海桑属红树植物次生木质部解剖特征及其对潮间带生境的适应

邓传远^{1,2*} 林 鹏¹ 郭素枝³

(1 厦门大学生命科学院 厦门 361005)

(2 福建农林大学园艺学院 福州 350002) (3 福建农林大学测试中心 福州 350002)

摘 要 通过光学显微镜和扫描电子显微镜详细观察了相似生境条件下生长的海桑属(*Sonneratia*)植物以及低、高潮位生长的海桑(*S. caseolaris*)和杯萼海桑(*S. alba*)次生木质部的形态特征,应用 Lasersharp 软件测量了其次生木质部的数量特征。结果表明:海桑属植物次生木质部形态特征的特化是与潮间带生境相适应的,能在水分胁迫的生境中,有效地协调水分输导的有效性和安全性。其特化结构主要包括:1)宽、窄导管并存;2)管孔密度较大,复孔率高;3)存在纤维状导管、形状不规则的导管和少量环管胞;4)螺旋雕纹、附物纹孔、管壁具疣等许多导管壁的微观结构,有利于水分输导的安全性;5)射线细胞和分隔木纤维内的淀粉粒是渗透调节的物质基础,有利于促进水分上升;6)薄的纤维壁厚和宽的纤维腔径有利于水分的贮存;7)具胶质纤维。相似生境条件下生长的海桑属植物次生木质部数量特征的测量结果表明海桑和拟海桑水分输导效率高,但水分输导安全性差,而杯萼海桑水分输导效率低,但其输导安全性高。与高潮位生长的海桑和杯萼海桑相比,低潮位生长的海桑和杯萼海桑次生木质部导管分子更加“小型化”(有更小的导管分子长度、管孔弦向直径、管孔面积),有更高的导管聚合度和管孔密度,数量特征随生境不同的种内变动有利于海桑和杯萼海桑提高水分输导的安全性,但海桑和杯萼海桑输导安全性的获得是以牺牲水分输导的有效性为前提的。与生长在高潮位生境的海桑和杯萼海桑相比,低潮位生境生长的海桑和杯萼海桑的木材结构有更小的管孔面积,更厚的纤维壁,更低的导管比率和射线比率,更高的纤维比率,胶质纤维分布均匀且数量增加,这些特征有利于低潮位生境生长的海桑和杯萼海桑提高木材的韧性和强度,增强抗风浪冲击的能力。

关键词 海桑属 木材结构 潮间带生境 适应

WOOD STRUCTURES OF SOME *SONNERATIA* SPECIES AND THEIR ADAPTATION TO INTERTIDAL HABITATS

DENG Chuan-Yuan^{1,2} LIN Peng¹ and GUO Su-Zhi³

(1 School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

(2 School of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

(3 Test Center, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract This study of the wood anatomy of *Sonneratia* was undertaken to explore the relationships between wood structure and its adaptive significance to mangrove habitats. The morphological features of the secondary xylem of six *Sonneratia* species growing in similar tidal habitats as well as individuals of *S. caseolaris* and *S. alba* growing in low and high tidal zones, respectively, were studied in detail by means of optical microscope and scanning electron microscope. Both the interspecific variation of the quantitative features in secondary xylem of *Sonneratia* species growing in similar habitats and the intraspecific variations of the secondary xylem of *S. caseolaris* and *S. alba* growing at low and high tidal zones, were analyzed using Lasersharp software. We reached several conclusions. First, the specialized wood structure in *Sonneratia* growing in similar habitats can both efficiently and safely conduct water and are thus adaptive to intertidal habitats. These characteristics include the occurrence of: 1) wide and narrow vessel elements (pores); 2) high pore density and a high percentage of pores in clusters; 3) some fibriform vessel elements, irregular vessel elements and a few vascular tracheids in the secondary xylem; 4) vesturing in pits of vessels and helical structures on vessel walls; 5) starch grains in ray cells and septate fibers; 6) wide lumen in fibers; and, 7) gelatinous fibers. Second, the interspecific quantitative features in secondary xylem of *Sonneratia* species growing in similar habitats vary tremendously. In comparison to other *Sonneratia* species growing in similar habitats, *S. caseolaris* [pore den-

