

# 真红树和半红树植物叶片氯含量及叶性状的比较

牟美蓉 蒋巧兰 王文卿\*

(厦门大学生命科学院 厦门 361005)

**摘要** 依据红树植物在潮间带的分布,将其分为真红树植物和半红树植物两大类。但对一些过渡地带种类的归属问题一直存在争议。该研究选取国内大部分红树植物,比较其成熟叶片中的 Cl 含量、肉质化程度、比叶面积 (SLA) 单位重量叶氮含量 ( $N_{\text{mass}}$ ) 和单位面积叶氮含量 ( $N_{\text{area}}$ ),并对争议树种重新进行界定。结果表明:1)真红树植物叶片中 Cl 含量和肉质化程度远高于半红树植物;2)真红树植物具有低 SLA 和高  $N_{\text{area}}$  的特点,除水芫花 (*Pemphis acidula*) 外半红树植物具有高 SLA 和低  $N_{\text{area}}$  的特点;3)争议的 7 种红树植物中,银叶树 (*Heritiera littoralis*)、海漆 (*Excoecaria agallocha*)、卤蕨 (*Acrostichum aureum*) 和尖叶卤蕨 (*Acrostichum speciosum*) 归为半红树植物更合适,老鼠 (*Acanthus ilicifolius*) 和小花老鼠 (*Acanthus ebreteatus*) 归为真红树植物。木果楝 (*Xylocarpus granatum*) 有待进一步研究。

**关键词** 真红树植物 半红树植物 界定 叶片氯含量 叶性状

## COMPARISONS OF LEAF CHLORIDE CONTENT AND LEAF TRAITS BETWEEN TRUE MANGROVE PLANTS AND SEMI-MANGROVE PLANTS

MU Mei-Rong, JIANG Qiao-Lan, and WANG Wen-Qing\*

School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China

**Abstract** *Aims* Mangrove plants are usually categorized as true mangrove plants and semi-mangrove plants on the basis of their distribution in inter-tidal regions. However, the identification of some fringe mangrove species found mainly on the landward transitional zones is controversial. Specific leaf area (SLA, leaf area per unit dry mass) and mass- and area-based leaf nitrogen concentrations ( $N_{\text{mass}}$  and  $N_{\text{area}}$ ) are important leaf traits for plants, but relevant comparative research on true and semi-mangrove plants is unavailable. Our objective was to determine differences between the two groups and to classify the controversial species according to their leaf traits. Ultimately, this will assist in the management, protection and utilization of mangrove forest.

*Methods* Three individuals in similar growth sites were chosen for each species from Hainan Island. Fully expanded mature leaves were sampled from the upper canopy of all plants. Succulence (water content per unit leaf area), SLA,  $N_{\text{mass}}$  and  $N_{\text{area}}$  of mature leaves were studied for 33 species, representing all but three of the mangrove species in China.

*Important findings* True mangrove plants accumulated more Cl and water per unit leaf area than semi-mangrove plants, except for *Pemphis acidula*, *Hernandia sonora* and *Clerodendrum inerme*. Cl and water content per unit leaf area of true mangrove plants were generally  $> 2.5 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$  and  $> 2.4 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2}$ , respectively. Cl concentrations were positively related to succulence for all mangrove species. True mangrove plants had low SLA ( $< 100 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ) and high  $N_{\text{area}}$ ; however, semi-mangrove plants had high SLA (mean of  $160.4 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ). *Pemphis acidula* had much lower SLA than other semi-mangrove species. Our study suggested that there are significant differences between true mangrove plants and semi-mangrove plants in leaf Cl concentration, succulence, SLA,  $N_{\text{mass}}$  and  $N_{\text{area}}$ . *Heritiera littoralis*, *Excoecaria agallocha*, *Acrostichum aureum* and *Acrostichum speciosum* are better classified as semi-mangrove plants, while *Acanthus ilicifolius* and *Acanthus ebreteatus* are classified as true mangrove plants, and *Xylocarpus granatum* needs further research.

**Key words** true mangrove plants, semi-mangrove plants, identification, leaf chloride content, leaf traits

红树植物是生长于受潮汐影响的热带、亚热带海岸潮间带,具有特殊形态结构和生理适应的木本植物,通常分为真红树植物和半红树植物(王伯荪

等,2003)。目前已经有非常明确的真红树植物和半红树植物划分标准(林鹏和傅勤,1995)。但一直以来人们对红树植物的划分都是在野外调查的基础

上根据其在潮间带的分布格局进行的,而没有从物种的形态结构和内部生理水平加以说明。由于野外生境的复杂性以及人们对划分标准理解的不同,导致对许多过渡地带的红树植物种类的界定产生了争议。真红树和半红树物种数统计数据的不一致,将不利于红树林的保护、管理与开发利用(王伯荪等, 2003; 赵亚和郭跃伟, 2004)。

