



中国红树植物生态解剖学研究综述

A review on ecological anatomy research of mangrove in China

李元跃^{1,2}, 林 鹏^{1,2}

(1. 厦门大学 生命科学学院, 福建 厦门 361005; 2. 厦门大学 湿地与生态工程研究中心, 福建 厦门 361005)

中图分类号: Q94

文献标识码: A

文章标号: 1000-3096(2006)04-0069-05

植物与其生长的环境是一个整体, 环境对植物的生长作用影响了形态构成, 使植物形成了适应环境的形态结构, 研究植物结构与生态环境关系的学科就称为“植物生态解剖学”, 它既是植物解剖学的分支学科, 也是植物解剖学与生态学的交叉学科。随着环境问题的日益突出, 这一学科有了较快的发展, 近些年来, 人们从植物个体、组织、细胞、亚细胞水平各个层次上来研究植物与生态环境或生态因子之间的关系, 以及利用形态解剖学指标来指示、评价环境质量^[1]。

红树林是指热带海岸潮间带的木本植物群落。对红树林的研究具有多方面的意义, 其中最主要的是维护海岸生态平衡的特殊生态系统以及林鹏^[2]提出的“三高理论”, 即高生产率、高归还率、高分解。红树林是热带河口海湾生态系统重要的第一性生产量的贡献者, 它的生产量的形成和变化具有独特的生态学规律, 也间接影响到河口海湾水产业和渔业的正常发展。红树植物是专指生长在红树林中的木本植物, 是红树林群落中的重要物种, 因此, 红树植物的研究对于沿海海岸的防风固堤、渔业发展、湿地保护等具有重要的作用。

根据林鹏^[3]的研究, 中国红树植物在海南、广西、广东、福建、台湾五省有自然分布, 浙江省引种一种秋茄成功。红树植物的种类除海南岛有较多外, 各省(区)随纬度提高而种类逐渐减少, 具体分布见表1^[4]。

近年来, 对中国红树植物的研究主要集中在能流物流、生理生态学、污染生态学、物种多样性、分子多样性等几方面, 而在红树植物的形态解剖学以及生态解剖学的研究较少。作者试图对近些年来对中国红树植物的生态解剖学的研究情况做一些简要的介绍。

1 红树植物形态结构的研究

国内外对红树植物形态解剖学方面研究得较

少, 叶庆华等^[5]对桐花树叶片的盐腺系统进行了研究, 结果表明: 盐腺系统 5 个部分, 从叶肉向叶表排列是: 收集细胞、基细胞、分泌细胞、收集室、盐腺盖。林鹏^[2]对我国红树植物根、茎、叶等营养器官的结构及其对生境的适应性作了概括性讨论。研究表明: (1) 红树植物根生长在含有高水分、高盐分、缺乏氧气而含有大量还原性物质的土壤中, 经过长期的自然选择, 形成了各种各样的适应性结构。其中主要包括具有复杂结构的周皮, 含发达通气组织的皮层以及适应特殊生境的各种异常次生构造。(2) 红树植物为多年生植物, 具有木质化的茎。茎常具有发达的周皮, 它包括木栓层、木栓形成层和栓内层三部分。红树植物茎皮层中的显著特征就是皮层薄壁细胞通常排列疏松, 通气组织发达。许多红树植物的皮层还有一些异常结构, 常见的有皮层维管束与皮层木栓腔; 各种红树植物的树皮中都含有丰富的单宁。红树植物生长在高盐度的环境中, 茎一般生长缓慢, 次生木质部材质坚硬。表现在次生木质部导管排列为单管孔或复管孔, 管孔直径略小但数量偏多。导管分子穿孔板甚斜, 具有数量少或厚的横条。导管间的纹孔梯状排列; 导管与木射线间的纹孔大多一侧开口, 在木射线一边的纹孔大, 呈轴或斜向的椭圆形延长, 包着导管壁的 2 至数个小的圆形至卵圆形的纹孔。木射线宽且高, 木射线细胞大多含有深色树胶物和单晶体。(3) 红树植物叶总的来说表现出旱生叶的构造。一般包括表皮、下皮、叶肉组织与叶脉四部分。红树

