

红树植物多样性及其研究进展*

赵萌莉^{1,2} 林鹏¹

1(厦门大学生物系, 厦门 361005)

2(内蒙古农业大学资源与环境学院, 呼和浩特 010018)

摘要 红树植物是分布于热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落,因适应海岸带和海涂的生长环境,形成了独特的形态结构和生理生态特性。红树林是海岸有重要价值的湿地。论述了红树植物的物种多样性、适应多样性、物候多样性以及分子水平的多样性及其研究进展。

关键词 红树植物,生物多样性

Progress in studies of mangroves diversity/ZHAO Meng-Li^{1,2} LIN Peng¹)

Abstract Mangroves are woody plant communities which occur in the intertidal zones on tropical and subtropical coast. To adapt itself to the habitat, this plant species has developed special morphological, physiological and reproductive characters. Therefore, it is an important swamp along coastline. In this paper, current progress in studies of mangroves species diversity, adaptation, phenology and molecular diversity was described.

Key words mangroves, diversity

Author's address 1) Department of Biology, Xiamen University, Xiamen 361005

2) College of Environment and Ecology, Inner Mongolia Agriculture University, Huhhot 010018

红树植物为自然分布于热带、亚热带海岸潮间带的木本植物群落(林鹏,1984)。随着《全球生物多样性的保护策略》的倡议和规划,目前国内外已开展了大规模的生物多样性保护和生物资源持续利用的研究,红树林作为海岸有重要价值的湿地已日益受到关注。红树植物因适应海岸带和海涂的生长环境,形成了独特的形态结构和生理生态特性,具有防风防浪、保护堤岸、促淤造陆、净化环境等多种功能。最近研究表明它还可以随海平面上升而向陆地生长或促淤造陆抵消水面上升,从而减少因全球气候变暖引起的海平面升高造成的威胁(黄玉山,1997)。

1 红树植物的物种多样性及起源

1.1 红树植物的物种多样性

红树林由多科属红树植物组成,自然生长于热带、亚热带海岸滩涂上,属于海洋高等植物群落。全世界红树植物有20科,27属,70种(含1变种)(林鹏,1997)。我国有红树植物12科15属27种(含1变种),除2种为蕨类外都是高大乔木或灌木,占全球红树林总科数的60%,占总属数的56%,总种数的37%(林鹏,1997)。

研究表明,红树林群落的Shannon-Wiener指数明显低于相同纬度的森林群落,而均匀度则与其相近,生态优势度偏高(李明顺等,1994)(见表1)。

表 1 红树群落的物种多样性及与南亚热带常绿阔叶林的比较

Table 1 Comparison of species diversity between mangroves and evergreen forest communities

群落名称 Population	地点 Location	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>PIE</i>	<i>J</i>	<i>ED</i>	文献来源 Source
红树林 Mangroves	深圳福田 Futian, Shenzhen	1.40	0.78	0.28	48.98	1	李明顺等,1994 LI Mingshun et al.,1994
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	鼎湖山 Dinghu Mountain	5.20	3.30	0.80	79.41	3	彭少麟等,1983 PENG Shaolin et al.,1983
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	黑石顶 Heishiding		4.57		80.99	2	彭少麟等,1983 PENG Shaolin et al.,1983
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	九龙 Jiulong		4.64		79.51	2	彭少麟等,1983 PENG Shaolin et al.,1983
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	香港岛 Hong Kong		4.74		79.04	2	彭少麟等,1983 PENG Shaolin et al.,1983
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	南昆山 Nankun Mountain		5.37		81.74	2	彭少麟等,1983 PENG Shaolin et al.,1983
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaved forest	武夷山 Wuyi Mountain	6.19	2.75	0.84	62.11	2	李振基等,1994 LI Zhenji et al.,1994
红树林 Mangroves	福建龙海 Longhai, Fujian	1.24	0.57		40.61	1	本文 The present paper

注 Note *D*: Simpson 指数 Simpson index; *H*: Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index; *PIE*: 种间相遇机率 Probability of Inter-specific Encounter; *J*: 均匀度 Evenness; *ED*: 生态优势度 Ecological Dominance

1.2 红树植物的起源及地质分布

红树植物的起源是多元性的,它们分属于不同的纲、目、科、属,并不是单以某科属种类入海后再繁衍分化发展起来的(林鹏,1997)。

据现有的记载,在白垩纪冈瓦纳大陆从联合大陆分裂前即有原始的红树科(Rhizophoraceae)和使君子科(Combretaceae)红树植物的存在(Muller,1978)。目前最早的红树植物化石记录为美国东部晚白垩世希诺曼尼期的 Raritan 植物群落中发现的红树化石及晚白垩世地层中发现的 Theaceae 花粉(金建华,韩博平,1995)。