红树植物在潮间带的分布主要取决于对高盐、潮汐、贫瘠和生理干旱环境的适应能力,其中耐盐和耐水淹能力最为关键。但对真红树和半红树植物而言,耐水淹能力不是主要因素。红树林生境所有阴离子中,  $\text{Cl}^-$  是与抗盐机制相关的最重要和最关键的一种元素(Joshi *et al.*, 1972),它与  $\text{Na}^+$  一起成为无机渗透调节最主要的贡献者(赵可夫等, 1999)。叶片肉质化是红树植物调节体内盐分平衡的途径之一(Scholander, 1968; Tomlinson, 1999)。此外,植物的耐盐性还与水分利用效率相关,白骨壤(*Avicennia marina*)比桐花树(*Aegiceras corniculatum*)更耐盐的主要原因是前者具有更高的水分利用效率(Ball, 1988; Khan & Aziz, 2001)。一般来说,水分利用效率与单位面积叶氮含量成正相关,与比叶面积成负相关(Wilson *et al.*, 1999; Poorter & de Jong, 1999)。

目前对红树植物生理生态特征的研究多集中在真红树植物,对半红树植物的相关研究非常少(Naidoo *et al.*, 2002),而对真红树植物和半红树植物生理生态特征的比较研究就更少,而从叶性特征上来对真红树植物和半红树植物进行的比较研究几乎没有。相关研究的不足导致真红树植物和半红树植物界定的困难。本研究将通过国内红树植物叶片盐分(主要是Cl元素)及叶性状(肉质化程度、比叶面积和叶氮含量)的研究来对真红树和半红树植物进行比较,并试图对一些有争议的物种:银叶树(*Heritiera littoralis*)、海漆(*Excoecaria agallocha*)、木果楝(*Xylocarpus granatum*)、卤蕨(*Acrostichum aureum*)、尖叶卤蕨(*Acrostichum speciosum*)、老鼠( *Acanthus ilicifolius*)和小花老鼠( *Acanthus ebracteatus*) (Wang *et al.*, 2003a)进行重新界定,为科学地保护、管理和利用红树林提供依据。

## 1 材料和方法

研究地点位于海南东寨港红树林自然保护区(19°51'N, 110°24'E)和文昌清澜港红树林自然保护区(19°22'~19°35'N, 110°40'~110°48'E)。各物种取样点、分布潮滩和土壤含盐量见表1。

对国内大部分红树植物进行采样,共33种(水椰(*Nypa fruticans*)和海南海桑(*Sonneratia hainansis*)因为个体较稀少未能进行采样)。其中,真红树16种,半红树10种,争议物种7种。在样地内选择标准木3棵,分别采集树冠外围完全展开且保持完整的成熟叶片20~50g,回室内经清洗干净,测定叶面积。105℃杀青10min,80℃烘干、磨粉,贮存备用。水芫花(*Pemphis acidula*)、莲叶桐(*Hernandia sonora*)、海滨猫尾木(*Dolichandrone spathaceae*)、海芒果(*Cerbera manghas*)、老鼠和小花老鼠,因为样地内个体较少未重复采样。

植物Cl用 $\text{AgNO}_3$ 滴定法测定。称重法测定叶片饱和含水量,剪纸恒重法测定叶片面积,肉质化程度=饱和水分含量(g)/表面积( $\text{dm}^2$ )。以每种植物的30枚叶片面积除以对应叶片的干重得到该种植物的比叶面积(SLA)(李玉霖等, 2005)。植物样品经 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 消化后N含量采用纳氏比色法测定(华南热带作物研究院, 1974),所测值为单位重量叶氮含量( $N_{\text{mass}}$ );而单位面积叶氮含量( $N_{\text{area}}$ )= $N_{\text{mass}}/\text{SLA}$ 。

## 2 结果

### 2.1 叶片中Cl元素含量和肉质化

#### 2.1.1 Cl元素含量

所测33种红树植物叶片Cl含量总体变异系数较大(78.7%)(表1),反映了红树林生境中植物对Cl的积累存在较大的差异性。其中,半红树的变异系数高达172.2%,真红树变异相对小一些,为32.9%。

真红树植物,尤其是大部分拒盐红树植物(红海榄(*Rhizophora stylosa*)、正红树(*R. apiculata*)、木榄(*Bruguiera gymnorhiza*)、角果木(*Ceriops tagal*)、瓶花木(*Scyphiphora hydrophyllacea*)、榄李(*Lumnitzera racemosa*)、红榄李(*L. littorea*)、海桑(*Sonneratia caesularis*)、拟海桑(*S. × gulngai*)、杯萼海桑(*S. alba*)和卵叶海桑(*S. ovata*))叶片中Cl含量较高,秋茄(*Kandelia obovata*)和泌盐红树植物(白骨壤和桐花树)叶片Cl含量略低。白骨壤和桐花树由于叶片具有盐腺能够泌盐,所以可以维持叶片较低的盐分浓度。拒盐红树植物秋茄是北半球最耐寒的拒盐红树植物,其叶片内较低的Cl含量也可能表明其有机渗透调节物质较其它真红树植物多,无机渗透调节物质相对来说较少,不过还有待研究。但比起大多数半红树植物来说,真红树植物叶片中的Cl含量相对

表 1 国内 33 种红树植物单位叶面积 Cl 含量( $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ )、肉质化程度(单位叶面积含水量  $\text{g}\cdot\text{dm}^{-2}$ )和各树种取样地、分布潮滩及生境土壤 Cl 含量( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )

Table 1 Cl content per unit area ( $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ ) and succulence ( $\text{g}\cdot\text{dm}^{-2}$ ) of mature leaves for 33 mangrove species and their sites, tides and Cl content ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) of soil for each species in China

