

# 红树胚轴和叶片生长发育的元素动态\*

郑文教 林 鹏\*\*

(厦门大学环境科学研究中心, 厦门)

**摘 要** 探讨中国8种主要红树植物的叶片和3种典型胎生的胚轴种苗, 在生长发育中 Cl、Na、K、Ca、Mg 及灰分的含量动态. 结果表明, 随着胚轴在母树上的胎生发育, 胚轴不仅 Cl、Na 含量降低, K、Ca、Mg 及灰分含量也降低, 成熟时各元素及灰分含量均远低于果实, 表明胚轴的盐分含量在胎生过程中是一个低盐化的过程. 红树植物叶片从幼叶至老叶: K 含量降低; Ca、Mg 含量提高; Cl、Na 及灰分含量拒盐红树提高, 而泌盐红树则相反幼叶高于老叶. 表明拒盐红树盐分有集中于老叶的趋势, 随着叶片更新、富盐叶片凋落而排除体内过多盐分的累积是拒盐红树抗盐适应的特性之一. K 元素则可再周转利用.

**关键词** 红树林 叶片 胎生 元素动态

## 前 言

红树林是热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落, 在河口生态系统中占有重要地位<sup>[1~4]</sup>, 受到国际社会的极大关注, 也是目前海岸湿地生态研究的重要领域之一. 红树林沼泽富含 Cl、Na, 红树对盐分的适应分泌盐和拒盐两大植物类群<sup>[1~4]</sup>, 前者有专司泌盐的盐腺, 植物吸收大量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拒挡盐分的大量吸收和通过枯枝落叶排除盐分<sup>[4]</sup>. 红树(特别是红树科)具有独特的胎生特性, 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. 长期以来也认定胎生是种苗为了抗盐而不断从母树吸收累积盐分的过程, 脱离母树后方能适应高盐生境<sup>[1,5,6]</sup>. 本文研究了中国8种主要红树植物不同叶龄叶片和3种典型胎生胚轴种苗在胎生过程中不同阶段 Cl、Na、K、Ca、Mg 和灰分的含量变化, 为揭示红树叶片和胎生胚轴在发育中的元素动态规律及抗盐适应性, 提供新的科学依据.

本文于1995-03-05收到, 修改稿于1996-05-04收到.

\* 国家自然科学基金资助项目.

\*\* 生物系陈荣华同志参加部分野外工作.

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

1990年3~4月于福建九龙江口浮宫镇海滩红树林, 采集秋茄 (*Kandelia candel*) 同枝条上不同发育阶段的胚轴和叶片, 以及桐花树 (*Aegiceras corniculatum*) 和白骨壤 (*Avicennia marina*) 不同发育阶段的叶片。秋茄花和果 (未发芽的果实) 则分别在花期和果期采集。同年12月于海南东寨港海滩红树林, 采集海莲 (*Bruguiera sexangula*) 和木榄 (*B. gymnorhiza*) 同枝条上的花、果 (未发芽) 不同发育阶段的胚轴和叶片, 以及红海榄 (*Rhizophora stylosa*)、正红树 (*R. apiculata*) 和角果木 (*Ceriops tgal*) 不同发育阶段的叶片。其中不同发育阶段的胚轴从萌生突出果皮至成熟按长度划分, 秋茄和木榄分5级, 海莲因胚轴较短则分4级 (图1), 最后一级为成熟胚轴, 并把各级的原果实部分 (称宿存果皮) 分开; 不同发育阶段叶片分幼叶 (第一对未成熟叶)、成熟叶 (第3对已发育成熟叶) 和黄叶 (已衰老变黄叶) 3级。各样品分别用蒸馏水洗净、吸干并测定其含水量。分析样品经80℃烘干、磨粉后置瓶中待测。

### 1.2 分析方法

植物样品含Cl量测定: 采用灰化 (加入1/4样品重的CaO作保护剂, 550℃、150min) 后, 用0.01 mol/dm<sup>3</sup> AgNO<sub>3</sub>滴定<sup>[7]</sup>。组织液Cl浓度根据干组织含Cl量和鲜组织含水量推算<sup>[8]</sup>。K、Na、Ca、Mg含量测定: 样品经HNO<sub>3</sub>-HClO<sub>4</sub>消化, WFX-1B型原子吸收分光光度计测定。灰分含量用干灰化法测定。海水含Cl量采用AgNO<sub>3</sub>滴定法测定<sup>[9]</sup>。以上各项测定均设2~3次重复。

