

红树胎生现象及其对潮间带生境适应性研究进展

闫中正，王文卿^{*}，黄伟滨

(厦门大学生命科学学院, 厦门大学湿地与生态工程研究中心, 厦门 361005)

摘要:热带亚热带海岸潮间带的高盐、淹水、土壤缺氧和潮水冲击等不良环境因子导致了红树植物在形态、生理和生态方面的特异性,尤其是其独特的胎生现象。从红树植物胎生繁殖体在母体的发育过程和繁殖体落地后对潮间带生境的适应两个角度探讨了红树植物胎生现象的适应意义。红树植物的胎生现象是对潮间带盐胁迫、淹水、土壤缺氧和潮水冲击等综合生境的适应,而不是单独其中一种胁迫因子的适应。红树植物胎生繁殖体在母体的发育过程中通过能量积累、渗透调节、形态完善等过程为掉落以后适应潮间生境做准备,掉落的胎生繁殖体依靠从母体获得的能量和营养克服潮间带的盐胁迫、淹水、土壤缺氧和潮水冲击等多重胁迫。红树植物胎生繁殖体落地后的能量收支平衡是决定繁殖体定居成功与否的关键,而胎生现象的意义正是通过胎生繁殖体在母体发育过程中积累足够的能量和营养来适应潮间带生境。红树植物胎生繁殖体落地后苗木在潮间带滩涂的生长发育过程中存在一个能量“阈限”,能阈的高低决定于潮间带生境的恶劣程度,而突破能阈能力决定于胎生繁殖体所携带的能量与营养的数量。这为红树林湿地恢复提供了理论基础,但还需要更多的证据来支持该理论。

关键词:红树林;胎生现象;能量;适应

Development of the viviparous hypocotyl of mangrove and its adaptation to inter-tidal habitats :A review

YAN Zhong-Zheng, WANG Wen-Qing, HUANG Wei-Bin (School of Life Sciences, Xiamen University, Research Centre for Wetland & Ecological Engineering, Xiamen 361005, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(10): 2317~2323.

Abstract: Mangroves are a diverse group of predominantly tropical trees and shrubs growing in the marine intertidal zone where conditions are usually harsh, restrictive and dynamic. The peculiarities of the mangrove intertidal habitat causes the peculiarity of its structure, physiology and ecology. The vivipary of mangroves is one particular feature which is the result of long-term adaptation to the inter-tidal environment. The adaptive significance of vivipary to mangrove plants was reviewed from two aspects: propagule development while still attached on the maternal plants and adaptation to inter-tidal environments of propagules after release. Vivipary in mangrove plants is an adaptation to the integrated stresses of salt, waterlogging and tide, but not any single stress. During the development of viviparous propagules while still attached to maternal plants, they accumulate energy, nutrients and osmotica and perfect their structure, adaptating them to the intertidal environment after release. The viviparous propagules depend on the energy and nutrients accumulated from maternal plants to cope with salt and waterlogging stresses. The success or not of the ecesis of viviparous propagules depends on the balance of energy income and expenditure. The significance of vivipary in mangrove plants is to accumulate enough energy and nutrients to cope with the intertidal environment. A “threshold” hypothesis is put forward in this paper. According to this hypothesis, there is a threshold of energy during growth and development of the viviparous propagules in the intertidal environment. The height of the threshold depends on the degree of environmental stress, such as water salinity, waterlogging duration and photosynthetic illumination. The ability to climb above the threshold depends on storing sufficient quantity of energy and nutrients in

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30200031)

收稿日期:2004-01-24; **修订日期:**2004-04-05

作者简介:闫中正(1978~),男,河南南阳人,硕士生,主要从事红树植物生理生态学研究。E-mail:nytv@sohu.com

*** 通讯作者** Author for correspondence. E-mail:wenqing2001@hotmail.com

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 30200031)

Received date: 2004-01-24; **Accepted date:** 2004-04-05

Biography: YAN Zhong-Zheng, Master candidate, mainly engaged in mangrove ecophysiology. E-mail:nytv@sohu.com

viviparous propagules. This threshold hypothesis calls for more direct evidence.

Key words: mangrove; vivipary; energy; adaptation

文章编号:1000-0933(2004)10-2317-07 中图分类号:Q142.9,Q178,X173 文献标识码:A

有花植物的胎生现象(vivipary)是指种子成熟后不经过休眠或只有短暂休眠直接在母体上萌发的现象^[1]。胎生现象绝大多数发生于潮间带植物,而最为著名的就是红树植物和海草^[1,2]。红树植物最突出的外部特征是其胎生现象^[3]。红树植物的胎生现象可分为两种:即显胎生(vivipary)和隐胎生(cryptovivipary),前者的胚轴伸出果皮之外逐渐长成一个柱状的幼苗,因此,此类植物的繁殖体不是果实,也不是种子,而是幼苗本身,通常称作胚轴,红树科的红树属(*Rhizophora*)、秋茄属(*Kandelia*)、木榄属(*Bruguiera*)和角果木属(*Ceriops*)属于这一类;后者的胚轴并不伸出果皮而为果皮所包被,如桐花树属(*Aegiceras*)、海榄雌属(*Avicennia*)、皮利西属(*Pelliciera*)和阿吉木属(*Aegialitis*)属于隐胎生^[4,5]。