类别 Groups	物种名 Plant species	单位叶面积 Cl 含量 Cl content per unit leaf area	肉质化程度 Succulence	取样地及分布潮滩 Site and tide	土壤 Cl 含量 Cl content of soil
真红树植物 True mangrove plants	1. 红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i>	0.65 ± 0.04	5.03 ± 0.02	东寨港(中潮滩) Dongzhai Harbour (Meso-tide bank)	8.36
	2. 正红树 <i>R. apiculata</i>	0.57 ± 0.06	4.68 ± 0.27	清澜港(中高潮滩) Qinglan Harbour (Meso- and high-tide bank)	8.23
	3. 木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	0.57 ± 0.12	3.48 ± 0.71	东寨港(中高潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and high-tide bank)	10.04
	4. 海莲 <i>B. sexangula</i>	0.31 ± 0.02	2.41 ± 0.30	东寨港(中高潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and high-tide bank)	15.56
	5. 尖瓣海莲 <i>B. sexangula</i> var. <i>rynchopetala</i>	0.29 ± 0.02	2.53 ± 0.27	东寨港(中高潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and high-tide bank)	13.04
	6. 秋茄 <i>Kandelia obovata</i>	0.26 ± 0.03	3.43 ± 0.08	东寨港(中潮滩) Dongzhai Harbour (Meso-tide bank)	6.6
	7. 角果木 <i>Ceriops tagal</i>	0.47 ± 0.16	4.39 ± 1.37	东寨港(高潮滩) Dongzhai Harbour (High-tide bank)	8.82
	8. 瓶花木 <i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>	0.66 ± 0.04	4.58 ± 0.19	清澜港(中高潮滩) Qinglan Harbour (Meso- and high-tide bank)	9.20
	9. 榄李 <i>Lumnitzera racemosa</i>	0.62 ± 0.10	4.82 ± 0.85	清澜港(中高潮滩) Qinglan Harbour (Meso- and high-tide bank)	9.20
	10. 红榄李 <i>L. littorea</i>	0.63 ± 0.05	4.73 ± 0.29	铁炉港(高潮滩) Tielu Harbour (High-tide bank)	5.34
	11. 海桑 <i>Sonneratia caeseolaris</i>	0.44 ± 0.04	4.65 ± 0.36	东寨港(中低潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and low-tide Bank)	5.81
	12. 拟海桑 <i>S. × gulngai</i>	0.35 ± 0.10	3.59 ± 0.39	东寨港(中低潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and low-tide Bank)	6.75
	13. 杯萼海桑 <i>S. alba</i>	0.43 ± 0.14	4.15 ± 0.58	东寨港(中低潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and low-tide Bank)	6.32
	14. 卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	0.44 ± 0.01	4.28 ± 0.07	东寨港(高潮滩) Dongzhai Harbour (High-tide Bank)	5.11
	15. 白骨壤 <i>Avicennia marina</i>	0.28 ± 0.04	2.82 ± 0.19	东寨港(中低潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and low-tide Bank)	7.07
16. 桐花树 <i>Aegiceras corniculatum</i>	0.25 ± 0.03	2.81 ± 0.05	东寨港(中低潮滩) Dongzhai Harbour (Meso- and low-tide Bank)	8.15	
平均值 Average	0.45 ± 0.15	3.90 ± 0.89		8.35 ± 2.78	
半红树植物 Semi-mangrove plants	17. 黄槿 <i>Hibiscus tiliaceus</i>	0.04 ± 0.00	1.70 ± 0.18	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	0.59
	18. 水黄皮 <i>Pongamia pinnata</i>	0.02 ± 0.00	0.81 ± 0.11	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	1.02
	19. 杨叶肖槿 <i>Thespesia populnea</i>	0.09 ± 0.01	1.59 ± 0.02	东寨港(高潮滩) Dongzhai Harbour (High-tide bank)	1.57
	20. 海滨猫尾木 <i>Dolichandrone spathaceae</i>	0.03	1.38	清澜港(特大高潮滩) Qinglan Harbour (Megalo-tide bank)	0.50
	21. 阔苞菊 <i>Pluchea indica</i>	0.09 ± 0.01	2.26 ± 0.20	东寨港(特大高潮滩) Dongzhai Harbour (Megalo-tide bank)	2.00
	22. 玉蕊 <i>Barringtonia racemosa</i>	0.06 ± 0.01	2.65 ± 0.13	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	1.57
	23. 海芒果 <i>Cerbera manghas</i>	0.036	3.23	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	0.58
	24. 莲叶桐 <i>Hernandia sonora</i>	0.26	3.58	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	-

表 1 (续) Table 1 (continued)

