



马忠才, Alison Kim Shan Wee. 红树林植物逆境胁迫生理响应研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2020(5):111-117, 128.

# 红树林植物逆境胁迫生理响应研究进展

马忠才, Alison Kim Shan Wee

(广西大学 林学院/广西森林生态与保育重点实验室培育基地/亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 广西南宁 530004)

**摘要:**红树林是一种生长于热带和亚热带地区海洋与陆地的动态交界面, 周期性遭受海水浸淹的特殊生态系统。鉴于红树林生态系统对人类社会的巨大效益和生态系统的特殊性, 逆境胁迫生理逐渐成为研究者的关注重点。本文综合国内外研究学者对红树林逆境胁迫下生理响应的研究概况和成果进行了综述。近年来红树林植物主要受到其生境盐胁迫和环境低温的胁迫, 以及来自于环境污染致使其生存环境受到的胁迫等。研究结果显示, 盐度和低温胁迫下红树林会改变自身的水力结构以确保在胁迫环境下能够保障水分运输的安全性; 此时光合作用会明显受损, 但一定范围内的盐度却不会对红树林植物造成损害; 红树林植物受胁迫使其抗性酶活性提高, 从而提高红树林植物本身的耐受性; 转录组学分析也揭示红树林在逆境胁迫下的差异表达基因水平和基因功能的富集主要表现在生长发育和代谢以及应激响应上。红树林生态系统的逆境胁迫研究还有待于进一步深入, 未来研究方向应结合多层次以及抓住红树林生态系统的特殊性, 更加深入探究逆境胁迫下的响应机制, 为保护红树林资源提供重要的科学依据。

**关键词:**红树林植物; 低温胁迫; 盐胁迫; 转录组; 生理响应机制

红树林是一种生长于热带和亚热带地区海洋与陆地交界面, 遭受周期性海水浸淹的潮间带湿地环境的特殊生态系统, 红树林是一种引人注目的热带植物, 它们的根部分或全部浸在海水中生长, 其生长条件经常暴露在波动的盐度和高温下, 这种热带地区的森林也被称为“mangal”, 其分布跨越了海和陆地之间的交接之处<sup>[1]</sup>。红树林作为一种特殊的生态系统, 有多种生态系统服务功能, 包括促进渔业生产、护岸减灾、保护生物多样性、改善环境质量等<sup>[2]</sup>。近年来, 全球气候变化导致的温室效应所引起的冰川融化, 海平面上升致使滨海岸带生态及人文环境受到严重威胁, 而滨海沿岸的红树林生态系统的植被形成的遮盖物会缓冲波浪能量, 例如在海啸的冲击下, 红树林能够很大程度上减缓海啸带来的潮浪冲击, 其强壮繁密的根系所固积的泥沙和其他沉积物能够抬高海底, 缓冲海平面上升和与气候变化相关的波浪作用的影响<sup>[2-5]</sup>。红树林植物大多具有强壮且繁密的支柱根和气生根, 它们能够帮助这些植物在海

潮的冲刷下牢牢的支撑着植物不被冲倒, 帮助这些植物能够在高盐度高缺氧的环境进行生存, 并且当海潮将海洋中的漂浮垃圾冲刷上岸时, 这些繁密的支柱根在很大程度上能将这漂浮垃圾拦截下来<sup>[6]</sup>。同时, 沿海岸居民在经历了历史的经验积累, 民间对于红树林药用的利用经验不断增加, 在中国的红树林植物中发现有 23 种具有药用的植物, 这些植物由于含有萜类、甾类、生物碱和多糖等物质, 使其具有抗 HIV、抗肿瘤、抗细菌、抗增殖和抗雌激素活性的作用<sup>[7-8]</sup>。因而, 作为生态系统中的第一生产者, 红树林植物在林中海洋复杂生物链的构造起着不可或缺的作用, 其发达并且繁密的根系能够为林中海洋生物以及候鸟越冬提供天然的栖息场所<sup>[2]</sup>。研究调查显示, 红树林生态系统具有很高的物种多样化和极为丰富的生物资源, 包括多种大型底栖动物、鸟类、昆虫以及变种藻类等<sup>[2, 9]</sup>。同时红树林能够吸收 CO<sub>2</sub> 并释放大量的 O<sub>2</sub>, 对当前减缓温室效应具有十分积极的作用<sup>[2]</sup>。毫无疑问, 红树林对人类社会具有极其高的社会和经济价值<sup>[10]</sup>。但是由于此前未意识到红树林对人类社会的重要性, 乱砍乱伐和随意破坏致使红树林大面积减少。随着当前全球气候环境的不断变化, 各种极端气候环境现象不断出现, 红树林植物除了要面对自身严峻的高缺氧高盐度的生境胁迫之外, 还要遭受来自极端环

收稿日期: 2020-02-25

基金项目: 广西大学学术骨干启动经费。

第一作者: 马忠才(1993-), 男, 在读硕士, 从事低温胁迫下红树植物的响应研究。E-mail: 18878841932@163.com。

通信作者: Alison Kim Shan Wee (1984-), 女, 博士, 副教授, 从事植物生理生态与进化研究。E-mail: alisonwks@gxu.edu.cn。