王开发等报道了我国南海沿岸第四纪地层孢粉分析结果,发现从第四纪早期的更新世(距今约 240 万年前)即有红树植物的分布,且红树科植物占木本植物花粉总数的 15.4%,所占比例最大,可见当时红树植被的繁盛。此外,在对长江三角洲及太湖流域第四纪地层孢粉分析时发现,在相当于中全新世的地层中,也有红树植物的花粉(王开发,1990)。说明在气候温暖时期,中国红树林分布曾达长江三角洲(包括太湖地区)和杭州湾(包括杭州西湖一带),最北界为江苏南部北纬近 33°的地域。

2 红树植物的适应多样性

红树植物通常生长于热带、亚热带海滨潮间带的淤泥滩涂上,滩涂特点为盐渍化、通气不良、富含有机质。红树植物在生长过程中受潮汐的影响,涨潮时树干甚至树冠也被淹没,退潮时露出枝叶繁茂的植株。红树植物长期适应这种特殊的生境,在形态、结构与繁殖特性上显示

出特殊的适应机制。

2.1 对高盐度生境的适应

从系统发育上来说,红树植物所处的热带海岸云量大、气温高、海水盐度也高。红树植物长期生长于这一生境中,已特化出一套有别于陆生或淡水生植物的适应机制。主要表现为:①叶片形态解剖的旱生结构;②叶片具有高渗透压;③树皮富含单宁;④具有拒盐或泌盐等生理生态适应。一般认为,红树植物的生长发育需要一定的盐度条件(林鹏,1984;Conner,1969;Downton,1982)。林鹏(1984)研究表明,秋茄(*Kandelia candel*)在海水盐度为7.5‰~21.2‰时生长旺盛,高于或低于该盐度范围,生长均受到抑制。Macnae发现白骨壤(*Avicennia marina*)可生长于60‰盐度的海滩,高者甚至可达90‰(Macnae,1966)。Teas(1979)在波多黎各和美国佛罗里达的沙洲也发现红树属、白骨壤属和假红树属植物生长的渗流区盐度高达60‰~80‰。

2.2 根的特化

由于处于淤泥细致而缺氧的土壤环境,又受到周期性潮汐海水的浸渍和冲击,红树植物根系产生各种适应形态,这有利于植物的呼吸和抵抗风浪冲击。红树植物很少具有深扎和持久的直根,而多生长靠近地表、耐泥埋的水平的缆状根和表面根,还有特别适应泥滩生境的由枝条长出垂向地面的气根、扩大固着能力的板状根和拱状支柱根,以及有利于吸收氧气在地面横走的膝状或垂直向上的笋状、指状呼吸根(林鹏,1984)。尽管红树植物根系较浅,但根冠比通常高于其它植被类型(Saenger,1982),特别是生长早期。林鹏等(1984)研究发现,福建九龙江口的秋茄没有支柱根而具有板状根,但生长于泉州湾外海风地方的秋茄则为支柱根,说明支柱根的有无不仅与种类有关,而且与其在群落中所处的位置有关。

2.3 对光的适应

红树植物分布于热带、亚热带,这里光照较强。Wylie(1949)发现,在高强光下发育的叶片的旱生结构较强。因此,红树植物叶片的旱生结构也是对高强光的适应。许多红树植物的幼叶在形态学上可分为阴叶和阳叶,白骨壤的阴叶比阳叶含有较多的叶绿素II,且叶绿素a/b的比率高,叶重量小,叶面积大(Ball & Critchley,1982)。

许多研究表明,红树植物虽然是高生产力的植物群落,但其光合同化途径以C₃途径为主(林鹏,1984;Moore et al.,1972)。

2.4 红树植物的耐寒等级

红树林起源于热带,由于暖流的影响可分布至亚热带海岸。随着纬度增高,红树植物的物种多样性逐步下降,只有较耐寒的种类可以分布至高纬度地区。林鹏等采用月最低温度这一指标,以温差范围2℃划分,并结合我国红树林自然分布的野外考察资料,把我国红树植物分为7个耐寒等级序列,其中最耐寒的种类为秋茄,自然分布纬度最高,达到福建福鼎,人工引种已分布到浙江乐清,该地最低月均温7.3℃。最不耐寒的是半红树植物水芫花(*Pemphis acidula*),仅分布于热带海洋岛屿(林鹏,傅勤,1995)。