高盐、淹水、波浪冲击及繁殖体需要随海流的长距离散布等不利环境条件,使得红树植物幼苗发育阶段显得尤为关键^[6]。为什么胎生现象与红树植物如此紧密相关,从1958年金杰里和方亦雄^[7]首次从抗盐角度对胎生现象的生理学意义进行研究以来,许多学者进行了大量的研究,但至今还没有找到比较合理的解释^[4,8]。目前被广泛认可观点是胎生现象对红树植物适应于潮间带环境具有重要意义^[4]。但是,胎生现象是通过何种方式来适应潮间带生境,是与盐胁迫和海水浸淹这两种胁迫的一种有关,还是两者兼而有之?这些问题都还没有明确的答案。

目前对红树植物胎生现象适应意义的研究多集中于胎生繁殖体在母树上发育的过程,而对胎生繁殖体脱离母体后的过程的研究相应比较薄弱^[5,8]。而当前国内红树林造林多采取胚轴直接插植的方式^[9]。在潮间带多重胁迫因子的作用下,造林的成活率较低,一般不高于50%,许多地方甚至不到20%^[10]。因此有必要加强对红树植物胎生繁殖体对潮间带生境适应性的研究,这不仅有利于加深对红树植物胎生现象的理论认识,而且对有利于指导红树林恢复造林。本文从胎生繁殖体在母树上的发育和它掉落环境因子对其影响两方面,概述近些年的研究进展,以期会对红树林的造林恢复工作有所借鉴。

1 红树胎生繁殖体的发育和自我完善

胚轴在母树上发育的阶段就不断完善自身的一些生理和形态的特征,为从母树上跌落至滩涂逆境做准备。胚轴的这些自我的完善包括能量的积累、渗透调节、形态发展等方面。

1.1 胎生现象的发生的过程是一个能量不断积累的过程

首先胚轴发育和膨大的过程是一个从母体吸收和积累营养的过程^[4]。红树繁殖体萌发初期子叶表面的一些细胞在萌发之初即分化为传递细胞^[11],传递细胞构成了母体和胚胎之间的“脐带”,此后一段时间胚胎主要依赖于母体的营养传递而发展、壮大。林鹏等研究了红树胚轴不同发育阶段的热值的动态,不同大小的胚轴的热值的变化反映了其内部积累物质种类以及含量的变化^[12]。郑文教等对秋茄(*Kandelia candel*)、木榄(*Bruguiera gymnorrhiza*)和海莲(*Bruguiera sexangula*)的胚轴发育过程中的C、N、H含量的测定发现,随着胚轴的发育成熟,含H量升高而含N量下降的趋势,说明胚轴逐渐积累了富H寡N的物质,这也说明了胚轴不同发育阶段合成物质的变化^[13]。胚轴积累能量的过程并非是线性增加的。对美洲大红树(*Rhizophora mangle*)不同发育阶段的繁殖体的发育特征的研究发现,胚轴的各个部分在开始发育的前100d中表现出指数增长的模式,待到胚根胚轴出现后,生长速度开始放慢,在最后45d,胚轴成熟即将脱落时,生长速度更加缓慢,胚轴含水量也呈逐渐下降的趋势,这提示我们能量物质在母树上积累可能是划分为不同的阶段的^[2]。

红树胚轴发育过程中不单从母体中获取能量,胚轴具有绿色的外表,其自身的光合作用也可能对其能量的积累作出贡献^[4]。秋茄和白骨壤(*Avicennia marina*)的繁殖体会发生白化现象^[14,15]。Chen和Lin研究了正常的和缺绿的秋茄胚轴的生长情况,发现白化胚轴的干重是正常胚轴干重的一半,认为胚轴自身有一个独立于母体而积累营养的过程^[14]。值得注意的是,红树胚轴光滑的角质外皮缺乏气孔等构造,有些胚轴仅在发育的后期出现皮孔等构造,其发育过程中的光合及呼吸作用只能通过皮孔进行^[4]。

1.2 盐分平衡和渗透调节

普遍认为红树植物的胎生现象是对潮间带生境的适应^[4]。对红树植物胎生现象的研究早期多是从其渗透调节和盐分平衡的角度进行的。因为 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 等离子是红树植物体内最主要的渗透调节物质^[16],而它们又与盐胁迫密切相关,因此,跟踪胚轴发育过程中盐分(K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Cl^-)的变化成了主要研究内容。一些研究者认为红树植物的胎生现象是对潮间带高盐生境的适应^[17~19]。因为红树植物起源于淡水生境^[6,7],而胎生现象有助于红树植物的种子萌发时避开生境高盐胁迫^[17,18]。有证据表明正在母体上发育的幼苗(胚轴)体内盐含量远低于母体(枝条和叶片)^[19~21]。胚轴中的盐分含量低于子叶,而子叶中的盐分含量又显著低于花梗^[20]。红树植物胎生幼苗对盐胁迫适应能力是通过在高盐环境(母体的枝条)培育幼苗的过程中获得的,并把这一现象称为返祖现象^[21]。但是,盐生植物繁殖体盐分含量低于枝条和叶片是一种普遍现象^[22]。郑文教

