

红树林植物桐花树和 白骨壤及其湿地系统

缪绅裕 陈桂珠 李海生 编著



中山大学出版社

和合县境

江内林恒初制花内和口有衣

及共産地系乳

参绅裕 (1001) 平对商登 913 前件图本列国中

陈桂珠 编著

李海生

清华大学出版社

· 广州 ·

版权所有 翻印必究

图书在版编目 (CIP) 数据

红树林植物桐花树和白骨壤及其湿地系统/缪绅裕, 陈桂珠, 李海生编著. —广州: 中山大学出版社, 2007. 4

ISBN 978 - 7 - 306 - 02840 - 2

I. 红… II. ①缪… ②陈… ③李… III. ①红树林—研究 ②酸性硫酸盐土—研究
IV. ①S 796 ②S 155. 3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2007) 第 013038 号

责任编辑: 周建华

封面设计: 曹巩华

责任校对: 海 生

责任技编: 黄少伟

出版发行: 中山大学出版社

编辑部电话 (020) 84111996, 84113349

发行部电话 (020) 84111998, 84111160

地 址: 广州市新港西路 135 号

邮 编: 510275 传真: (020) 84036565

印 刷 者: 佛山市南海印刷厂有限公司

经 销 者: 广东新华发行集团

规 格: 787 mm × 1092 mm 1/16 17.5 印张 426 千字

版次印次: 2007 年 4 月第 1 版 2007 年 4 月第 1 次印刷

定 价: 38.00 元

本书如有印装质量问题影响阅读, 请与承印厂联系调换

作者简介

缪绅裕 男，理学博士，教授，硕士生导师。1965年6月出生于江西上饶。1986年毕业于江西大学（现南昌大学）生物系，同年到上饶师范专科学校任教。1988年于中山大学生物系植物学专业攻读硕士学位，在张超常教授指导下开展植物区系地理学研究。1991年在中山大学攻读博士学位，师从张宏达教授，从事环境生态学研究，以红树林污染生态学为主攻方向。1994年获博士学位，到广州师范学院（现广州大学）生物系工作。2004年7月至2005年12月在美国 Louisiana 州立大学湿地生物地球化学研究所做高级访问学者（博士后）。国际、中国环境诱变剂学会、广东省生态学会会员，广东省环境科学学会理事，广东省植物学会常务理事。近年来，主持完成广东省自然科学基金、广东省科技计划项目和多项中国科学院南海海洋研究所大亚湾海洋生物（开放）综合实验站基金项目研究，参与国家自然科学基金课题多项。曾对广东省内10多个自然保护区进行过植物多样性的本底调查和总体规划工作，为广东省林业局第一届自然保护区专家委员会委员。迄今发表科研论文50余篇（其中SCI收录2篇），与人合作编写专著8部。1997年和2001年参与的教学成果分别获广东省教学成果二等奖和一等奖。2006年获广州市高等学校第六届市级优秀教学成果特等奖。

陈桂珠 女，1944年1月出生，广东兴宁人，汉族。1968年本科毕业于中山大学生物系，1981年10月于中山大学硕士研究生毕业。现为中山大学环境科学研究所教授、博士研究生导师、环境生物室主任，兼任中国生态学会理事、红树林研究学组副主席、国家教委湿地研究专家组成员、中国毒理学会生态毒理专业委员会委员、广东省生态学会常务理事兼副秘书长、湿地国际中国项目办专家网络成员、国际红树林生态系统研究学会终生会员。1984年申请获国家教委重点项目，1987年、1994年和2005年三次申请获国家自然科学基金项目，2001年、2005年获得教育部博士点基金各1项，1990年申请获省科学基金项目，1991年与香港科技大学黄玉山博士合作申请获该校基金项目，1994年再次与黄玉山教授合作申请获香港裘氏科学基金项目，1997年获国家教委重点项目和林业部项目，2001~2005年承担完成“十五”国家863项目，2002~2008年承担联合国环境署/全球环境基金南中国海项目并担任首席科学家；完成广东省10多个自然保护区的科学考察与总体规划项目，均是课题负责人。完成环境影响评价和环境规划项目共35项，其中5项为总成果编写人，其余是环境生态专题成果编写人。从1983年起在省级以上刊物及国外刊物发表论文共150余篇，与人合著专著8部。科研成果“香蒲净化矿山废水效应及其机理研究”经专家评定为国内首创，达国际先进水平，连续8年每年处理矿山废水 $3.2 \times 10^4 \sim 3.8 \times 10^4 \text{ m}^3/\text{d}$ ，效果良好，节约经费5000万元。另一研究成果“红树林净化城市污水研究”也属国内首创，国外罕见。曾荣获广东省科技进步三等奖3次；广东省科学技术三等奖1次；广东省环保科技进步一等奖4次，二等奖1次；省优秀论文二等奖1次、三等奖1次；市优秀论文奖4次。