境造成的胁迫如温度胁迫、以及由于人类造成的湿地生态污染对红树林产生胁迫等<sup>[11]</sup>。在面临这样多重严峻的环境下,红树林生态系统遭受的破坏将越来越严重,因此红树林生态系统也成为现今重点保护对象之一。

红树林生态系统分布范围主要位于热带和亚热带的海陆交接的湿地滩涂区域,虽然生境相对特殊,但在面对环境所施加的外在胁迫时,这些红树物种也同样有着自己的胁迫适应调控机制<sup>[12-13]</sup>。近年来,研究者们经过不断地深入,从宏观的分类学阶段到微观的分子剖析层面的研究,已经逐渐在红树林的各个研究层面上取得一定的进展<sup>[14]</sup>。而随着红树林所面临的威胁越来越多,红树林研究的新趋势也倾向于胁迫生理生态响应机制的发掘。现如今,深入了解植物应对胁迫的生理生态响应机制已作为主要研究方法之一,并且为更好地保护这些植物提供了重要的理论依据。

## 1 红树林植物逆境胁迫叶片结构和水力结构及功能的变化研究

红树林生态系统不同于陆地与海洋生态系统,长期生长在高胁迫的环境下,这个生态系统中的植物进化出了自己特有的结构和功能<sup>[15]</sup>。对于大多数木本植物来说,无论是生长还是分布,水分的有效性显然是一个关键的决定因素,对于那些高大型的乔木来说更是如此,因为树的高度受到水分控制的生理因素的限制<sup>[16]</sup>。然而对于红树林植物来说,这些生长在高盐胁迫环境下的植物仍旧生长的茂密甚至树形高大,这意味着它们有着特有的结构和功能,能够确保在如此严峻的生长环境下维持正常的水分运输。红树林植物叶片多为革质化结构,某些种,如桐花树(*Aegiceras corniculatum*)的叶片具有内皮层,杯萼海桑(*Sonneratia alba*)的下表皮具有排列规则的海绵组织,大多数种具有下生气孔和层数增加的栅栏组织,以及叶片上分布盐腺结构等<sup>[17-18]</sup>。气孔作为植物叶片与大气进行水气交换的通道,调节着生物圈重要的生物学气体  $\text{CO}_2$  和  $\text{H}_2\text{O}$  的循环,研究发现红树林植物不同种之间叶片下表皮的气孔密度、长度均呈现大小不一<sup>[19]</sup>,气孔的响应行为与红树林植物的水分利用策略有关,研究发现,叶片气孔导度与水势呈现出正线性相关的关系<sup>[20-21]</sup>,这也有可能是红树林植物为确保自身处于热带和亚热带地区易出现高温进而出现高蒸腾

速率下所产生的结构应激化策略。同时,在红树林分布的范围内,研究发现随着纬度的升高,温度等因子会间接影响导管分子长度和直径大小的变化<sup>[22]</sup>。这些特有的结构能够让红树林植物更为有利地应对热带和亚热带地区高强度的太阳辐射以及高盐度环境下出现的“生理干旱”等胁迫。

动态的胁迫压力往往产生的危害更高于恒定的胁迫压力,红树林植物根、茎、叶等水分运输的主要器官会随受胁迫程度高低而产生不同的变化,如遭受淹水胁迫在一定的时长范围内,红树林植物如木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)叶片的解剖学特征显示出对光合作用相对较为有利的特征,同时木榄和白骨壤(*Avicennia marina*)导管的直径则随着淹水时长的增加,表现出宽窄导管的并存现象<sup>[23]</sup>,木榄导管分子变短,短的导管分子将增加水流阻力,增强了水分输导的安全性,白骨壤的导管分子则并未发现有所变化<sup>[24]</sup>。木榄叶柄导管分子的类型会随着盐度的胁迫程度发生改变,并且随着盐胁迫的程度增高,导管分子的形态将朝着增加水分运输的安全性方向发展<sup>[25]</sup>。秋茄(*Kandelia obovata*)、红海榄(*Rhizophora stylosa*)和海桑属植物次生木质部中具有纤维状导管和环管胞、管壁具疣、螺旋雕纹和附物、生长轮、薄壁细胞(含淀粉粒)等特化结构,桐花树种也具有明显的宽窄导管分化现象<sup>[26-28]</sup>。由于长期处于高盐胁迫生长环境下,红树林植物所应对的缺水环境实则由于体内过剩的盐分,研究发现白骨壤的叶片解剖结构便呈现出明显的旱生植物特征<sup>[29]</sup>。盐生植物会受到盐度的影响从而抑制细胞分裂,茎中维管束也因而减少使得茎的直径有所减小,保证水分运输相对安全<sup>[30]</sup>,因此红树林植物一般都生长的相对较为缓慢<sup>[31]</sup>。

这些水力特征表明,红树林植物暴露在胁迫环境下,植物本身会朝着应对胁迫环境而进行“应激进化”,其有关水力结构特征的进化方向会朝着确保红树水分运输的安全性发展,以确保红树林植物能够在高度胁迫的环境下生存。

## 2 红树林植物光合作用胁迫生理研究

光合作用是植物进行物质生产的基础,同时更作为全球碳循环以及其他物质循环的最重要环节<sup>[32]</sup>。红树林生长于热带亚热带地区,尽管覆盖面积极为渺小,但红树林生态系统却为大气固定了将近 5% 的碳,因而成为地球碳循环极为重要