等认为胚轴发育过程并不是一个盐分积累过程,而是稀盐过程,因为胚轴发育过程中盐分干重百分含量逐渐下降^[21]。胚轴体内较低的盐分含量被认为是一种保护胚胎免受盐胁迫的机制^[4, 19]。但是,也有人认为红树胎生繁殖体在母树上发育的过程,是一个从母体不断积累盐分、抗盐锻炼的过程^[7, 23]。测定了显胎生红树植物秋茄胚轴发育过程中个体盐分总量(mg/indiv.)、盐分干重含量(mg/g)、细胞汁液盐分浓度(mmol/L),发现胚轴发育过程是一个盐分积累过程,因为单个胚轴的盐分总量是逐渐增加的,而盐分干重含量反而随胚轴的发育逐渐下降,但细胞汁液的盐分浓度变化不明显,仅在胚轴发育后期(接近成熟时)略有增加^[8]。如果仅测定胚轴发育过程中盐分干重百分含量的变化,就可能得出胚轴发育过程是一个稀盐过程,仅测定胚轴个体盐分含量,就可能得出胚轴发育过程是一个盐分积累的过程,而若仅测定细胞汁液盐分浓度的变化,就会得出胚轴发育过程中盐分变化不明显的结论。造成这种现象的主要原因是胚轴发育过程是一个干物质不断积累和含水量不断下降的过程^[8]。研究了秋茄胚轴定植初期的盐分动态,发现在胚轴生根前 Na^+ 、 K^+ 、 Cl^- 等离子的含量是呈缓慢增加趋势的,但是在生根后有一个突然增加的过程^[8]。也有人认为胎生现象仅仅是胚胎发育过程中胚轴生长的结果^[24]。此外,海榄雌属植物被认为是红树植物中耐盐能力最高的^[24],但该属所有种类均是隐胎生。由此可见,红树植物胚轴发育过程中盐分含量的变化与对盐胁迫的适应之间没有直接联系^[8]。目前的研究侧重于对无机渗透调节物质的变化,而对有机渗透调节物质的研究还是薄弱环节。

1.3 形态完善和密度调整

胎生繁殖体在母树上不仅是一个不断积累能量和进行渗透调节的过程,而且还在不断完善一些幼苗的特征,使得其落地之后便是一个完善的个体,适应在潮间带的传播。繁殖体发育过程中有机成分的变化,表现出纤维素类物质增加而高能物质减少的特征,说明胚轴发育过程中消耗了一部分的高能物质,转化为纤维素等低能物质^[12]。美洲大红树等显胎生红树植物的胚轴还在皮下形成发达的通气组织,通气组织的形成不仅有利于输氧和贮氧^[26]。通气组织本身还有利于植株本身机械强度的加强,另外围绕腔隙的薄壁细胞其细胞壁常呈网状加厚,这些结构都有利于红树植物在受海浪冲击的生境里生存^[27]。另外胚轴苗自身发达的通气组织还可能作为其自身光合作用放出的氧气的储存库,由于胚轴表面缺乏气孔,又经常处于水淹的环境中,所以它本身近似一个封闭的系统,这些通气组织储存的氧气可以减轻厌氧呼吸所产生的伤害^①。这些都为胚轴掉落以后在海水上漂浮提供保证。木榄的显胎生胚轴的密度在成熟时逐渐调整的与其生境海水密度相当的水平,便于掉落以后漂浮^②。

1.4 脱落酸动态

ABA 在传统种子的休眠前干燥阶段扮演重要的角色,玉蜀黍的一些种由于种子缺乏 ABA 所以表现出不耐脱水的特点,最终产生胎生现象^[28]。在脱离母体前,种子 ABA 含量的升高防止了种子胎生现象的发生^[29]。以上研究都表明 ABA 在植物胎生发育过程中发挥举足轻重的作用。红树胎生现象中也表现出脱落酸(ABA)的合成受阻^[29~31]。Farnsworth 和 Farrant 对比研究了几种胎生红树及非胎生红树以及非胎生非红树植物的胚胎发育过程中的 ABA 含量的动态,发现红树植物的胚胎在发育过程中一直保持比非胎生非红树植物胚胎明显偏低的 ABA 含量,相比较而言,母树叶片中则明显积累较多的 ABA^[31]。胎生种子普遍表现出两点主要特征:一是种子缺少休眠或只有短暂的休眠;第二是胎生种子的胚胎不耐脱水,对干旱非常敏感^③。红树植物胎生繁殖体发育过程中,胚胎含水量下降但仍保持较高的水平^[2, 8, 31]。一般种子成熟时,其胚胎含水量严重下降,进而引起胚胎中的 ABA 的含量增加,抑制了 RNA 和蛋白质的合成,导致了种子的休眠,红树繁殖体发育成熟后几乎没有休眠而萌发,其原因可能在于其胚胎中始终保持较高的含水量有关。