类别 Groups	物种名 Plant species	单位叶面 积 Cl 含量 Cl content per unit leaf area	肉质化程度 Succulence	取样地及分布潮滩 Site and tide	土壤 Cl 含量 Cl content of soil
	25. 许树 <i>Clerodendrum inerme</i>	0.39 ± 0.12	3.75 ± 0.93	东寨港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	2.98
	26. 水芫花 <i>Pemphis acidula</i>	1.32	6.99	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	-
	平均值 Average	0.23 ± 0.40	2.79 ± 1.77		1.35 ± 0.86
争议物种 Controversial species	27. 银叶树 <i>Heritiera littoralis</i>	0.06 ± 0.00	1.88 ± 0.19	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	5.19
	28. 卤蕨 <i>Acrostichum aureum</i>	0.15 ± 0.03	2.23 ± 0.12	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	2.97
	29. 尖叶卤蕨 <i>A. speciosum</i>	0.15 ± 0.02	2.26 ± 0.10	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	1.77
	30. 海漆 <i>Excoecaria agallocha</i>	0.15 ± 0.06	2.25 ± 0.38	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	2.82
	31. 木果楝 <i>Xylocarpus granatum</i>	0.29 ± 0.03	2.72 ± 0.12	清澜港(高潮滩) Qinglan Harbour (High-tide bank)	3.40
	32. 老鼠 <i>Acanthus ilicifolius</i>	0.44	4.47	东寨港(高潮滩) Dongzhai Harbour (High-tide bank)	7.58
	33. 小花老鼠 <i>A. ebrectatus</i>	0.42	4.58	东寨港(高潮滩) Dongzhai Harbour (High-tide bank)	4.70
	样品总体平均值 Average in total	0.34 ± 0.27	3.36 ± 1.33		6.02 ± 4.08

来说仍然较高,平均值为  $0.45 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ 。

半红树植物叶片中 Cl 含量普遍偏低,大部分仅为真红树的 1/10 左右。莲叶桐、许树(*Clerodendrum inerme*)和水芫花叶片 Cl 含量较高,特别是水芫花 Cl 含量高达  $1.32 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ ,远远超过所有真红树种类。

争议的 7 种红树植物中,除老鼠和小花老鼠叶片 Cl 含量接近真红树平均值外,其余均介于真红树和半红树植物之间,但更接近后者。其中银叶树叶片 Cl 含量非常低,只有  $0.06 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ ,跟大多数半红树差不多。

### 2.1.2 叶片肉质化程度比较

红树植物叶片肉质化程度相对 Cl 含量来说,变异系数没那么高,为 39.8%(表 1)。同样,半红树植物变异系数远大于真红树植物,分别为 63.4% 和 22.8%。

真红树中除了海莲(*Bruguiera sexangula*)、尖瓣海莲(*B. sexangula* var. *rhynchopetala*)、白骨壤和桐花树肉质化程度偏低外,其余都非常高,单位叶面积含水量平均值为  $3.9 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2}$ 。半红树植物肉质化程度普遍偏低。除许树、莲叶桐和水芫花肉质化程度较高外,大多数半红树植物单位叶面积含水量平均值仅为  $1.95 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2}$ 。

争议物种中,只有老鼠和小花老鼠肉质化

程度较高,达到了真红树的平均值  $3.9 \text{ g} \cdot \text{dm}^{-2}$ 。

值得注意的是半红树植物许树、莲叶桐和水芫花,其叶片中 Cl 元素含量和肉质化程度都远高于其它半红树植物。特别是水芫花,该种植物生境非常特殊(迎风石块中),不仅土壤中盐分可以通过蒸腾流到达叶片,海水中盐分还可以通过浪花飞溅进入,从而造成水芫花叶片中 Cl 含量比真红树植物还高。莲叶桐和许树叶片 Cl 含量为何较高需进一步研究。

### 2.1.3 叶片肉质化程度和 Cl 含量的关系

图 1 给出了红树林生境中真红树植物和半红树植物及全部植物叶片 Cl 含量和肉质化程度的散点分布。从图上看,Cl 含量和肉质化程度呈正相关。不管是真红树植物还是半红树植物,所有植物叶片内的 Cl 含量与其肉质化程度显著相关( $p < 0.01$ )。

## 2.2 比叶面积和叶氮含量

### 2.2.1 比叶面积(SLA)

所研究的 33 种红树植物的 SLA 变异系数仍然较大(44.5%) (图 2),但两类红树植物内部变异减小(真红树植物 22.7%,半红树 25.9%)。其中真红树角果木和半红树海芒果分别具有最低的 SLA ( $42.3 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ) 和最高的 SLA ( $222.1 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ) 其差值高达 4.2 倍。说明真红树和半红树植物存在较明

显的生理差异,对盐渍生境有着不同的适应策略。

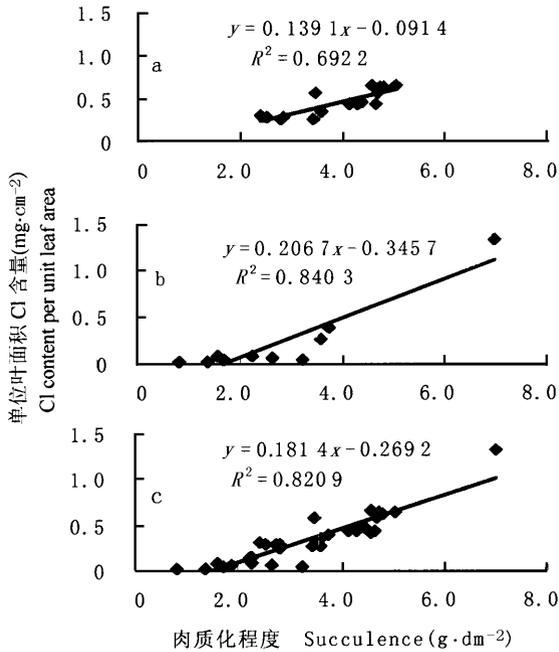


图1 红树植物叶片 Cl 含量与肉质化程度的关系  
Fig.1 The relationship between leaf Cl content and succulence for mangroves in China