McMillan(1971)对亮叶白骨壤(*A. germinas*)和白骨壤分布的研究表明,分布于不同纬度的同种红树植物的耐寒力不同。

由于红树植物起源于热带,长期适应演化才使其耐寒力有不同程度的提高。因此,红树植物基本都是喜温的。结合越南、马来西亚、印度尼西亚和巴布亚新几内亚等低纬度国家红树林分布资料可以看出,耐寒性最强的秋茄等红树植物,在最热地区同样有分布,但生长不好,竞争不过高大乔木,呈零星分布而不成纯林(林鹏,傅勤,1995)。

2.5 胎生

胎生是红树植物适应环境的一个特点。不少红树植物果实成熟后仍留在母树上,种子在母树上的果实内发芽,其种子萌发无休眠期,但 Sussex(1975)发现,有些种类在水分缺乏时会产生休眠。红树植物的胎生方式可分为显胎生和隐胎生,具显胎生的红树植物有红树(*Rhizophora apiculata*)、红茄冬(*R. mucronata*)、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)、角果木(*Ceriops tagal*)、秋茄等,隐胎生主要有桐花树(*Aegiceras corniculatum*)和白骨壤(林鹏,1984)。

红树植物的胎生胚轴常为棍棒形或纺锤形,能够垂直地插入松软的海滩淤泥中,并快速生根而固定于土壤中,再次涨潮时就不会被冲走(Macnae,1966)。红树植物的胚轴中有很多气道,比重较海水轻,且富含单宁,不易腐烂,可以在海水中漂浮2~3个月不死。此外,红树植物的系统发育是从陆生到盐生环境的,幼苗含盐分低,直接落入水中不能萌发,在母树上萌发,种子发芽后不仅充分吸收母树营养以利发育,同时不断从母树果实中获得盐分,当其胚轴伸长到幼苗成熟后,已含有几乎与周围环境中相应的盐分,落入海水中即可以生存了(林鹏,1984;金杰里等,1958)。

3 红树植物的物候多样性

全世界红树植物种类虽然不多,但分布很广,然而由于其分布生境条件的相对均质性,同种植物不同分布地的物候特征差异不大。研究表明,红树植物的生殖周期在亚热带比热带稍短,在澳大利亚红海榄(*Rhizophora stylosa*)的繁殖器官发育时间需要18~20个月(Saenger,1982)。王文卿对九龙江口引种的红海榄和木榄的物候观察发现,红海榄从开花到胚轴成熟至少需一年时间,但不能形成成熟的胚轴。木榄尽管从海南跨5个纬度引种,仍能正常繁殖并产生成熟的胚轴,从显蕾到胚轴成熟需11~12个月^①。分布于澳大利亚昆士兰的木榄从显蕾到胚轴成熟需13~14个月(Duke et al.,1984)。

对红树植物而言,一般3~4年生的幼树即可开花结实,红树植物花期较长,澳大利亚许多种类始花期在春季,并持续到夏季(Saenger,1982;Duke et al.,1984)。九龙江口的红海榄及原产地海南均为终年开花,在一年内任何时候均有50%以上的枝条处于生殖状态^①。红树植物多为风媒和虫媒传粉(Saenger,1982)。许多研究表明,红树植物的花粉较小,刘兰芳等(1989)对我国红树植物花粉形态的研究也表明,红树科植物花粉体积小。此外,不同的种类花粉形态不同,有利于对其种类及化石鉴别(刘兰芳,唐绍清,1989)。

4 红树植物分子水平的多样性

生化标记和分子标记物直接与基因型相关,而形态学则受周围环境的强烈影响,并且还受各种自然选择因素的作用。因此,生化标记和分子标记能检测出很多不同水平的多样性,近年来被广泛应用于分子系统学、种群遗传学及林木改良等各个领域(Strauss,1992;Wenger,1992;Neale,1992)。以生化标记和分子标记物为手段进行遗传多样性检测分析也得到广泛应用(李俊清,1998;Thompson,1992),但应用于红树植物的报道不多,仅见以下几方面。

4.1 红树植物脂类组成的多样性

卢昌义等(1997)对红树植物叶片中脂肪酸组成的研究发现,分布于我国不同地区的主要红树植物秋茄、木榄、海莲(*B. sexangula*)、尖瓣海莲(*B. S. var. rhynochopetala*)、红海榄和老鼠