2 胎生繁殖体对潮间带生境的适应

既然认为红树植物的胎生现象是其对潮间带生境的适应,那么胎生繁殖体落地后在潮间带滩涂的行为理应成为研究胎生现象适应意义的主要内容。但目前这方面的研究并不多。

2.1 盐胁迫和淹水

红树胎生繁殖体在潮间带滩涂上受到诸如盐、水淹、遮阴、生物干扰等不利因素的胁迫,其中高盐和海水浸淹双重胁迫是红树植物的胎生幼苗落地后面临的主要问题。对红树植物幼苗适应盐胁迫和海水浸淹胁迫已经进行了大量的研究,但是,很少有人将这方面的研究同胎生现象联系起来。

盐胁迫对幼苗的生长以及一些生理过程的影响影响,相关的研究已经很多^[32~36]。有关的研究都支持高盐度对红树幼苗光合速率、气孔导度、蒸腾速率、生长以及其它生理过程造成抑制的结论。几乎所有的研究都证实红树植物的生长存在高盐抑制和低盐促进的现象。但是,这些现象在许多非胎生红树植物也存在。

① Juncosa A M. Embryo and seedling development in the Rhizophoraceae. Ph. D., dissertation. Duke University, Durham. NC, 1982

② 张宜辉. 几种红树植物繁殖体发育和幼苗成长过程中的生理生态学研究. 厦门大学: 博士学位论文, 2003

③ Farnsworth M. Evolutionary and ecological and physiology of mangrove seedlings: correlates, costs, and consequences of viviparous reproduction. Ph. D. Dissertation. Harvard University, 1997

大量的造林实践表明,水淹时间成了影响红树林造林的重要的限制因子,红树林宜林临界线的确定,是红树林造林成败的关键^[37~39]。不同的潮位高低决定了自然生境中的胚轴不同的淹水深度和淹水时间,过长的淹水时间会对胚轴的定植和成活产生影响。红树幼苗在低潮位表现出较低的存活率,土壤的水渍环境导致幼苗叶片的水势以及气孔导度的降低,幼苗的过度遮阴及淹水会导致其叶片的光合效率的下降,进而对幼苗的生长造成影响^[40, 41]。红树幼苗的死亡率受季节性的淹水影响,在长期水淹条件下,种植的红树幼苗全部死亡;不同大小的红树胚轴对水淹和遮阴的反应不同,具有较小体积的胚轴对水淹和遮阴更加敏感,具有较大胚轴的假红树(*Laguncularia racemosa*)表现出较强的耐水淹能力,而隐胎生的亮叶白骨壤(*Avicennia germinans*)在全部淹没时均活不过 21d^[25]。张乔民等根据华南海岸不同气候、潮汐和红树林群落的研究,对目前国内外有关红树林生长带的内外边界(尤其是外边界)与潮汐水位的关系作了很好的总结,明确指出红树林生长带位于平均海平面以上的潮滩^[42]。上述结论对研究红树林的演替和红树林宜林地的选择具有重要的指导意义。但是,上述结论告诉人们红树林在滩涂上的大概分布情况,事实上由于不同种红树植物耐水淹能力的不同,不同物种的宜林临界线是不同的。

许多学者从生长、叶片营养物质组成、根系发育、根解剖结构、气生根内氧气浓度、水分代谢、气体代谢等角度研究了淹水对红树植物的影响^[43~50]。上述研究对阐明红树植物适应淹水的机制方面提供了很好的实验证据,但是,许多有关红树植物耐淹水的基本问题还是没有答案,尤其是在特定生境下各物种耐水淹的临界时间问题。因为上述研究所用的植物材料均为有若干叶片的幼苗,且淹水胁迫方式多为土壤表面渍水。这与滩涂实际情况不符。在野外,红树植物幼苗地上部分暴露于空气中而土壤表面被水浸淹的时间是很短的,幼苗的地上部分暴露于空气中和整个植株被海水浸淹这两个过程占用了绝大部分时间,而具体的浸淹时间则与植株在潮间带的位置有关。因此,上述研究很难给出各物种耐水淹的临界时间。

海水盐度过高和海水浸淹时间太长是导致中国红树林造林成活率低的主要原因。已有的研究集中于单因子胁迫,至于高盐和海水浸淹双重胁迫下红树植物胎生幼苗的生理生态学研究,目前研究不多,只有 Clarke 和 Hannon^[51]、Naidoo^[43]、Pezeshki 等^[44]进行了盐胁迫和海水浸淹双重胁迫对红树植物幼苗的生长和气体代谢影响的研究。此外,红树植物盐胁迫或淹水胁迫的研究重点集中于胁迫对红树植物幼苗(多为具 3~6 对叶片的幼苗)某一时间点生理生态指标的研究,缺乏从胚轴落地到成苗这一过程的动态研究。对秋茄的研究发现不同盐胁迫时间下红树植物幼苗的抗盐机制不同^[52]。

2.2 光照

红树幼苗在林隙及林阴下胚轴的自然分布密度并无太大的区别,但是林隙下的小苗的密度及其生长速度,明显高于林阴的^[53]。美洲大红树的幼苗在树阴下生长速度较慢,当林隙张开时生长明显加快^[54]。Elster 等的研究还表明具有较大胚轴的美洲大红树在林隙下的年死亡率为 9%,低于假红树(32%)和亮叶白骨壤(56%)^[24]。这说明遮阴对胚轴存活的影响存在种间的差异。多数红树幼苗随着遮阴的加重,存活率随之下降^[55]。遮阴环境中,高盐基质中的幼苗成活率低于低盐的。遮阴和淹水对胚轴生长的影响明显大于盐度的影响^[56]。