a:真红树 True mangrove plants b:半红树 Semi-mangrove plants  
c:全部植物 All species

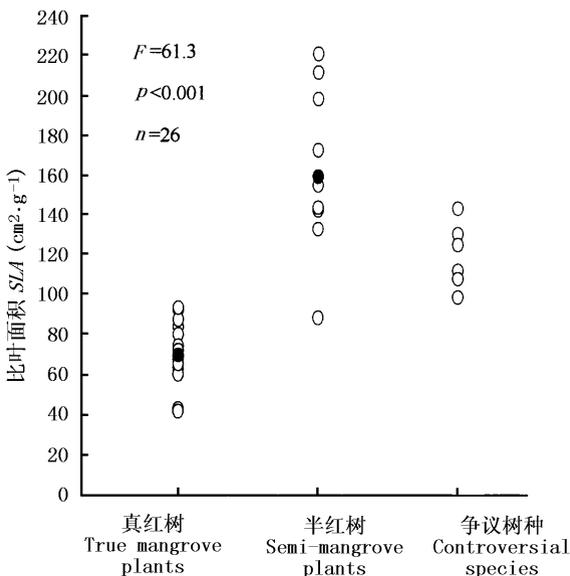


图2 国内33种红树植物比叶面积( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )

Fig.2 The specific leaf area (SLA) for 33 mangrove species in China  
○ 每种植物比叶面积的平均值 Represent mean SLA for each species  
● 两类红树植物的平均值 Represent the average values for two groups of mangroves  
F 值和 p 值为两类红树植物的方差分析结果 F-value and p-value, and sample number (n) are given for One-Way ANOVAs

真红树一般具有较低的 SLA,平均值为  $70.6 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ,且最高值未超过  $100.0 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 。而半红树植物平均值都高达  $160.4 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ,其中只有水芫花的 SLA 值略低于  $100.0 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 。

争议物种中,银叶树和老鼠 具有较小的 SLA,分别为  $71.5 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 和  $99.5 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 。其余几种植物 SLA 在  $108.0 \sim 144.0 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 之间。

### 2.2.2 叶氮含量

真红树植物一般单位重量叶氮含量( $N_{\text{mass}}$ )较低,平均值为  $16.34 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (表2)。但杯萼海桑、海桑、拟海桑和白骨壤具有较高的  $N_{\text{mass}}$  值。较高的  $N_{\text{mass}}$  表明叶片光合能力较强(Körner, 1989),这与野外观察到杯萼海桑、海桑、拟海桑在潮滩生长较茂盛相一致。白骨壤虽然  $N_{\text{mass}}$  也较高,但由于将大部分光合产物投资于地下部分来维持较高的水分利用效率以此增加耐盐性,从而牺牲了地上部分的生长(Ball, 1988)。半红树植物  $N_{\text{mass}}$  都较高,平均值高达  $26.28 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

从单位面积叶氮含量( $N_{\text{area}}$ )来看,真红树植物除了瓶花木、榄李和红榄李较低外,其余均较高,整体平均值达  $2.35 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。瓶花木、榄李和红榄李多分布在高潮带,耐盐性不强,其相对较低的  $N_{\text{area}}$  也属正常。而半红树植物  $N_{\text{area}}$  普遍偏低,平均值为  $1.51 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。

所有争议物种的  $N_{\text{mass}}$  和  $N_{\text{area}}$  介于真红树和半红树之间。不过银叶树和老鼠 却有较高的  $N_{\text{area}}$  值,分别为  $2.36$  和  $2.21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。此外,所测33种植物的  $N_{\text{mass}}$  和  $N_{\text{area}}$  变异系数也不低,分别为  $36.8\%$  和  $36.1\%$ 。

综合来看,真红树植物具有较低的 SLA 和较高的  $N_{\text{area}}$ ,表明其具有较高的水分利用效率,耐盐性较强。而半红树植物除水芫花 SLA 略为偏低外,其余均较高。此外,半红树植物的  $N_{\text{area}}$  普遍偏低。

### 2.2.3 SLA 与 $N_{\text{area}}$ 的关系

图3表明,SLA 和  $N_{\text{area}}$  呈负相关,SLA 较大的植物,其  $N_{\text{area}}$  较小。但两类植物各自的 SLA 和  $N_{\text{area}}$  都不形成显著相关( $p > 0.05$ ),尤其是真红树植物。

## 3 讨论

自然条件下,红树林生境是一种寡养分生境,土壤养分尤其是 N 严重不足,红树林内 N 含量远低于临近光滩(Tomlinson, 1999; Wang et al., 2003b)。红树植物虽然受潮水浸淹,但由于土壤含盐量高,土壤渗透压高,植物吸水困难,故而呈现生理性干旱的

表 2 国内 33 种红树植物单位重量叶氮含量( $N_{\text{mass}}$ )和单位面积叶氮含量( $N_{\text{area}}$ )  
Table 2 Measurements of  $N_{\text{mass}}$ ,  $N_{\text{area}}$  for 33 mangroves species in China

