

潮间带红树林分带的影响因素^{*}

叶勇^{**} 曹长青

(厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建厦门 361005)

摘要 红树林生态系统中存在明显的分带现象, 影响其分带的因素包括自身因素和环境因素。自身因素主要有繁殖方式的差异、繁殖体散布能力(包括大小、形状、漂浮性等)和定植能力(如根萌时间等)、繁殖体能量积累(从花到成熟繁殖体单位质量的能量增加值)、幼苗解剖和生理学特征。环境因素主要有土壤理化条件(如盐度、氧化还原状况、PH、硫含量)和生物因素(动物啃食、种间竞争)。上述每种因素在特定的区域都有可能成为影响红树林分带的主要因素。

关键词 红树林; 分带; 自身因素; 环境因素

中图分类号 Q146 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2008)04-0615-04

Factors influencing mangroves intertidal zonation. YE Yong CAO Changqing (State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China). Chinese Journal of Ecology 2008 27(4): 615-618

Abstract It is obvious that the mangrove forest ecosystem has zonation phenomenon and the factors influencing mangrove zonation including inherent and environmental factors. Inherent factors include the difference in reproduction types, dispersal capacity of propagule (size, shape, buoyancy etc.) and anchoring ability (such as rooting time), propagule energy accumulation (increasing energy per unit mass from flower to mature propagule), anatomical and physiological characteristics of seedlings. Environmental factors include soil physiochemical conditions (salinity, redox, PH and sulfur content) and bio factors (animal predation, interspecific competition). Each factor described above may be the main factor influencing mangrove zonation in a special region.

Key words mangrove; zonation; inherent factors; environmental factors

红树林兼具湿地和海岸防护林的功能。由于具有较高的初级生产力, 红树林维系着海岸湿地生态系统中遗传上极不相同的动植物区系, 并成为很多重要经济动物的栖息和繁育场所, 对缓解近海污染具有重要意义(叶勇等, 2006)。由于红树林处于海陆交界的敏感带, 自然干扰和人为干扰均易改变其边界和功能, 近年来沿海地区的开发造成对红树林严重的破坏, 因此恢复红树林的工作受到广泛重视。

对物种分布模式的认识并探索其机理一直是群落生态学家的优先研究领域, 最令生态学家关注的红树植物群落的特征之一就是其潮间带分带现象(Watson, 1928; Chapman, 1944; Macnae, 1968; Bunt et

al, 1991)。对红树林分带现象及其机理的充分理解, 可以认识红树植物对其生境适应性, 是红树林成功恢复的基础, 因此有关红树林分带的研究再度提到重要位置(Ellicson et al, 2000; Clarke et al, 2001; Ye et al, 2004 b)。针对在理论上对红树林潮间带分带规律和机理认识的混乱, 以及在实践上红树林恢复的植物种类多样性不足, 本文综合分析红树林分带的影响因素, 以期为该领域的进一步研究提供思路。

1 对红树林分带规律的认识现状

红树林的潮间带分带是个直观现象, 因此从人类开始研究红树林以来就对此感兴趣。长期以来, 许多学者观察到红树林的明显分带现象(Watson, 1928; Chapman, 1944; Macnae, 1968; 林鹏, 1984; 郑

^{*}教育部新世纪优秀人才计划项目和国家自然科学基金资助项目(40476040)。

^{**}通讯作者 E-mail: yeyong@xmu.edu.cn

收稿日期: 2007-07-27; 接受日期: 2007-12-03

德璋等, 1995)。但从近年来有关研究报道表明, 很多地区的红树林分带与已有的模式图有较大出入 (Bunt et al., 1991; Ellison et al., 2000)。对分带机理也众说纷纭, 甚至有人认为潮间带红树林分带规律是不确定的 (Bunt 1996)。

造成对红树林分带规律认识混乱的主要原因有: 1) 红树林分带的实验研究未能将具不同繁殖方式植物分别分析, 导致结论的混淆; 2) 红树林分带的野外观察结果多仅停留于定性描述, 分带模式通常仅用植被模式图来表示, 缺乏有效的定量统计分析 (Dale 1999); 3) 红树林分带机理非常复杂, 通常会受到很多因素的影响, 既涉及繁殖体和幼苗生长等植物本身的特征, 又涉及潮汐、土壤等非生物环境以及动物捕食、种间竞争等生物环境, 所有的有关研究均没有同时涉及全部因素。