以上的研究都表明,遮阴或者淹水会对幼苗的存活及生长造成不利的影响,如果再加之以盐度,则影响更大。在潮间带生境中这 3 种胁迫因子往往是兼而有之的。

2.3 其他因素

其它环境因素例如潮水冲击、高温、生物干扰等也会对胚轴的定植和生长造成很大的影响,潮水的动荡和冲击也会对胚轴的定植初期造成影响^[56],特别是对一些体积小的胚轴影响更为显著。

温度常常是限制红树异地引种成活的关键因子^[57]。低温严重影响了幼苗在海岸滩涂上的定植和成活,但是由于红树植物主要分布在热带和亚热带海岸,所以低温并不构成对红树胚轴分散和定植的限制因素,相反,高温有时成为某些红树繁殖体定植成活的关键因素,39~40℃的高温对于白骨壤的尚未长出茎的繁殖体的成活造成致死的威胁,然而对于有茎有根的幼苗的生存并未造成显著的影响。亮叶白骨壤在 15℃以下的温度不会生根,在 37℃以上的温度根的伸长明显受抑;光滩无水的地表在夏季阳光直射下,亮叶白骨壤和假红树都表现出很大的敏感性,他们的胚轴在暴露 2~4d 后即死亡,但是具有较大胚轴的美洲大红树却能忍受几周的无水条件而不死亡^[58]。

潮间带种类丰富的动物也会对胚轴的传播、定植和萌发产生影响^[59]。这种破坏作用有的是发生在胚轴未散落之前,造成破坏的多是一些蛾类的幼虫,它们消耗胚轴内部的营养,并影响胚轴从母体内吸收和积累营养,使胚轴早熟而发育不良,因而在散落后不能萌发或长势不好,这种未散落的胚轴受昆虫噬咬很可能是限制胚轴的数量和幼苗更新的主要因子^[60]。

3 能量的阈限

综上所述,盐胁迫、淹水和遮阴是对胚轴的存活和生长的 3 个主要的非生物环境因子^[25, 40, 41, 53, 54, 56]。但是,从上述 3 个方面来看,这 3 种胁迫和胎生现象之间并不存在直接的因果关系。

盐度、淹水和遮阴等不良因子对红树繁殖体存活的影响强弱,存在明显的种间差异,例如具有较大胚轴的假红树表现出比具有较小胚轴的亮叶白骨壤等较强的耐水淹能力和耐脱水能力^[25]。不仅如此,种内不同大小的胎生繁殖体在同等因子的影响

下其生长也会表现出差异,胚轴的大小和幼苗的成活率的高低一定程度上呈正相关性^[61];繁殖体的重量与其幼苗的茎的长度及长势也存在一定程度上的正比关系^[62];Komiyama 等把正红树(*R. apiculata*)和红茄 (*R. mucronata*)的胚轴切为上中下 3 段,分别种植,发现茎的高度和直径的大小为下部>中部>上部,而这些幼苗的成活率都以下部为最高^[63]。较大的胚轴(种内或种间的)积累了较多的能量,能量积累的多寡决定了它们对逆境因子的反应的不同。白化的白骨壤果实由于能量积累受到抑制,其萌发出来的幼苗成活率低下^[64],由于胚轴受害虫及动物啃噬而导致能量丢失,营养不继而死亡^[65]。大量造林实践结果表明,导致造林失败的并不是胚轴不能生根发芽,而是生根发芽后的幼苗经过一定的时间后逐渐死亡,海水盐度越高,淹水时间越长,苗木生长越慢,死亡率越高。已有的研究证明,盐胁迫和海水浸淹均会导致红树植物叶片光合作用下降,呼吸速率加快,有效光合面积减少,其结果是能量积累下降^[43~67]。

胚轴自身所储存的能量物质在发育过程中就要消耗一部分,转化为纤维素等一些非能量物质,为凋落以后适应漂浮和抵御物理损伤做准备。由于刚凋落的胚轴没有功能叶片,虽然绿色的胚轴自身也能进行一定的光合,合成部分能量,但毕竟有限。胚轴中剩余的能量是胚轴萌发初期主要的能量来源。这部分能量要持续供给幼苗成长直到长出功能的叶片,进行光合作用,自我维持生长为止。然而盐度、水淹、遮阴都不同程度的降低幼苗的光合作用,幼苗的命运主要取决于潮位、光照等因素的影响。生长在较低潮位的幼苗受潮水浸淹的时间就长,光线较弱,幼苗的光合作用相对较弱。红树胚轴抵抗不良环境胁迫的过程本身就是一个能量支出的过程,幼苗要在潮间带顺利的成活,其能量的收支不仅要维持平衡,还要收入大于支出,幼苗方可正常的成长。潮间带的水淹、盐度、林下弱光等不良环境因子不仅影响到幼苗的支出,还对其能量的收入造成影响。不同的立地自然条件以及胚轴自身的情况决定了胚轴存活与死亡之间必然存在一个“能量的阈限”,突破了这个阈限,幼苗才有可能真正在潮间带定植和生长。“阈限”的高低取决于潮间带生境的恶劣程度,而突破“阈限”的能力取决于胎生繁殖体所携带能量和营养物质的多少。对此阈限的界定,要综合胚轴自身的情况以及周围环境的综合影响。“能阈”理论目前还只是一种间接实验结果的推测,需要更多的实验依据来支持。

