显著影响,且对冠层高度影响最大。铜胁迫处理只对拉关木 Cu 含量有显著影响。

2020 年 8 月,盐胁迫处理对秋茄 P、Cu、冠层高度、碳氮比、氮磷比有显著影响,且对 Cu 含量和冠层高度影响最大;对拉关木的功能性状无显著影响;对木榄 P、冠层高度、SLA 有显著影响,且对 P 含量影响最大。铜胁迫处理只对秋茄 C,拉关木 C 及 Cu 含量有显著影响。

基于 5 个时期的全部数据,发现盐处理对秋茄 Cu、冠层高度、氮磷比有显著影响,且对冠层高度影响最大;对拉关木的功能性状无显著影响;对木榄冠层高度和氮磷比有显著影响,且对冠层高度影响最大。铜胁迫处理只对拉关木 Cu 含量有显著影响。

基于三个树种的全部样本如图 4 所示,物种因素对 2018 年 6 月、2019 年 7 月和全部时期的 C_w 无显著影响,对其他时期的所有性状都有显著影响。另外,2018 年 6 月、2018 年 12 月、2019 年 12 月以及全部时期下的铜胁迫处理对所有性状均无显著影响,其他 2 个时期铜胁迫处理只对 Cu 含量有显著影响。2018 年 12 月、2019 年 12 月和 2020 年 8 月,盐胁迫处理对所有性状均无显著影响;2018 年 6 月、2019 年 7 月以及全部时期下的盐胁迫处理分别只对 C_w 、SPAD 和 SLA、Cu 含量有显著影响。

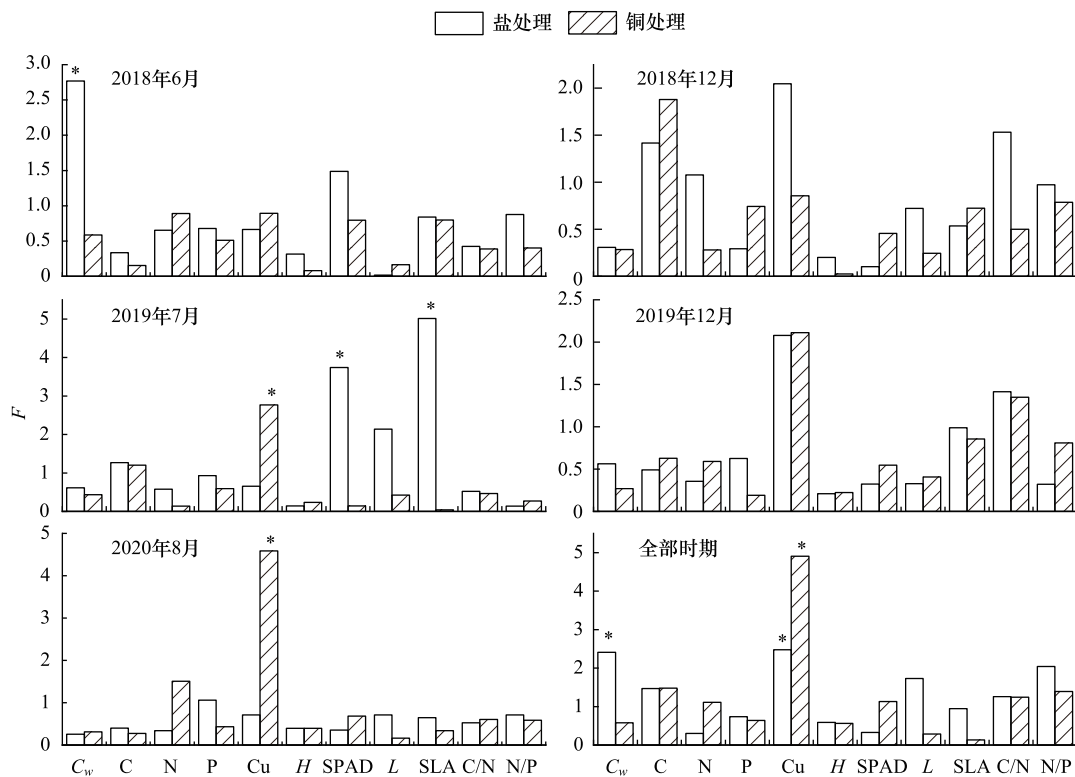


图 4 盐和铜单一胁迫下基于全部样本的不同时期红树植物功能性状单因素方差分析结果

Fig.4 One-way ANOVA of plant functional traits based on all samples in different periods under the single stress of salt and copper

* 表示受盐、铜处理下差异性显著 ($P < 0.05$)

2.4 红树植物功能性状对盐与铜复合胁迫的响应

盐与铜复合胁迫对红树植物功能性状的影响如表 2 所示,2018 年 6 月,盐与铜复合胁迫对秋茄叶片 P 和氮磷比有显著影响,且对氮磷比的影响较大;对拉关木 C 含量有显著影响;对木榄的所有性状无显著影响。2018 年 12 月,盐与铜复合胁迫对秋茄的所有性状无显著影响;对拉关木冠层高度和 SLA 有显著影响,且对冠层高度的影响较大;对木榄 SPAD 值有显著影响。2019 年 7 月,盐与铜复合胁迫对秋茄和木榄的所有性状无