勒(*Acanthus ilicifolius*)的叶片与非红树植物榕树(*Ficus microcarpa*)、相思树(*Acacia confusa*)在脂肪酸组成上相似,但饱和脂肪酸含量相对较多,而不饱和脂肪酸含量相对较少。汪和海对琼山和浮宫两地同种红树植物秋茄的脂肪酸不饱和指数(IUFA)研究表明,高纬地区 IUFA 高于低纬地区^①。

4.2 等位酶水平的多样性

Goodall 和 Stoddart (1989)用等位酶技术研究了红海榄的遗传变异,在 28 个酶位点中仅有 4 个多态位点,其中只有 2 个多态位点能进行遗传变异分析,揭示出种和种群水平上的遗传变异程度远低于植物的平均值(表 2)(Goodall & Stoddart, 1989; Hamrick & Schmebel, 1985)。在秋茄也有同样情况,18 个酶位点中仅有 5 个为多态位点,种群平均多态位点百分率为 19.9%,平均每位点等位基因数为 1:1,期望杂合度(H_e)只有 0.04(黄生,1994)。桐花树中也有类似情况^②。总之,等位酶分析揭示出红树植物的遗传变异程度较低。

表 2 红树植物与植物平均遗传变异比较

Table 2 Comparison of genetic diversity of mangrove with the mean value of plant

平均遗传变异 Mean genetic diversity	P	A	H_e	引用文献 Resource
种平均* Species	50.5	1.96	0.149	Hamrick & Schmebel, 1985
种群平均* Population	34.2	1.53	0.113	Hamrick & Schmebel, 1985
红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i>	7.7	1.1		Goodall & Stoddart, 1989
秋茄 <i>Kandelia candel</i>	19.9	1.1	0.04	黄生, 1994

* 为 449 种植物的平均值 * is the mean value of 449 species of plants; P : 多态性百分率 Proportion of polymorphic loci; A : 等位基因丰富度 Richness of gene; H_e : 期望杂合度 Expected heterozygosity

4.3 DNA 水平的遗传多样性

RFLP 是一种广泛应用的研究植物遗传多态性的方法。目前应用 RFLP 进行的研究工作涉及的范围相当广泛,包括物种遗传图谱的构建、遗传多样性的分析以及基因的定位和分离等诸多方面。对植物而言,可以分别用核基因组和叶绿体基因组进行 RFLP 分析。

Lakshmi 等(1997)采用 RFLP 和 RAPD 技术研究了印度 8 个不同分布地的 48 株老鼠勒(*A. ilicifolius*)的核基因的多态性。结果表明,RFLP 揭示的种群内的多样性较低,多态率为 3.2%~9.1%;在种群间,98 个位点中有 44 个为多态位点,多态率为 45.8%。RAPD 揭示的种群内的多态率为 3.8%~7.3%;8 个种群间,13 个引物扩增的 73 个产物中,有 25 个为多态性产物,多态率为 34%。此外,Parani 等(1997)还采用 RFLP 和 RAPD 分析了白骨壤属(*Avicennia*)3 个种——白骨壤、药用白骨壤(*A. officinalis*)和白海榄雌(*A. alba*)的遗传多样性,RAPD 揭示的 10 个不同分布地点的白骨壤种群的多态率在 17.8%~38.9%之间,标准差为 7.28,变异系数 26.5%;其中分布于 Pichavaram 的药用白骨壤的多态性(32.2%)和分布于 Coringa 的白海榄雌的多态性(37.8%)高于同一分布点的白骨壤,也高于白骨壤种群间的平均水平(27.4%)。

综上所述,红树林是具有维护海岸生态平衡的特殊的生态系,蕴藏着丰富的生物资源和物种多样性以及可以适应这种咸淡水交替的环境生长的植物、动物、微生物的丰富基因库。随着人们对红树林湿地重要性的认识,关于其多样性的研究将更加深入。

