doi:10.6043/j.issn.0438-0479.201612004

**耐寒性和向海性生态系列对红树林气候变化影响的研究进展**

陈鹭真\*，郑文教，杨盛昌，王文卿，张宜辉

（厦门大学环境与生态学院，滨海湿地生态系统教育部重点实验室（厦门大学），福建 厦门 361102）

**摘要：**林鹏院士是我国红树林生态学的先驱。1985年开始，林鹏院士及其研究团队开始从红树植物起源和分布的角度，探讨我国红树植物的耐寒性等级和向海性等级系列；并与红树林造林的宜林地选择相结合，从适应机理到造林实践深入研究红树植物生理生态学。这一系列成果均能为红树林全球变化研究提供了基础信息，在我国乃至国际红树林全球变化研究领域都是很有价值的。本文从三十多年来林鹏院士及其研究团队在耐寒性等级系列与全球变暖、极端气候响应，向海性等级系列与海平面上升适应，以及宜林地选择三个方面的研究及其对全球变化范例研究的影响进行综述。

**关键词：**红树林；气候变暖；低温胁迫；潮汐淹水；海平面上升；造林

**中图分类号：**Q 948.1 **文献标志码：**A

在《中国红树林生态系》一书中，林鹏院士将我国红树林生态学的研究分成五个阶段[1]。早在20世纪50年代，即红树植物的认识阶段和群落生态学研究阶段，何景、侯宽昭和何椿年、张宏达等对我国红树林的种类分布和生境适应进行了介绍[1]。得益于其导师——厦门大学生物学何景教授的引导，1980年代，林鹏以确凿的事实、精确的研究和翔实的数据向世界展示了中国丰富的红树林资源，改变了国际学术界对“中国的红树林已经消失”的错误认识。

自1980年开始，林鹏等开始从红树植物起源和分布的角度，探讨我国红树植物的耐寒性等级和向海性等级系列；并与宜林地选择的驯化实践相结合，从适应机理到造林实践角度深入研究红树植物的生理生态学[1]。1990年，随着政府间气候变化专门委员会（IPCC）第一次评估报告的发布，国际红树林学界开始对于全球变暖、大气二氧化碳（CO2）浓度增高、海平面上升和极端气候事件对于红树林影响的展开研究[2-3]。与此同期，林鹏也开始关注全球变化对红树林生态系统的影响，并发表了两篇评述文章[4-5]。这些预测很大程度上建立在其早期以来对于红树林地理分布区、耐寒性等级和向海性种类生态序列等研究和实践的基础上。这在我国乃至国际红树林的全球变化研究领域中，都处于前沿并具有前瞻性。本文将从林鹏等三十多年来在红树林抗寒和向海性生态系列的研究及其对当前红树林全球变化研究范例的影响进行综述。

# 1 耐寒性生态系列对气候变暖、极端气候的响应

红树林是泛热带的海岸木本植物群落，天然分布在我国东南沿海的海南、广东、广西、福建等省份以及台湾、香港和澳门地区；浙江省在1957年成功引种秋茄（*Kandeliaobovata*）[1]。红树植物都是嗜热种类，低温是限制红树林向两极扩展的主要因子[6]。我国处于世界红树林天然分布区的北缘，不同地域自然分布的红树林植物群落，其种类多样性随纬度增高而递减[7]。依据最低月均温的等温线图和红树植物天然分布的北缘，林鹏和傅勤[8]把我国红树植物的耐寒性划分为7个等级，由Ⅰ到Ⅶ级耐寒能力逐渐减弱（表1）。