李海生 男, 1971 年 3 月生, 河南沁阳人, 副教授。1994 年 7 月本科毕业于中山大学生物系植物学专业, 1997 年 7 月硕士毕业于中山大学生命科学学院植物学专业, 2003 年 12 月毕业于中山大学环境科学与工程学院, 获环境科学专业理学博士学位。1997 年 7 月至今, 在广东教育学院生物系工作, 主要从事植物学、生态学和保护生物学的教学和研究。近年来, 参与国家自然科学基金项目、教育部博士点基金项目等课题的研究, 发表科研论文 20 余篇, 参与编写专著 1 部。

内 容 简 介

本书是一部关于红树林植物桐花树、白骨壤及其湿地生态系统研究的学术专著。书中以作者多年的国家基金、香港基金研究成果为基础，并汇集了各学者对桐花树和白骨壤的遗传多样性、个体生物学、种群学和群落生态学、污染生态学、保护与可持续利用，以及栽培管理等多方面的研究成果。本书内容分3编10章，从桐花树和白骨壤的生物学、湿地系统的基础生态学和应用生态学等三个方面加以抽提归纳出具有特色的理论或规律。

本书可供大专院校生物系、地理系、海洋系、林学系、环境科学系等师生参考，也可供有关科技人员以及湿地、海洋、环境、林业、渔业等科技管理与决策人员参阅。

香港出版

一九九九年九月

内 容 简 介

前 言

红树林的研究和保护利用问题现已成为现代生物学家们及世界各国或国际相关组织关注的重要课题之一。紫金牛科的桐花树 (*Aegiceras corniculatum*)、马鞭草科的白骨壤 (*Avicennia marina*) 和红树科的秋茄 (*Kandelia candel*) 均为华南沿海红树林的优势种, 作者等曾对秋茄进行过专门的著述。本书汇集了作者多年来对红树林研究的主要成果, 以桐花树和白骨壤为详细的研究对象。期望本书的出版对亚热带海滩造林绿化、净化海洋环境和海洋生物资源的可持续利用有所裨益。

在本书的编辑出版过程中还得到马骅、王雪峰、陈桂葵、李玫等诸位硕士生的大力协助。同时, 书中引用了大量的参考文献, 在此一并向各位作者致谢。

书中内容编写由缪绅裕负责绪论以及第1~5、9、10章和参考文献部分, 陈桂珠负责第7、8章, 李海生负责第6章。全书由缪绅裕统稿, 陈桂珠审阅全稿并筹措出版经费。由于作者水平有限, 书中难免存在不足或错漏之处, 希广大读者和同行专家批评指正。

编著者

2006年9月于广州

目 录

绪 论	(1)
0.1 红树林区系特征	(2)
0.2 红树植物的起源与化石证据	(4)
0.3 红树林海岸的生物地貌过程	(10)

第1编 桐花树与白骨壤的生物学

第1章 桐花树与白骨壤的分类学与分布区	(13)
1.1 分类学特征	(13)
1.2 分类学地位	(15)
1.3 全球的分布区	(17)
第2章 桐花树与白骨壤的形态解剖学	(19)
2.1 根的解剖构造	(19)
2.2 茎与胚轴的解剖构造	(21)
2.3 叶片结构与表皮气孔特征	(23)
2.4 盐腺系统与非腺毛构造	(26)
2.5 叶片的超微结构	(29)
2.6 大小孢子发生及雌雄配子体发育	(30)
2.7 果实、种子的萌发和幼苗的形态	(31)

第2编 桐花树与白骨壤湿地系统的基础生态学

第3章 桐花树与白骨壤湿地生态系统	(34)
3.1 生境条件	(35)
3.2 土壤理化特性	(36)
3.2.1 养分与盐离子含量	(36)
3.2.2 机械组成	(38)