的组成部分<sup>[33]</sup>。作为光合固碳潜力如此巨大的生态系统,其光合作用的机制成为了研究者们研究的热点。早期对红树林光合作用的研究领域中,研究者们进行了大量的开创性工作,从物质代谢和能量关系动态角度为出发点去研究红树林群落的光合初级生产量,对红树群落林冠层的光合速率以及呼吸速率进行探究<sup>[34]</sup>,研究者们也通过运用模型,来探讨不同种红树林植物的光合产量,并通过模型确定了不同红树植物光合作用与环境因子之间具有很大的关联性<sup>[35-36]</sup>。随着全球气候的逐渐暖化趋势,生长在热带和亚热带地区海口河滩区域的红树林植物将首当其冲,温度的上升、CO<sub>2</sub>的增多、紫外线的增强以及海平面上升等也成为影响到红树林生长和分布的主要环境因子<sup>[4,37]</sup>。全球气候环境的恶化不单单只是带来温室效应的现象,极端的低温事件仍旧会出现,而这对红树生态系统则会带来毁灭性的影响,如2008年中国南方罕见的低温事件,极端的温度胁迫会损害红树植物的光系统 II 活性,叶绿素荧光参数 PSII 原初光能转化效率(Fv/Fm)受到寒冷胁迫后明显下降,红树林植物此时光合作用系统受到严重损害,致使植物大面积枯萎落叶甚至死亡<sup>[38-39]</sup>。在遭受低温胁迫时,红树林植物的叶片光合特征同大多数植物一样,光合速率、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度以及气孔导度、蒸腾速率等都受到影响,光合速率、气孔导度、蒸腾速率都出现明显的下降现象,胞间 CO<sub>2</sub> 浓度则呈现上升的现象,但不同的物种则在应对胁迫所产生的响应时有所不同,秋茄叶片中的净光合速率与胞间 CO<sub>2</sub> 呈现负相关关系,红海榄、木榄等叶片中得气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度对叶片的净光合速率具有显著影响,这些现象都表明,红树林植物能够通过微妙的调节,在遭受极端温度胁迫时做出响应,以此来提高植物本身的抗胁迫能力<sup>[40-43]</sup>。

红树林植物其生境为高盐缺氧的湿地地带,但是盐胁迫仍旧是红树植物所要面对的主要胁迫之一,尽管如此,在一定盐度范围内,红树林植物的光合能力却会随着盐度提升而提升<sup>[44-45]</sup>。当盐度超过红树植物的耐受值时这些红树林植物则出现盐胁迫现象<sup>[46]</sup>,受到盐胁迫时,红树林植物叶片发育受阻,叶绿体双层膜部分则会出现损坏,致使光合系统受损,叶片上的气孔面积也出现减少的现象,降低红树林植物的光合作用<sup>[44,47]</sup>。叶片的光合特征对于红树林植物来说相比其他植物

更显动态性变化,随着生境盐度的变化,叶片的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度会呈现降低现象,而光合速率以及气孔导度、蒸腾速率等同样在盐胁迫时出现降低的现象<sup>[48-50]</sup>。

显然对于红树林植物来说,在遭受胁迫带来的压力的时候,红树林植物的光合作用将会受到显著的抑制影响,但对于盐度所产生的胁迫,由于红树林植物生境所在地为高盐缺氧的环境,植物在生长发育期间已经进化出应对一定盐度范围的生长策略,甚至在这个适宜的盐度范围内还能够对红树林植物产生促进作用。

### 3 红树林植物酶活性的胁迫变化研究

研究者们已经注意到红树林在胁迫环境下其生理和代谢过程会产生变化,并且更深入了解到了红树林不同物种之间对于胁迫的响应存在着差异性<sup>[51]</sup>。当植物所能承受的环境压力超过自身阈值时便会受到胁迫,引起植物一系列的生理响应。低温能够给植物带来不同程度的胁迫,当植物感知低温信号后,其酶促系统便开始主动产生并积累保护酶,从而减轻胁迫对植物的伤害<sup>[52]</sup>。红树林属于冷敏感植物,面对极端寒冷天气时将受到低温带来的胁迫压力,低温胁迫会引起红树植物体内细胞膜受损,影响光反应阶段从而导致各种活性氧分子(ROS)的产生速率加快,膜脂过氧化反应的终产物丙二醛(MDA)含量增多,细胞中的相对电导率、同时也会随着胁迫的程度而发生变化<sup>[12,53]</sup>。此时红树林植物中的保护酶系统(如POD、SOD、CAT、APX等)开始增加并对活性氧自由基进行清除,减轻植物细胞受到的伤害,提升红树林植物的抗寒能力,但不同种在不同的低温下会表现出不同的生理响应,秋茄相比其他种在受低温胁迫时表现出更强的耐寒性,原因有可能是其抗性酶的活性程度调控中有着冷诱导基因参与,角果木(*Ceriops tagal*)和红海榄在受 0℃ 以上的低温胁迫表现出相似的抗性酶的活性,表明这两种红树林植物一定温度范围内的耐寒性有可能处于同样的水平<sup>[51,53-54]</sup>。