表1 中国红树植物耐寒性等级序列

Tab. 1 Cold tolerant class of mangrove species in China

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| 等级 | 最低月均温/℃ | 地域 | 种类 |
| Ⅰ | 8~10 | 闽东北沿海的福鼎-莆田之间 | 秋茄(*Kandeliaobovata*)、 |
| Ⅱ | 10~12 | 闽中沿海的莆田-厦门之间 | 桐花树(*Aegicerascorniculatum*)、白骨壤(*Avicennia marina*)、老鼠簕(*Acanthusilicifolius*)、黄槿(*Hibiscus tiliaceus*) |
| Ⅲ | 12~14 | 厦门以南至汕头沿海、台湾北部 | 木榄(*Bruguieragynorrhiza*)、海漆(*Excoecariaagallocha*) |
| Ⅳ | 14~16 | 广东沿海和汕头以南（不包括雷州半岛南端） | 红海榄(*Rhizophorastylosa*)、秋茄、角果木(*Ceriopstagal*)、榄李(*Lumnitzeraracemosa*)、杨叶肖槿(*Thespesiapopulnea*)、银叶树(*Heritieralittoralis*)、海芒果(*Cerberamanghas*) |
| Ⅴ | 16~18 | 广东雷州半岛南端，海南北部（包括东寨港） | 海莲(*Bruguierasexangula*)、尖瓣海莲(*B.sexangula*var. *rhynchopetala*)、小花老鼠簕(*Acanthus ebractearas*)、玉蕊(*Barringtoniaracemosa*) |
| Ⅵ | 18~20 | 海南岛东岸（包括清澜港）和西岸，台湾岛西南岸 | 海桑(*Sonneratiacaseolaris*)，杯萼海桑(*Sonneratia alba*)，卵叶海桑(*Sonneratiaovata*)，海南海桑(*Sonneratiahainanensis*)，瓶花木(*Scyphiphorahydrophyllacea*)，正红树(*Rhizophoraapiculata*) |
| Ⅶ | 20~22 | 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、台湾以南海域小岛） | 红榄李(*Lumnitzeralittorea*)、水芫花(*Pemphisacidula*) |

**注：**引自林鹏和傅勤[8]，经修改。

根据这个耐寒序列，我国最耐寒的红树植物是秋茄，其自然分布区的纬度最高（福建福鼎），生境的最低月均温为8.4℃，也是最早向北引种到浙江的物种；而红榄李、水芫花仅限于海南岛南端分布。张娆挺和林鹏[9]从植物区系的角度出发，把红树植物分为抗低温广布种、嗜热广布种和嗜热窄布种，将广布性与耐寒性紧密结合。然而，全球气温升高将给红树植物的两极扩展提供机会。基于我国红树林分布现状和IPCC对全球气温升高的预测，陈小勇和林鹏[5]对未来气温升高2℃后的红树林地理分布范围进行理论预测并认为：各种红树植物的分布区可能平均北扩2.5个纬度；我国红树林分布的北界将从福建福鼎扩展至浙江嵊县附近，引种的北界达杭州湾；升温后的浙江可能有3个物种（表2）。

表2温度升高2℃后红树植物可能的分布北界及其所属低温敏感类型

Tab. 2 Predicted northern boundary of mangroves after 2℃ increased in temperature and their cold sensitive types

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| 种类 | 年均温/℃ | 当前分布北界 | 预计分布北界 | 低温敏感类型 |
| 秋茄 | 18.5 | 福鼎 | 嵊县 | L |
| 桐花树 | 20.2 | 莆田 | 温州 | — |
| 白骨壤 | 20.2 | 莆田 | 温州 | L |
| 老鼠簕 | 21.0 | 龙海 | 宁德 | — |
| 木榄 | 21.1 | 云霄 | 宁德 | L |
| 海漆 | 21.1 | 云霄 | 宁德 | — |
| 红海榄 | 22.4 | 合浦 | 晋江 | M |
| 角果木 | 22.4 | 合浦 | 晋江 | L |
| 榄李 | 22.4 | 合浦 | 晋江 | H |
| 卤蕨(*Acrostichumaureurm*) | 22.4 | 合浦 | 晋江 | — |
| 小花老鼠簕(*Acanthus ebractearas*) | 23.2 | 湛江 | 汕头 | — |
| 银叶树 | 23.2 | 湛江 | 汕头 | L |
| 海莲 | 23.8 | 琼山 | 汕尾 | L |
| 尖瓣海莲 | 23.8 | 琼山 | 汕尾 | M |
| 海桑 | 23.8 | 琼山 | 汕尾 | H |
| 水椰(*Nypafruticans*) | 23.8 | 琼山 | 汕尾 | — |
| 瓶花木 | 23.8 | 琼山 | 汕尾 | — |
| 尖瓣卤蕨(*A. speciosum*) | 23.8 | 琼山 | 汕尾 | — |
| 正红树 | 23.9 | 文昌 | 汕尾 | M |
| 杯萼海桑 | 23.9 | 文昌 | 汕尾 | H |
| 卵叶海桑 | 23.9 | 文昌 | 汕尾 | H |
| 海南海桑 | 23.9 | 文昌 | 汕尾 | — |
| 拟海桑(*S.*×*gulngai*) | 23.9 | 文昌 | 汕尾 | — |
| 木果楝(*Xylocarpusgranatum*) | 23.9 | 文昌 | 汕尾 | H |
| 红榄李 | 24.7 | 陵水 | 茂名 | H |