4 展望

红树植物的胎生繁殖方式是非常特殊的现象,深入研究其对潮间带生境的适应意义不仅有理论意义,而且对提高红树林造林成活率有非常重要的指导作用。在红树植物胎生现象适应意义的研究及红树林恢复理论的研究中应注意以下几个方面:①注重过程的研究,这包括胚轴发育过程和胎生繁殖体落地到成苗过程,尤其是后者;②以能量代谢为桥梁,研究多重胁迫下红树植物胎生幼苗生理生态过程的研究;③研究方法的改进与创新,尤其是淹水胁迫方式;④尽快确定各主要造林树种的耐淹水临界时间和宜林临界线,为红树林生态恢复做准备。

References:

- [1] Elmqvist T, Cox P A. The evolution of vivipary in flowing plants. *Oikos*, 1996, **77**: 3~9.
- [2] Sussex I. Growth and metabolism of the embryo and attached seedling of the viviparous Mangrove, *Rhizophora mangle*. *American Journal of Botany*, 1975, **62**(9): 948~953.
- [3] Farnsworth E J. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, **31**: 107~138.
- [4] Tomlinson P B. *The Botany of Mangrove*. New York: Cambridge University Press, 1986.
- [5] Tomlinson P B, Cox P A. Systematic and functional anatomy of seedlings in mangrove Rhizophoraceae: vivipary explained? *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2000, **134**: 215~231.
- [6] Dawes C J. *Marine botany* (2nd edition). New York: John Wiley & Sons, Inc., 1998.
- [7] Jin J L, Fang Y X. Physiological significance of vivipary in mangroves. *Acta Botanica Sinica*, 1958, **7**(2): 51~58.
- [8] Wang W Q, Ke L, Tam N F Y, *et al.* Changes in the main osmotia during the development of *Kandelia candel* hypocotyls and after mature hypocotyls transplanted in solutions with different salinities. *Marine Biology*, 2002, **141**: 1029~1034.
- [9] Mo Z C, Fan H Q. Comparison of methods for mangrove afforestation. *Guangxi Forestry Science*, 2001, **30**(2): 73~81.
- [10] Wang W Q, Zhao M L, Deng C Y, *et al.* Species and distribution of mangroves in the Fujian Coastal area. *Marine Science Bulletin*, 2001, **3**(1): 74~82.
- [11] Juncosa A M. Developmental morphology of the embryo and seedling of *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae). *American Journal of Botany*, 1982, **69**(10): 1599~1611.
- [12] Lin P, Wu S J, Lin Y M. Changes in Energy during the development of mangrove propagules. *Marine Sciences*, 2000, **24**(9): 46~49.
- [13] Zheng W J, Lin P, Xue Z X, *et al.* Studies on the contents of C, H and N in leaves and hypocotyls of some mangrove species. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 1995, **34**(3): 437~441.
- [14] Chen X Y, Lin P. A comparison of hypocotyl morphology and seedling growth between normal and albino propagules of *Kandelia candel* (L.) Druce: A reevaluation of the roles of vivipary in mangroves. In: Morton B, ed. *Marine Biology of the South China Sea*. Hong Kong: Hong Kong University Press, 1998.
- [15] Duck N C, Watkinson A J. Chlorophyll-deficient propagules of *Avicennia marina* and apparent longer term deterioration of mangrove

fitness in oil-polluted sediments. *Marine Pollution Bulletin*, 2002, **44**: 1269~1276.