显著影响,只对拉关木 Cu 含量有显著影响。2019 年 12 月,盐与铜复合胁迫对秋茄 C 和冠层高度有显著影响,对木榄 SPAD 值有显著影响,对拉关木的所有性状无显著影响。2020 年 8 月,盐与铜复合胁迫对秋茄和木榄的所有性状无显著影响,只对拉关木冠层高度有显著影响。基于 5 个时期的全部数据,发现盐与铜复合胁迫对秋茄和拉关木冠层高度有显著影响。

表 2 盐和铜复合胁迫下不同时期不同物种的红树植物功能性状双因素方差分析结果

Table 2 Two-way ANOVA of plant functional traits of different species in different periods under the coupling stress of salt and copper

时期 period	树种 Mangrove species	C_w	C	N	P	Cu	H	SPAD	L	SLA	C/N	N/P
2018-06	秋茄	0.58	0.59	0.62	2.77 *	1.01	1.57	0.52	1.59	1.76	0.68	4.03 *
	拉关木	0.82	2.70 *	1.54	0.91	1.35	1.34	0.29	0.56	1.74	1.50	1.65
	木榄	0.70	1.09	0.38	1.21	0.88	0.47	1.02	0.48	1.27	0.39	0.71
2018-12	秋茄	0.64	0.75	0.57	0.62	0.57	1.88	1.09	1.08	0.77	0.44	1.35
	拉关木	0.77	1.70	0.92	0.70	0.73	2.43 *	0.86	1.55	2.30 *	1.03	1.50
	木榄	0.57	1.20	1.38	2.00	1.50	0.38	2.45 *	1.19	1.33	1.22	2.02
2019-07	秋茄	0.44	1.36	0.54	1.43	0.67	1.60	0.95	1.67	0.79	0.54	1.34
	拉关木	0.21	0.44	0.76	0.89	2.33 *	1.29	0.65	0.94	1.24	0.61	1.08
	木榄	1.26	1.63	1.13	0.80	1.40	0.47	0.93	1.44	1.36	1.31	1.25
2019-12	秋茄	0.62	3.40 *	0.33	0.58	0.84	2.87 *	0.76	0.98	0.66	0.47	0.49
	拉关木	2.09	1.11	0.49	1.29	0.56	1.85	0.91	1.16	0.82	0.59	1.54
	木榄	0.88	0.71	1.54	0.84	0.49	0.82	2.65 *	0.49	1.17	1.35	1.91
2020-08	秋茄	0.48	1.54	0.39	0.77	0.55	1.90	0.62	1.56	1.08	0.49	0.90
	拉关木	1.10	1.02	0.94	1.47	1.20	2.42 *	0.87	1.61	1.20	1.07	0.93
	木榄	1.20	1.11	0.49	0.72	0.54	1.00	0.58	0.45	0.64	0.44	0.35
全部时期	秋茄	0.57	0.49	0.48	1.13	0.51	3.46 *	0.64	0.21	0.11	0.34	1.25
All periods	拉关木	1.12	0.37	0.98	0.63	1.35	1.95 *	0.88	0.77	0.48	0.83	1.36
	木榄	0.70	0.51	0.79	0.71	0.78	0.97	0.68	0.29	0.23	0.79	1.35

* 表示差异显著 ($P < 0.05$)

基于三个树种的全部样本,双因素方差分析结果(图 5)表明,5 个单一时期及全部时期下,盐-铜复合胁迫对叶片所有性状均无显著影响($P > 0.05$)。从 F 值来看,复合胁迫对叶片 Cu 含量和 C_w 的影响大于其它性状。

3 讨论

3.1 盐和铜胁迫下红树植物功能性状特征

本文研究的 3 种植物均是一年生幼苗移栽,经过 3 年的盐和铜胁迫处理,同一物种的植物在不同时期表现出完全不同的功能性状特征(图 2)。叶片 C 含量和冠层高度随着时间的增长而增加,说明红树植物在生长发育中一直固碳储碳;随着盐胁迫的加强,冠层高度依然在增加,但增长速率下降(无胁迫时平均增长率为 51.39%,有胁迫时平均增长率为 46.27%),表明这三种红树植物具有较强耐盐能力,低盐度时可通过植物体内的可溶性蛋白积累保护细胞生物膜提高细胞保水能力,保持了生长活力,而高盐胁迫时,植物体内活性氧大量产生破坏了细胞膜系统而造成氧化胁迫,红树则需要通过减缓生长来节约和重新分配能量调节受胁迫带来的影响^[18],研究结果与曾继娟等^[19]总结出低浓度盐胁迫对植物生长有促进作用,高浓度抑制生长的研究结论一致。