3.2.3 酶活性与呼吸强度	(40)
3.3 温室效应与红树林土壤 CH_4 产量	(41)
3.3.1 桐花树土壤的 CH_4 量	(42)
3.3.2 白骨壤土壤的 CH_4 量	(43)
3.4 湿地系统的生物组成及其功能	(46)
3.4.1 初级生产者组成及其功能	(46)
3.4.2 消费者组成及生态	(55)
第4章 桐花树与白骨壤的群落生态学	(59)
4.1 群落的特征与分布	(59)
4.1.1 海南的群落	(60)
4.1.2 广西的群落	(61)
4.1.3 广东的群落	(63)
4.1.4 港、澳、台的群落	(67)
4.1.5 福建的群落	(68)
4.2 种群的分布格局和均匀度	(68)
4.3 群落的结构、物种多样性和相关信息场	(70)
4.4 群落的演替	(72)
4.5 个体生长、种群和群落生物量	(75)
4.6 热值与能量	(83)
4.7 群落中的掉落物及其分解	(83)
4.8 群落的动态、种间干扰与竞争	(85)
第5章 桐花树与白骨壤的生理生态学	(90)
5.1 植物体内各元素含量	(90)
5.2 叶片组织渗透压和泌盐作用	(95)
5.3 叶片几种酶的活性	(98)
5.4 叶片的光合作用与蒸腾作用	(100)
5.5 对生境低温、高盐的耐受性	(104)
5.5.1 抗寒力及对低温的适应	(104)
5.5.2 不同盐度下部分生态生理特征	(110)
5.5.3 白骨壤植物体中可能存在的耐盐基因及其序列分析	(120)
第6章 桐花树与白骨壤的遗传多样性	(124)
6.1 桐花树的遗传多样性	(124)
6.2 白骨壤的遗传多样性	(130)
6.3 讨论与小结	(139)
6.3.1 桐花树与白骨壤的遗传多样性	(139)

6.3.2 桐花树与白骨壤的遗传结构	(141)
6.3.3 遗传多样性与环境	(142)
6.3.4 小结	(143)

第3编 桐花树与白骨壤湿地系统的应用生态学

第7章 污染物对桐花树与白骨壤及其湿地系统的影响	(144)
--------------------------------	-------

7.1 对自然湿地系统的影响	(144)
7.1.1 城市污水对叶片分解的影响	(145)
7.1.2 石油污染对幼苗生长的影响	(147)
7.1.3 重金属 Hg 和 Cd 对幼苗生长的影响	(150)
7.2 模拟湿地系统的建立与人工污水及石油废水	(153)
7.2.1 污水处理分组与实施	(154)
7.2.2 石油处理分组与实施	(155)
7.2.3 测定指标与分析方法	(156)
7.3 人工污水对模拟湿地系统的影响	(157)
7.3.1 对水体子系统的影响	(157)
7.3.2 对土壤子系统的影响	(158)
7.3.3 对植物子系统的影响	(160)
7.4 石油污染对模拟湿地系统的影响	(172)
7.4.1 对水体子系统的影响	(172)
7.4.2 对土壤子系统的影响	(175)
7.4.3 对植物子系统的影响	(177)

第8章 桐花树与白骨壤及其湿地系统对污染物的吸收与净化	(191)
-----------------------------------	-------

8.1 自然湿地系统对污染物的吸收与净化	(191)
8.1.1 植物对污染物的耐性机制	(191)
8.1.2 自然湿地系统对有机污染物的吸收与存留	(193)
8.1.3 自然湿地系统对重金属污染物的吸收与存留	(195)
8.2 模拟湿地系统对污染物的吸收与存留	(199)
8.2.1 对人工污水中污染物的吸收与存留	(200)
8.2.2 对石油废水中污染物的吸收与存留	(216)
8.3 模拟湿地系统对污染物的净化效应	(224)
8.3.1 对人工污水的净化效应	(224)
8.3.2 对石油废水的净化效应	(225)