影响红树植物分带的原因包括植物自身因素尤其是繁殖体和幼苗阶段的特点, 以及外界非生物环境因素 (淹水、盐度、土壤等) 和生物环境因素 (动物啃食和植物种间竞争)。

2 影响红树林分带的植物自身因素

2.1 繁殖方式

红树林的分带现象有其复杂的生理生态机理, 可能因植物繁殖类型的不同而在垂直分带上有不同的机理。按其繁殖方式, 红树植物可分为胎生和非胎生两种类型。胎生红树植物的胚胎在母树上进一步发育成幼苗, 使得种子不具有休眠的特征, 成熟繁殖体 (胚轴) 多为纺锤形, 从母树脱落后有些个体直接插入潮间带底泥并迅速定植。成熟胚轴掉落插入地面的方向是影响红树存活的重要原因, 垂直插入滩面的胚轴比水平插入的成活率高得多, 因为后者的幼苗生长会使胚轴变形, 常导致幼苗死亡 (Mc Kee 1995)。研究发现, 红树 (*Rhizophora apiculata*)、木榄 (*Bruguiera gymnorhiza*)、秋茄 (*Kandelia candel*) 等胎生红树植物一般生长在淤泥深厚的潮滩, 因为这些地方土壤松软, 胚轴容易垂直插入。榄李 (*Lumnitzera racemosa*)、老鼠簕 (*Acanthus ilicifolius*)、海漆 (*Excoecaria agallocha*)、银叶树 (*Heritiera littoralis*) 等非胎生红树植物的繁殖体是种子或果实, 一般生长在比较坚实的沙质土或泥沙质土上 (郑德璋等, 1999)。

2.2 繁殖体散布和定植能力

繁殖体散布能力 (包括大小、形状、漂浮性等)

和定植能力 (如根萌时间等) 曾被认为是导致红树植物分带的首要原因。Rabinowitz (1978) 提出了著名的“潮汐分带” (tidal sorting) 假说, 认为红树林分带是由于潮汐运动对繁殖体的作用, 繁殖体特性特别是大小和漂浮性决定红树植物潮间带分带, 具沉性大繁殖体的物种可分布于前滩, 而具浮性小繁殖体的物种仅分布于后滩。该假说通过巴拿马红树林分带的研究而获得, 主要证据是亮叶白骨壤 (*Avicennia geminans*) 和假红树 (*Laguncularia racemosa*) 繁殖体较小且为浮性, 会被潮水冲到离红树林海缘的最远处, 因此严格分布在后滩; 具沉性大繁殖体的大红树 (*Rhizophora mangrove*) 和皮利西木 (*Pelicleria rhizophora*) 则分布于前滩。通过对总状序红树 (*R. racemosa*) 和二色白骨壤 (*A. bicolor*) 分带的研究使“潮汐分带”假说重新引起关注 (Jimenez & Sauter 1991)。但是对澳大利亚及其它一些地区红树植物分布的观察表明, “潮汐分带”假说难以说明红树林的分带现象, 分布于前滩的白骨壤 (*A. marina*) 和海桑 (*Sonneratia cylindrica*) 的繁殖体却很小 (Clarke & Myerscough 1993)。

对香港 4 种非胎生红树植物分带的研究表明, 红树植物的分带与繁殖体大小无关, 分布在潮间带最高处的银叶树的繁殖体较重 (质量均为 30 g) 而海漆和老鼠簕的繁殖体较小却分布在比银叶树更朝海的区域; 但繁殖体的漂浮性可部分地解释香港 4 种非胎生红树植物的潮间带分带, 具沉性繁殖体的榄李就分布在相对靠海的地方, 而具浮性繁殖体的非胎生红树则分布在更靠陆缘 (Ye et al., 2004 b)。红树植物的生根和固定于底泥的阶段为主动散布阶段, 陆缘红树植物繁殖体的根萌速度慢 (Clarke & Myerscough 1993)。分布在较高潮位的假红树要花 5~7 d 生根, 而前滩的大红树和皮利西木则分别需要 11~15 d (Rabinowitz 1978)。从这些结果看, 红树的分带并不与萌根时间显著相关, 即根的生长不能完全解释红树植物的分带。