盐胁迫同样会对红树林植物造成损害,盐度胁迫给植物带来的损害主要表现在渗透胁迫和离子伤害<sup>[55]</sup>红树林生长于高盐度的海岸潮间带,红树林植物本身演化出特有的抗盐机制<sup>[56]</sup>。因而研究发现,长期盐胁迫下,红树林植物叶片 MDA 含量和电解质外渗率都没有发生明显变化,并且在盐度有所增高时,红树林植物叶片中 MDA 水

平及电解质外渗率只提高了 20% 左右<sup>[45]</sup>。研究发现在盐胁迫强度不断提高的条件下,秋茄能维持较高 ABA 含量和高 POD 活性,木榄还能在本身的耐盐能力下自行消除活性氧<sup>[57]</sup>,同时保持较高的 CaM 含量,并在高盐胁迫下维持高 SOD 活性,白骨壤根茎叶中的抗性酶活性表达趋势具有差异性<sup>[58]</sup>。

这些现象表明,红树林植物在面临盐和低温胁迫的环境下,植物体的酶及蛋白适应活性会发生明显的变化,这些抗性酶的活性变化,能够减少红树植物体内细胞受损,以此来提高红树林植物对胁迫的耐受性。但是由于红树林同其他植物种有所差异,长期生长在高盐度海水的环境下使得这些植物可能已经进化出了适应盐度变化的响应机制,因此不同的红树林植物种类在面临盐胁迫时,呈现出了不同的盐度生理生态响应机制,表现出不同程度的耐盐性。

#### 4 红树林植物逆境胁迫下的转录组学研究

随着植物生理学研究的迅速发展,其研究内容也逐渐的趋向学科综合化,同时分子生物学的发展为大规模解析植物复杂的生理过程奠定了基础<sup>[59]</sup>。转录组研究通过对转录产物分类后确定基因的转录结构,并通过量化各转录本在发育过程和不同条件下表达水平的变化<sup>[60]</sup>。因而转录组测序技术同时也成为研究红树林植物逆境胁迫下的生理响应和耐性机制的重要方法之一,其能够准确和全面地筛选出逆境胁迫下的差异表达基因并且分析基因的功能<sup>[61]</sup>。大量的科学研究也不断证实红树林植物逆境胁迫下相关的内在应激响应。冷反应是一个高度复杂的过程,它改变了许多基因对冷胁迫的反应模式并反映植物的调控机制<sup>[62]</sup>。Su 等<sup>[63]</sup>在对秋茄冷适应响应的研究中发现秋茄响应突发性寒冷胁迫的转录调控主要基因表达策略为转录因子的调控、膜变更以及冷反应基因的诱导。而红树林植物在遭受低温胁迫时,细胞膜最先受到损害,而此时冷诱导基因开始上调对冷胁迫产生响应,支持膜上不饱和脂肪酸合成从而维持细胞膜流动性,以抵抗来自冷胁迫带来的损害<sup>[12]</sup>。转录组完整基因本体论(GO)<sup>[64]</sup>和《京都基因与基因组百科全书》(KEGG)<sup>[65]</sup>富集途径可以深入探索与逆境胁迫响应机制相关的基因。而相关的基因富集于特定功能或途径同时与红树林植物在逆境胁迫下所产生的响应以及植

物对胁迫的耐受性的提高有关。Sufang 等<sup>[66]</sup>在利用 Illumina 平台进行高耐盐红树物种的转录组测序研究中发现红树林植物杯萼海桑存在较高比例的线粒体序列以及 4 种有可能有助于杯萼海桑提高其耐盐性的 KEGG 通路,其中包括有关次级代谢产物的途径。而在次级代谢产物中,就存在与能够减少红树林损害的代谢产物有关的,赵宇航等<sup>[61]</sup>发现就在桐花树叶片转录组的研究中发现了 49 个可能参与了次级代谢产物花青素,一种能够清除盐胁迫产生的自由基的类黄酮的合成 KEGG 途径。研究还发现,植物在应对胁迫的响应机制上具有一定的相似性,Li 等<sup>[67]</sup>对海桑(*Sonneratia caseolaris*)和其 3 种非红树亲缘种的比较转录组分析中对于 GO 功能富集描述时发现在 3 种树种中大约有 56% 的 unigenes 参与了对刺激的反应。除此之外,环境污染造成的生境胁迫也会诱导红树林植物发生应激响应,如袁柳娇等<sup>[68]</sup>在研究重金属胁迫下发现红树林植物秋茄的 GO 功能和 KEGG 通路的基因富集大量与生长发育、代谢调控、环境刺激响应相关。

这表明,红树林在生长发育过程中各转录本的表达水平相对集中于对环境的刺激响应,这也相应的同红树林所生长的环境为高盐胁迫以及易受温度变化和湿地污染影响的因素有关<sup>[69]</sup>。

#### 5 小结

红树林湿地生态系统的逆境胁迫生理生态学研究现如今已成为新的重要领域之一。各项研究表明,红树林植物在遭受胁迫(主要为盐胁迫)时植物本身会对胁迫产生生理响应,植物本身会对自身水力结构进行微协调以保证在胁迫环境下水分运输的安全性,光合作用在受胁迫时虽受损害,但此时红树林植物体内的抗性酶活性会随着胁迫的程度增高或降低以此减少红树林植物受到的伤害。红树林植物在面对某些来自于自身生长环境所经常面临的胁迫时,则会有着自己特有的响应机制,甚至在一定的胁迫范围内并不会对红树林植物造成影响。同时,不同的红树林植物种在遭受逆境胁迫时也会有一定的生理响应差异,而在红树林植物的转录组学分析中也表明,红树林植物在对有关刺激的响应转录本调控具有相对较高的表达量,说明红树林植物在应对逆境胁迫时可能已产生自己的适应机制。近年来,对于红树林植物的逆境胁迫生理研究大多数集中在低温胁迫和盐胁迫上,但仍有很多研究者对于红树林植物