第 9 章 桐花树与白骨壤及其湿地系统所受危害与防护	(228)
9.1 昆虫的危害及其防治	(228)
9.2 真菌的危害及其防治	(231)
9.3 附生动物的危害及其防治	(233)
9.4 人为破坏与保护管理	(236)
第 10 章 桐花树与白骨壤及其湿地系统的可持续利用与发展	(239)
10.1 桐花树与白骨壤的经济价值与可持续利用	(239)
10.2 湿地系统的生态效益	(243)
10.3 引种栽培与造林技术	(247)
参考文献	(253)

绪 论

红树林 (mangrove) 为自然分布于热带和亚热带海岸潮间带的木本植物群落, 红树林生态系统是维持海岸生态平衡的重要生态系统。世界红树林大致分布在南、北回归线之间的范围内, 但某些种类分布可达北纬 32° 和南纬 44° 。世界红树林有两个分布中心, 即东亚 (东方类群) 和中南美洲 (西方类群), 其中东亚的红树林较茂盛, 以马来半岛及邻近岛屿的红树植物种类最为丰富。

迄今全世界已发现红树植物有 27 科 36 属 108 种 (含变种、变型)。其中, 东方类群 26 科 32 属 93 种, 见于印度和西太平洋海岸; 西方类群 8 科 9 属 17 种, 见于美洲、西印度群岛及西非海岸, 东西半球自然分布的只有卤蕨 (*Acrostichum aureum*) 和黄槿 (*Hibiscus tiliaceus*) 2 个种 (缪绅裕和陈桂珠, 1996)。东方、西方类群红树林虽在外貌和生态关系上大体类似, 但种类截然不同, 唯在太平洋中部的斐济岛和汤加岛的红树属 (*Rhizophora*) 同时具有东方的红茄苳 (*R. mucronata*) 和西方的大 (美洲) 红树 (*R. mangle*) (林鹏和傅勤, 1995; 王伯荪等, 2002)。

中国计有真红树植物和半红树植物 23 科 30 属 44 种, 其中以海南岛最多, 有 23 科 30 属 40 种; 广东大陆有 16 科 23 属 24 种; 台湾 13 科 18 属 19 种; 广西 9 科 14 属 14 种; 香港 9 科 12 属 12 种; 福建 6 科 7 属 8 种; 浙江 1 科 1 属 1 种 (人工栽培) (陈桂珠和缪绅裕, 2000)。

红树林通常生长在港湾河口地区的淤泥质滩涂上, 是海滩上特有的植被类型。其生态系统处于海洋与陆地的动态交界面, 周期性受海水浸淹的潮间带环境, 使其在结构与功能上具有既不同于陆地生态系统也不同于海洋生态系统的特性, 作为独特的海陆边缘生态系统在自然生态平衡中起着特殊的作用。红树林是自然辅助的高生产率的生态系统, 具有高光合率、高呼吸率、高归还率的特点, 是河口海湾生态系统第一性生产量的重要贡献者, 它以凋落物有机碎屑的形式输出有机物, 维持海岸和近海生态系统众多消费者。红树林植物本身为人们提供产品, 除薪材和木炭外, 桐花树 (*Aegiceras corniculatum*)、秋茄 (*Kandelia candel*)、木榄 (*Rhizophora gymnorrhiza*) 的树皮都富含单宁; 白骨壤 (*Avicennia marina*) 的果实富含淀粉, 经处理后可食用, 此外还具有药用功能。红树林湿地蕴藏着丰富的生物资源和物种多样性, 是水鸟迁徙重要的歇脚站和繁殖地。红树林中栖息着苍鹭 (*Ardea cinerea*)、白鹭 (*Egretta garzetta*) 等多种鸟类, 滩涂上有招潮蟹 (*Uca spp.*)、大竹蛏 (*Solen grandis*)、缢蛏 (*Sinonovacula constricta*) 和弹涂鱼 (*Periophthalmus cantonensis*) 等潮间带动物。红树林具有净化海水的功能。如秋茄群落对 Cd 污染的吸收净化作用显著, 红树植物对重金属具有累积作用。此外, 红树林具有景观资源和文化教育资源的价值 (林益明和林鹏, 1999)。红树林生态系统有自我调节

能力，地质和现代证据表明，它能扩展和缩小以对区域地形和气候的变化作出响应。红树林所处的海陆交界带属于生态脆弱带或生态敏感带，它能敏感地受到人类活动产生的逆境影响，表现出显著的时空波动（卢昌义等，1995）。通过对地质历史年代中国红树林分布的研究，有助于人类对未来全球气候变暖趋势对红树林海岸的影响作出判断（林鹏和傅勤，1995）。