收稿日期: 2004-08-26; 修回日期: 2005-05-18

资助项目: 国家自然科学基金资助项目(40276028); 教育部博士点基金资助项目(20030384007)

作者简介: 李元跃(1968), 男, 福建漳州人, 讲师, 博士研究生, 主要研究方向为植物生态学, 电话: 0592-2192658, E-mail: yuanyueli@163.com

表 1 中国红树植物的种类及其分布

科 名	种 名	分 布							
		海 南	香 港	澳 门	广 东	广 西	台 湾	福 建	浙 江
卤蕨科	1. 卤蕨(<i>Acrostichum aureum</i>)	+	+	+	+	+	+	+	
(Acrostichaceae)	2. 尖叶卤蕨(<i>A. speciosum</i>)	+			+	+			
红树科	3. 柱果木榄(<i>Bruguiera cylindrica</i>)	+							
(Rhizophoraceae)	4. 木榄(<i>B. gymnorrhiza</i>)	+	+		+	+	+	+	
	5. 海莲(<i>B. sexangula</i>)	+							
	6. 尖瓣海莲(<i>B. s. var. rhynchoptala</i>)	+							
	7. 角果木(<i>Ceriops tagal</i>)	+	+		+	+	+		
	8. 秋茄(<i>Kandelia candel</i>)	+	+	+	+	+	+	+	+
	9. 红树(<i>Rhizophora apiculata</i>)	+							
	10. 红海榄(<i>R. stylosa</i>)	+	+		+	+	+	+	
爵床科	11. 小老鼠簕(<i>Canthus ebracteatus</i>)	+			+				
(Acanthaceae)	12. 老鼠簕(<i>A. ilicifolius</i>)	+	+	+	+	+	+	+	
使君子科	13. 厦门老鼠簕(<i>A. xiamenensis</i>)							+	
(Combretaceae)	14. 红榄李(<i>Lumnitzera littorea</i>)	+							
大戟科	15. 榄李(<i>L. racemosa</i>)	+	+		+	+	+		
(Euphorbiaceae)	16. 海漆(<i>Excoecaria agallocha</i>)	+	+		+	+	+	+	
楝科	17. 木果楝(<i>Xylocarpus granatum</i>)	+							
(Meliaceae)									
紫金牛科	18. 桐花树(<i>Aegiceras corniculatum</i>)	+	+	+	+	+	+	+	
(Myrsinaceae)									
棕榈科	19. 水椰(<i>Nypa fruticans</i>)	+							
(Palmaeae)									
茜草科	20. 瓶花木(<i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>)	+							
(Rubiaceae)									
海桑科	21. 杯萼海桑(<i>Sonneratia alba</i>)	+							
(Sonneratiaceae)									
	22. 海桑(<i>S. caseolaris</i>)	+							
	23. 海南海桑(<i>S. hainanensis</i>)	+							
	24. 大叶海桑(<i>S. ovata</i>)	+							
	25. 拟海桑(<i>S. paracaseolaris</i>)	+							
梧桐科	26. 无瓣海桑(<i>S. apetala</i>)	+			+			+	
(Sterculiaceae)	27. 银叶树(<i>Hemitelia littoralis</i>)	+			+				
马鞭草科	28. 白骨壤(<i>Avicennia marina</i>)	+	+	+	+	+	+	+	
(Verbenaceae)									
合 计		27	10	5	14	11	10	11	1

注: 作者 1997 年到中国台湾省考察鉴定结果, 原台湾定的红茄苳, 台湾称五梨蛟(*R. mucronata*) 应改为红海榄(*R. stylosa*), 海峡两岸同属一个种; 无瓣海桑已引种成功