## 2 结果与讨论

### 2.1 胎生胚轴种苗元素及灰分含量特征

秋茄、木榄和海莲是具有典型胎生现象的红树科植物。表1揭示着生同枝条上成熟叶片、花、果和发育成熟的胎生胚轴种苗5种元素及灰分含量的差异。从中可以看出: Cl、Na秋茄和木榄花中的含量低于叶片, 海莲则相反, 而花至果实3种植物都明显提高, 如木榄果实Cl、Na含量分别比花高66.3%和52.9%, 但从果实至成熟胚轴, Cl、Na含量则锐减, 如海莲成熟胚轴中的含量仅分别是果实在27.3%和47.0%。这一结果表明: 1) 未发芽的果实已从母树中吸收累积高含量的Cl、Na (分析木榄和海莲孕育胚轴从幼期至成熟各期相应的宿存果皮中Cl含量则更高于果实, 分别达3.62%~4.27%和3.40%~3.45%), 这为胎生胚轴创造了高盐的发育环境, 其生理生态学意义则有助于红树种苗在胎生过程中就对盐分的抗性锻炼; 2) 但从高盐含量的果实中所孕育的胚轴种苗则是低盐含量的, Cl、Na含量不但显著低于果实及宿存果皮, 也明显低于叶、花。Ca、Mg及灰分含量胚轴也显著低于果实和叶花, 如海莲Ca、Mg和灰分果实中的含量分别是胎生胚轴的8.5、6.1和3.7倍。K含量胚轴则与叶相近而低于花、果

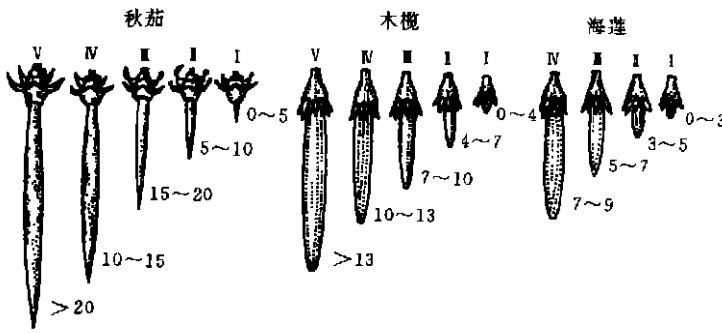


图1 3种红树胎生胚轴发育阶段长度划分 (cm)

表1 3种红树植物叶、花、果和胚轴无机成分含量 (%，干重)

项 目	秋 茄				木 榄				海 莲			
	叶	花	果	胚轴	叶	花	果	胚轴	叶	花	果	胚轴
Cl	2.81	2.28	3.16	0.91	2.61	1.75	2.91	1.07	1.90	2.50	3.48	0.95
Na	0.97	0.81	0.98	0.47	1.02	0.68	1.04	0.54	0.56	0.88	1.15	0.54
K	0.93	0.94	1.31	0.95	0.47	0.63	0.69	0.43	0.32	0.59	0.78	0.34
Ca	1.10	0.97	0.92	0.14	1.34	1.23	1.37	0.23	1.60	1.65	1.88	0.22
Mg	0.44	0.38	0.39	0.06	0.48	0.34	0.43	0.11	0.52	0.49	0.61	0.10
灰 分	8.51	7.92	8.67	3.68	8.66	6.57	11.63	3.39	6.63	8.65	11.31	3.09
Na/K	1.04	0.86	0.75	0.49	2.17	1.08	1.51	1.26	1.69	1.49	1.47	1.59
K/Na	0.96	1.16	1.34	2.02	0.46	0.93	0.66	0.80	0.59	0.67	0.68	0.63

(秋茄亦与花相近), 与叶片相比, 繁殖体花、果及胚轴有较低的 Na/K 值或高的 K/Na 值, 表明繁殖体较有效地从母树选择吸收 K 元素. Joshi 等对红茄苳 (*Rhizophora muromata*)、小花木榄 (*Bruguiera parviflora*) 和细蕊红树 (*Ceriops candolleana*) 胎生胚轴与母树叶片元素含量分析有相似的规律<sup>[6]</sup>, 但胚轴 K 含量也明显低于叶片, 与本试验的两者含量相近有所不同.