sity: 66.70 ± 44.53 per mm^2 , tangential pore diameter: $(64.08 \pm 17.41) \mu\text{m}$, tangential diameter of the 50 largest pores: $(87.23 \pm 8.58) \mu\text{m}$] and *S. caseolaroides* [pore density: 48.90 ± 24.73 per mm^2 , tangential pore diameter: $(63.09 \pm 15.20) \mu\text{m}$, tangential diameter of the 50 largest pores: $(87.76 \pm 7.10) \mu\text{m}$] transport water through wider and fewer vessels which contribute to greater conductive efficiency (the values of estimated specific conductance are $1\,124.65 \mu\text{m}^2$ and $774.73 \mu\text{m}^2$ in *S. caseolaris* and *S. caseolaroides*, respectively). The values of mesomorphy are 316.54 and 472.75 in *S. caseolaris* and *S. caseolaroides*, respectively), but conductive safety is decreased (the values of vulnerability are 0.96 and 1.29 in *S. caseolaris* and *S. caseolaroides*, respectively). On the contrary, *S. alba* [pore density: 79.03 ± 22.26 per mm^2 , tangential pore diameter: $(41.89 \pm 10.30) \mu\text{m}$, tangential diameter of the 50 largest pores: $(60.89 \pm 5.26) \mu\text{m}$] uses a large number of narrower vessels rather than small numbers of wider ones, thereby achieving conductive safety (vulnerability: 0.53) but conductive efficiency is reduced (estimated specific conductance: $243.35 \mu\text{m}^2$, mesomorphy: 156.04). Third, vessel elements of *S. caseolaris* and *S. alba* growing in the low tidal zone tend to be narrower in tangential pore diameter than those growing in the high tidal zone. Tangential pore diameters of *S. caseolaris* growing in low and high tidal zones were $(52.36 \pm 13.84) \mu\text{m}$ and $(61.03 \pm 17.82) \mu\text{m}$ respectively, and $(37.46 \pm 9.86) \mu\text{m}$ and $(44.35 \pm 11.44) \mu\text{m}$ for *S. alba* in low and high tidal zone, respectively. Vessel elements were shorter in length [$(315.26 \pm 96.34) \mu\text{m}$ and $(359.45 \pm 79.35) \mu\text{m}$ in *S. caseolaris* and $(287.64 \pm 66.58) \mu\text{m}$ and $(311.21 \pm 75.46) \mu\text{m}$ in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively] and smaller in pore area [$(3\,118.57 \pm 1\,079.67) \mu\text{m}^2$ and $(3\,457.61 \pm 1\,354.68) \mu\text{m}^2$ in *S. caseolaris*, and $(1\,938.49 \pm 832.56) \mu\text{m}^2$ and $(2\,206.38 \pm 775.26) \mu\text{m}^2$ in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively]. Pore densities were higher (75.62 ± 32.65 and 54.23 ± 28.69 per mm^2 in *S. caseolaris* and 87.56 ± 40.52 and 70.33 ± 33.15 per mm^2 in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively), and occurred in larger clusters (vessel cluster size: 1.746 ± 0.599 and 1.498 ± 0.421 per cluster in *S. caseolaris* and 1.842 ± 0.711 and 1.415 ± 0.812 per cluster in *S. alba* in low and high tidal zones, respectively). These anatomical features increase conductive safety when growing in the low tidal habitat (vulnerability: 0.69 and 1.13 in *S. caseolaris* and 0.43 and 0.63 in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively), but decreases the conductive efficiency (mesomorphy: 218.29 and 404.52, and estimated specific conductance: 568.38 and $752.34 \mu\text{m}^2$ in *S. caseolaris*, mesomorphy: 123.06 and 196.06, and estimated specific conductance: 172.42 and $272.09 \mu\text{m}^2$ in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively). Fourth, when comparing *S. caseolaris* and *S. alba* growing in the high tidal zone to those growing in the low tidal zone, those in the low tidal zone tend to have greater pore area, thicker fiber wall [$(1.93 \pm 0.63) \mu\text{m}$ and $(1.57 \pm 0.71) \mu\text{m}$ for *S. caseolaris*, and $(2.68 \pm 0.87) \mu\text{m}$ and $(2.13 \pm 0.59) \mu\text{m}$ for *S. alba* in low and high tidal zones, respectively], lower vessel proportion ($19.65\% \pm 9.34\%$ and $24.34\% \pm 13.56\%$ in *S. caseolaris*, $11.69\% \pm 6.73\%$ and $18.33\% \pm 8.16\%$ in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively), lower wood ray proportion ($12.39\% \pm 7.45\%$ and $15.11\% \pm 8.12\%$ in *S. caseolaris*, $17.69\% \pm 7.42\%$ and $20.55\% \pm 10.55\%$ in *S. alba* in low and high tidal zones), higher fiber proportion ($65.55\% \pm 24.56\%$ and $58.29\% \pm 26.81\%$ in *S. caseolaris*, $69.62\% \pm 31.67\%$ and $60.12\% \pm 29.71\%$ in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively), and have more gelatinous fibers (6.43% and 3.75% in *S. caseolaris*, 7.41% and 4.16% in *S. alba* in low and high tidal zone, respectively) which is uniform in distribution. These characteristics increase wood strength by increasing the proportion of the wood volume that consists of fibers and are an adaptive anatomical feature for species growing in the low intertidal zone habitat.