植物叶表皮上具有的显著特征之一是表皮细胞外平周壁上有厚的连续分布的角质层。角质层的存在有助于减少叶内水分的散失。表皮上还有气孔器的结构;一些红树植物适应海滩盐渍环境,在叶表皮上还分化了各种各样的排水、泌盐的分泌结构,其中的一种重要分泌结构就是盐腺,它可以排出体内过剩盐分。下皮是红树植物与陆生植物叶的另一显著差别的结构。下皮是表皮层细胞通过平周分裂向内侧产生的细胞形成的,下皮的细胞通常较大,且一般为薄壁细胞,细胞内含有大量的水分,因而下皮的主要功能就是贮水作用。红树植物的叶肉组织具有栅栏组织和海绵组织的分化。红树植物叶脉的脉鞘通常是由数个直径大、长度短的管胞分子组成。此外,大多数红树植物的叶中具有一般植物罕见的两种特殊结构:木栓瘤及皮孔排水器。黄桂玲和黄庆昌^[6~8]对中国 10 科 13 属 16 种红树植物的叶、根、茎的形态结构进行了描述,这些植物的主要特征有: (1) 叶: 角质层通常较厚,气孔一般仅分布于下表皮;大多数植物的叶具有木栓层产生的木栓瘤及皮孔排水器;贮水组织特别发达;普遍具有各种各样的分泌结构;脉梢的管胞通常由数个直径大而短的管状分子组成。(2) 根: 在木栓形成前有 1 至多层外皮;木栓细胞壁薄,有的栓内层分化出石细胞,有的木栓细胞呈马蹄形增厚;气生根皮孔大得多;支柱根机械组织发达;根的导管直径大,数量多,常含侵填体;多数根不具凯氏带加厚的内皮层。(3) 茎: 树皮富含单宁;周皮组成多样;皮层排列疏松;具各种各样的异常次生结构;机械组织发达;多数红树树干基部具大型密集的皮肤孔。

表 2 中国红树植物耐寒性等级序列

等级	最低月均温度 (℃)	地域	种类
I	8~ 10	闽东北沿海的福鼎至莆田之间	秋茄
II	10~ 12	闽中沿海的莆田至厦门之间	桐花树、白骨壤、老鼠簕、黄槿(半红树)
III	12~ 14	厦门以南至汕头沿海,台湾北部	
IV	14~ 16	广西沿海和广东汕头以南(不包括雷州半岛南端)	木榄、海漆、厦门老鼠簕 红海榄、角果木、榄李、杨叶肖槿和海 芒果(半红树植物)
V	16~ 18		
VI	18~ 20	广东雷州半岛南端,海南岛北部(包括东寨港)	海莲、尖瓣海莲、小花老鼠簕、银叶树、玉蕊
VII	20~ 22	海南岛东岸(包括清澜港)和西岸,台湾岛西南海岸 海南岛东南岸端(包括三亚、陵水)及热带珊瑚岛(包括西沙群岛,台湾岛以南海域小岛)	海桑、大叶海桑、海南海桑、瓶花木、红树 红榄李、水芫花(半红树植物,仅分布于岛礁、 海岸或珊瑚岛)

2 生态因子对中国红树植物形态结构的影响

2.1 光因子

光因子对植物的结构和形态建成有重要影响,这在其他植物研究上有许多报道,比如 Osborn 和 Taylor^[9]通过颤毛栎(*Quercus velutina*)的形态结构、角质膜的显微及亚显微结构观察,总结出向阳叶和遮阴叶的特征,指出向阳叶比起遮阴叶来,叶片较小,叶缘浅裂较深,气孔多,叶肉厚,角质膜较厚。光因子对红树植物形态结构影响的研究较少,集中表现在光因子对红树植物光合作用和蒸腾作用的影响。林鹏^[10]和雷泽湘^[11]等对红海榄和秋茄的蒸腾作用与生态因子的关系进行了研究,结果表明:蒸腾作用的变化在不同天气条件下都与光照强弱有关,光照越强,其蒸腾强度也越大。杨盛昌等^[12]等研究了红树植物对光环境的光合适应,研究结果表明,阳叶较阴叶有更大的光合能力或净光合生产。

2.2 温度因子

温度关系着红树植物的生长发育。林鹏^[3]研究了红树植物种类分布与温度的关系,指出随纬度升高而温度下降是影响红树植物分布和生长的主要因子。在不受人类干扰的自然分布区,随纬度升高,温度下降,红树植物种类减少,生产力下降。并根据中国红树林区内最低月均气温的变化,划分出中国红树植物耐寒性等级序列。详见表 2^[13]。