## 2.2 胚轴在胎生发育中元素及灰分含量变化

由图2可以看出, 秋茄、木榄和海莲的胎生胚轴从母树的果实发芽至成熟: Cl、Ca、Mg 含量均随之降低, 其中 Cl 分别降低了12.5%、37.4%和42.1%, Ca 降低了65.0%、83.1%、和68.6%, Mg 降低了63.8%、38.9%和36.0%; Na 含量秋茄变化不明显, 木榄和海莲分别降低11.5%和15.6%; K 含量秋茄、海莲分别降低26.9%和10.5%, 木榄表现 I 级至 III 级降低10.3%; 灰分含量也分别降低了43.7%、35.5%和23.0%. 总的看来, 3种植物的胚轴在胎生发育过程中元素和灰分含量呈降低趋势, 表明胚轴的胎生并不是一个胚轴逐步累积盐分的过程, 而表现为低盐化的过程. 据报道红茄苳、小花木榄和细蕊红树的胚轴在胎生过程中, Na、K、Ca、Mg 含量也降低<sup>[6]</sup>, 与本试验结果相似, 但 Cl 含量本试验也随之降低与文献 [6] 报道 Cl 含量提高不同.

Cl 是红树生境最主要的阴离子, 也是研究红树抗盐适应性相关的重要元素<sup>[1-6]</sup>, 在植物体

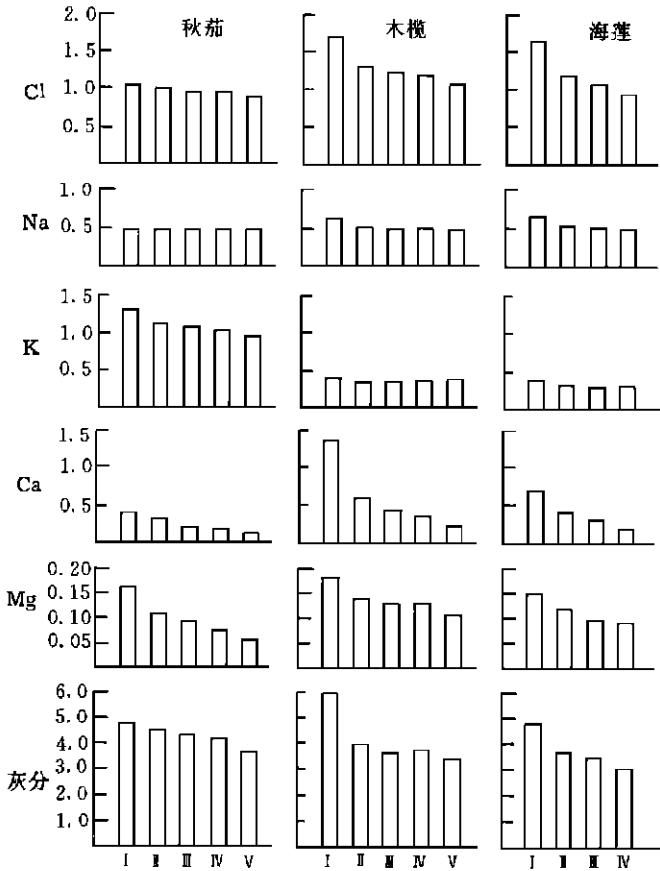


图2 3种红树植物胎生胚轴发育过程无机成分含量的变化(%, 干重)

表2 3种红树植物胎生胚轴发育过程组织液Cl浓度变化 (单位: mmol/dm<sup>3</sup>)

种类	叶	花	果	胚 轴					生境海水
				I	II	III	IV	V	
秋茄	336	—	286	128	119	116	128	136	290~350
木榄	316	214	296	214	165	162	162	161	400
				(296)	(297)	(278)	(278)	(263)	
海莲	311	298	359	203	177	165	149		400
				(348)	(357)	(387)	(395)		

\* 括号中数据为胚轴宿存果皮浓度.