0.1 红树林区系特征

从全球范围观察，红树林见于全部热带地区和部分亚热带地区，准确地说是由于暖流和冷的洋流造成了红树林的热带分布型。通常，大陆边缘的东部纬度范围大于西部，如在大西洋的北部和南部，冷的 Canaries 和 Benguela 洋流分别从北或南向赤道方向流动，使非洲西部温暖的海岸线范围缩小。相反，在美洲的北部和南部，温暖的极地向的佛罗里达和巴西洋流则使美洲东部温暖的海岸线范围扩大。

广义的红树植物隶属于2个门，即蕨类植物门和种子植物门。虽然裸子植物中没有红树植物，但双子叶和单子叶植物纲中均有红树植物，可见红树植物的多样性。在目的水平上，没有哪个目甚至哪个科的植物全部是红树植物，因此红树植物不是一个大的遗传上的整体，而是一个生态学意义上的组合。红树林中占优势的科为红树科（有木榄属 *Bruguiera*、角果木属 *Ceriops*、秋茄属 *Kanedia* 和红树属等4属23种为红树植物）、马鞭草科（仅白骨壤属 *Avicennia* 16种为红树植物）、海桑科（仅海桑属 *Sonneratia* 10种为红树植物）。这三个科的红树植物占全部红树植物的45.37%，且它们表现出对海滩生境的高度适应性，即这6个属中的全部种类都是红树植物。

按照吴征镒（1991）对中国种子植物属的地理分布区的划分，可以把全球的红树植物区分为9个地理分布型（表0.1）。

表0.1 世界红树林属种的地理分布型统计
(缪绅裕和陈桂珠，1996)

地理分布型	属的分析		种的分析			
	数目	%	数目	%	东半球	西半球
1. 泛热带分布	8	22.22	2	1.85	√	√
2. 旧世界热带（亚、非、澳）分布	10	27.78	9	8.33	√	
3. 热带亚热带至热带澳洲间断分布	8	22.22	36	33.33	√	
4. 热带亚洲至热带非洲间断分布	3	8.33	0	0	√	
5. 热带亚洲（印度-马来西亚）分布	3	8.33	31	28.70	√	
6. 热带澳洲分布	0	0	14	12.97	√	
7. 热带非洲（东部）分布	0	0	1	0.93	√	
8. 热带美洲至热带非洲间断分布	2	5.56	7	6.48		√
9. 热带美洲分布	2	5.56	8	7.41		√
合计	36	100.00	108	100.00	93种	17种

表 0.1 属的地理分布型中以泛热带、旧世界热带和热带亚洲至热带澳洲分布三种类型为主, 合计有 26 属, 占总数的 72.22%; 种的分布型则以热带亚洲、热带亚洲至热带澳洲、热带澳洲分布三种类型为主, 合计 81 种, 占总数的 75.10%。由此推论东半球是现代红树植物的分布中心, 红树林中属的起源应早于大陆漂移发生之前, 而种系发育应在大陆漂移发生之后 (缪绅裕和陈桂珠, 1996)。

东、西半球的属、种的性质和数目差别很大 (表 0.2), 其中数目以非洲西岸的 5 属 8 种最少, 东半球中则以非洲东岸的最少, 仅 12 个单型属, 几乎与西半球中各区数量相等; 种数最多的当数印度-马来西亚区, 有 30 属 79 种之多, 其中中国有 2 个特有种, 即厦门老鼠簕 (*Acanthus xiamenensis*) 和海南海桑 (*Sonneratia hainanensis*)。

表 0.2 6 个地理分布区的红树植物属 (种) 相似性系数 (%)
(缪绅裕和陈桂珠, 1996)

热带海岸	非洲东部 12(12)	印度-马来 30(79)	澳-亚大陆 27(60)	美洲西部 8(13)	美洲东部 8(13)	非洲西部 5(8)
非洲东部	100(100)					
印度-马来	28.6(12.1)	100(100)				
澳-亚大陆	30.8(15.3)	43.9(33.8)	100(100)			
美洲西部	25.0(8.0)	13.2(2.2)	14.3(2.7)	100(100)		
美洲东部	25.0(8.0)	13.2(2.2)	14.3(2.7)	43.8(34.6)	100(100)	
非洲西部	29.4(10.0)	14.3(2.3)	15.6(2.9)	38.5(33.3)	38.5(38.1)	100(100)