- [16] Zhao K F, Fen L T, Lu Y F, *et al.* The osmotica and their contributions to the osmotic adjustment for *Kandelia candel* (L.) Druce and *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh Growing in the Jiulongjiang river estuary. *Oceanologia et Limnologia Sinica*, 1999, **30**(1): 58~61.
- [17] Joshi A C. A suggested explanation of the prevalence of vivipary on the sea-shore. *Journal of Ecology*, 1933, **21**: 209~212.
- [18] Henkel P A. The concept of vivipary in the plant world. *Zh. Obshch. Biol.*, 1979, **40**: 60~66.
- [19] Hogarth P T. *The biology of mangroves*. New York: Oxford University Press, Inc., 1999.
- [20] Löttschert W, Liemann F. Die salzspeicherung in Keimling von *Rhizophora mangle* L. während der Entwicklung auf der Mutterpflanze. *Planta*, 1967, **77**: 142~156.
- [21] Zheng W J, Wang W Q, Lin P. Dynamic of element contents during the development of hypocotyls and leaves of certain mangrove species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1999, **233**: 247~257.
- [22] Ungar IA. *Ecophysiology of vascular halophytes*. Florida: CRC Press, Inc., 1991.
- [23] Lin P. *Mangrove vegetation*. Beijing: China Ocean Press, 1988.
- [24] Juncosa A M, Tomlinson P B. A historical and taxonomic synopsis of Rhizophoraceae and Anisophyllaceae. *Annals of the Missouri Garden*, 1988, **75**: 1278~1295.
- [25] Elster C, Perdomo L, Schnetter M L. Impact of ecological factors on the regeneration of mangroves in the Cienaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Hydrobiologia*, 1999, **413**: 35~46.
- [26] Scholander P F, Dam L V, Scholander S T. Gas exchange in the roots of mangroves. *American Journal of Botany*, 1955, **42**: 92~98.
- [27] Chen Y Q, Lan C Y, Wong Y S, *et al.* Anatomical structures and ecological adaptation of mangrove propagules. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1995, **34**(4): 70~75.
- [28] Koornneef M, Rueling G, Karssen C M. The isolation and characterization of abscisic acid-insensitive mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, 1984, **61**: 377~383.
- [29] Raghavan V. Induction of vivipary in *Arabidopsis* by silique culture: Implications for seed dormancy and germination. *American Journal of Botany*, 2002, **89**(5): 766~776.
- [30] Daphne J, Berjak P. The making of mangrove: the remarkable pioneering role played by seeds of *Avicennia marina*. *Endeavour*, 1997, **21**(4): 143~147.
- [31] Farnsworth E J, Farrant J M. Reductions in abscisic acid are linked with viviparous reproduction in mangroves. *American Journal of Botany*, 1998, **85**(6): 760~769.
- [32] 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. *Plant Physiology*, 1984a, **74**: 1~6.
- [33] Ball M C, Farquhar G D. Photosynthetic and stomata responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. *Plant Physiology*, 1984b, **74**: 7~11.
- [34] Yang S C, Lin P, Nakasuga T. Photosynthesis of mangroves. *Chinese Bulletin of Botany*, 1996, **13**(sup.): 33~38.
- [35] Mo Z C, Fan H Q, He B Y. Effects of seawater salinity on hypocotyls growth in two mangrove species. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(2): 235~239.
- [36] Wang W Q, Lin P. Influence of substrate salinity on the growth of mangrove species of *Bruguiera gymnorhiza* seedling. *Journal of Xiamen University (Natural Science)*, 1999, **38**(2): 273~279.
- [37] Liu Z P. A study on the methods and technique of mangroves ecological afforestation. *Ecologic Science*, 1995, **2**: 100~104.
- [38] Fu G Y, Li J. Old and natural mangroves in Sanya, Hainan Island. *Tropical Forestry*, 1999, **27**(1): 12~18.
- [39] Chen Y J, Chen W P, Zheng S F, *et al.* Researches on the mangrove plantation in Panyu, Guangdong. *Ecologic Science*, 2001, **20**(1, 2): 25~31.
- [40] Kitaya Y, Sumiyoshi M, Kawabata Y, *et al.* Effect of submergence and shading of hypocotyls on leaf conductance in young seedlings of the mangrove *Rhizophora stylosa*. *Trees*, 2002a, **16**: 147~149.
- [41] Kitaya Y, Jintana V, Piriyaoytha S, *et al.* Early growth of seven mangrove species planted at different elevations in a Thai estuary. *Trees*, 2002b, **16**: 150~154.
- [42] Zhang Q M, Yu H B, Chen X S, *et al.* The relationship between mangrove zone on tidal flats and tidal levels. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(3): 258~265.
- [43] Naidoo G. Effects of waterlogging and salinity on plant-water relations and on the accumulation of solutes in three mangrove species. *Aquatic Botany*, 1985, **22**: 133~143.
- [44] Pezeshki S R, Delanue R D, Patrick W H Jr. Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: gas exchanges and biomass partitioning. *Canadian Journal of Forestry Research*, 1990, **20**: 869~874.
- [45] Pezeshki S R, Delaune R D, Meeder J F. Carbon assimilation and biomass partitioning in *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle* seedlings in response to soil redox conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 1997, **37**(2~3): 161~171.
- [46] Misra S, Choudhury A, Ghosh A, *et al.* The role of hydrophobic substances in leaves in adaptation of plants to periodic submersion by tidal water in a mangrove ecosystem. *Journal of Ecology*, 1984, **72**(2): 621~625.
- [47] Hovenden M J, Curran M, Cole M A, *et al.* Ventilation and respiration in roots of one-year-old seedlings of grey mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *Hydrobiologia*, 1995, **295**: 23~29.
- [48] Youssoufi S, Zedler P. Anatomical adaptive strategies to flooding and rhizosphere oxidation in mangrove seedlings. *Australian Journal of Botany*, 1996, **44**: 297~313.

[49] Skelton N J, Allaway W G.. Oxygen and pressure changes measured in situ during flooding in roots of the grey mangrove *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. *Aquatic Botany*, 1996, **54**(2~3): 165~175.

[50] Koch M S, Snedaker S C. Factors influencing *Rhizophora mangle* L. seedling development in Everglades carbonate soils. *Aquatic Botany*, 1997, **59**(1~2): 87~98.

[51] Clarke L D, Hannon N J. The mangrove and marsh communities of the Sydney district III. Plant growth in relation to salinity and waterlogging. *Journal of Ecology*, 1970, **58**: 351~369.

[52] Wang W Q, Lin P. Study on the membrane lipid peroxidation of the leaves of Kandelic candel seedlings to long-term and short-term salinity. *Acta Oceanologica Sinica*, 2000, **22**(3): 49~54.