内以离子状态存在<sup>[10]</sup>. 本试验就组织液Cl浓度及海水Cl浓度关系作进一步分析. 从表2可以看出: 果实及胎生胚轴的各级原果实部分(称宿存果皮)及母树叶片组织液含有与生境海水

Cl 浓度较相接近高的 Cl 浓度；而从果实中萌生在宿存果皮中孕育的各发育阶段的胎生胚轴 Cl 浓度都明显较低，且随胚轴的发育，Cl 浓度呈降低趋势，胚轴成熟时 Cl 浓度仅为叶片的 40%~50%，仅为果实的 40%~55%，仅为宿存果皮的 38%~60%，且仅为生境海水 Cl 浓度的 40%左右。这一结果证实了上述的分析：胎生胚轴种苗是低盐含量，且在胎生发育中并不累积盐分，相反呈降低趋势，但孕育胚轴胎生发育的环境（果实和宿存果皮）是高盐含量的。

普遍认为红树植物起源于淡生<sup>[5]</sup>。金杰里认为红树的胎生现象，幼苗在母体上发芽时就对盐分逐渐适应，对盐分的适应过程是靠从母体植株逐渐输送盐分进入幼苗而进行<sup>[5]</sup>。Joshi 等也基于对红茄苳、小花木榄和细蕊红树胚轴干重含 Cl 量提高的结果，也认为由此获得抗盐性<sup>[6]</sup>。林鹏也根据金杰里的看法推测红树种苗在母树上发芽后，不断从果实中获得盐分，当胚轴成熟时已含有几乎与海水相适应的高盐分，也就获得了抗盐性<sup>[1]</sup>。从本试验结果看：(1) 秋茄、木榄、海莲这3种具有典型胎生特性的红树植物，胚轴种苗的胎生并不是一个胚轴逐步增加盐分累积才获得抗盐性的过程，而是胚轴盐分含量逐步降低向低盐含量的过程，这种低盐化过程可以认为是一种“返祖现象”的表现。(2) 红树种苗在母树植株上发芽时就对盐分的逐步适应，这一点与金杰里<sup>[5]</sup>的看法相似，但对盐分的适应并不是以胚轴种苗增加盐分累积而获得，而在于种苗在高盐含量的果实及宿存果皮的环境中发育对盐分适应而获得抗盐锻炼，这与金杰里等<sup>[1,5~6]</sup>的看法不同。

### 2.3 不同植物叶片元素及灰分含量差异

我国6种主要拒盐红树和2种泌盐红树的成熟叶片5种元素和灰分含量见表3。从表3可看出，不同植物各元素及灰分含量大多有明显差异：拒盐红树叶中 Cl 含量最高，Ca 其次，再者

表3 8种红树植物的成熟叶片5种元素及灰分含量(%, 干重)

样品采集地	树种 <sup>1)</sup>	Cl	Na	K	Ca	Mg	灰分
海南东寨	海莲	1.90	0.56	0.32	1.60	0.52	6.63
海南东寨	木榄	2.60	1.02	0.47	1.34	0.48	8.66
海南东寨	红海榄	3.44	1.10	0.65	1.34	0.56	9.61
海南东寨	正红树	3.45	1.11	1.19	2.11	0.60	12.50
海南东寨	角果木	3.04	1.04	0.32	1.24	0.83	9.31
福建浮宫	秋茄	2.81	0.97	0.93	1.10	0.44	8.51
福建浮宫	桐花树 <sup>*</sup>	1.59	0.65	0.52	0.41	0.73	5.67
福建浮宫	白骨壤 <sup>*</sup>	2.22	1.40	0.71	0.69	0.68	10.32

\* 为泌盐植物，其余种为拒盐植物。

是 Na, K 或 Mg 含量最低或次低。泌盐红树叶 Cl 含量也最高，但 Ca 含量则最低，且明显低于拒盐红树，Cl 含量也低于大多数拒盐红树。比较同生境：海南，Cl、Na 含量为正红树等于红海榄大于角果木大于木榄大于海莲(Na 角果木等于木榄)，K 含量正红树大于红海榄大于木榄大于角果木等于海莲，Ca 含量正红树大于海莲大于红海榄等于木榄，Mg 含量角果木大于正红树大于红海榄大于海莲大于木榄，灰分含量正红树大于红海榄等于角果木大于木榄大于海莲；K 含量最高者是最低者的3.5倍，其余元素及灰分为1.7~2.1倍。福建浮宫，Cl 含量拒盐秋茄高于泌盐白骨壤和桐花树；K、Ca 含量也高于后两者，Mg 含量则相反；Na 和灰分含