Key words *Sonneratia*, Wood structure, Intertidal habitats, Adaptation

红树林是一类特殊的湿地生态系统(Lin, 1999),关于红树植物木材解剖学方面的研究过去开展的工作较为广泛(Janssonius, 1950; van Vliet, 1976)。Tomlinson(1986)对红树植物木材结构与海岸潮间带相适应的一般规律有过总结,认为红树植物木材横切面具有窄且分布密的导管是与盐分含量高和遭受水淹的潮间带生境相适应的,邓传远等(2001)对海桑属(*Sonneratia*)植物木材结构与海岸潮间带生境相适应的一般特点也有初步研究,但海桑属多数种类是海岸带滩涂和河口地带速生快长的红

树植物种类,用多种观察手段和新近提出的数量特征指标对其次生木质部结构的特化进行研究,有重要的理论价值和一定的实践意义,也可作为引种工作提供理论依据。本文将应用光学显微镜、扫描电子显微镜和广泛使用的数量特征指标对相似生境条件下生长的海桑属红树植物以及低、高潮位生长的海桑(*Sonneratia caseolaris*)和杯萼海桑(*S. alba*)次生木质部的解剖特征进行详细研究,旨在探讨木材结构特征对潮间带生境的适应。

1 材料和方法

1.1 实验材料

1.1.1 相似生境条件下生长的海桑属植物的木材取样

选用海桑科海桑属 6 种红树植物海桑、杯萼海桑、海南海桑(*Sonneratia hainanensis*) 卵叶海桑(*S. ovata*) 无瓣海桑(*S. apetala*) 拟海桑(*S. caseolaroides*) 均采自海南省东寨港红树林自然保护区。

实验材料株龄 10 年、株高约 8 m、取生长年龄一致的成熟侧枝,直径 9 cm 左右。为了确保研究植物的数量特征主要是受遗传因子的影响,实验材料均取自一致的潮位和滩面,以减少水淹时间和土壤理化因子对次生木质部数量特征的影响。研究植物取自种群中的 5 株标准木,一共 90 个样品制成切片。

1.1.2 低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑的木材取样

低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑的木材取自海南文昌清澜港红树林自然保护区。文昌清澜港有自然生长的杯萼海桑群落,海桑-桐花树(*Aegiceras corniculatum*)群落。由于海桑和杯萼海桑是机缘性分布的类型或者是演替系列前期后期都可存在的类型,因此,海桑和杯萼海桑群落沿低潮区经中潮区至高潮区呈水平分布带(Lin,1999)。低潮位生长的海桑和杯萼海桑的采样位置约在低潮带后缘,其特点是潮淹频度大,平均每月至少有一半时间为潮水所淹。高潮位生长的海桑和杯萼海桑的采样位置约在中高潮线以上,其特点为潮水淹没的频度小,时间短。采样方法同 1.1.1。约 80 个样品制成切片。

1.2 制片方法

应用常规制片方法(Miksche,1976)。

1.3 观察与测量

使用光学显微镜、扫描电子显微镜观察并拍照。制成的永久切片经激光共聚焦显微镜扫描后,应用 Lasersharp 软件测量次生木质部数量特征。导管频率、导管比率、射线比率、纤维比率等每项指标测定 30 个以上的值,其余数量特征每项指标测 200 个以上的值。

涉及到木材分子数量特征的程度采用 Chattaway (1932) 的分类标准。所用术语根据国际木材解剖学家协会制定的多国文字木材解剖学名词汇编(IAWA Committee,1989)、Carlquist(1988)及 Mauseth 和 Plemmons-Rodriguez(1998)。

2 结 果

2.1 相似生境条件下生长的海桑属红树植物木材结构特点

2.1.1 相似生境条件下生长的海桑属红树植物木材形态结构特征描述

海桑属红树植物木材形态结构高度一致,通过光学显微镜、扫描电子显微镜的观察,可总结出海桑属红树植物如下共有的木材形态结构特征:1)横切面上管孔甚多,多数为复管孔(图 1-1);2)导管分子长度短,壁薄(图 1-2);壁上有颗粒状的疣,颗粒状的疣大量聚集,有时连成片状附物(图 1-3);除颗粒状的疣外,导管壁上具螺旋雕纹(图 1-4)或增厚(图 1-5)或浅沟等结构,许多浅沟具附物(图 1-6);3)具纤维状导管分子(图 1-7)和各种形状不规则的导管分