**注：**引自文献陈小勇和林鹏[5]，杨盛昌（1990）[10]经修改。其中，H表示高度敏感；M表示中等敏感；L表示低敏感。

在全球范围内，气候变暖的过程也将伴随着极端低温的发生频率增加，同时由于不同红树种类的抗寒力不同，低温将对北移的物种产生不同程度的损害。围绕低温的胁迫，林鹏等开展了一系列红树林植物抗寒性的生理生态学研究[10-12]：自1980年开始，卢昌义、杨盛昌等从海南采集的木榄、红海榄、海莲、尖瓣海莲、角果木、正红树的成熟胚轴在室外盆栽至10~20cm高，再移植至福建九龙江红树林引种园；之后，沈瑞池把一些较为抗寒的种类（如白骨壤和桐花树），从福建九龙江口移植到福建莆田、宁德、福鼎、温州等地。通过对比试验发现：桐花树可以引种到福鼎和宁德，且其繁殖体能在宁德萌发和生长；白骨壤北移后较难成活；秋茄能在温州生长，但无法自然更新；木榄在九龙江口能自然萌发和生长，并繁育后代；红海榄、海莲、尖瓣海莲虽然能在九龙江口生长，但冬季的低温使其成活率低于40%、角果木和正红树在引种后经历第一次冬季时即全部不能存活。卢昌义等[12]对海南岛引种到九龙江口的木榄、海莲和尖瓣海莲在低温敏感阶段（二年内幼树期）的生物量、光合水分利用等进行跟踪研究，发现它们对于高纬度的低温有不同程度的生理生态适应能力。林鹏等[13]通过盆栽试验，对秋茄、桐花树、白骨壤、海莲、木榄和尖瓣海莲等6种红树植物的临界低温进行了生理生态学指标测定，其结果与野外引种试验的结果一致，即10℃是这些红树植物的一个生物学临界温度。

杨盛昌[10]通过采集海南琼山东寨港的主要红树植物种类，利用电导率发测定了其抗寒能力，并发现：海南东寨港主要红树种类冬季抗寒力（半致死温度）介于-2.3~ -6.8℃之间，因此，认为红树科植物抗寒力较强，多数种类属于低温敏感性相对较弱的L类型；海桑科和楝科红树种类抗寒力较弱，属于低温敏感性较强的H类型（表2）。杨盛昌和林鹏[14]进一步全方位比较了不同纬度红树林区、同一红树群落的不同滩面高程、同一植株树冠的不同位置的抗寒能力；从生理生态水平揭示了红树植物的抗寒适应，并提出红树叶片抗寒力的种群分化、季节变化和部位差异是其趋异适应的结果，有益于红树植物的生存和繁育。