随着铜胁迫的加强,发现冠层高度增长速率上升(无胁迫时平均增长率为 39.81%,有胁迫时平均增长率为 53.63%)。大量研究表明铜离子是电子传递链中质体蓝素的组成成分,少量铜离子有助于叶绿素的合成,但过高浓度的铜离子会引起铜离子代替叶绿素中的镁离子而阻碍叶绿素的形成进而影响植物的光合作用

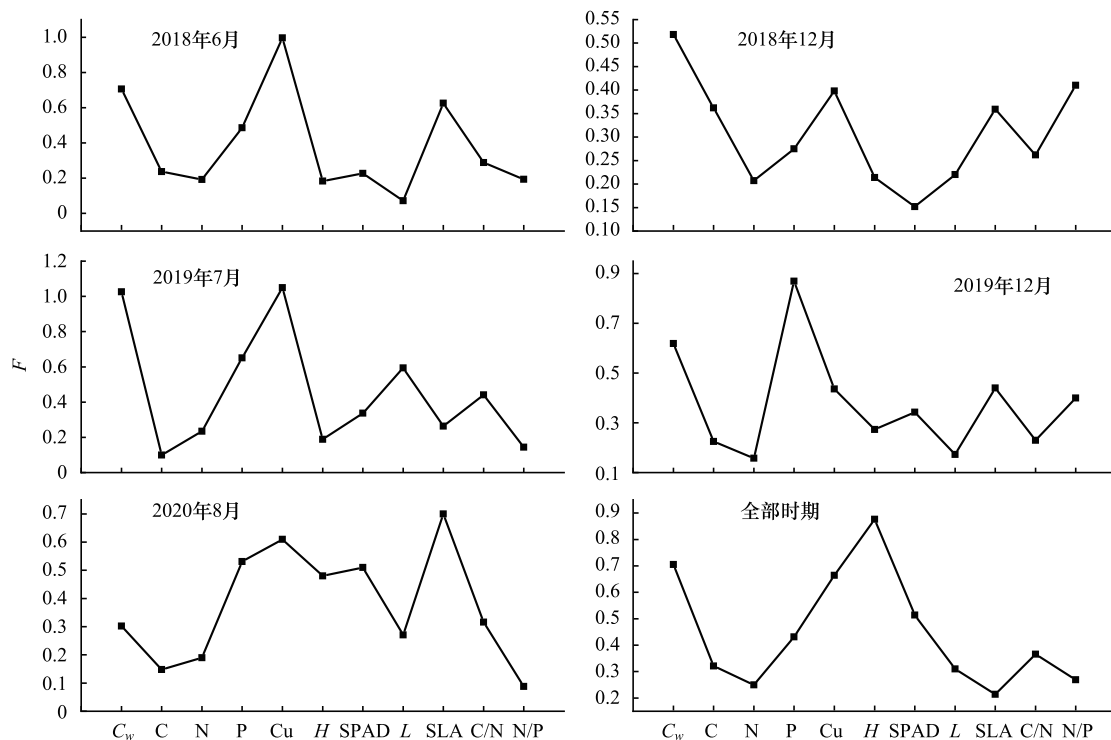


图5 盐和铜复合胁迫下基于全部样本的不同时期红树植物功能性状双因素方差分析结果

Fig.5 Two-way ANOVA of plant functional traits based on all samples in different periods under the coupling stress of salt and copper

用^[20],这说明三种红树植物具有较强的耐铜性,实验中铜浓度还处在促进其生长发育范围内。

在不同盐和铜处理下,秋茄和拉关木的平均氮磷比小于14,说明植物生长主要受到氮限制^[21];木榄的平均氮磷比范围为14—16,说明植物生长主要受到氮和磷共同限制^[21];三个物种在盐分和铜浓度最低时均表现出较小的氮磷比值,且随着盐分和铜浓度增加氮磷比值呈升高趋势,说明盐和铜处理能改善和活化土壤养分,增强多种土壤酶活性和根系酶活性^[22],根系能主动吸收、积累大量氮元素,并向地上部分运输维持生长,是在逆境条件下植物对矿质元素选择吸收的一种表现^[23]。

相同的培养时间内,拉关木的冠层高度显著高于木榄和秋茄,但C含量显著低于秋茄和木榄,这是因为拉关木属于外来入侵物种,能更好适应生长环境,成长速率快^[24],但固碳程度低于其他两种乡土红树植物。因此,在红树林生态修复过程中,要谨慎大范围种植拉关木,虽易快速成林,但对本土优势物种生物多样性的影响较大。