注: 相似性系数为两地共有属 (种) 除以两地所含属 (种) 之和。

东、西半球共有的 5 属 2 个种提示了各分布区早先有联系, 或者说这 2 个区已经隔离了很长一段时间, 由此造成了现代的东、西两大类群的分布状况。在西半球的 3 个区中也有 6 个共有种 (杂交种), 即亮叶 (萌芽) 白骨壤 (*Avicennia germinans*)、使君子科的直立风车子 (*Conocarpus erectus*) 和假红树 (*Laguncularia racemosa*), 以及红树科的总序状红树 (*Rhizophora racemosa*)、*R. × harrisonii* 和大红树。而白骨壤属的另 2 个种二色白骨壤 (*Avicennia bicolor*) 和 *A. schaueriana* 则分别限制分布于美洲西部或东部海岸, 这些种的间断分布给现今有关的红树植物种的分布和进化的假设提供了一定的证据。

对东、西半球 6 个地理分布区的属种相似性的分析结果表明, 印度-马来西亚和澳亚大陆、美洲东部和西部的属种亲缘关系最密切, 而非洲西部与美洲东、西部的属种相似性系数甚至大于非洲大陆 (东西部) 本身, 说明红树植物的分布受广阔的大陆地域阻碍影响甚大 (缪绅裕和陈桂珠, 1996)。

由于各种红树植物对生活环境的适应性不同, 因此整个中国海岸的红树林植物区系特点有所不同。海南岛红树植物种类丰富, 类型多样, 是我国红树植物的分布中心, 主要分布在东北部的东寨港、清澜港和南部的三亚港等地。由于生境条件的差异, 群落的分布也有变化, 如西南部沿海多为砂岸及岩岸, 且岩线较平直, 红树林分布较少, 且组成种类也较单纯; 东部沿海海岸曲折, 海湾多且滩涂面积大, 地处迎风面, 雨量多, 高

温湿润,红树林分布广,种类多,结构复杂,一些嗜热窄布种类如瓶花木 (*Scyphiphora hydrophyllacea*)、水椰 (*Nypa fruticans*)、红榄李 (*Lumnitzera littorea*)、(正)红树 (*Rhizophora apiculata*) 等仅出现于岛的东部;北部由于气温低,红树林分布虽有一定的面积,但组成种类和植被类型较单纯。广东大陆沿海红树林组成种类以粤西岸段为多,主要分布于湛江、阳江、台山和珠海市等沿海地区;粤东沿海的红树林主要分布在东莞、深圳、惠阳、惠东和海丰等市县。主要优势种是秋茄、白骨壤、桐花树、木榄、红海榄 (*Rhizophora stylosa*)、海漆 (*Excoecaria agallocha*)、榄李 (*Lumnitzera racemosa*) 等种类,以嗜热广布种和抗低温广布种为主。广东红树林区系性质属于亚热带性质,其泛热带区系性质由雷州半岛向北而减弱。广西的红树林主要分布在英罗港、丹兜海、大风江、防城暗埠江口等地,主要以秋茄、桐花树、红海榄、木榄和白骨壤为主。广西的红树植物与广东较相似,以嗜热广布种为多数,属热带、亚热带过渡区系性质。福建的红树林主要分布在九龙江口龙海的浮宫和紫泥、厦门东屿以及云霄漳江口的竹塔,以木榄、秋茄、桐花树、白骨壤为主。香港以秋茄、桐花树、白骨壤最为常见,主要分布于深圳湾米埔、大埔汀角路、西贡大湾和大屿山岛等地,区系成分与广东红树林虽较相似,但较贫乏。澳门的红树林主要分布于凼仔跑马场外侧、凼仔与路环之间的大桥西侧等地的海滩上,区系成分贫乏,主要是桐花树、白骨壤和老鼠簕 (*Acanthus ilicifolius*)。台湾的红树林主要分布在台北淡水河口、新竹笔港至仙脚石海岸,以红茄苳、秋茄、白骨壤、玉蕊 (*Barringtonia racemosa*)、海芒果 (*Cerbera manghas*) 为主。总之,由于生境的差异,我国红树林的种类及分布格局也随之变化,但其区系性质相似,同属于热带、亚热带过渡性质。