图 1 相似生境条件下生长的海桑属红树植物木材形态结构特征

Fig.1 Photographs showing the morphological features of the secondary xylem of six *Sonneratia* species growing in the similar tidal habitats
1.海南海桑横切面 Transverse section of *S. hainanensis*. Arrow shows vessels in radial multiple. $\times 100$ 2.海桑离析的导管分子 Macerated vessel elements of *S. caseolaris*. $\times 400$ 3.海桑导管的侧壁,示颗粒状的疣及片状的附物 Vessel wall of *S. caseolaris*. Arrow shows small verrucae and laminated vestures. $\times 3\,500$ 4.卵叶海桑导管的侧壁,示螺旋雕纹 Vessel wall of *S. ovata*, showing helical sculpture. $\times 5\,000$ 5.拟海桑导管的侧壁,示壁上增厚 Vessel wall of *S. caseolaroides*, showing helical thickening. $\times 3\,500$ 6.杯萼海桑导管的侧壁,示浅沟及浅沟上的附物 Vessel wall of *S. alba*, showing grooves and vestures in the grooves. $\times 2\,000$ 7.卵叶海桑离析的导管分子,箭头示纤维状导管分子 Macerated vessel elements of *S. ovata*. Arrow shows fibriform vessel element. $\times 350$ 8.杯萼海桑离析的导管分子,示不规则的导管分子 Macerated vessel elements of *S. alba*, showing irregular vessel element. $\times 500$ 9.拟海桑导管侧壁,示附物纹孔 The vesturing in pits of vessels of *S. caseolaroides*. Arrow shows vesturing in the vessel-vessel pitting. $\times 3\,500$ 10.海桑导管-射线间纹孔对,示导管这边纹孔上方大小和形态变化较大的沟 Grooves above vessel pits in the vessel-ray pittings of *S. caseolaris* vary in size and morphology. $\times 1\,000$ 11.拟海桑导管腔内深色不定形沉积物 Amorphous dark-staining compounds in vessel lumens of *S. caseolaroides*. $\times 350$ 12.拟海桑导管腔内的侵填体 Tyloses in the vessel lumens of *S. caseolaroides*. $\times 750$ 13.无瓣海桑弦切面,箭头示分隔木纤维 Tangential section of *S. apetala*. Arrow shows septate fibre. $\times 200$ 14.海南海桑纤维壁上的单纹孔 Simple pits in fibre wall of *S. hainanensis*. $\times 7\,500$ 15.杯萼海桑横切面,示胶质纤维 Transverse section of *S. alba*, showing gelatinous fibres. $\times 1\,000$ 16.无瓣海桑横切面,箭头示晶体 Transverse section of *S. apetala*, arrow shows crystal in ray cells. $\times 2\,000$ 17.杯萼海桑横切面,箭头示射线薄壁细胞的淀粉粒 Transverse section of *S. alba*. Arrow shows starch grain in ray cells. $\times 2\,000$ 18.无瓣海桑离析的薄壁细胞,示射线穿孔细胞 Macerated perforated ray cell of *S. apetala*. $\times 2\,000$

子(图 1-8),导管具单穿孔(图 1-7,8);4)管间纹孔互列式,具附物纹孔(图 1-9),导管和射线细胞间纹孔对具附物,导管-射线纹孔对中,导管这边的纹孔上方有大小和形态变化较大的沟(图 1-10);5)导管管腔内褐色不定形沉积物可见(图 1-11),少数大导管管腔内具侵填体(图 1-12);6)具少量环管胞和纤维管胞,大量不具穿孔的管状分子为韧型纤维,部分韧型纤维具分隔(图 1-13),分隔木纤维具淀粉粒(图 1-17),韧型纤维具单纹孔(图 1-14),壁上具疣及螺旋增厚,胶质纤维易见(图 1-15);7)轴向薄壁细胞稀少,为星散薄壁组织,径向薄壁细胞具晶体(图 1-16),淀粉粒(图 1-17),射线穿孔细胞可见(图 1-18)。

2.1.2 相似生境条件下生长的海桑属红树植物木材结构的数量特征

海桑属红树植物木材结构的数量特征详见表 1。具体地说,有以下几个特点:1)管孔密度较大(PD 均值范围为每 mm² 48.90~89.39 个导管之间);2)复孔率高(VCS 均值范围为每群 1.271~1.635 个导管之间);3)每一种类的平均管孔弦向直径远小于 50 个最大管孔平均弦向直径;4)纤维(平均)腔径的直径较大(FLW 均值在 10.97~17.22 μm 之间);5)纤维壁的平均厚度较薄(FWT 均值在 1.52~2.50 μm 之间);6)杯萼海桑具有最大的纹孔口长(均值为(3.62±0.95) μm),纹孔口宽(均值为(1.72±0.56) μm)和纹孔口面积(均值为(4.56±2.91) μm²);7)估定有效输导率(ESC 值在 243.35~1 124.65 μm² 之间),脆度(V 值在 0.53~1.29 之间),中性值(M 值在 156.04~472.75 之