在面临湿地污染,如重金属污染<sup>[70-71]</sup>、石油污染<sup>[72]</sup>等所带来的胁迫研究有所关注,发现红树林植物在某些重金属胁迫下时其膜脂过氧化作用会受到影响,光合作用和土壤酶活性也会受到抑制<sup>[73]</sup>。但研究所呈现的结果大多数为红树林植物对重金属的富集和净化程度,并通过研究结果发现红树林植物对多种污染物都有一定的抗性,红树林植物以及林下土壤都有吸收大多数污染物的能力,从而对水体起到一定的净化作用<sup>[74-76]</sup>。总而言之,对于红树林的逆境胁迫生理研究已经成为当前一个主要的趋势,并且研究者们通过不断地深入研究取得了许多实质性的成果,为更好的去保护红树林资源提供了重要的科学依据。

6 展望

随着近年来全球气候环境的变化,红树林主要的研究趋势倾向于逆境胁迫对红树林的影响。虽然研究者们已经从多方面对红树林植物进行了胁迫生理响应的研究,但无论是由于经验的缺乏还是实验设备或经费的缺乏,红树林植物的胁迫生理研究仍旧需要不断地深入。表 1 基于本篇综述对红树林植物逆境胁迫生理响应的一些主要研究领域和一些主要的研究物种做了简单概况,旨

在简单了解目前对红树林植物的大致研究趋势。为更好地保护和利用珍贵的红树林资源提供科学依据。未来的研究中,首先,对于红树林根系的生理功能和生态效益应是一个重要的研究结合点,因为相对于红树林植物来说,其根系极其发达并且部分种的根系发达到难以确认是属于某棵母树,因而探索出不同种间的胁迫生理响应机制有可能成为区分红树林植物杂乱根系的一种有效方法;其次,红树林植物物种越来越稀少,现有物种基础上,未来可结合水力、光合、胁迫酶活性和分子层面(全基因组学、转录组学等)等方面对红树林进行一个综合性深入研究,结合多种群,基于此结论得出一个较为全面且系统的红树林植物胁迫响应机制理论;再次,红树林是相对与其他生态系统来说较为特殊的存在,因此未来的研究中可针对此研究点,深入挖掘红树林植物相对于其他生态系统中的植物所具有的胁迫生理响应的差异性。随着未来全球气候环境的恶化趋势加剧,红树林生态系统必将在减缓这种恶化程度上起到决定性的作用,因而为了更好地去了解和保护红树资源,为了人类社会未来的发展,对红树林进行更加深入和更多方面的研究也将必不可少。

表 1 关于红树林植物主要的逆境胁迫一些主要研究领域和一些主要研究物种的研究程度  
(基于本综述)

Table 1 The main research fields and the research degree of some main research species of the main adversity stress of mangrove plants(based on this review)

	项目 Items	热胁迫 Heat stress	低温胁迫 Cold stress	盐胁迫 Salt stress	干旱胁迫 Drought stress	重金属胁迫 Heavy metal stress
研究领域 Research fields	光合作用 Photosynthesis		* *	* *		*
	保护酶系统 Protective enzyme system		* *	* *		*
	水力结构 Hydraulic structure		*	* * *		*
	转录组 Transcriptome	*	* *	* *	*	*
主要物种 Species	木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>		* * *	* * *		*
	秋茄 <i>Kandelia obovata</i>		* * *	* * *		*
	白骨壤 <i>Avicennia marina</i>			* * *		*
	桐花树 <i>Aegiceras corniculatum</i>		* *	* *	*	*
	角果木 <i>Ceriops tagal</i>		*			
	红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i>		* *	* *		
	海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i>		*	*		
	榄李 <i>Lumnitzera littorea</i>		*	*		

注:“\*”低(0~5 篇幅);“\*”中(5~10 篇幅);“\* \* \*”高(10+篇幅)。  
Note:“\*” low(0-5 space); “\*” medium(5-10 space); “\* \* \*” high(10+space).