类别 Groups	物种 Plant species	单位重量叶氮含量 $N_{\text{mass}}$ ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )	单位面积叶氮含量 $N_{\text{area}}$ ( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ )
真红树植物 True mangrove plants	1. 红海榄 <i>Rhizophora stylosa</i>	14.22 ± 1.35	2.83 ± 0.03
	2. 正红树 <i>Rhizophora apiculata</i>	12.13 ± 2.30	2.77 ± 0.04
	3. 木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i>	15.11 ± 2.04	2.17 ± 0.00
	4. 海莲 <i>B. sexangula</i>	13.19 ± 0.44	1.98 ± 0.04
	5. 尖瓣海莲 <i>B. sexangula</i> var. <i>rhynchopetala</i>	13.92 ± 1.17	1.66 ± 0.02
	6. 秋茄 <i>Kandelia obovata</i>	18.96 ± 1.58	2.96 ± 0.03
	7. 角果木 <i>Ceriops tagal</i>	8.56 ± 0.93	2.12 ± 0.05
	8. 瓶花木 <i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>	10.06 ± 1.43	1.24 ± 0.02
	9. 榄李 <i>Lumnitzera racemosa</i>	14.03 ± 1.67	1.51 ± 0.01
	10. 红榄李 <i>L. littorea</i>	9.56 ± 0.84	1.57 ± 0.01
	11. 海桑 <i>Sonneratia caeseolaris</i>	26.66 ± 0.92	3.04 ± 0.04
	12. 拟海桑 <i>S. × gulngai</i>	24.99 ± 2.89	2.69 ± 0.06
	13. 杯萼海桑 <i>S. alba</i>	30.89 ± 1.53	4.10 ± 0.03
	14. 卵叶海桑 <i>S. ovata</i>	13.00 ± 0.97	1.73 ± 0.01
	15. 白骨壤 <i>Avicennia marina</i>	22.86 ± 1.37	3.14 ± 0.02
	16. 桐花树 <i>Aegiceras corniculatum</i>	13.35 ± 0.51	2.02 ± 0.01
	平均值 Average	16.34 ± 6.60	2.35 ± 0.77
半红树植物 Semi-mangrove plants	17. 黄槿 <i>Hibiscus tiliaceus</i>	25.95 ± 1.74	2.02 ± 0.01
	18. 水黄皮 <i>Pongamia pinnata</i>	36.07 ± 6.41	1.81 ± 0.03
	19. 杨叶肖槿 <i>Thespesia populnea</i>	15.93 ± 1.81	1.11 ± 0.00
	20. 海滨猫尾木 <i>Dolichandrone spathaceae</i>	29.02	1.36
	21. 阔苞菊 <i>Pluchea indica</i>	30.22 ± 3.41	1.74 ± 0.01
	22. 玉蕊 <i>Barringtonia racemosa</i>	23.69 ± 1.18	1.64 ± 0.01
	23. 海芒果 <i>Cerbera manghas</i>	36.46	1.6
	24. 莲叶桐 <i>Hernandia sonora</i>	24.94	1.86
	25. 许树 <i>Clerodendrum inerme</i>	24.58 ± 2.81	1.60 ± 0.03
	26. 水芫花 <i>Pemphis acidula</i>	15.93	1.78
		平均值 Average	26.28 ± 7.06
争议树种 Controversial species	27. 银叶树 <i>Heritiera littoralis</i>	16.68 ± 0.62	2.36 ± 0.04
	28. 卤蕨 <i>Acrostichum aureum</i>	16.14 ± 1.32	1.52 ± 0.05
	29. 尖叶卤蕨 <i>A. speciosum</i>	22.24 ± 2.03	1.55 ± 0.01
	30. 海漆 <i>Excoecaria agallocha</i>	23.14 ± 2.06	1.80 ± 0.03
	31. 木果楝 <i>Xylocarpus granatum</i>	22.82 ± 1.43	1.82 ± 0.02
	32. 老鼠 <i>Acanthus ilicifolius</i>	21.96	2.21
	33. 小花老鼠 <i>A. ebreteatus</i>	18.93	1.74
	样品总体平均值 Average in total	20.19 ± 7.42	1.99 ± 0.72

$N_{\text{mass}}$ : Mass-based leaf nitrogen concentration  $N_{\text{area}}$ : Area-based leaf nitrogen concentration

特征(Levitt, 1980)。叶氮含量、比叶面积和叶寿命等叶性因子都是植物适应环境所表现出的重要结构参数(Körner, 1991)并通过其相互作用而影响叶的功能性状,如光合、呼吸等,从而影响植物的生长与分布格局。

本研究表明,真红树植物叶片 Cl 含量和肉质化程度远高于大多数半红树植物,并且具有低 SLA 和高  $N_{\text{area}}$  的特点。这说明真红树植物具有积累大量无机离子来进行渗透调节降低水势的能力;并且将较多的氮投资于保护构造上(防止失水过多等)和增加叶肉细胞密度上(Bazzaz, 1997),水分利用效率高,

从而提高其耐盐性来适应高盐生境。半红树植物莲叶桐、许树虽然叶片 Cl 含量和肉质化程度较高,但它们的高 SLA 和低  $N_{\text{area}}$  特征都与其它半红树植物相类似。水芫花为了适应极度高盐,贫瘠和风浪袭击的恶劣生境,在 Cl 含量和叶性状方面表现出了特殊性。