这一系列开创性的研究工作在一定程度上为当前红树林全球变化响应研究提供了数据积累和参考依据。十多年之后的几次大寒潮，从野外实践上再次证明了这一红树林抗寒性等级序列的适用性。例如，2008年初，我国南方19个省经历了50年一遇的持续低温雨雪冰冻天气，极端气候对华南沿海各省的红树林区造成不同程度的危害。陈鹭真等[15]在2008年寒潮过后的一个月内，对我国南方各省红树林区的10个代表性地点进行了红树植物伤害程度的系统调查发现：极端低温对红树林的危害极为显著，特别是在低纬度的海南、广西和广东湛江等地；但在纬度较高的福建，本地红树种类秋茄、桐花树和白骨壤及引种的木榄，由于长期适应于冬季较低的气温或在种植前经过抗寒锻炼，具有较强的抗寒能力。这个结果与杨盛昌和林鹏[14]的红树植物耐寒性等级序列几乎一致。此次调查还发现：当极端低温正值夜间退潮时，红树林受寒害更为显著[15]。冬季海水温度20℃被认为是红树林分布的临界点[16]，因此，对红树植物低温胁迫的研究也从气温，进一步延伸到对气温和水温的相互作用。Wang等[17]探讨了福建福鼎（秋茄天然分布北界）的秋茄群落在冬季霜冻持续下的叶片衰老和养分循环机理，提出了海水对于霜冻的保温作用。陈鹭真等[18]通过室内控制模拟冬季低温和夜间低潮对无瓣海桑幼苗的影响，进一步验证了极端低温发生时夜间高潮对幼苗起到较好的保温作用，缓解了低温对幼苗生长和叶片的生理伤害。至今，国内学者对红树植物低温耐性机制的探讨集中在光合和叶绿素荧光、养分利用、低温保护机理等方面[14, 18-20]。

未来的全球变暖的趋势将有利于红树林生长的[4-5]。邓燕瑜[21]和胡娜胥[22]通过控制实验研究发现：秋茄、无瓣海桑和拉贡木等红树植物对未来气温升高的适应方式有所不同。胡娜胥[22]依据陈小勇和林鹏[5]的推测，对气温升高2℃的秋茄和无瓣海桑的地理分布进行推测，并获得与之相似的结果。史小芳[23]通过野外调查也发现：作为我国最耐寒的红树植物，秋茄在低纬度区域（海南省）的分布面积小、整体长势差、植株高度低，其生长在一定程度上受到夏季高温的抑制；这与夏季高温抑制秋茄的最大电子传递速率、破坏叶绿体结构，进而抑制光合作用密切相关[27,29]。因此，未来气温升高和极端低温协同作用下，红树植物的生理生态学响应和红树林分布范围的两极化值得进一步关注。

# 2 向海性生态系列对海平面上升的适应性

滨海潮间带的生境特点，决定了红树植物群落形成了大致与海岸线平行的优势种的成带现象。这种成带现象是受到潮汐浸淹的频度和深度、海岸基质类型、沉积状况和土壤含盐量等因素共同制约的。不同种类的红树植物依据其对潮滩淹水和盐度因子的差异，天然形成了垂直于海岸线的带状分布特征。在国际上，最早研究红树林带状分布和潮汐淹水等级划分的科学家是Watson，他在1928年对马来半岛红树林的调研中将不同的红树种类淹水等级进行界定[24]。在我国红树林群落生态学研究阶段，研究者将红树植物空间上的带状分布与时间上的演替结合起来，认为处于不同潮位的红树植物群落代表了其所处的不同演替阶段[1,25,26]。林鹏将我国东南沿海主要红树林区（包括福建南部沿海、雷州半岛和海南清澜港）红树植群系的向海性序列进行了界定（表3），并为我国红树种类的耐淹水等级及其生理生态学适应研究提供了可靠的实地调研资料[1]。

表3 中国东南沿海红树林向海性生态序列表

Tab. 3Mangroveseralclasses in south-east China

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| 地区 | 海南岛 | 雷州半岛 | 福建 |
| **南部** | **东北部** |
| 向海方向 | 海桑 | 白骨壤 | 白骨壤 | 秋茄 |
|  | 桐花树 | 桐花树 | 桐花树 |  |
|  | 白骨壤 | 秋茄 | 秋茄 |  |
|  | 红树 | 红海榄 | 老鼠簕 |  |
|  | 木榄 | 榄李 | 木榄 |  |
|  | 红海榄 | 角果木 | 海漆 |  |
|  | 老鼠簕 | 卤蕨 | 黄槿 |  |
|  | 秋茄 | 海漆 |  |  |
|  | 海莲 | 老鼠簕 |  |  |
|  | 卤蕨 | 黄槿 |  |  |
|  | 角果木 |  |  |  |
|  | 瓶花木 |  |  |  |
|  | 榄李 |  |  |  |
|  | 海漆 |  |  |  |
|  | 银叶树 |  |  |  |
|  | 玉蕊 |  |  |  |
| 向陆方向 | 黄槿 |  |  |  |