量白骨壤大于秋茄大于桐花树。这些结果表明, 虽同一生境, 因种类生物学特性不同, 所吸收累积的元素及灰分量不同。对拒盐植物而言, 可能与种的耐盐大小有关, 特别是 Cl、Na 含量高者较含量低者耐盐, 而泌盐植物 Cl 含量普遍低于拒盐植物, 这在于泌盐红树吸收盐分通过叶面泌盐盐腺排出体外, 而拒盐红树不具备盐腺, 盐分较多在叶中累积。

#### 2.4 叶片生长发育中元素及灰分含量变化

由图3可以看出, 随着叶片从幼叶至老叶, 从总体看: (1) K、Ca、Mg 含量, 拒盐红树和泌盐红树两类群植物具有相似的变化趋势, K 含量降低而 Ca、Mg 含量提高, 如秋茄黄叶比成熟叶和幼叶, K 含量分别降低49.5%和59.1%, Ca、Mg 含量则分别提高36.4%、150.0%和34.1%、96.7%。(2) Cl、Na 含量两类群植物的变化趋势则不同, 拒盐红树随叶片发育而提高, 如秋茄黄叶 Cl、Na 含量分别比成熟叶高52.0%和58.8%, 比幼叶高92.3%和69.2%; 而泌盐红树则相反幼叶显著高于成熟叶和黄叶, 如白骨壤幼叶 Cl、Na 含量分别比成熟叶高115.3%和52.1%, 比黄叶高119.3%和40.1%。灰分含量的变化与 Cl、Na 相似, Ca、Mg 在植物体内属移动性较差的元素, 因而从幼叶至老叶逐步累积, 而 Cl、Na、K 则属移动性良好的元素, K 含量老叶降低, 这是转移再利用的结果, 但对红树植物而言则表明红树生境虽富含 K 源, 但在植物体内也是可较好的周转再利用; 而 Cl、Na 则表现为: (1) 在拒盐红树则有集中于老叶的趋势, 表明是适应盐生生境而逐步累积盐分的反应, 随着叶片的更新、富盐叶片凋落而排除体内过多盐分的累积, 是拒盐红树抗盐适应的特性之一, 这一结果证实了 Teas 关于拒盐红树体内盐分的排除是靠枯枝落叶而进行的看法<sup>[1]</sup>。(2) 在泌盐植物中, 幼叶 Cl、Na 含量明显较高, 这与泌盐植物排盐的主要方式是通过盐腺排除有关, 幼叶因盐腺机能尚未健全而累积较多的盐分。

从组织液 Cl 浓度与生境海水 Cl 浓度关系看(表4), 红树植物叶片组织液持有与海水相接近的 Cl 浓度, 拒盐红树的某些种的黄叶组织液 Cl 浓度超过海水, 如红海榄、正红树和秋茄等。秋茄植物体其他组织或器官 Cl 浓度 ( $\text{mmol}/\text{dm}^3$ ) 如幼枝364、多年生枝267、树干皮308、树干材211和根331, 也与其生境海水290~350  $\text{mmol}/\text{dm}^3$ 相接近。

表4 红树植物叶片组织液 Cl 浓度与生境海水 Cl 浓度的比较 (单位:  $\text{mmol}/\text{dm}^3$ )

项目	红海榄	正红树	角果木	木榄	海莲	秋茄	桐花树	白骨壤
幼叶	350	305	356	327	343	242	277	423
成熟叶	399	385	437	315	311	336	288	309
黄叶	445	478	406	350	354	387	315	321
生境海水	400	400	400	400	400	290~350	290~350	290~350

### 3 结论

(1) 红树的胎生现象, 胚轴种苗在母树的果实中胎生发育有利于种苗对盐分的逐步适应, 这种适应不是靠胚轴不断累积盐分而进行, 而在于种苗在高盐含量的果实及宿存果皮的环境中发育获得了抗盐锻炼。