3.2 盐和铜胁迫下红树植物功能性状之间的相关性

研究植物不同功能性状之间的关系,有助于了解植物对环境变化的响应^[25]。不同时期下,发现红树植物部分性状之间的相关性表现出不一致的相关强度(图3),例如SLA只有在2018年6月表现出与叶长强相关性,其他时期相关性较弱,这可能是因为不同时期部分植物功能性状在盐和铜胁迫处理下表现出显著差异性(表1),且不同性状之间的正或负反馈作用随着含量高低会发生变化。单一时期和综合5个时期的数据来看,叶片含水量(C_w)与C含量呈显著负相关,与王军强等人的研究结果一致^[26],表明叶片较高的含水量影响了碳存储,可能是因为水分对植物固碳促进作用超过一定范围后,具有抑制作用^[27];叶片N含量与P含量呈正相关关系,与刘姝萱^[28]、杨勇^[29]及武锋^[30]等人研究结果一致;C含量与N含量呈正相关关系,与黄雍容等^[31]研究福建武夷山自然保护区三种常绿阔叶林碳氮磷及张睿等^[32]研究内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状的结论一致;SPAD与 C_w 、C、N均呈正相关关系,这与任贵军^[33]研究油松苗木的结果一致;Cu与C、N、SPAD含量呈负相关,与李勇胜等^[34]的结论一致,他们指出铜胁迫对红三叶幼苗生长和叶绿素含量的影响

在 *Cu* 浓度达到一定程度时抑制植物生长且叶绿素明显下降。

3.3 红树植物功能性状对盐和铜的胁迫响应

外来入侵红树植物拉关木叶片 *C* 含量、*N* 含量及 *SPAD* 含量在盐和铜胁迫下几乎不受影响(表 1);与拉关木相比,本土优势红树植物(秋茄和木榄)功能性状(如 *C* 含量、冠层高度等)受单一盐胁迫影响更大,这可能是因为受到盐胁迫时,植物产生渗透胁迫、营养失衡、氧化胁迫和离子毒性等复杂反应,影响到植物结构和正常代谢,使植物光合作用的产物主要分配到应对盐胁迫调节上,从而降低了生长速率^[35],而 *C* 含量和 *Cu* 含量受单一铜胁迫影响更大(表 1),因铜浓度与 *Cu* 含量呈极显著正相关^[36],同时铜胁迫可以通过诱导叶绿素蛋白失活,引起类囊体膜脂进而解体,抑制光合作用来影响固碳作用^[37]。这说明拉关木具有限制从根到叶运输的耐盐机制,可以增加根系 *Cl*⁻ 含量,减少叶片 *Cl*⁻ 含量,从而减轻盐胁迫对植物的损害^[38]。

红树植物在受盐胁迫时,叶片最敏感的细胞器是叶绿体^[39],其他研究表明,随着盐度增加,叶绿素含量呈现先增加后降低的趋势^[40],高浓度盐胁迫减少了所有光合色素,叶绿素损失更明显^[41],通过破坏叶绿素色素,抑制光系统 II(*PSII*)^[42],对光合作用产生不利影响。同时,盐胁迫干扰了活性氧(*ROS*)产生和消除之间的平衡^[43],导致酶和大分子的破坏^[44],抑制酶活性,从而损害红树的正常生长发育^[45]。与此同时,高盐浓度引起的渗透胁迫降低了植物的水分吸收^[41],叶片含水量下降。然而,本研究表明并不是每个时期在高盐度下都表现出相对叶绿素含量和叶片含水量下降的情况,这可能是因为本文使用的盐处理是在正常海水盐度的基础上增加或减少盐度,不同季节下,正常海水盐度差距较大,不同时期下没有形成固定的盐浓度处理,且叶片叶绿素含量和含水量还会受到季节的影响^[46]。另外,植物耐盐性受到物种、品种基因型和内部生理生化反应的影响^[47],本文研究的三种红树植物可以通过清除 *ROS* 和渗透调节这两个生理调节过程来增强其对盐胁迫的耐受性^[48]。

本文结果表明大多数情况下铜胁迫对红树植物叶片 *Cu* 含量具有显著影响,硫酸铜溶液浓度增加时,秋茄叶片 *Cu* 含量上升,但拉关木和木榄叶片 *Cu* 含量呈上升-下降趋势。这说明拉关木和木榄对铜胁迫(0—400 mg/L)具有一定耐受性,而秋茄对铜胁迫较为敏感,与赵胡等^[49]研究铜胁迫对秋茄幼苗生长及生理特性的影响情况基本相同。一般情况下,随着铜胁迫增强,对植物生长起到先促进后抑制的作用,比如叶绿素含量^[49]以及矿物质的吸收(*N*、*P* 等)表现出先升高后下降的趋势,说明适量的铜浓度促进植物生长、提高光合速率、促进矿质元素吸收,过高浓度影响植物的生命活动,丙二醛(*MDA*)含量升高,抗氧化酶活性下降^[50]。尽管低浓度的 *Cu* 处理,对植物生长有一定促进作用,随着浓度增加,叶绿素含量、细胞间 *CO*₂ 浓度、光合速率和蒸腾速率受到严重抑制^[51]。原因可能是在低浓度的 *Cu* 胁迫下,红树植株抗氧化系统实现对生理生化平衡的有效调节,抗氧化酶可以清除植物体内多余的活性氧,但随着处理浓度的升高,酶的表达受阻而抗氧化酶活性降低使得红树无法完成对生理生化有效调节^[52—55]。