**注**：引自林鹏[14]。

作为潮间带生长的红树植物，其潮汐淹水的适应性一直是国内外学者共同关注的焦点。国际上，最早的红树植物淹水适应性生理生态学的实验研究是Naidoo[27]的工作。随后二十多年，红树植物潮汐淹水的生理生态学研究达到高潮。国内的研究中，1990年代的红树林潮汐淹水研究更多地关注红树林的宜林地的选择和指标建立[33-36]。2000年之后，随着海平面上升对红树林的影响更多地达成共识，红树植物耐潮汐淹水的机制得到越来越多地探讨，实验手段也包括了温室栽培和野外控制模拟（表4）。

陈鹭真[32]和Chen等[33]依据林鹏的向海性序列，对我国6种主要的红树植物（秋茄、木榄、红海榄、白骨壤、桐花树、海桑）和1种外来红树植物（无瓣海桑*Sonneratiaapetala*）进行了温室的人工潮汐淹水控制实验，从植物的生长、光合特性和抗性生理的角度，系统地阐述了它们的耐淹水能力和潮间带分布格局。何斌源等[34]和He等[35]通过野外不同高程的种植实验，验证了北部湾4种主要红树植物的潮汐淹水耐性，与当地的红树植物生态序列一致。

随着人们对未来环境条件下红树林陆向迁移能力的关注增加，红树林对于海平面上升的响应研究进一步扩展到野外定位监测[36]。在世界上许多国家，海堤已经成为海岸线上的防御体系。截至2009年，中国已经在18000km的海岸线上建设了13800 km的海堤[63]。在过去，“海堤+堤前红树林”被认为是具有巨大生态、经济和社会效益的防护模式[12,64]。然而，在未来海平面上升条件下，海堤不仅干扰了河口区域的自然水文过程[65]，还成为红树林陆向迁移的一大屏障。当堤前红树林地表高程的增加低于相对海平面上升的幅度时，堤前红树林将受到挤压，面积减少、群落结构改变，甚至消失[40]。

基于对红树林沉积速率导致的地表高程变化监测的需求，一种能精确并能短时间尺度（年度）监测地表高程变化的方法，即杆形地面高程-水平标志层测定系统（Surface Elevation Table-Marker Horizon，简称SET-MH测量体系），自2000年以后逐渐被应用到全世界六十几个红树林的研究中[41]。基于这套技术的长期监测，Lovelock等[42]在西太平洋沿岸的澳大利亚、新西兰、马来西亚、印度尼西亚和菲律宾等地，对红树林沉积和地表高程抬升进行的对比和报道。2014年至今，王文卿、陈鹭真、廖宝文等已经在我国海南、广东、广西、福建等红树林区建立了杆形地面高程-水平标志层测定系统；期待长期监测的数据和监测网络的建立能够进一步推动我国红树林应对海平面上升的机理和机制研究。

表4 我国红树植物潮汐淹水和海平面上升的模拟研究

Tab. 4 Manipulated researches of the effects of tidal inundation and sea-level rise on mangroves