0.2 红树植物的起源与化石证据

地质历史上最早出现的红树植物化石,见于美国东部晚白垩纪 (Cretaceous, 91 ~ 95 Ma) 希诺曼期的 Raritan 植物群,在西欧的始新世海相夹层中也找到某种卤蕨属植物 (*Acrostichum* sp.) 和红树科等的花粉化石。至第三纪,红树植物花粉已有广泛分布,据 Duke (1995) 研究 (表 0.3),现代红树花粉的先驱分子弗氏粉 *Florschuetzia* 和环孔粉 *Zono-costatites*, 广泛见于加里曼丹、东南亚一带、新几内亚、斐济以及加勒比海地区等的第三纪沉积中。东南亚地区第三纪的弗氏粉有 2 个繁盛期,弗氏粉和环孔粉化石在东南亚等的第三纪地层和古环境研究有着重要的意义,也为红树花粉的系统演化研究提供重要资料。加里曼丹地区的弗氏粉出现于晚始新世晚期,繁盛于渐新世,绝灭于早中新世,并自下而上划分为 3 个带: *Florschuetzia trilobara* 带于晚始新世 - 早中新世早期, *F. levipoli* 带在早中新世晚期 - 中中新世, *F. meridionalis* 带于中中新世晚期 - 晚中新世 (王开发等, 1997)。在欧洲、南美和北美洲的三叠纪地质层都发现有使君子属 (*Combretum*) 和榄仁树属 (*Terminalia*) 的化石;在埃及的三叠纪地层也发现有红树科植物的化石;在埃及的白垩纪地层以及欧洲的三叠纪地层也发现有山茶科 (*Theaceae*) 的化石 (陈桂葵和陈桂珠, 1998)。

表 0.3 被子植物中红树植物不同科最早的花粉记录

(Duke, 1995)

	白垩纪 Cretaceous				第三纪 Tertiary					
	晚白垩纪 late Cretaceous				古第三纪 Palaeogene				晚第三纪 Neogene	
	桑托阶	坎佩尼阶	马斯里奇特阶	古新世	早始新世	中始新世	晚始新世	渐新世	早中新世	中中新世
距今百万年	84	77	69	65	55	50	44	39	22.5	15
蓝雪科 Plumbaginaceae										✓
柿树科 Ebenaceae			✓							
梧桐科 Sterculiaceae			✓							
木棉科 Bombaceae			✓							
紫金牛科 Myrsinaceae								✓		
皮利西科 Pellicieraceae					✓					
大戟科 Euphorbiaceae		✓								
云实科 Caesalpiniaceae			✓							
桃金娘科 Myrtaceae	✓									
红树科 Rhizophoraceae	✓									
使君子科 Combretaceae	✓									
海桑科 Sonneratiaceae	✓									
楝科 Meliaceae				✓						
马鞭草科 Verbenaceae									✓	
芸香科 Rutaceae				✓						
紫葳科 Bignoniaceae						✓				
爵床科 Acanthaceae						✓				
棕榈科 Palmae			✓							

注：桑托阶 Santonian；坎佩尼阶 Campanian；马斯里奇特阶 Maesotrichian；古新世 Paleocene；始新世 Eocene；渐新世 Oligocene；中新世 Miocene。

红树植物从最早的陆生被子植物定居于湿地生境时就产生了，并产生于大陆漂移完成之前。在东半球热带海洋红树林分布着大部分的红树林种类，被认为是红树林东方类型的中心并传向西方。对于红树种类的起源，一直认为是从白垩纪即开始产生属的分化，化石的证据也是这样 (Chang, 1993)。Zhong 等 (2000) 对中国红树科植物的分子系统研究说明，几种 DNA 序列分子钟计算的结果基本上与传统的进化树 (系统) 一致，但在时间上从早白垩纪 (1.32 Ma) 即有属的分化。红树林的分布与大陆漂移理论密切相关，如果没有大陆漂移，许多物种包括红树林植物的多样性和分布就与现今的情况大不相同 (Chang, 1993)。首先，较少的泛热带属和许多特有种；其次，它们的特征不会像今天有些种类那样普遍和广泛，大陆漂移在近期地理上与进化过程相关，特别是被子植物基因大量的混合与传播。