2.3 繁殖体能量积累

通过海南东寨港 5 种红树植物的数据分析表明, 繁殖体能量积累 (从花到成熟繁殖体单位质量的能量增加值) 与其在潮间带的分布存在明显的关系 (表 1)。花到胚轴热值差从小到大依次是角果木 (*Ceripps tagal*)、木榄、海莲 (*Bruguiera sexangula*)、秋茄、桐花树 (*Aegiceras comiculatum*)。而它们依次从陆向海分布。这说明繁殖体能量积累多的物种在

表 1 海南东寨港 5 种红树植物的分带与繁殖体能量积累
 Tab 1 Zonation and Propagule energy accumulation of 5 mangrove species in Dongzhai Harbor, Hainan

树种	分布滩面	花热值 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$)	胚轴热值 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$)	繁殖体 能量积累 ($\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$)
桐花树	前滩	20.432	16.827	3.596
秋茄	中前滩	20.281	17.918	2.363
海莲	中滩	19.595	17.270	2.325
木榄	中后滩	19.214	17.115	2.099
角果木	后滩	20.381	19.792	0.589

热值数据源于林鹏等 (2000)。

母体上就变得更加成熟, 从而更加适应前滩的不良环境。然而, 由于数据还不够充分, 繁殖体能量积累与其他红树植物分带的关系还需进一步证实。

2.4 幼苗解剖和生理学特征

幼苗在形态解剖和生理上对盐度和淹水的耐受能力是影响红树分带的重要因素。与成年树木不同, 红树植物幼苗阶段并未形成通气根来适应还原性底质条件, 但它们对淹水有一种解剖上的适应: 增加根系孔隙度和减少呼吸组织的体积 (Youssef & Saenger, 1996)。根直径的增大可增加孔隙度、减少氧损失并进而促进氧向根系的扩散。定植于底泥后个体较大的幼苗, 因根直径较大具更大根孔隙度, 对淹水的耐受性强, 更可能分布于前滩的位置 (Macnae, 1968)。植物的地下部/地上部生物量比值随环境变化而变化, 且这种变化是很多植物对胁迫的适应特点, 生物量从根向茎的移动是耐水渍红树植物对水渍时间延长的一种适应性反应, 相对减少的根生物量无疑将减少对根组织的氧需求、缩短向根茎的氧扩散路径、减少根围氧化的氧需求量, 这样更有利于在前滩生长。尽管如此, Clarke 和 Myerscough (1993) 认为, 幼苗特性并不能解释红树植物的分带。郑松发等 (1991) 对 5 种红树植物的 7 个指标进行了耐氧性分析, 发现耐氧性由强到弱依次是杯萼海桑 (*S. alba*) > 海桑 > 红树 > 木榄 > 海莲, 而这几种红树的天然分布由海到陆依次是杯萼海桑、海桑、红树、木榄和海莲。这是因为越接近海水前沿, 淹水高度越高, 淹水时间就越长, 这就需要植物有更强的耐淹能力。对红树植物木质部和树皮的解剖学特征的研究也发现类似规律 (Laura et al., 2001)。

3 影响红树林分带的环境因素

3.1 土壤理化条件

一些研究表明, 土壤理化条件对红树林各个生长阶段都有影响, 土壤理化条件 (如盐度、氧化还原

状况、H₂S 含量) 可解释红树植物的分带 (McKee, 1995)。河口海岸生境植物的幼苗能力与盐度有关, 盐度提高导致种子吸水量减少, 从而抑制萌发和根生长, 幼苗速率减缓 (Ye et al., 2005)。Ukpong (1991) 对多种红树植物研究发现, 各种红树都有最佳的盐度范围。内滩地区土壤盐度比较高, 适合耐盐的白骨壤和海漆, 不耐盐的红茄冬则分布在靠海的中前滩 (Amarasinghe & Balasubramanian, 1992)。但对孟加拉国红树林的研究表明, 土壤环境因素包括盐度、土壤机械组成等均不能解释红树植物的分带现象 (Ellison et al., 2000)。这种解释上的矛盾可能是因为很多土壤理化因素如氧化还原状况、H₂S 含量等受植被影响极大, 同一林地不同植物种类下的土壤参数虽然不同, 但这可能是植被改变了土壤 (Ferreira et al., 2007) 而不是土壤影响植被分布。不同红树植物繁殖体的萌发速度对淹水时间延长和水位升高的反应不同, 从而也可能影响到红树林的分带 (Ye et al., 2004a)。