盐与铜复合胁迫下,对木榄叶片相对叶绿素含量(*SPAD*)具有显著影响,因为复合胁迫对植物细胞造成氧化损伤,导致叶片叶绿素含量下降^[8],这与李涛涛等^[56]对三种杨树在盐和铜胁迫下叶绿素受到显著影响的结果一致;对拉关木和秋茄的 *SPAD* 值没有显著影响,可能是由于复合胁迫引起了拮抗效应,降低了铜离子向地上部迁移的速率,减缓了对叶绿体结构破坏^[57],但对它们的 *C* 含量和冠层树高有显著影响,说明复合胁迫可能影响这 2 个树种的生长发育及固碳过程,这与张云芳等^[58]研究复合胁迫对番茄幼苗生长及光合特征及方明月等^[59]研究复合胁迫对紫花苜蓿品种形态和生理特征影响得出的结论一致,也反映出红树植物具有减慢生长速率来抵抗逆境的能力^[60]。

基于三个树种的全部样本,在盐与铜复合胁迫下,发现 5 个时期和综合全部时期下植物功能性状都未受到显著影响(图 5),说明复合胁迫对植物生长的影响有拮抗或者协同效应^[61—62],也可能是由于红树体内的单宁酸一方面具有抗氧化性作用,可以直接清除活性氧(*ROS*)分子,降低盐对植物的氧化胁迫,提高了红树植物耐受性,另一方面可通过络合、螯合作用与重金属离子结合形成难溶的化合物,降低植物细胞中重金属的活性,提高植物抗重金属性^[63]。但是,11 个功能性状中,复合胁迫对叶片 *Cu* 含量和含水量的影响较大些

(图 5),可能是盐胁迫一定程度降低植株对 Cu 的吸收量^[64],且两种胁迫都对含水量产生影响。

4 结论

本文通过野外生长与人工控制相结合方式,人工栽培三种 1 年生红树植物(秋茄、拉关木、木榄),测定 5 个时期(2018—2020 年)各盆植物功能性状,探究不同生长时期下红树林叶片功能性状对盐和铜单一及复合胁迫响应,为环境胁迫下的红树林种植、管理和保护提供一定的数据支撑及参考价值。主要得出以下结论:

(1)不同时期下,三种红树植物功能性状具有明显差异。随着时间增长,三种植物的 C 含量和冠层高度(H)均呈升高趋势, N 和 P 含量均呈升高-降低趋势,其他功能性状因物种不同而表现出不同的趋势;与乡土红树植物(秋茄和木榄)相比,外来入侵物种(拉关木)具有更快的生长速度。

(2)不同时期下,部分叶片性状之间的相关性强度具有一致性。 C_w (含水量)与 C 、 P 含量呈显著负相关关系,与 $SPAD$ 值(相对叶绿素含量)呈显著正相关关系; N 含量与 $SPAD$ 值呈显著正相关关系,与碳氮比呈显著负相关关系; P 含量与氮磷比呈显著负相关关系; Cu 含量与冠层高度呈显著正相关关系; $SPAD$ 值与碳氮比呈显著负相关关系,而与氮磷比呈显著正相关关系。

(3)不同时期下,单一盐或铜胁迫对各个物种的植物功能性状影响不同,拉关木比秋茄和木榄具有更好的耐盐性,三个物种的植物生长发育对铜胁迫的响应均不敏感。大部分时期下,单一盐胁迫对拉关木的植物功能性状无显著影响($P < 0.05$),对秋茄和木榄的 C 含量、冠层高度和比叶面积(SLA)有显著影响($P < 0.05$);单一铜胁迫对三个物种的绝大多数功能性状无显著影响。基于 5 个时期的全部数据,单一盐胁迫只对秋茄 Cu 含量,秋茄和木榄的冠层高度、氮磷比有显著影响,且对冠层高度影响最大;单一铜胁迫只对拉关木 Cu 含量有显著影响。

(4)盐-铜复合胁迫对秋茄叶片 C 、 P 、氮磷比及冠层高度有显著影响($P < 0.05$),对拉关木叶片 C 、 Cu 含量、冠层高度、 SLA 有显著影响($P < 0.05$),仅对木榄 $SPAD$ 值有显著影响($P < 0.05$);基于三个树种的全部样本,5 个单一时期及全部时期下,盐-铜复合胁迫对叶片所有性状均无显著影响。

目前,红树林资源保护与修复面临环境污染(主要是重金属的污染)和气候变化带来的威胁。气候变化是影响海水盐度主要因素,环境污染使得水体富营养化与重金属(铜、铅、铬等)离子富集,对红树植物叶片的叶绿素浓度、酶活力等造成破坏,影响红树植物的正常生长。现有文献缺乏野外生长和人工控制方式长期跟踪红树林生长研究,较难掌握红树林在相对自然条件下受环境污染和气候变化时的生态过程。因此,在红树林保护修复工作中,研究成果可为红树林退化原因和机理阐释、红树林生长监测评估、生境治理以及树种选择提供一定的理论依据。另外,本文对海水盐度受季节影响、红树种类及重金属污染考虑不够全面,今后研究可增加白骨壤、桐花树、红海榄等乡土树种,采用汞、镉、铅、锌、铬等主要海洋重金属污染离子作为胁迫因素,充分考虑测量不同季节海水的盐度,更加全面掌握红树植物功能性状对盐与多种重金属复合胁迫的响应,为红树林保护修复和管理工作提供更加全面有效的科学参考依据。