## 参考文献:

- [1] Lugo A E. The botany of mangroves[J]. Ecology, 1987, 68(4): 238-239.
- [2] 李庆芳, 章家恩, 刘金苓, 等. 红树林生态系统服务功能研究综述[J]. 生态科学, 2006, 25(5): 472-475.
- [3] 王俊. 海岸红树林与海啸波相互作用实验研究[J]. 广东水利电力职业技术学院学报, 2011, 9(3): 5-8.
- [4] 刘小伟, 郑文教, 孙娟. 全球气候变化与红树林[J]. 生态学杂志, 2006, 25(11): 1418-1420.
- [5] Duarte C M, Losada I J, Hendriks I E, et al. The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation[J]. Nature Climate Change, 2013, 3(11): 961-968.
- [6] 林尤河. 保护、恢复和发展我区的红树林资源[J]. 海南大学学报(自然科学版), 1987(3): 111-113.
- [7] 邵长伦, 傅秀梅, 王长云, 等. 中国红树林资源状况及其药用调查 Ⅲ. 民间药用与药物研究状况[J]. 中国海洋大学学报(自然科学版), 2009, 39(4): 167-173.
- [8] Wang Y S, Lei H E, Wang Q J. Study on the chemical composition and its pharmacology of the medicinal mangrove plant[J]. Chinese Journal of Marine Drugs, 2004, 16(11): 124-125.
- [9] 范航清. 广西沿海红树林养护海堤的生态模式及其效益评估[J]. 广西科学, 1995(4): 48-53.
- [10] 傅娇艳. 红树林湿地生态系统服务功能和价值评价研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2007.
- [11] 王燕. 红树林保护的意义的建议[J]. 森林工程, 2008(4): 21-22, 59.
- [12] 彭亚兰. 红树植物对低温胁迫响应的生理生化特征及其分子生态学机制[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [13] Rout G R, Das A B. Salinity-induced genes and molecular basis of salt-tolerant strategies in mangroves[M]. Molecular Stress Physiology of Plants, 2013.
- [14] 林鹏. 中国红树林研究进展[J]. 厦门大学学报(自然版), 2001(2): 592-603.
- [15] 李元跃, 林鹏. 三种红树植物叶片的比较解剖学研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2006(4): 37-42.
- [16] Schmitz N. Growing on the edge. Hydraulic architecture of mangroves: ecological plasticity and functional significance of water conducting tissue in *Rhizophora mucronata* and *Avicennia marina* [D]. Brussels: Uitgeverij Vubpress Brussels University, 2008.
- [17] 陈燕, 刘锴栋, 黎海利, 等. 5 种红树植物的叶片结构及其抗逆性比较[J]. 东北林业大学学报, 2014(7): 27-31, 111.
- [18] 田尚青, 朱师丹, 朱俊杰, 等. 红树林植物叶片形态和解剖特征对叶肉导度、叶片导水率的影响[J]. 植物科学学报, 2016, 34(6): 909-919.
- [19] 路露, 金艳, 申超, 等. 6 种热带红树植物气孔性状研究[J]. 现代农业科技, 2018(24): 135-139.
- [20] Brodribb T J, Feild T S, Jordan G J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics[J]. Plant Physiology, 2007, 144(4): 1890-1898.
- [21] 司徒通, 于天卉, 关心怡, 等. 红树林植物气孔对环境因子的响应及其与水力功能的协调[J]. 植物生理学报, 2017, 53(3): 487-496.
- [22] 林益明, 林建辉, 林鹏. 红树植物秋茄次生木质部生态解剖学的比较[J]. 应用海洋学学报, 1998(2): 219-223.
- [23] 肖燕. 红树植物木榄和白骨壤幼苗的解剖学特征对淹水胁迫的响应[D]. 厦门: 厦门大学, 2007.
- [24] 黄丽, 谭芳林, 林捷, 等. 木榄幼苗对淹水-盐胁迫的生理响应[J]. 防护林科技, 2018, 183(12): 5-8, 19.
- [25] 叶庆华, 吴韩志, 王文卿, 等. 基质盐度对木榄叶柄导管分子形态特征的影响[J]. 实验生物学报, 2003, 36(1): 61-66.
- [26] 邓传远, 郑俊鸣, 张万超, 等. 红海榄木材结构的生态解剖[J]. 植物生态学报, 2015(6): 70-81.
- [27] 辛桂亮, 郑俊鸣, 叶志勇, 等. 秋茄次生木质部的生态解剖学研究[J]. 植物科学学报, 2015, 33(6): 69-77.
- [28] 辛桂亮. 3 种红树植物次生木质部生态解剖学研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2014.
- [29] 黄桂玲, 黄庆昌. 中国红树植物的营养器官结构与生态适应(Ⅰ)[J]. 生态科学, 1989(2): 102-107.
- [30] 黄庆昌, 黄桂玲. 中国红树植物营养器官的结构与生态适应的研究: Ⅲ 茎[J]. 植物学报, 1991, 8(3): 41-44.
- [31] 叶子葳, 严慕婷, 叶创兴, 等. 红树植物白骨壤叶片的解剖结构及其生态适应性[J]. 广西植物, 2010(2): 34-36.
- [32] 许大全, 张玉忠, 张荣铨. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学报, 1992(4): 237-243.
- [33] 段晓男, 王效科, 尹弢, 等. 湿地生态系统固碳潜力研究进展[J]. 生态环境, 2006, 15(5): 1091-1095.
- [34] 杨盛昌, 中须贺常. 红树林的光合作用[J]. 植物学报, 1996, 13(a00): 33-38.
- [35] 穆大刚, 付翔, 许华林. 5 种红树植物光合产量模型研究[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(35): 15354-15357.
- [36] 穆大刚. 五种红树植物光合产量模型及对环境因子的响应[D]. 北京: 中国科学院海洋研究所, 2008.
- [37] 陈小勇, 林鹏. 我国红树林对全球气候变化的响应及其作用[J]. 海洋湖沼通报, 1999(2): 11-17.
- [38] Chen L Z, Wang W Q, Zhang Y H. Damage to mangroves from extreme cold in early 2008 in southern China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 133(3417): 378.
- [39] Chen L Z, Wang W Q, Li Q Q, et al. Mangrove species' responses to winter air temperature extremes in China[J]. Ecosphere, 2017, 8(6): e01865.
- [40] 郭菊兰, 朱耀军, 文苑玉, 等. 秋茄幼苗光合特性对寒害的响应[J]. 林业科学研究, 2018, 31(6): 63-68.
- [41] 黄灵玉, 胡宝清, 范航清. 白骨壤对关键环境因子的生态响应研究进展[J]. 广西科学院学报, 2014(4): 257-26.