间)等数量特征指标种类间差别较大。

2.2 低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑木材结构的差异

2.2.1 低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑木材形态结构的差异

低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑木材形态结构的差异主要表现在两方面:1)低潮位生长的海桑和杯萼海桑胶质纤维分布较均匀,数量多(海桑胶质纤维占木材横切面的百分率为 6.43%,杯萼海桑为 7.41%),范围大;高潮位生长的海桑和杯萼海桑胶质纤维分布不均匀,数量少(海桑胶质纤维占木材横切面百分率为 3.75%,杯萼海桑为 4.16%),范围小。2)低潮位生长的海桑和杯萼海桑的导管较易被胶状物阻塞或较易形成侵填体。其它木材形态结构的差异未观察到。

2.2.2 低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑木材数量特征的差异

低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑木材数量特征的比较详见表 2。具体地说,与高潮位生长的海桑和杯萼海桑相比,低潮位生长的海桑和杯萼海桑木材结构的数量特征具如下特点:1)次生木质部的导管分子长度、管孔弦向直径、管孔面积显著小于高潮位生长的海桑和杯萼海桑。2)次生木质部的导管聚合度显著大于高潮位生长的海桑和杯萼海桑。3)次生木质部的导管密度显著大于高潮位生长的海桑和杯萼海桑。4)木材结构有更小的管孔面积,更厚的纤维壁,更低的导管比率、射线比率,更高的纤维比量。5)估定有效输导率值更小。

表 1 海桑属 6 种红树植物次生木质部数量特征(平均值±标准差)
Table 1 Average values ± standard deviation of quantitative features in the secondary xylem of *Sonneratia* species

种类 Species	PD (per mm ²)	VCS (per cluster)	TD (μm)	TD ₅₀ (μm)	VEL (μm)	ESC (μm ²)	FWT (μm)	FLW (μm)	PAL (μm)	PAW (μm)	PAA (μm ²)	V	M
海桑 <i>S. caseolaris</i>	66.70 ± 44.53	1.436 ± 0.651	64.08 ± 17.41	87.23 ± 8.58	329.48 ± 88.34	1 124.65	1.52 ± 0.53	15.04 ± 2.83	2.94 ± 0.73	1.44 ± 0.40	3.08 ± 1.48	0.96	316.54
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	79.03 ± 22.26	1.487 ± 0.597	41.89 ± 10.30	60.89 ± 5.26	294.39 ± 84.35	243.35	2.33 ± 0.76	10.97 ± 2.77	3.62 ± 0.95	1.72 ± 0.56	4.56 ± 2.91	0.53	156.04
海南海桑 <i>S. hainanensis</i>	64.64 ± 25.12	1.519 ± 0.757	48.67 ± 12.57	68.24 ± 5.35	379.41 ± 84.04	362.70	2.31 ± 0.56	13.70 ± 8.57	3.00 ± 0.64	1.48 ± 0.45	3.25 ± 1.45	0.75	285.67
卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	89.39 ± 40.69	1.635 ± 0.892	53.48 ± 11.78	68.73 ± 9.50	389.21 ± 99.82	731.23	2.21 ± 0.60	17.22 ± 5.09	3.57 ± 1.23	1.63 ± 0.50	4.33 ± 2.90	0.60	232.86
无瓣海桑 <i>S. apetala</i>	66.24 ± 22.06	1.548 ± 0.706	55.02 ± 13.09	76.98 ± 6.08	315.04 ± 71.01	607.02	2.33 ± 0.50	13.65 ± 3.82	2.96 ± 0.59	1.38 ± 0.34	2.91 ± 1.08	0.83	261.68
拟海桑 <i>S. caseolaroides</i>	48.90 ± 24.73	1.271 ± 0.521	63.09 ± 15.20	87.76 ± 7.10	366.42 ± 100.09	774.73	2.50 ± 0.65	11.88 ± 4.55	2.91 ± 0.80	1.80 ± 0.38	3.88 ± 1.72	1.29	472.75

PD:管孔密度 Pore density VCS:管孔平均聚合程度 Vessel cluster size TD:管孔弦向直径 Tangential pore diameter ESC:估定有效输导率 Estimated specific conductance TD₅₀:50 个最大管孔弦向直径 Tangential diameter of the 50 largest pores VEL:导管分子长度 Vessel element length FWT:纤维壁厚 Fiber wall thickness FLW:纤维腔径宽 Fiber lumen width PAL:纹孔口长 Pit aperture length PAW:纹孔口宽 Pit aperture width PAA:纹孔口面积 Pit aperture area V:脆度 Vulnerability M:中性值 Mesomorphy