根据以上我们对一些真红树植物和半红树植物叶片中 Cl 含量和叶性状的比较研究,并参照林鹏和傅歆(1995)提出的真红树植物和半红树植物的鉴别标准,对 7 种争议树种的界定如下:

银叶树:银叶树是目前人们争议较多的物种。

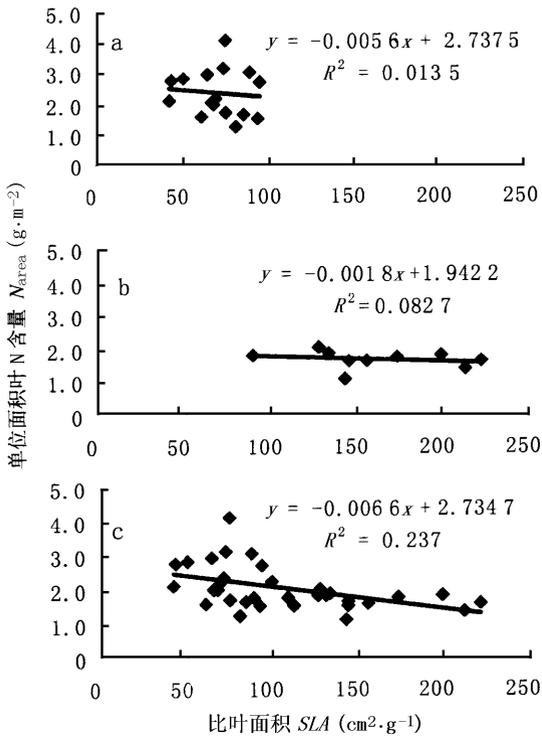


图3 红树植物单位面积叶 N 含量与比叶面积的关系

Fig.3 The relationship between area-based leaf nitrogen content ( $N_{area}$ ) and specific leaf area ( $SLA$ ) for mangroves

a, b, c: 见图 1 See Fig.1

由于其多分布在红树林林缘,不耐高盐,许多学者将其归为半红树(林鹏,1987;Tomlinson,1999;Wang *et al.*,2003a)。Mukherjee 等(2003)通过分子标记也认为将银叶树归为半红树植物比较合适。但由于银叶树可以形成纯植丛,且相对其它半红树植物较耐盐,在海岸防护林体系中作用非同小可,国内不少人将其归为真红树植物(林鹏,1993;范航清,2000)。就目前研究来看,银叶树叶片 Cl 含量和肉质化程度相当低,且野外观察其生境具有两栖性,符合半红树特征,故应归为半红树植物。其低的  $SLA$  和较高的  $N_{area}$  说明该树种水分利用效率高,较耐盐。同时,低的 Cl 含量和  $SLA$  表明银叶树是以有机渗透调节为主,渗透调节物质可能是一些分子量较大的有机物(如柠檬酸等)(Paliyavuth,2004)。

海漆:该种植物对红树林生境没有明显的适应特征,且可以在海拔 400 m 的开阔地带生长,不少国内外学者认为海漆是半红树植物(林鹏,1987;Tomlinson,1999;Wang *et al.*,2003a)。但国内也有很多人认为海漆属于真红树植物(林鹏,1993;郑德璋等,1995)。Moorthy 和 Kathiresan(1997)发现海漆与白骨壤、木榄和角果木在光合、色素组成等方面非常

接近,认为海漆是真红树植物。但本研究表明,海漆无论是从叶片 Cl 含量、肉质化程度,还是从叶 N 含量和  $SLA$  来看都应归为半红树。而且据野外调查,海漆大多分布在高潮带偏上的位置,有的甚至生长在潮水完全不可淹及的地方。

卤蕨和尖叶卤蕨:人们对该属植物的界定争议也很大。卤蕨属植物多分布在红树林群落内缘或高潮带滩涂,因而很多人赞同将其归为半红树植物(林鹏,1987;Tomlinson,1999)。但后来林鹏(1993)和范航清(2000)把它们归为真红树植物。而 Wang 等(2003a)和王伯荪等(2003)认为它们不属于木本植物,所以既不是真红树植物也不是半红树植物,而是红树林伴生植物。但就目前研究而言,卤蕨和尖叶卤蕨应归为半红树植物。原因在于该类植物叶片 Cl 含量和肉质化程度较低,不同于真红树植物;其叶氮含量和  $SLA$  与半红树植物更接近。

木果楝:林鹏(1987)将其定为半红树植物,但后来很多人认为木果楝属于真红树植物(林鹏,1993;Wang *et al.*,2003a)。Tomlinson(1999)对该红树植物的归属问题一直未作定论。本研究中,木果楝叶片 Cl 含量、肉质化程度和叶 N 含量介于半红树和真红树之间, $SLA$  略微偏大。木果楝究竟属于真红树植物还是半红树植物还有待进一步研究。