3.2 生物因素

动物啃食是研究最多的影响红树分带的生物因素, 因为啃食红树植物繁殖体的动物也表现出分带现象, 其中蟹类对繁殖体的啃食是主要方面 (Smith, 1987)。对 3 种红树植物的研究表明, 蟹类啃食明显影响繁殖体的生存能力, 对亮叶白骨壤的啃食较高, 这是因为白骨壤繁殖体较小而容易拖入蟹类洞穴, 且营养物质含量高、化学防御物质如单宁酸含量低; 但蟹类啃食并不能解释大红树和假红树的空间分布 (McKee, 1995)。在澳大利亚北部红树林的研究表明, 蟹类对角果木的消费巨大, 但这并非影响其分布的唯一因素 (McGuinness, 1997)。前滩植食性蟹类个体大且数量丰富, 繁殖体被啃食率最高, 因此大红树占优势; 中滩植食性蟹类数量丰富但个体小, 繁殖体较少被啃食 (Lindquist & Carroll, 2004)。然而, 蟹类对木果楝 (*Xylocarpus granatum*) 的啃食并不影响其分布 (Allen et al., 2003)。在哥斯达黎加的研究表明, 蟹类对红树植物种子和幼苗的啃食也未显示对任何种类的偏好, 树种的密度差异由蟹类啃食压力引起, 而种类组成不同则通过种子数量来逃避掠食 (Lindquist & Carroll, 2004)。因此, 蟹类确实对红树植物繁殖体和幼苗造成了一定的损害, 但这种损害是否决定其分带还不确定。蟹类是否影响红树植物分带, 取决于红树植物的繁殖体特征 (如大小、营养物质含量、化学防御物质含量) 以及蟹类的分布和食性。

植物种间竞争作用也可能是影响分带的原因,但对于这一因素却很少见到实验研究报道。用秋茄、木榄各器官浸出液对木榄胚轴进行的室内栽培试验表明,木榄母树对木榄胚轴萌根发芽的影响主要表现为促进作用,秋茄枝浸出液可使木榄胚轴不能萌根(莫竹承和范航清,2001)。对比光滩和有藻类分布的白骨壤幼苗的密度,发现幼苗和大型藻存在竞争关系,有藻类覆盖的光滩白骨壤幼苗的密度较低,可能影响白骨壤的分布(Clark & Myerscough 1993)。Bun等(1991)研究了野外红树植物物种的共存关系,而国内无相关的详细资料。

4 结 语

对于红树林分带提出的假说很多,主要有生理适应、“潮汐分带”、动物啃食、种间竞争等等,但均不能完全解释分带的原因。这说明对红树林分带的影响因素多种多样,不可能用一个或几个因素就把全部的分带解释清楚。但是从文献中发现,大部分作者都认为有一个或几个因素是影响其所研究区域红树林分带的主要因素。研究红树林分带首先应该有确切的研究地区,然后对这一地区红树林分带进行定量统计分析,再对影响红树林分带的自身和环境因素进行综合分析,最后才能确定哪种因素是影响分带的主要因素。分带因素的确定,对科学地进行红树林人工恢复具有重大的指导意义。