根据该序列,中国耐寒性最强的红树植物是秋茄,自然分布纬度最高,达到福建福鼎,最低月均温度为 8.4°C 。秋茄等耐寒性强的红树植物,在低纬度炎热地区同样有分布,但生长并不高,受优势种排挤,而多呈零星分布而不成纯林。因此,红树植物的分布广度取决于其耐寒性,越耐寒的种类,其自然分布范围越大,即其纬度跨度越大。

在抗寒性方面,杨盛昌等^[14]对龙海浮宫红树植物树冠不同部位叶片的抗寒力进行了比较研究,结果表明:上层叶片接受的光辐射多,叶片革质化程度高,同时光合作用强,光合产物累计较多,因此抗寒力较强;内部叶片接受的光辐射少,叶片革质化程度低,同时光合作用弱,光合产物累计少,因此抗寒力较弱。李银鹏等^[15]通过秋茄幼苗对低温的反应研究指出,秋茄苗在低温胁迫时总叶绿素含量不断下降。

林益明等^[16]对秋茄次生木质部生态解剖学的比较研究表明:随着纬度的升高,温度下降,秋茄各分布区导管分子长度和导管直径呈现下降的趋势,穿孔板横隔的数目也随温度的下降而减少,射线分布频率随温度的下降而减少。

2.3 盐因子

红树植物是一类生活在周期性遭受海水浸淹的潮间带环境的植物类型,因此其生理特征和形态结构受盐度的影响较大。关于这一方面的研究也较多。

林鹏^[3]研究了土壤盐度对桐花树叶片形态结构的影响,结果表明:(1)叶面上单位面积的气孔数随土壤盐度提高而减少;(2)角质层厚度随土壤盐度的提高而增厚;(3)栅栏组织随土壤盐度的提高而增厚;(4)海绵组织随土壤盐度的提高而细胞间隙加大;(5)叶片厚度随土壤盐度的提高而加厚。叶庆华等^[17,18]有关海滩盐度对秋茄和桐花树叶肉细胞超微结构影响的研究表明:生长在高盐度海滩的比生长在低盐度海滩的叶肉细胞的质膜皱缩厉害;细胞膜与细胞壁之间的间隙增大;叶绿体的基粒和基粒片层都显著膨胀,基粒与基粒片层之间的界限模糊,以至好象没有基粒;同时它们的线粒体的脊结构也更不清楚。

在盐度对红树植物生长的影响的研究中,郑文教等^[19,20]在盐度对秋茄和海莲幼苗的生长影响研究表明:低盐度对红树植物高度生长以及对根、茎、叶和总生物量具有正刺激效应;高盐度起抑制作用,随着盐度的提高,幼苗生长量降低,叶片变小,叶片叶绿素含量随盐度提高而提高,相反的叶片可溶性糖含量则降低。

林益明等^[16]对秋茄次生木质部生态解剖学的比

较研究表明:盐度高造成秋茄低导管分布频率、低单管孔率、低双管率。邓传远^[21]通过对红海榄和海桑木材的解剖证明,在研究的土壤盐度范围内,导管密度和管孔直径没有显著影响,但随盐度增大,导管的聚合度增大,单孔率下降。

2.4 污染物

由于工业发展,环境污染问题已日益严重,许多污染物对植物的形态结构产生了不同程度的影响,引起了植物学家的关注。在中国有关红树植物污染的研究目前主要有以下几个方面^[2]:(1)红树植物对重金属污染物的吸收与抗性;(2)红树植物对有机农药的吸收、累计及抗性研究;(3)红树植物对油污染的生物监测作用;(4)城市污水对红树植物的生态生理特性影响等。污染物对红树植物形态结构的影响的研究则是空白。因此,这一方面内容可成为今后红树植物污染生态学研究的新课题。