表 2 低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑次生木质部数量特征的比较

Table 2 Comparison of the quantitative characters in the secondary xylem of <i>Sonneratia caseolaris</i> and <i>S. alba</i> growing at respectively , low tidal zone and high tidal zone		PD (per mm ²)	VCS (per cluster)	VEL (μm)	VWT (μm)	TD (μm)	PA (μm ²)	ESC (μm ²)	FWT (μm)	VP (%)	WRP (%)	FP (%)	V	M
海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i>	低潮位 Low tidal zones	75.62 ± 32.65	1.746 ± 0.599	315.26 ± 96.34	2.97 ± 0.87	52.36 ± 13.84	3 118.57 ± 1 079.67	568.38	1.93 ± 0.63	19.65 ± 9.34	12.39 ± 7.45	65.55 ± 24.56	0.69	218.29
	高潮位 High tidal zones	54.23 ± 28.69	1.498 ± 0.421	359.45 ± 79.35	2.89 ± 0.91	61.03 ± 17.82	3 457.61 ± 1 354.68	752.34	1.57 ± 0.71	24.34 ± 13.56	15.11 ± 8.12	58.29 ± 26.81	1.13	404.52
	<i>t</i> 检验 <i>t</i> test	**	**	**	NS	**	**		**	**	**	**		
杯萼海桑 <i>S. alba</i>	低潮位 Low tidal zones	87.56 ± 40.52	1.842 ± 0.711	287.64 ± 66.58	3.69 ± 0.92	37.46 ± 9.86	1 938.49 ± 832.56	172.42	2.68 ± 0.87	11.69 ± 6.73	17.69 ± 7.42	69.62 ± 31.67	0.43	123.06
	高潮位 High tidal zones	70.33 ± 33.15	1.415 ± 0.812	311.21 ± 75.46	3.73 ± 1.13	44.35 ± 11.44	2 206.38 ± 775.26	272.09	2.13 ± 0.59	18.33 ± 8.16	20.55 ± 10.55	60.12 ± 29.71	0.63	196.06
	<i>t</i> 检验 <i>t</i> test	**	**	**	NS	**	**		**	**	**	**		

PD: VCS、VEL、TD、ESC、FWT、V、M :见表 1 See Table 1 VWT :导管壁厚 Vessel wall thickness PA :管孔平均面积 Average pore area VP :导管比率 Vessel proportion WRP :射线比率 Wood ray proportion FP :纤维比率 Fiber proportion ** :经 *t* 检验后 ,差异极显著(*p* < 0.01) Significant at 0.01 level by *t* test ; NS 为经 *t* 检验后 ,无显著差异(*p* > 0.05) Not significant at 0.05 level by *t* test

3 讨 论

3.1 海桑属植物木材结构与潮间带生境的适应

红树植物生境的一个特征是土壤高度盐渍化 , 这将导致土壤具高的渗透势 ,使植物木质部必须产生很强的负压才能使水分运输顺利进行 ,从而维持植物体正常的生理功能。有资料表明 :红树植物木质部导管内有最强的负压 ,达 - 60 大气压(Scholander *et al.* ,1965)。这一生理特点有其结构基础 ,对相似生境条件下生长的海桑植物木材结构的研究表明 :海桑属植物次生木质部的结构特点能同时兼顾“水分输导的有效性”和“水分输导的安全性” ,对潮间带生境有高度的适应能力。具体表现在以下 7 个方面 :1)宽、窄导管并存。Zimmermann(1983)认为 :导管的宽、窄与水分输导的有效性和安全性有关 ,宽导管的输导效率高 ,但较脆弱 ,易倒塌 ;窄导管的输导效率虽低 ,但抗负压 ,不易倒塌。海桑属植物管孔分布的一个特点是宽窄两种导管并存 ,其数量特征表现为 :每一种类的导管弦向直径远小于 50 个最大管孔弦向直径(表 1)。宽窄导管并存可以同时兼顾水分输导的安全性和有效性。2)管孔密度较大 ,复孔率高。旱生植物应具有高复孔率和高导管密度(Carlquist ,1988)。旱生植物具有这两个管孔特征的原因一是复管孔中由相邻导管共有细胞壁纹孔形成的多条途径对木质部水分输送的安全性很重要。因为具单管孔的植物只要出现成腔作用 ,整条输水线路均被堵塞 ,而复管孔及各种其它类型细胞组成的导管复合体中 ,即使一条导管被堵塞了 ,水分仍然可