- [42] 曾群英,刘素青,李林峰,等. 真红树植物的净光合速率与其相关生理生态因子的关系[J]. 西北林学院学报,2015,30(3): 28-34.
- [43] 黄丽,王德炉,谭芳林,等. 4 种红树净光合速率对光和 CO<sub>2</sub> 浓度的响应特征[J]. 防护林科技,2013 (9): 5-7,10.
- [44] 廖宝文,邱凤英,张留恩,等. 盐度对尖瓣海莲幼苗生长及其生理生态特性的影响[J]. 生态学报,2010,30(23): 6363-6371.
- [45] 林鹏,陈德海,李钊金. 两种红树叶的几种酶的生理特性与海滩盐度的相关性初探[J]. 植物生态学报,1984,8(3): 222-227.
- [46] 廖岩,陈桂珠. 盐度对红树植物影响研究[J]. 湿地科学,2007,5(3): 266-273.
- [47] 李元跃,林鹏. 中国红树植物生态解剖学研究综述[J]. 海洋科学,2006,30(4): 69-73.
- [48] 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[J]. Plant Physiology, 74(1): 1-6.
- [49] 叶勇,卢昌义,谭凤仪. 木榄和秋茄对水渍的生长与生理反应的比较研究[J]. 生态学报,2001,21(10): 1654-1661.
- [50] 王文卿,林鹏. 盐度对红树植物木榄生长的影响[J]. 厦门大学学报(自然科学版),1999(2): 273-279.
- [51] Peng Y L, Wang Y S, Fei J, et al. Ecophysiological differences between three mangrove seedlings (*Kandelia obovata*, *Aegiceras corniculatum* 和 *Avicennia marina*) exposed to chilling stress[J]. Ecotoxicology, 2015, 24(7-8): 1722-1732.
- [52] 刘蕾,何聪芬,董银卯,等. 不同胁迫对美花兰幼苗活性氧代谢相关酶活性的影响[J]. 北方园艺,2007 (9): 154-156.
- [53] 陈燕,谢正生,刘锴栋,等. 角果木和红海榄对低温胁迫的生理响应差异研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2013,41(3): 69-74.
- [54] 刘锴栋,陈燕,袁长春,等. 低温胁迫下角果木幼苗的生理响应[J]. 广东农业科学,2012,39(17): 46-49.
- [55] 王哲,柴里昂,樊怀福,等. 植物响应盐胁迫蛋白质组学研究进展[J]. 浙江农业学报,2019,31(6): 1021-1028.
- [56] 茹巧美,郑海雷,肖强. 红树植物耐盐机理研究进展[J]. 云南植物研究,2006,28(1): 78-84.
- [57] Takemura T, Hanagata N, Dubinsky Z, et al. Molecular characterization and response to salt stress of mRNAs encoding cytosolic Cu/Zn superoxide dismutase and catalase from *Bruguiera gymnorhiza* [J]. Trees, 2002, 16(2-3): 94-99.
- [58] 郑海雷,林鹏. 红树植物白骨壤对盐度的某些生理反应[J]. 厦门大学学报(自然科学版),1997(1): 135-139.
- [59] 陈晓亚,何祖华,樊培,等. 植物生理学回顾与展望[J]. 农学学报,2018,8(1): 16-20.
- [60] 祁云霞,刘永斌,荣威恒. 转录组研究新技术:RNA-Seq 及其应用[J]. 遗传,2011,33(11): 1191-1202.
- [61] 赵宇航,张守信,冉媛媛,等. 桐花树叶片的转录组分析[J]. 分子植物育种,2019,17(7): 2133-2143.
- [62] Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K, Nakashima K. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses[J]. Plant physiology, 2009, 149(1): 88-95.
- [63] Su W, Ye C, Zhang Y, et al. Identification of putative key genes for coastal environments and cold adaptation in mangrove *Kandelia obovata* through transcriptome analysis[J]. Science of The Total Environment, 2019, 681: 191-201.
- [64] Young M D, Wakefield M J, Smyth G K, et al. Gene ontology analysis for RNA-seq: accounting for selection bias[J]. Genome Biology, 2010, 11(2): 1-12.
- [65] Minoru K, Michihiro A, Susumu G, et al. KEGG for linking genomes to life and the environment[J]. Nucleic Acids Research, 2008, 36: 480-484.
- [66] Sufang C. Transcriptome sequencing of a highly salt tolerant mangrove species *Sonneratia alba* using Illumina platform[J]. Marine Genomics, 2011, 4(2): 129-136.
- [67] Li J, Yang Y, Yang S, et al. Comparative transcriptome analyses of a mangrove tree *Sonneratia caseolaris* and its non-mangrove relatives, *Trapa bispinosa* and *Duabanga grandiflora* [J]. Marine Genomics, 2017, 31: 13-5.
- [68] 袁柳娇,傅梦妮,余如凤,等. 秋茄(*Kandelia candel* L.) 响应重金属胁迫的数字基因表达谱[J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(2): 22-28.
- [69] 刘锦. 红树植物对高温响应与适应的生理生化特征及其分子生态学机制[D]. 北京:中国科学院大学,2018.
- [70] 尹超,耿俊杰,黄亮亮,等. 我国红树林湿地重金属污染研究进展[J]. 工业安全与环保,2015(12): 83-86.
- [71] 李柳强. 中国红树林湿地重金属污染研究[D]. 厦门:厦门大学,2008.
- [72] Suprayogi B, Murray F. A field experiment of the physical and chemical effects of two oils on mangroves[J]. Environmental & Experimental Botany, 1999, 42(3): 221-229.
- [73] 高桂娟,韩瑞宏. 桐花树(*Aegiceras corniculatum*)在重金属胁迫下的响应机制研究进展[J]. 安徽农学通报,2009, 15(14): 58-59,165.
- [74] 郑文教,王文卿,林鹏. 九龙江口桐花树红树林对重金属的吸收与累积[J]. 应用与环境生物学报,1996, 2(3): 207-213.
- [75] 章金鸿,李玫,潘南明. 深圳福田红树林对重金属 Cu、Pb、Zn、Cd 的吸收、累积与循环[J]. 云南环境科学,2000, 19(Z1): 53-56.
- [76] 邱彭华,王德智,谢跟踪,等. 海南岛人工与天然红树林重金属污染、富集与转运能力比较[J]. 热带地理,2018, 38(6): 836-847.