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 红树种类 | 研究地点 | 温室/野外 | 模拟类型 | 生长阶段 | 研究周期/d | 文献来源 |
| 木榄、秋茄 | 香港 | 温室 | 非潮汐淹水时间 | 幼苗 | 56-84 | [43] |
| 木榄、秋茄 | 香港 | 温室 | 海平面上升 | 幼苗 | 56-84,120 | [44,45] |
| 秋茄、木榄、桐花树、白骨壤、海桑、无瓣海桑 | 厦门 | 温室 | 潮汐淹水时间 | 幼苗 | 70-100,120 | [32,33,46-50] |
| 秋茄、白骨壤、老鼠簕、尖瓣海莲 | 广州 | 温室 | 潮汐淹水时间 | 幼苗 | 40-210 | [51-54] |
| 白骨壤 | 厦门 | 温室、野外 | 潮汐淹水时间、深度 | 幼苗 | 100 | [55] |
| 秋茄 | 厦门 | 温室 | 潮汐淹水时间、深度 | 幼苗 | 420 | [56] |
| 秋茄 | 福州 | 温室 | 潮汐淹水时间、盐度 | 幼苗 | 120 | [57] |
| 红海榄 | 厦门 | 温室 | 潮汐淹水时间、盐度 | 幼苗 | 100 | [58] |
| 白骨壤、红海榄、木榄、秋茄、桐花树 | 深圳 | 野外 | 非潮汐淹水时间 | 幼苗 | 100 | [59] |
| 秋茄 | 厦门 | 野外 | 高程 | 幼树 | 365 | [31] |
| 桐花树、白骨壤、木榄、红海榄 | 北海 | 野外 | 高程 | 幼树 | 365 | [34,35,60] |
| 秋茄 | 温州 | 野外 | 高程 | 幼树 | 365/1450 | [20] |
| 秋茄、无瓣海桑、桐花树 | 温州 | 野外 | 高程 | 幼苗 | 365/730 | [61] |

# 3 基于抗寒性系列和向海性系列的红树林宜林地选择

红树林的野外扩种和恢复造林需求大大推动了红树林逆境生理生态学的研究。北移引种和潮汐淹水的逆境造林是红树林扩种的两大挑战和目标。因此，抗寒性系列等级和向海性系列对于红树林造林实践的贡献和宜林地选择也具有重要的指导意义。

自1957年秋茄被成功引种到浙江温州乐清湾之后，以野外扩种为目的的北移引种造林在我国几个红树林林区陆续展开。据沈瑞池[11]年记录：50年代，福建中北部曾引种过木榄，但由于低温死亡；秋茄作为抗寒的乔木种，也已引种到浙江；上海也曾尝试种植秋茄胚轴；海南东寨港在1985年从孟加拉国引种无瓣海桑成活，从文昌县清澜港引种海桑。1980年代，结合福建省九龙江口红树林保护区的建立，林鹏等参与省科委和林业厅对红树林保护、营造与栽培技术研究课题率先进行了红树植物的引种驯化工作。卢昌义等从海南试引种正红树、木榄、红海榄、海莲、尖瓣海莲、角果木到福建九龙江口浮宫镇的引种园；其中木榄、红海榄、海莲和尖瓣海莲跨5个纬度引种成功。随后，又从九龙江口移植白骨壤、桐花树幼苗（10~15cm高），并采集成熟种子，移植到莆田、宁德、福鼎、温州等地[10]。在福建九龙江口浮宫镇引种园内的红树林植物，由于在引种时进行了抗寒锻炼，其造林成活率显著高于没有抗寒锻炼的种苗[12]。可见，这一系列早期北移引种的探索性实践也检验了红树林抗寒性序列等级的适用性。结合红树林耐寒性等级序列，范航清等将我国红树林造林区划分为4个区：热带区（包括海南与雷州半岛）、泛热带区（包括北部湾、粤西和台湾）、南亚热带区（珠江口以北至福鼎沿海，其中厦门到珠江口为南亚区，厦门到福鼎为北亚区）和北扩区（浙江南部沿海）[62]。

经历了20世纪60—70年代的围海造田运动、70—80年代的围垦养殖，以及90年代以后的滨海道路、港口、码头的建设，我国红树林的面积急剧下降。在这个过程中，由于海堤的建设多位于中高潮带或者中潮带，导致了可以被红树林造林的滩涂多为高程很低的前沿光滩，而这些区域由于浸水时间过长，除先锋树种外，多数红树植物不易生长[39]。修筑海堤的工程用土多取至堤前10~50m的红树林潮滩上[63]，导致堤前潮滩的高程下降，周期性潮水浸淹过深、淹水时间过长，造林的成活率极低。因此，淹水时间是影响红树林生长的限制因子，宜林临界线的确定成为各地红树林造林成败的关键。