总的来看,虽然中国红树植物的研究已在多方面取得良好的成果,但在红树植物生态解剖学的研究还是远远不够。红树植物生态解剖学作为红树植物解剖学与生态学的交叉学科,承担着各种红树植物的形态结构的研究以及各生态因子对红树植物形态结构影响的研究,为各种红树植物的分类、生境、系统进化地位、移栽以及湿地保护等方面提供重要的依据。因此红树植物生态解剖学可作为红树植物研究中新的重要领域之一。建议从以下几方面加以研究:(1)在显微和亚显微水平上研究各种红树植物的形态结构;(2)单主导生态因子对红树植物形态建成的影响;(3)在显微和亚显微水平上定量研究生态因子对红树植物形态结构变化的影响;(4)利用红树植物形态结构指标指示环境质量和变化;(5)应用陆生红树科种类的形态解剖的变化,研究陆海植物进化的规律。

参考文献:

- [1] 王勋陵.植物生态解剖学研究进展[J].植物学通报,1993,10(增刊):1-10.
- [2] 林鹏.中国红树林生态系[M].北京:科学出版社,1997.1-108.
- [3] 林鹏.红树林[M].北京:海洋出版社,1984.1-48.
- [4] 林鹏.中国红树林研究进展[J].厦门大学学报(自然科学版),2001,40(2):592-603.
- [5] 叶庆华,章葭,林鹏.福建九龙江口桐花树叶片的盐腺系统[J].台湾海峡,1998,7(3):264-267.
- [6] 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,1989,1:100-105.
- [7] 黄桂玲,黄庆昌.中国红树植物的营养器官结构与生态

- 适应 II [J]. 中山大学学报(自然科学版), 1990, **29** (2): 94-101.
- [8] 黄桂玲, 黄庆昌. 中国红树植物的营养器官结构与生态适应 III. 茎 [J]. 植物学通报, 1991, **8** (3): 41-44.
- [9] Osborn J M, Taylor T N. Morphological and ultrastructural studies of plant cuticular membranes. I. Sun and shade leaves of *Quercus velutina* (Fagaceae) [J]. **Bot Gaz**, 1990, **151** (4): 465-476.
- [10] 林鹏, 陈荣华, 雷泽湘. 红海榄红树林的蒸腾作用与生态因子的关系 [J]. 华南植物学报, 1992, **1**: 101-106.
- [11] 雷泽湘, 林鹏. 秋茄蒸腾作用日变化及其与生态因子的相关分析 [J]. 湖北农学院学报, 1998, **18** (3): 204-208.
- [12] 杨盛昌, 林鹏, 中须贺荣雄. 红树林的光合作用 [J]. 植物学通报, 1996, **13** (增刊): 33-38.
- [13] 林鹏, 傅勤. 中国红树林环境生态及经济利用 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1995. 40-43.
- [14] 杨盛昌, 林鹏. 红树植物秋茄幼苗抗低温特性的初步研究 [A]. 林鹏. 红树林研究论文集, 第四集 [C]. 厦门: 厦门大学出版社, 2000. 80-86.
- [15] 李银鹏, 林鹏, 杨盛昌. 秋茄幼苗对低温的反应及钙的效应 [J]. 台湾海峡, 1998, **17** (3): 324-329.
- [16] 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]. 台湾海峡, 1998, **17** (2): 219-223.
- [17] 叶庆华, 林鹏. 海滩盐度对两种红树叶肉细胞超微结构影响的研究 [A]. 范航清, 梁仕楚. 中国红树林研究与管理 [C]. 北京: 科学出版社, 1995. 65-70.
- [18] 叶庆华, 林鹏. 两种盐度下桐花树叶肉细胞结构变化 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1995, **34** (1): 104-108.
- [19] 郑文教, 林鹏. 盐度对秋茄幼苗的生长和水分代谢的效应 [J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1990, **29** (5): 575-579.
- [20] 郑文教, 林鹏. 盐度对红树植物海莲幼苗的生长和某些生理生态特征的影响 [J]. 应用生态学报, 1992, **3** (1): 9-14.
- [21] 邓传远. 几种红树植物的木材解剖学研究 [D]. 厦门大学, 博士论文, 2001, 73-85.