[53] Sherman R E, Fahey T J, Battles J J. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology*, 2000, **88**: 165~178.

[54] Ellison A M, Farnsworth EJ. Seedling survivorship, growth and response to disturbance in Belizean mangle. *American Journal of Botany*, 1993, **80**: 1137~1145.

[55] Ball M C. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees*, 2002, **16**:126~139.

[56] Krauss K W, Allen J A. Factors influencing the regeneration of the mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk. On a tropical Pacific island. *Forest Ecology and Management*, 2003, **176**: 49~60.

[57] Lin P. Distribution of mangrove species. *Scientia Silvae Sinicae*, 1987, **23**(4): 481~490.

[58] Mcmillan C. Environmental factors affecting seedling establishment of the black mangrove on the central Texas coast. *Ecology*, 1971, **52**(5): 927~930.

[59] Minchinton T E, Ball M D. Frugivory by insects on mangrove propagules: effects on the early life history of *Avicennia marina*. *Oecologia*, 2001, **29**: 243~252.

[60] Louda S M, Potvin M A. Effect of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology*, 1995, **76**: 229~245.

[61] Rabinowitz D. Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panama. *Journal of Ecology*, 1978, **66**: 45~51.

[62] Mostafa M, Nil A. Growth and establishment of mangrove (*Avicennia marina*) on the coastlines of Kuwait. *Wetland Ecology and Management*, 2001, **9**: 421~428.

[63] Komiyama A, Tanapermpool P, Havanond S, *et al.* Mortality and growth of cut piece of viviparous mangrove (*Rhizophora apiculata* and *R. mucronata*) seedlings in the field condition. *Forest Ecology and Management*, 1998, **112**: 227~231.

[64] He B Y, Fan H Q, Lian S C. Primary research on breeding and transplantation of *Rhizophora stylosa* seedlings influences of environmental factor. In: Fan H Q, Liang S C, eds. *Management and Research of Mangroves in China*. Beijing: Science Press, 1995.

[65] Naidoo G, Rogalla H, Von-Willert DJ. Gas exchange responses of a mangrove species, *Avicennia marina*, to waterlogged and drained conditions. *Hydrobiologia*, 1997, **352**(0): 39~47.

[66] Wang W Q, Ye Q H, Wang X M, *et al.* Impact of substrate salinity on caloric value, energy accumulation and itsdistribution in various organs of *Bruguiera gymnorrhiza* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, **12**(1):8~12.

参考文献:

[7] 金杰礼, 方亦雄. 红树植物胎生现象的适应意义. 植物学报, 1958, **7**(2):51~58.

[9] 莫竹承, 范航清. 红树造林方法的比较. 广西林业科学, 2001, **30**(2): 73~81.

[12] 林鹏, 吴世军, 林益明. 红树繁殖体发育过程的能量变化. 海洋科学, 2000, **24**(9):46~50.

[13] 郑文教, 林鹏, 薛志雄, 等. 几种红树叶片和胚轴碳氢氮含量. 厦门大学学报(自然科学版), 1995, **34**(3):437~441.

[16] 赵可夫, 封立田, 卢元芳, 等. 九龙江口秋茄白骨壤的渗透调节剂及其贡献. 海洋与湖沼, 1999, **30**(1):58~61.

[27] 陈月琴, 蓝崇钰, 黄玉山, 等. 秋茄木榄繁殖体的结构及其生态特异性. 中山大学学报, 1995, **34**(4): 70~75.

[34] 杨盛昌, 林鹏, 中须贺常雄. 红树林的光合作用. 植物学通报, 1996, **13**(增刊):33~38.

[35] 莫竹承, 范航清, 何斌源. 海水盐度对两种红树植物胚轴萌发的影响. 植物生态学报, 2001, **25**(2):235~239.

[36] 王文卿, 林鹏. 盐度对红树植物木榄生长的影响. 厦门大学学报(自然科学版), 1999, **38**(2): 273~279.

[37] 刘治平. 深圳福田红树林生态造林方法技术研究. 生态科学, 1995, **2**:100~104.

[38] 符国瓊, 黎军. 海南岛古老与原生的三亚红树林. 热带林业, 1999, **27**(1): 12~18.

[39] 陈玉军, 陈文沛, 郑松发, 等. 广东番禺红树林造林研究. 生态科学, 2001, **20**(1, 2): 25~31.

[42] 张乔民, 于红兵, 陈欣树, 等. 红树林生长带与潮汐水位关系的研究. 生态学报, 1997, **17**(3): 258~265.

[52] 王文卿, 林鹏. 不同盐胁迫时间下秋茄幼苗叶片膜脂过氧化作用的研究. 海洋学报, 2000, **22**(3): 49~54.

[57] 林鹏. 红树林的种类及其分布. 林业科学, 1987, **23**(4): 481~489.

[64] 何斌源, 范航清, 梁士楚. 红海榄海上育苗和移栽实验及其受害因子初探. 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, 1995. 153~158.

[66] 王文卿, 叶庆华, 王笑梅, 等. 盐胁迫对木榄幼苗各器官热值、能量积累及分配的影响. 应用生态学报, 2001, **12**(1):8~12.