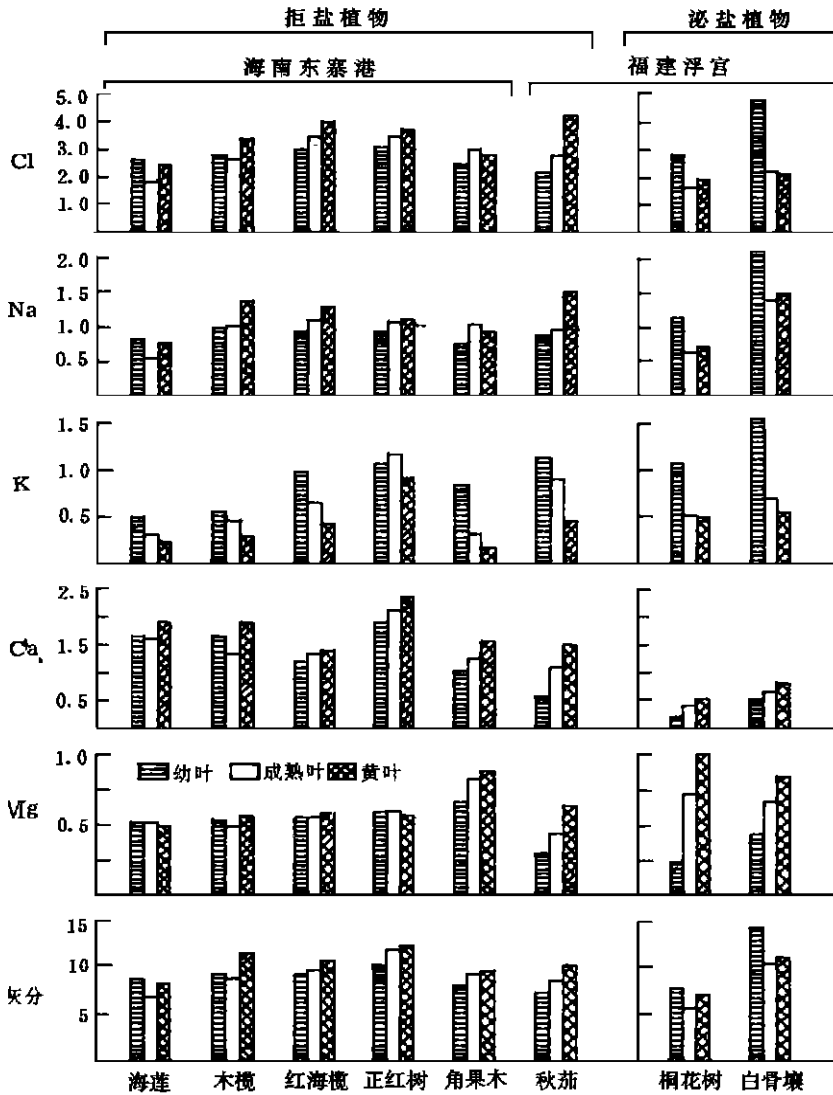


图3 红树植物叶片发育过程无机成分含量的变化(%, 干重)

(2) 胚轴种苗在胎生发育过程中, 胚轴元素和灰分含量降低, 表明是一个低盐化的过程. 这种胚轴胎生低盐化可认为是一种“返祖现象”的表现.

(3) 拒盐红树的叶片从幼叶至老叶, Cl、Na、Ca、Mg 及灰分含量不断累积, 盐分集中于老叶. 随着叶片的更新、富盐叶片凋落而排除体内盐分的过多累积, 是拒盐红树抗盐适应的特性之一.

(4) 红树植物长期适应于盐生生境, 其植物体组织液持有与生境海水相接近的 Cl 浓度.

## 参考文献

- 1 林 鹏. 红树林. 北京: 海洋出版社, 1984, 25~102
- 2 郑文教, 薛雄志, 林 鹏. 福建秋茄红树林碳氮素的动态研究. 生态学报, 1995, 15(3): 225~230
- 3 范航涛. 成立“中国红树林研究中心”的必要性和中心任务. 广西科学院学报, 1993, 9(2): 122~129
- 4 Teas H J. Silviculture with saline water. The Biosaline Concept (Hollaender A. ed.). New York, Plenum Publishing, 1979, 117~161
- 5 金杰里 H A, 方亦雄. 红树植物胎生的生理意义. 植物学报, 1958, 7(2): 51~58
- 6 Joshi G V, M Pimplaskar and L J Bhosale. Physiological studies in germination of mangroves. Botanica Marina, 1972, 45, 91~95
- 7 吉田昌一等著, 北京市农业科学院作物研究所资料情报组译. 水稻生理学实验手册. 北京: 科学出版社, 1975, 36~38
- 8 郑文教, 林 鹏. 广西红海榄红树群落的氯钠动态. 植物学报, 1992, 34(5): 378~385
- 9 陈国珍. 海水分析化学. 北京: 科学出版社, 1965, 17~60
- 10 拉夏埃尔 W 著, 李 博等译. 植物生理生态学. 北京: 科学出版社, 1982, 142~144