红树林由 20 个不同的被子植物科的植物组成，大多数种类所具有的特殊生理功能与结构使它们能在季节波动的盐度及水饱和土壤中生长。Duke (1995) 根据白骨壤属最古老的化石记录 (表 0.4) 和形态、遗传特性以及分布区等特征，认为至少该属植物

在热带地区的分化可能是由于潮间带生境快速的条件变化造就的。白骨壤属主要分布于热带入海口生境，少数种类分布于温带地区（特别是在南半球）。全世界的白骨壤属种类虽只有 10 多个种（变种），但直到近来采用形态参数数量分析和同工酶方法，才把它们的差异检测区分清楚（图 0.1）。这些分析明显降低了其中澳大利亚形态（apparent）种的数目，并提供了修正印度西太平洋地区分布记录的依据。最广布而形态上多变的种类——白骨壤的基因可在该地区分为 3 个不同的类群，有利于解释该属的进化进程。白骨壤属可能是西冈瓦那起源，并通过南大陆板块片段移动而形成几个辐射分布的分类单位（图 0.2）（Duke, 1995）。

表 0.4 白骨壤属 (*Avicennia*) 及相关类群最古老的化石记录
(Duke, 1995)

分类群	成分	地质年代	距今/百万年	发现地
<i>A. nitidaformis</i>	叶	始新世 Eocene	38 ~ 55	美国密西西比
<i>A. eocenica</i>	果	始新世 Eocene	38 ~ 55	美国田纳西
类 <i>Avicennia</i>	花粉	晚始新世 Late Eocene	40	澳大利亚西南
<i>Avicennia</i>	花粉	早中新世 Early Miocene	20	西太平洋 Marshall 群岛
<i>Avicennia</i>	花粉	中中新世 Mid Miocene	14	婆罗乃
<i>Avicennia</i>	花粉	晚中新世 Late Miocene	10	南美北部
<i>Avicennia</i>	花粉	晚中新世 Late Miocene	10	非洲尼日利亚
<i>Avicennia</i>	花粉	晚中新世 Late Miocene	10	婆罗乃西北
<i>A. miocenica</i>	叶	中新世 Miocene	6 ~ 22	哥伦比亚
<i>A. lanceolata</i>	叶	第三纪 Tertiary	3 ~ 65	哥伦比亚
<i>Avicennia</i>	花粉	上新世 Pliocene	4	圭亚那
<i>A. germinans</i>	叶	更新世 Pleitocene	<2.5	特立尼达和多巴哥

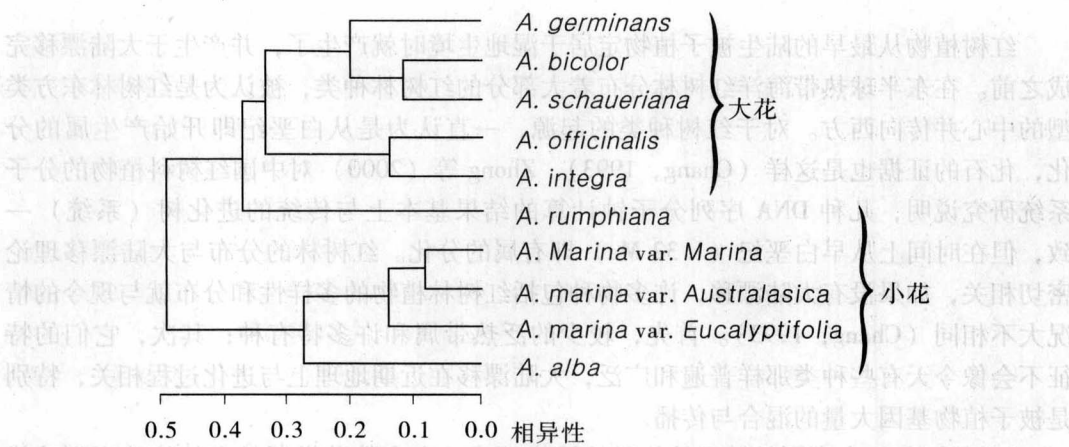


图 0.1 白骨壤属各种之间的亲缘（分大花组和小花组 2 大类群）
(Duke, 1995, 稍改动)