受到各地水文条件的限制，如强潮差海域和低潮差海域，红树植物的向海性系列不同（表3）。因此，各种红树植物的宜林临界线和最适宜潮汐淹水时间也是因地制宜的（表5）。例如，不规则半日潮区的深圳赤湾，秋茄造林的潮滩基面高程应该大于130 cm；而海南东寨港地秋茄宜林滩涂的潮汐基面高程应高于105 cm[30]。同时，盐度、流速和污损生物（藤壶）也是制约红树林宜林临界线的重要因素。例如在厦门地区，基于一年生秋茄种苗的研究认为厦门地区（正规半日潮区，潮差达到298 cm）秋茄造林的宜林临界线应不低于黄零131 cm [31]；但在一些高盐度海区，秋茄宜林临界线应达到黄零160cm，低于这一高程的红树种苗易被藤壶附着造成植株机械损伤[66]。可见，各地红树林的营造需建立在对不同物种、各地特殊的潮汐类型和潮差和立地条件研究的基础上。

表5 我国红树林区代表性红树植物种类的宜林临界线

Tab. 5 Thecritical tidal level of mangrove planting in the intertidal zones of China

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| 地点 | 潮汐类型 | 平均潮差/cm | 物种 | 宜林临界线（黄零）/cm | 文献 |
| 海南东寨港 | 不正规半日潮 | 100 | 秋茄 | 105（当地平均海平面以上30 cm） | [30] |
| 广东赤湾 | 不正规半日潮 | 136 | 秋茄 | 130（当地平均海平面以上22 cm） | [30] |
| 广东深圳西部 | 不规则半日潮 | 136 | 秋茄 | 当地平均海平面以上24 cm | [64] |
| 广西英罗湾 | 全日潮 | 245 | 白骨壤 | 330（当地平均海平面以下29 cm） | [65] |
|  |  |  | 桐花树 | 360（当地平均海平面以上1 cm） |  |
|  |  |  | 秋茄 | 360（当地平均海平面以上1 cm） |  |
|  |  |  | 红海榄 | 360（当地平均海平面以上1 cm） |  |
|  |  |  | 木榄 | 380（当地平均海平面以上21 cm） |  |
| 广西防城港 | 全日潮 | 225 | 白骨壤 | 当地平均海平面以上23~26 cm | [66] |
|  |  |  | 桐花树 | 当地平均海平面以下7 cm |  |
|  |  |  | 秋茄 | 当地平均海平面以上33 cm |  |
|  |  |  | 木榄 | 当地平均海平面以上44 cm |  |
| 福建厦门 | 规则半日潮 | 298 | 秋茄 | 131（厦门平均海平面以上125cm） | [31] |
| 福建厦门（藤壶危害地区） | 规则半日潮 | 298 | 秋茄等 | 160 | [67] |
| 浙江乐清湾 | 规则半日潮 | 515 | 秋茄 | 166 | [68] |

**注：**部分平均潮差数据来源何斌源[65]；黄零为黄海海平面基准值。

# 4 展望

回顾过去，林鹏院士及其研究团队在我国红树林群落学研究阶段的野外观测结果和后继的生理生态学研究数据，为当前红树林气候变化生态学的研究提供了很好的启示。然而，由于气候变化诸因子之间关系复杂，加上红树林错综复杂的环境条件，因此，与之相关的气候变化响应研究还十分有限。

气温升高和海平面上升是两个重要的气候变化因子。在全球尺度上，红树林的分布受温度的限制；但在区域尺度上，潮汐和风浪都能成为红树林分布范围的影响因素。未来对于气温升高、海平面上升与红树林相关关系的研究，可以结合抗寒性和向海性生态系列，从纬度迁移和陆向迁移两个方向预测未来红树林分布格局。同时，大尺度的野外研究将成为未来红树林气候变化研究的重要方法。从方法学上，抗寒性和向海性生态系列的建立更多地建立在野外实地调查、引种实验及生理生态研究方法上。作为未来全球变化研究的一个重要方法，多因子控制实验也将从温室的增温、人工潮汐等模拟研究不断走向野外的现场模拟。例如，温室、开顶箱和红外线辐射器等也陆续被应用到野外[69,70]，成为现场增温实验的重要方法[71]。野外水位平台的应用将解决受限于滩涂自然高度的高程变化，在红树植物幼苗和种苗阶段的研究提供便利[72]。