以通过复合体中的多条途径绕过堵塞的管道沿着其它导管继续流动(Carlquist ,1988 ;Tyree ,1994 ;Zimmermann ,1983)。二是植物生理学的研究结果认为气体栓塞(Embolism)引起导管输水率的丧失与导管密度的大小成线性负相关(Tyree ,1994)。红树植物土壤盐度高 ,易遭受“生理干旱”的胁迫 ,且随着土壤盐度的增大 ,遭受“生理干旱”的情形越严重 ,应具有旱生植物的管孔特征。研究结果表明 :海桑属植物具有较高管孔密度和高复孔率(表 1)。3)存在纤维状导管、形状不规则的导管和少量环管管胞。环管管胞基本上与导管相伴随 ,当导管形成栓塞时 ,环管管胞(抗负压 ,不易产生空穴而形成栓塞)提供一个旁道使水分向上运输的功能不至于丧失 ,因而环管管胞构成分向向上运输网络中保证输导安全性重要的一环(Carlquist ,1988)。海桑属红树植物有少量环管管胞部分保证水分输导安全性。海桑属植物还有较多的纤维状导管 ,是保证水分输导安全性的重要结构。Carlquis(1988)认为 :窄导管在促进水分输导安全性方面差不多与管胞一样有效。对一些植物的详细研究表明 :不规则导管是水分输导安全性的结构(Shane *et al.* ,2000a ,2000b)。海桑属植物茎次生木质部有不规则导管 ,能有效地促进水分输导的安全性。4)许多导管壁的微观结构有利于水分输导的安全性。Carlquis(1988)认为 :螺旋雕纹、附物纹孔、管壁具疣等导管壁结构可使细胞表面积增加 ,提高管壁对水分的亲和力 ,增加管内水分的内聚力、减少管内产生气泡的危险 ,可更有效地输导水分。海桑属红树植物具有这些结构与保证水分输导的安全性相适应。

5)射线细胞和分隔木纤维内的淀粉粒水解的产物有利于提高木质部液流的渗透势。Carlquist(1988)认为:薄壁细胞的淀粉粒可以水解为分子量小的糖类物质后运输到导管,提高木质部液流的渗透势加速水分向上运输。许多实验结果表明木质部导管的渗透活性物质或丝胶状物质引起的渗透势梯度是促进水分上升的有效途径(Biles & Abeles, 1991; Zimmermann *et al.*, 1994)。海桑属薄壁细胞含淀粉粒及许多不定形物质,可以推测这些物质水解后通过射线细胞(射线穿孔细胞)的径向运输和分隔木纤维的轴向运输进入导管是水分上升的可能机制之一。6)薄的壁厚和纤维腔径大有利于水分的贮存。木质部组织的弹性随着木质部压力的变动而波动和纤维腔径作为类似于毛细管的构造随木质部压力的变动而贮存和释放水分是植物体储藏利用水分的两种机制(Irvine & Grace, 1997; Zimmermann, 1983)。海桑属薄的纤维壁和宽的纤维腔径(表1)是与储藏水分相适应的结构。7)胶质纤维的存在和数量是评估木材韧性的一个指标。胶质纤维分布较广较均匀,数量较多,意味着木材组成中纤维素含量多,木质素含量相对较少,则木材的韧性较强(Carlquist, 1988; 何川生等, 1998)。尽管海桑属红树植物存在高管孔密度等降低机械韧性的特征,但因其具有大量的胶质纤维,仍能抵御狂暴的台风,在海岸潮间带生境中生存。

3.2 海桑属红树植物种间数量特征差异的生态学意义

导管的数量特征与运输水分的功能密切相关,脆度和中性值是评价导管输导安全性和有效性的数量指标(Carlquist, 1975),估定有效输导率(Estimated specific conductance)是综合评价水分输导效率的指标(Mauseth & Plemones-Rodriguez, 1998),依据这3项数量特征指标的种间变动(表1)可以推测:1)相似生境条件下生长的海桑属植物中,海桑和拟海桑的水分输导效率高,但水分输导的安全性差;2)杯萼海桑的水分输导效率低,但其输导安全性高,而海桑和拟海桑输导效率较高。相对而言,如果盐度不高,海桑和拟海桑是获得水分、矿质营养和有机质较易,竞争力较强的种类。而杯萼海桑是抗盐性较强的种类,形态观察也表明杯萼海桑有更多的胶质纤维和更丰富的导管壁次生增厚、附物。尽管我们不能量化这些形态特征,但可以认为在6种海桑属红树植物中,杯萼海桑为最佳先锋树种,能迅速占领裸露的海岸潮间带。这一推测与群落调查结果是一致的

(Lin, 1999)。

Carlquist(1988)认为:具缘纹孔上纹孔膜全部微孔的水分输导能力等于纹孔口的水分输导能力。对相似生境条件下生长的海桑属植物管间纹孔的纹孔口测量结果表明:杯萼海桑具有最大的纹孔口面积,这表明其在导管间进行水分横向运输的能力最大。大的输导效率意味着弱的输导安全性。杯萼海桑纹孔具有大量的附物,可能是提高输导安全性的结构。

3.3 低、高潮位生长的海桑和杯萼海桑木材结构变化的生态学意义

与高潮位生长的海桑和杯萼海桑相比,低潮位生长的其木质部导管分子更加“小型化”,具体表现在:其导管分子长度、管孔弦向直径、管孔面积显著小于高潮位生长的海桑和杯萼海桑(表2)。生长在低潮位的海桑和杯萼海桑,由于经常性的受海水浸淹,其生境的盐离子浓度比生长在高潮位生境的海桑和杯萼海桑的盐离子浓度高,受水分胁迫的强度更大,木质部导管内有更强的负压;“小型化”导管抗负压、抗栓塞能力更强,有利于输导的安全性(Carlquist, 1988; Zimmermann, 1983)。