参考文献(References):

- [1] Alongi D M. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2008, 76(1): 1-13.
- [2] 唐密,李昆,向洪勇,董雪,金会鑫,王悦,杨海军,张振兴. 盐胁迫对两种红树植物生态、生理及解剖结构的影响. *生态科学*, 2014, 33(3): 513-519.
- [3] 王子诚,陈梦霞,杨毓贤,方项,刘众杰,王令宇,葛孟清,张川,房经贵,上官凌飞. 铜胁迫对植物生长发育影响与植物耐铜机制的研究进展. *植物营养与肥料学报*, 2021, 27(10): 1849-1863.
- [4] 池伟,陈少波,仇建标,曾国权,郑经和,仲伟,胡利华,谢起浪,李尚鲁. 红树林在低温胁迫下的生态适应性. *福建林业科技*, 2008, 35(4): 146-148.
- [5] 廖岩,陈桂珠. 三种红树植物对盐胁迫的生理适应. *生态学报*, 2007, 27(6): 2208-2214.
- [6] Song C H, White B L, Heumann B W. Hyperspectral remote sensing of salinity stress on red (*Rhizophora mangle*) and white (*Laguncularia*

- racemosa) mangroves on Galapagos Islands. Remote Sensing Letters, 2011, 2(3): 221-230.
- [7] Zinnert J C, Nelson J D, Hoffman A M. Effects of salinity on physiological responses and the photochemical reflectance index in two co-occurring coastal shrubs. Plant and Soil, 2012, 354(1): 45-55.
- [8] 陆志强, 陈昌徐, 马丽, 章耕耘, 郑文教. 镉和砷单一及复合胁迫对红树植物白骨壤幼苗生理影响的差异分析. 植物资源与环境学报, 2015, 24(3): 60-67.
- [9] 李裕红, 王荣富, 应朝阳. 桐花树幼苗根系对镉胁迫的抗氧化生理响应. 福建农业学报, 2007, 22(2): 193-196.
- [10] 张凤琴, 王友绍, 李小龙. 复合重金属胁迫对秋茄幼苗某些生理特性的影响. 生态环境, 2008, 17(6): 2234-2239.
- [11] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [12] 邵静, 范强勇, 陈晓萍, 李锦隆, 胡丹丹, 王满堂, 钟全林, 程栋梁. 武夷山不同海拔青冈叶片功能性状差异. 生态学杂志, 2022, 41(7): 1378-1384.
- [13] 李金航, 朱济友, Catherine Mhae B.Jandug, 赵凯, 徐程扬. 干旱胁迫环境中黄栌幼苗叶功能性状变异与产地地理-气候因子的关系. 北京林业大学学报, 2020, 42(2): 68-78.
- [14] 朱天顺, 王丽虹, 何亮, 蒋万祥, 申恒伦, 陈静, 苏朋, 韩庆香, 曹特, 潘保柱. 调蓄河湖群菹草(*Potamogeton crispus* L.) 功能性状特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 2020, 40(6): 1990-1998.
- [15] 焦亮, 关雪, 刘雪蕊, 董小刚, 李方. 内陆河湿地芦苇叶功能性状特征及其对土壤环境因子的响应. 干旱区研究, 2020, 37(1): 202-211.
- [16] 陈健辉, 缪绅裕, 黄惠芳, 黄姚紫蝶, 冯嘉, 赖培媛, 周建江. 五种红树植物叶片结构的比较研究. 广西植物, 2018, 38(5): 655-664.
- [17] 向敏, 孙会敏, 王少杰, 郎涛, 马旭君, 李妮亚, 陈少良. NaCl 对泌盐红树和非泌盐红树 Cd 吸收和积累的影响. 北京林业大学学报, 2016, 38(8): 10-17.
- [18] 韩翠婷, 李先宽, 王广苹, 马琳, 张坚. 杠柳幼苗对盐胁迫的生理响应及耐盐机理研究. 中药材, 2022, 45(10): 2292-2296.