6.2.4 锈病 发病初期每 10 d 左右喷药 1 次,常用药剂选用 15%粉锈宁可湿性粉剂 2 000 倍液,或 50%硫磺悬浮剂 200~300 倍液。

### 6.3 主要虫害及其防治

油豆角主要虫害有菜青虫、甘蓝夜蛾、蚜虫和红蜘蛛等。对应植株不同生长时期选用不同的药物防治,一般在生长期用 1 000~1 500 倍 40%乐果防治蚜虫<sup>[4]</sup>,结荚期用 3 000~4 000 倍速灭杀丁或 2 000~3 000 倍 40%菊杀乳油效果较为

显著。

### 参考文献:

- [1] 吴桐.水稻育秧大棚再利用豆角栽培技术[J].农村实用科技信息,2012(11):13.
- [2] 邢玉宝.早春大棚豆角高效栽培技术[J].吉林蔬菜,2014(3):10-11.
- [3] 张丽萍.北方地区保护地油豆角栽培技术[J].现代农业科技,2011(1):128.
- [4] 董春英.塑料大棚早春豆角的栽培技术[J].农技服务,2015(10):59.

## High Yield Cultivation Techniques of Oil Bean in Early Spring Greenhouse in Cold Area

XU Yan-ling

(Daxing'anling Academy of Agricultural and Forestry Sciences,Jagdaqi 165000,China)

**Abstract:** Oil bean is a kind of high-quality bean, which has high nutritional value and special bean flavor. In addition to fresh pods cooked, it can also be processed into high-quality frozen vegetables and dehydrated vegetables. It is a very popular vegetable variety in northern China. Daxinganling is an alpine area, with frost free period of only 85 days. The mature period of oil beans cultivated in open field is late, and the yield is low, and the harvest period is short. However, the oil beans planted in protected field can be listed 30-40 days in advance, and the harvest period can be extended 15-20 days, which not only increases the yield, but also increases the income of farmers, and at the same time, it prospers the market. In this paper, the high-yield cultivation techniques of oilbean in alpine region were introduced from the aspects of variety selection, seedling raising, planting, field management, harvesting and pest control.

**Keywords:** cold area; early spring; greenhouse oil bean; high yield cultivation technology

(上接第 117 页)

## Research Progress of the Responses of Mangrove Plants to Physiological Stress

MA Zhong-cai, Alison Kim Shan Wee

(Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University, State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical AGRO-bioresources, Guangxi University, Nanning 530004, China)

**Abstract:** Mangroves are a unique ecosystem that grows at the dynamic interface between ocean and land in tropical and subtropical regions and are subjected to periodic flooding. In view of the uniqueness and the ecological and economical values of the mangrove ecosystem, physiological stress response has become a research focus among mangrove scientists. This paper summarized the current research direction and findings on the physiological response to stress in mangroves. In recent years, research on mangrove stress response had focused on salt, chilling stress and environmental pollution. Notably, under salt and chilling stress, mangrove can alter hydraulic structures to ensure the safety of water transport. Photosynthesis would be impaired, only at salinity beyond the tolerable range. The activity of resistant enzymes will increase under stress in mangroves, thus improving their tolerance. Meanwhile, transcriptome analysis revealed that the level of differentially expressed genes and the enrichment of gene functions in mangrove under stress were mainly reflected in the relationship between growth, development, metabolism and stress response. The response mechanism under stress in mangroves should be further explored multi-level and grasp the particularity of mangrove ecosystem to provide important scientific basis for the protection of mangrove resources.

**Keywords:** mangrove plant; chilling stress; salt stress; transcriptome; physiological response mechanism