与高潮位生长的海桑和杯萼海桑相比,低潮位生长的其木质部的导管聚合度更大,管孔密度也更大(表2)。导管聚合度是评估输导安全性的指标(Carlquist, 1988),导管聚合度增大利于输导的安全性。

高的管孔密度有助于弥补部分因导管直径减少(小型化导管)而导致输导效率的降低(Carlquist, 1988; Tyree, 1994)。但总体说来,低潮位生长的海桑和杯萼海桑更高的管孔密度不能抵消因导管直径减少而导致的输导效率的降低,因为低潮位生长的海桑和杯萼海桑的估定有效输导率值和中性值小于高潮位生长的海桑和杯萼海桑(表2)。因此海桑和杯萼海桑输导安全性的获得是以牺牲输导的有效性为前提的。

与高潮位生境相比,低潮位生境生长的海桑和杯萼海桑遭受潮水和风浪冲击的强度更大。研究结果表明:与生长在高潮位生境的海桑和杯萼海桑相比,低潮位生境生长的其木材结构有更小的管孔面积,更厚的纤维壁,更低的导管比率和射线比率,更高的纤维比率(表2),胶质纤维分布均匀且数量增加,这些特征有利于提高木材的韧性和强度,增强抗风浪冲击的能力(Carlquist, 1988; 何川生等, 1998)。

参 考 文 献

- Biles, C. L. & F. B. Abeles. 1991. Xylem sap proteins. *Plant Physiology*, **96**: 597 ~ 601.
- Carlquist, S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley: University of California Press. 77 ~ 89.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy. Berlin: Springer-Verlag. 41 ~ 109.
- Chattaway, M. M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods*, **29**: 20 ~ 28.
- Deng, C. Y. (邓传远), P. Lin (林鹏) & Z. B. Li (黎中宝). 2001. Study on comparative anatomy of secondary xylem in six *Sonneratia* species of mangroves. *Journal of Xiamen University (Natural Science Edition)* (厦门大学学报(自然科学版)), **40**: 1100 ~ 1106. (in Chinese with English abstract)
- He, C. S. (何川生), D. B. Qiu (邱德勃) & S. W. Xie (谢石文). 1998. Comparative wood anatomy of five wind-resistant clones of *Hevea brasiliensis*. *Chinese Journal of Tropical Crops (热带作物学报)*, **19**: 25 ~ 33. (in Chinese with English abstract)
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin*, **10**: 219 ~ 332.
- Irvine, J. & J. Grace. 1997. Continuous measurements of water tensions in the xylem of trees based on the elastic properties of wood. *Planta*, **202**: 455 ~ 461.
- Janssonius, H. H. 1950. The vessel in the wood of Javan mangrove trees. *Blumea*, **6**: 465 ~ 469.
- Lin, P. 1999. Mangrove ecosystem in China. Beijing: Science Press. 52 ~ 68.
- Mauseth, J. D. & B. J. Plemones-Rodriguez. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany*, **85**: 209 ~ 218.
- Miksche, J. P. 1976. Botanical microtechnique cytochemistry. Iowa: The Iowa State University Press. 54 ~ 129.
- Scholander, P. F., H. T. Hammel, E. D. Bradstreet & E. A. Hemmingsen. 1965. Sap pressures in vascular plants. *Science*, **148**: 339 ~ 346.
- Shane, M. W., M. E. McCully & M. J. Canny. 2000a. Architecture of branch-root junctions in maize: structure of the connecting xylem and the porosity of pit membranes. *Annals of Botany*, **85**: 613 ~ 624.
- Shane, M. W., M. E. McCully & M. J. Canny. 2000b. The vascular system of maize stems revisited: implications for water transport and xylem safety. *Annals of Botany*, **86**: 245 ~ 258.
- Tomlinson, P. B. 1986. The botany of mangrove. London: Cambridge University Press. 89 ~ 93.
- Tyree, M. T. 1994. Evolution of xylem conduits. *IAWA Bulletin*, **15**: 335 ~ 360.
- van Vliet, G. J. C. M. 1976. Wood anatomy of Rhizophoraceae. *Leiden Botanical Series*, **3**: 20 ~ 75.
- Zimmermann, M. H. 1983. Xylem structure and ascent of sap. Berlin: Springer-Verlag. 39 ~ 62.
- Zimmermann, U., J. J. Zhu, F. Meinzer, G. Goldstein, H. Schneider, G. Zimmermann, R. Benkert, F. Thürmer, P. Melcher & D. Webb. 1994. High molecular weight organic compounds in the xylem sap of mangroves: implications for long-distance water transport. *Botanica Acta*, **107**: 218 ~ 220.

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 周玉荣