- [19] 曾继娟, 朱强, 乔霞霞. 盐胁迫对匈牙利能源植物 SZARVASI-1 种子萌发和幼苗生长的影响. 江苏农业科学, 2021, 49(11): 186-191.
- [20] 高昆, 冀中英. 铜胁迫对粉葛幼苗生长及生理指标的影响. 陕西农业科学, 2021, 67(10): 1-8.
- [21] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. Journal of Applied Ecology, 2003, 40(3): 523-534.
- [22] 曹琪, 孟姝婷, 桑金盛, 李昊, 宋书婷, 范伟国, 杨洪强. 壳聚糖对苹果幼树根区土壤养分活化及其养分吸收的影响. 山东农业科学, 2021, 53(4): 78-83.
- [23] 公勤, 王玲, 戴同威, 康群, 周静怡, 李兆华. 铜处理对菠菜幼苗矿质营养吸收和细胞超微结构的影响. 应用生态学报, 2019, 30(3): 941-950.
- [24] 刘强, 张颖, 钟才荣, 杨勇, 李冬琳, 张世杰, 张静文. 外来红树植物拉关木入侵性研究. 湖北农业科学, 2019, 58(21): 60-64, 67.
- [25] 刘润红, 白金连, 包涵, 农娟丽, 赵佳佳, 姜勇, 梁士楚, 李月娟. 桂林岩溶石山青冈群落主要木本植物功能性状变异与关联. 植物生态学报, 2020, 44(8): 828-841.
- [26] 王军强, 刘彬, 常凤, 马紫荆, 樊佳辉, 何想菊, 尤思学, 阿尔孜古力·阿布都热西提, 杨滢可, 沈欣艳. 博斯腾湖湖滨带水盐梯度下植物功能性状及生态化学计量特征分析. 植物生态学报, 2022, 46(8): 961-970.
- [27] 杨谦敏, 袁丹萍, 邓存宝, 王延生, 乔玲. 碳中和背景下植物净固碳能力研究进展[优先数字出版]. 生态学杂志, 2022. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20221109.0950.006.html>
- [28] 刘姝萱, 安慧, 张馨文, 杜忠毓, 刘小平. 氮磷添加对荒漠草原植物凋落物-土壤生态化学计量特征的影响. 生态学报, 2022, 42(21): 8773-8783.
- [29] 杨勇, 许鑫, 徐玥, 倪健. 黔北优势植物对槽谷型喀斯特生境的适应策略: 基于功能性状与生态化学计量相关联的证据. 地球与环境, 2020, 48(4): 413-423.
- [30] 武锋. 广东省红树植物多样性及主要树种叶功能性状研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2020.
- [31] 黄雍容, 高伟, 黄石德, 林捷, 谭芳林, 游惠明, 杨丽. 福建三种常绿阔叶林碳氮磷生态化学计量特征. 生态学报, 2021, 41(5): 1991-2000.
- [32] 张睿, 刘华民, 寇欣, 徐智超, 于晓雯, 曹晓露, 温璐, 马林芊, 王立新. 内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状特征及其适应性. 生态学报, 2022, 42(19): 7773-7784.
- [33] 任贵军. 重金属 Cu 胁迫对油松苗木生长的影响. 防护林科技, 2018(5): 33-34.
- [34] 蔺永和, 刘权. 铜胁迫对红三叶幼苗生长和叶绿素含量的影响. 2017 中国草学会年会论文集. 广州, 2017: 355.
- [35] Jam B J, Shekari F, Andalibi B, Fotovat R, Jafarian V, Najafi J, Uberti D, Mastinu A. Impact of silicon foliar application on the growth and physiological traits of *Carthamus tinctorius* L. exposed to salt stress. Silicon, 2023, 15(3): 1235-1245.
- [36] 李芹梅, 李文祥, 李新艺, 李洋, 瞿素萍, 黄美娟, 黄海泉. 铜胁迫对滇水金凤花部发育及生理生化特性的影响. 山东农业科学, 2022, 54(1): 74-79.