参 考 文 献

- 黄生, 1994. 秋茄(*Kandelia candel*)的区域性种群(population)遗传结构. 生物多样性, 2(1): 68~75
- 黄玉山, 谭凤仪, 1997. 广东红树林研究. 广东: 华南理工大学出版社, 1~3
- 金建华, 韩博平, 1995. 红树林地史分布追溯及其意义. 见: 范航清, 梁士楚(主编), 中国红树林研究与管理. 北京: 科学出版社, 76~79
- 金杰里, 方亦雄, 1958. 红树植物胎生的生理意义. 植物学报, 7(2): 51~59
- 卢昌义, 林良牧, 汪和海, 1997. 红树植物叶片中脂肪酸的组成及其资源价值. 厦门大学学报(自然科学版), 36(3): 46~50
- 刘兰芳, 唐绍清, 1989. 中国红树植物花粉形态. 广西植物, 9(3): 221~232
- 李明顺, 篮崇钰, 陈桂珠, 1994. 深圳福田红树林的群落学研究——多样性与种群格局. 生态科学(1): 82~86
- 李俊清, 1998. 植物遗传多样性及保护研究进展. 植物研究, 18(2): 227~242
- 李振基, 林鹏, 吕兆平, 何建源, 杨志伟, 韩博平, 金仓善, 1994. 武夷山甜楮群落高等植物的物种多样性研究. 见: 林鹏(主编), 武夷山研究——森林生态系统 I. 厦门: 厦门大学出版社, 55~63
- 林鹏, 1984. 红树林. 北京: 海洋出版社, 1~94
- 林鹏, 1997. 中国红树林生态系. 北京: 科学出版社, 1~20
- 林鹏, 傅勤, 1995. 中国红树林环境生态及经济利用. 北京: 高等教育出版社, 28~34
- 彭少麟, 王伯荪, 1983. 鼎湖山森林群落分析 I. 物种多样性. 生态科学(2): 128~133
- 王开发, 1990. 南海及沿岸第四纪孢粉藻类与环境. 同济大学出版社, 9~31, 51~54, 133~134
- Ball M C, Critchley C, 1982. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove *Avicennia*, grown under different light regimes. *Plant Physiology*, 70: 1101~1106
- Conner V J, 1969. Growth of grey mangrove (*Avicennia marina*) in nutrient culture. *Biotropica*, 1(2): 37~40
- Downton W J S, 1982. Growth and osmotic relation of mangrove *Avicennia marina* as influenced by salinity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9: 519~528
- Duke N C, Dant J S, Willam W T. 1984. Observation on the floral and vegetative phenological of north-eastern Australian mangroves. *Australian Journal of Botany*, 32: 87~99
- Field C D, 1992. Charter for mangrove. *ISME Newsletter* 5: 8~11
- Goodall J A, Stoddart J A, 1989. Techniques for the electrophoresis of mangrove tissue, *Aquat. Bot.*, 35: 197~207
- Hamrick J L, Schmabel A, 1985. Understanding the genetic structure of plant populations: some old problem and a new approach, In: Gregorius H R (ed.), *Population Genetic in Forestry*, Berlin: Springer-verlag, 50~70
- Lakshmi M, Kajalakshmi L, Parani M, Anuratha C S, Ajay Parida, 1997. Molecular of mangroves II: Intra- and inter-specific variation in *Avicennia* revealed by RAPD and RFLP markers. *Genome*, 40: 487~495
- Macnae, 1966. Mangroves in eastern and southern Australia. *Australian Journal of Botany*, 14: 67~104
- McMillan C, 1971. Environmental factors affecting seeding establishment of black mangrove on the Texas coast. *Ecology* 52: 927~930
- Moore R T, Miller P C, Albright D, 1972. Comparative gas exchange characteristics of three mangroves species, *Photosynthetica*, 6: 387~393
- Muller J, 1978. New observation pollen morphology and fossil distribution of the genus *Sonneratia* (Sonneratiaceae). *Review of Palaeobotany Palynology*, 26: 277~300
- Neale D B, 1992. Use of DNA markers in forest tree improvement research. *New Forest*, 6: 391~407
- Parani M, Lakshmi M, Elango S, Nivedida Ram, Anuratha C S, Ajay Parida, 1997. Molecular phenology of mangroves I: Use of molecular markers in assessing the interspecific genetic variability in the mangrove species *Acanthus ilicifolius* Linn (Acanthaceae). *Theory Application Genetics*, 94: 1121~1127
- Saenger H, 1982. Morphological, anatomical and reproductive adaptation of Australian mangroves. In: Clough B F (ed.), *Mangroves Ecosystems in Australia*, 153~191
- Strauss S H, 1992. Biochemical and molecular genetic markers in biosystematic studies of forest trees. *New Forests*, 6: 125~158
- Teas H J, 1979. Silviculture with saline water, In: Hollaender A (ed.), *The Biosaline Concept*, 117~161
- Thompson M, 1992. Genetic diversity—seeing the forest through the tree. *New Forests*, 5(6): 5~22
- Wenger D D, 1992. Nuclear, chloroplast and mitochondrial DNA polymorphism as biochemical markers in population genetic analysis use of DNA makers of forest trees. *New Forests*, 6: 373~390