参考文献

- 林 鹏. 1984 红树林. 北京: 海洋出版社.
 林 鹏, 吴世军, 林益明. 2000 红树植物繁殖体发育过程的能量变化. 海洋科学, 24(9): 46-48
 莫竹承, 范航清. 2001 木榄和秋茄的种间化感作用研究. 广西科学, 8(1): 61-62
 叶 勇, 翁 劲, 卢昌义, 等. 2006 红树林生物多样性恢复. 生态学报, 26(4): 1243-1250
 郑德璋, 廖宝文, 郑松发, 等. 1999 红树林造林经营技术及护岸效益 // 郑德璋等. 红树林主要树种造林与经营技术研究. 北京: 科学出版社.
 郑德璋, 廖宝文, 郑松发, 等. 1995 海南岛清澜港红树树种适应生境能力与水平分布. 林业科学研究, 8(1): 67-72
 郑松发, 郑德璋, 廖宝文. 1991 红树植物对缺氧生境适应能力的数量化研究. 林业科学研究, 4(2): 153-159
 Amarasinghe MD, Balasubramanian S. 1992 Structural properties of two types of mangrove sands on the northwestern coast of Sri Lanka. Hydrobiologia 247: 17-20
 Allen JA, Krauss KW, Hauff RD. 2003 Factors limiting the intertidal distribution of the mangrove species *Xylocarpus granatum*. Oecologia 135: 110-121
 Bunt JS. 1996 Mangrove zonation: An examination of data from seventeen riverine estuaries in tropical Australia. Annals of Botany 78: 333-341.
 Bunt JS, Williams WT, Clay HJ. 1991 Mangrove sequencing: Analysis of zonation in a complete river system. Marine Ecology Progress Series 74: 289-294

- Chapman VJ. 1944 The Cambridge University expedition to Jamaica Part I. A study of the botanical processes concerned in the development of the Jamaican shore line. Botanical Journal of the Linnean Society 52: 407-447
 Clarke PJ, Kerrigan RA, Westphal CJ. 2001 Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: Do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? Journal of Ecology 89: 648-659
 Clarke PJ, Myerscough PJ. 1993 The intertidal distribution of the grey mangrove (*Avicennia marina*) in southeastern Australia: The effects of physical conditions, interspecific competition and predation on propagule establishment and survival. Australian Journal of Ecology 18: 307-315
 Dale MRJ. 1999 Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology. Cambridge, UK: Cambridge University Press
 Ellison AM, Mukherjee BB, Karim A. 2000 Testing patterns of zonation in mangroves: Scale dependence and environmental correlates in the Sundarbans of Bangladesh. Journal of Ecology 88: 813-824
 Ferreira TC, Vidal-Torrado P, Otero XL, et al. 2007 Are mangrove forest substrates sediments or soils? A case study in southeastern Brazil. Catena 70: 79-91
 Jimenez JA, Sauter K. 1991 Structure and dynamics of mangrove forests along a flooding gradient. Estuaries 14: 49-56
 Laura YE, Teresa T, Lauro IM. 2001 Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. Trees: Structure and Function 15: 91-97
 Lindquist ES, Carroll CR. 2004 Differential seed and seedling predation by crabs: Impacts on tropical coastal forest composition. Oecologia 141: 661-671
 Macnae W. 1968 A general account of fauna and flora of mangrove swamps and forests in the Indo-West Pacific region. Advances in Marine Biology 6: 73-270
 McGuinness KA. 1997 Dispersal, establishment and survival of *Ceriops tagal* propagules in a north Australian mangrove forest. Oecologia 109: 80-87
 McKee KL. 1995 Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: Effects of establishment ability and physiological factors. Oecologia 101: 448-460
 Rabenold D. 1978 Dispersal properties of mangrove propagules. Biotropica 10: 47-57.
 Smith TJ III. 1987 Seed predation in relation to tree domination and distribution in mangrove forests. Ecology 68: 266-273
 Ukpong IE. 1991 The performance and distribution of species along soil salinity gradients of mangrove swamps in southeastern Nigeria. Vegetatio 95: 67-68
 Watson JG. 1928 Mangrove forests of the Malay Peninsula. Malay Forest Records 6: 1-275
 Ye Y, Lu CY, Tam NFY, et al. 2004a Does sea level rise influence propagule establishment, early growth and physiology of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*? Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 306: 197-215
 Ye Y, Lu CY, Wong YS, et al. 2004b Diaspore traits and intertidal zonation of non viviparous mangrove species. Acta Botanica Sinica 46: 896-906
 Ye Y, Tam NFY, Lu CY, et al. 2005 Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt secreting mangrove species. Aquatic Botany 83: 193-205
 Youssef T, Saenger P. 1996 Anatomical adaptive strategies and rhizosphere oxidation in mangrove seedlings. Australian Journal of Botany 44: 297-313

作者简介 叶 勇, 男, 1969年生, 博士, 教授. 主要从事红树林生态学研究. E-mail: yeyong@xnu.edu.cn
 责任编辑 王 伟