- [37] 艾金祥, 葛杰克, 张子仪, 陈文倩, 梁嘉怡, 王馨怡, 吴巧缘, 余婕, 叶怡彤, 周天逸, 粟金怡, 李文文, 吴玉环, 刘鹏. 水杨酸对铜胁迫下菊芋的生理调控及根系 FTIR 分析. 生物工程学报, 2023, 39(2): 695-712.
- [38] 向敏, 刘强, 李妮亚, 李伟, 张云云. 引进红树拉关木和两种乡土红树离子平衡及光合作用的比较研究. 广西植物, 2016, 36(4): 387-396.
- [39] 宋晓敏, 吕晓杰, 邱智敏, 邢建宏, 陈世品, 谭芳林, 陈伟. 红树植物秋茄类黄酮代谢及其抗氧化活性对高盐胁迫的响应. 西北植物学报, 2016, 36(12): 2461-2468.
- [40] 刘美岑, 张子健, 张东, 白立华, 齐月, 杨枫, 刘艳. NaCl 胁迫对甜瓜幼苗保护酶活性及光合性能的影响[优先数字出版]. 分子植物育种, 2022. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220926.1415.002.html>
- [41] Zahra N, Wahid A, Hafeez M B, Shaukat K, Shahzad S, Shah T, Alyemeni M N. Plant growth promoters alleviate oxidative damages and improve the growth of milk thistle (*Silybum marianum* L.) under salinity stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2022, 41(8): 3091-3116.
- [42] Saddiq M S, Iqbal S, Hafeez M B, Ibrahim A M H, Raza A, Fatima E M, Baloch H, Jahanzaib, Woodrow P, Ciarmiello L F. Effect of salinity stress on physiological changes in winter and spring wheat. *Agronomy*, 2021, 11(6): 1193.
- [43] Seleiman M F, Talha Aslam M, Ahmed Alhammad B, Umair Hassan M, Maqbool R, Umer Chattha M, Khan I, Ileri Gitari H, Uslu O S, Roy R, Leonardo Battaglia M. Salinity stress in wheat: effects, mechanisms and management strategies. *Phyton*, 2022, 91(4): 667-694.
- [44] Gholizadeh F, Mirzaghaderi G, Danish S, Farsi M, Marashi S H. Evaluation of morphological traits of wheat varieties at germination stage under salinity stress. *PLoS One*, 2021, 16(11): e0258703.
- [45] Ali L, Shaheen M R, Ihsan M Z, Masood S, Zubair M, Shehzad F, Khalid A U H. Growth, photosynthesis and antioxidant enzyme modulations in broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) under salinity stress. *South African Journal of Botany*, 2022, 148: 104-111.
- [46] 尹盛乐, 刘晓收, 袁超, 谭朋, 胡金, 刘阳, 董树刚. 胶州湾大沽河口潮间带沉积物中叶绿素和有机质含量的季节变化. 海洋湖沼通报, 2012(2): 97-106.
- [47] Zhang M J, Liu Y L, Han G L, Zhang Y, Wang B S, Chen M. Salt tolerance mechanisms in trees: research progress. *Trees*, 2021, 35(3): 717-730.
- [48] Hao S H, Wang Y R, Yan Y X, Liu Y H, Wang J Y, Chen S. A review on plant responses to salt stress and their mechanisms of salt resistance. *Horticulturae*, 2021, 7(6): 132.
- [49] 赵胡, 唐俊, 郑文教. 重金属 Cu²⁺ 胁迫对红树植物秋茄幼苗生长及某些生理特性的影响. 海洋科学, 2016, 40(4): 65-72.
- [50] 公勤, 车勇, 王玲, 李兆华. 铜处理对菠菜幼苗体内氧化应激反应和矿质元素吸收的影响. 新疆农业科学, 2021, 58(11): 2111-2121.
- [51] 田生科, 李廷轩, 彭红云, 杨肖娥, 李廷强, Ejaz. 铜胁迫对海州香薷和紫花香薷根系形态及铜富集的影响. 水土保持学报, 2005, 19(3): 97-100, 183.
- [52] 刘家华, 陈克诚, 程娟, 刘鹤莹, 支苏丽, 杨鹏. 铜胁迫下大藻对铜的吸收特征与生理响应. 环境科学与技术, 2022, 45(8): 61-68.
- [53] 张飞. 丛枝菌根真菌对梨铜吸收效应及其缓解铜胁迫作用机理的研究[D]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [54] 叶红, 袁野, 李远伟, 阳路芳, 吴晓莉, 肖德林, 邓仕槐. 姜花在 Cu 胁迫下的耐性机理研究. 农业环境科学学报, 2009, 28(10): 2029-2034.
- [55] 周晓慧, 袁红艳, 吴阳清, 陆小平. 重金属离子胁迫对费菜生理生化指标的影响. 北方园艺, 2013(21): 39-41.
- [56] 李涛涛, 高永峰, 马瑄, 陈永富, 王阳, 马金彪. 外源油菜素内酯对三种杨树在干旱、盐和铜胁迫下光合生理的影响. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(1): 218-226.
- [57] 林琳, 旦增卓嘎, 吴玲玲. 铅、镉单一及复合胁迫对生菜幼苗抗氧化酶及亚细胞结构的毒性效应. 生态毒理学报, 2022, 17(2): 337-348.
- [58] 张云芳, 陈楚, 程晓敏, 陈高. 铜锌复合胁迫对番茄幼苗生长及光合特性的影响. 安徽农业科学, 2022, 50(14): 139-141, 152.
- [59] 方明月, 汪溢磐, 赵奕, 热孜亚·艾力, 申玉华, 张铁军. 低温干旱复合胁迫对 8 个紫花苜蓿品种形态和生理特征的影响. 草地学报, 2022, 30(11): 2967-2974.
- [60] 董芮萌, 王佳瑶, 朱梦卓, 赵晓妍, 朱淼, 汪雅楠, 王泽, 马莲菊. 内生菌对镉和盐单一及复合胁迫下水稻幼苗生长及生理特性的影响. 安徽农业科学, 2021, 49(19): 31-34, 37.
- [61] 陈昌徐, 陆志强, 章耕耘, 郑文教. 镉与萘复合胁迫对红树植物白骨壤幼苗萌芽及生长的影响. 热带亚热带植物学报, 2016, 24(1): 80-86.
- [62] 赵晓祥, 冯璐, 王宇晖. 锌、镉单一及复合胁迫下番茄幼苗生理响应及联合毒性的研究. 安全与环境学报, 2020, 20(3): 1176-1184.
- [63] 汪文云, 张琼, 杜静娜, 卢豪良, 刘景春, 严重玲. 镉和萘交互胁迫下红树植物秋茄体内酚类化合物的应答. 厦门大学学报: 自然科学版, 2014, 53(6): 867-874.
- [64] 林武星, 黄雍容, 聂森, 朱炜. 盐胁迫对台湾海桐幼苗营养吸收和可溶性总糖含量的影响. 西南林业大学学报, 2013, 33(2): 1-5.