老鼠 和小花老鼠:该属植物是灌木和亚灌木,一般生长于红树林林缘或与半红树植物生长在一起,有时可以生长在几乎不受潮水影响的低盐的河岸,因此被认为是典型的半红树植物(Tomlinson,1999;Wang *et al.*,2003a;王伯荪等,2003)。但国内大部分人还是将老鼠属植物归为真红树植物(Lin,1987,1993;郑德璋等,1995;范航清,2000)。通过研究,发现老鼠 和小花老鼠 叶片 Cl 含量和肉质化程度高于真红树平均值,叶 N 含量和  $SLA$  都比较接近真红树。所以我们赞成将它们归为真红树植物。

## 参 考 文 献

- Ball MC (1988). Salinity Tolerance in the Mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water use in relation to growth, carbon partitioning, and salt balance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15, 447-464.
- Bazzaz FA (1997). Allocation of resources in plants: state of the science and critical questions. In: Bazzaz FA, Gracedds J eds. *Plant Resource Allocation*. Academic Press, New York, 1-37.
- Fan HQ (范航清) (2000). *Mangrove—Safeguard of Environment Protection* (海岸环护卫士——红树林). Guangxi Science and

- Technology Press, Nanning, 18–23. (in Chinese)
- Institute of Tropic Crop of South China (华南热带作物研究院) (1974). Measurement for nitrogen of latex by Nessler's reagent colorimetric method. *Communication for Tropical Crop (热作科技通讯)*, (5), 12–13. (in Chinese)
- Joshi GV, Pimplaskar M, Bhosale LJ (1972). Physiological studies in germination of mangroves. *Botanica Marina*, 45, 91–95.
- Khan MA, Aziz I (2001). Salinity tolerance in some mangrove species from Pakistan. *Wetlands Ecology and Management*, 9, 219–223.
- Körner C (1989). The nutrient use efficiency and fertility in forest ecosystems. *Oecologia*, 81, 379–391.
- Körner C (1991). Some overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional Ecology*, 5, 162–173.
- Levitt J (1980). *Responses of Plant to Environmental Stress* 2nd edn. Academic Press, New York, 365–488.
- Li YL (李玉霖), Cui JY (崔建垣), Su YZ (苏永中) (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 25, 304–311. (in Chinese with English abstract)
- Lin P (林鹏) (1987). Distribution of mangrove species. *Scientia Silvae Sinicae (林业科学)*, 23, 481–490. (in Chinese with English abstract)
- Lin P (林鹏) (1993). Species distribution and type of forest aspect of mangrove in China. In: Li ZJ (李振基) ed. *Issue of Environment and Ecology (环境与生态论丛)*. Xiamen University Press, Xiamen, 74–79. (in Chinese with English abstract)
- Lin P (林鹏), Fu Q (傅勤) (1995). *Environmental Ecology and Economic Utilization of Mangroves in China (中国红树林生态环境及经济利用)*. Higher Education Press, Beijing, 23–31. (in Chinese)
- Moorthy P, Kathiresan K (1997). Photosynthetic pigments in tropical mangroves: impacts of seasonal flux of UV-B radiation and other environmental attributes. *Botanica Marina*, 40, 341–349.
- Mukherjee AK, Acharya LK, Mattagajasingh I, Panda PC, Mohapatra T, Das P (2003). Molecular characterization of three *Heritiera* species using AFLP markers. *Biologia Plantarum*, 47, 445–448.
- Naidoo G, Tuffers AV, von Willert DJ (2002). Changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of two mangroves and a mangrove associate in response to salinity in the natural environment. *Trees*, 16, 140–146.
- Paliyavuth C, Clough B, Patanaponpaiboon P (2004). Salt uptake and shoot water relations in mangroves. *Aquatic Botany*, 78, 349–360.
- Poorter H, de Jong JR (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143, 163–176.
- Scholander PF (1968). How mangrove desalinate seawater. *Physiologia Plantarum*, 21, 251–256.
- Tomlinson PB (1999). *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, 26–30, 374–381, 237–242.
- Wang BS (王伯荪), Zhang WY (张炜银), Zan QJ (詹启杰), Liang SC (梁士楚) (2003). Annotation of mangrove plant. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni (中山大学学报(自然科学版))*, 42(3), 42–46. (in Chinese with English abstract)
- Wang BS, Liang SC, Zhang WY, Zan QJ (2003a). Mangrove Flora of the World. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, 45, 644–653.
- Wang WQ, Wang M, Lin P (2003b). Seasonal changes in element levels in mangrove leaves and element retranslocation during leaf senescence. *Plant and Soil*, 252, 187–193.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson J (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Zhao Y (赵亚), Guo YW (郭跃伟) (2004). The proceeding of chemical constituents and pharmacological activities of mangrove. *Chinese Journal of Natural Medicines (中国天然药物)*, 2, 135–140. (in Chinese with English abstract)
- Zhao KF (赵可夫), Feng LT (冯立田), Lu YF (卢元芳), Fan H (范海) (1999). The osmotica and their contributions to the osmotic adjustment in two mangrove species—*Avicennia marina* (Forsk) Vierh and *Kandelia candel* (L.) Druce growing in the Fujian Jiulongjia River Estuary of China. *Oceanologia et Limnologia Sinica (海洋与湖沼)*, 17, 58–61.
- Zheng DZ (郑德璋), Zheng SF (郑松发), Liao BW (廖宝文) (1995). *The Dynamic Studies on Mangrove of Qinglan Harbour in Hainan Island (海南岛清澜港红树林发展动态研究)*. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou, 133–137. (in Chinese)