因此，对于后继红树林全球变化研究者而言，在已有的红树林抗寒性和向海性生态系列的理论基础上，不断建立和更新研究方法和手段，对红树林的适应性机制及其进化机理进行深入的研究，并将红树林生态学研究推向新的阶段。

**致谢**李振基和陈长平对于本文的思路提供建议，赵何伟协助文字工作，特此感谢！

**参考文献：**

[1] 林鹏. 中国红树林生态系[M]. 北京: 科学出版社, 1997: 1-30.

[2] ELLISON J C, STODDART D R. Mangrove ecosystem collapse during predicted sea-level rise: holocene analogues and implications[J]. Journal of Coastal Research, 1991, 7(1): 151-165.

[3] FIELD C D. Impact of expected climate change on mangroves[J]. Hydrobiologia, 1995, 295:75-81.

[4] 卢昌义, 林鹏, 叶勇, 等. 全球气候变化对红树林生态系统的影响与研究对策[J]. 地球科学进展, 1995, 10(4): 341-347.

[5] 陈小勇, 林鹏. 我国红树林对全球气候变化的响应及其作用[J]. 海洋湖沼通报, 1999, (2):2-17.

[6] TOMLINSON P B. The botany of mangroves[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 1-30.

[7] 王文卿, 王瑁. 中国红树林[M]. 北京: 科学出版社, 2007:50-55.

[8] 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: 1-95.

[9] 张娆挺, 林鹏. 中国海岸红树植物区系研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1984, 23(2): 232-239.

[10] 杨盛昌. 红树植物抗寒力测定及其抗低温适应性的生理生态学研究[D]. 厦门: 厦门大学, 1990: 14-25.

[11] 沈瑞池. 红树植物引种及其生态生理学适应性研究[D]. 厦门: 厦门大学, 1988: 28-40.

[12] 卢昌义, 林鹏, 王恭礼, 等. 引种的红树植物生理生态适应性研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1994, (s1): 50-55.

[13] 林鹏, 沈瑞池, 卢昌义. 六种红树植物的抗寒特性研究[J]. 厦门大学学报(自然科学版), 1994, (2): 249-252.

[14] 杨盛昌, 林鹏. 潮滩红树植物抗低温适应的生态学研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(1): 60-67.

[15] 陈鹭真, 王文卿, 张宜辉, 等. 2008年南方低温对我国红树植物的破坏作用[J]. 植物生态学报, 2010, 34(2): 186-194.

[16] DUKE N C, BALL M C, ELLISON J C. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves[J]. Global Ecology & Biogeography Letters, 1998, 7(1): 27-47.

[17] WANG W, YOU S, WANG Y, et al. Influence of frost on nutrient resorption during leaf senescence in a mangrove at its latitudinal limit of distribution[J]. Plant and soil, 2011, 342(1-2): 105-115.

[18] 陈鹭真, 杜晓娜, 陆銮眉, 等. 模拟冬季低温和夜间退潮对无瓣海桑幼苗的协同作用[J]. 应用生态学报. 2012, 23(4):953-958.

[19] 杨盛昌, 林鹏, 李振基, 等. 夜间低温对红树幼苗光合特性的影响[J]. 1999, 38(4):617-622.

[20] 郑春芳, 仇建标, 刘伟成, 等. 强潮区较高纬度移植红树植物秋茄的生理生态特性[J]. 生态学报, 2012, 32(14): 4453-4461.

[21] 邓燕瑜. 增温和海平面上升对红树植物秋茄和拉贡木幼苗生长的影响[D]. 厦门: 厦门大学, 2013: 55-65.

[22] 胡娜胥. 红树植物秋茄和无瓣海桑苗木对模拟增温和海平面上升的生理生态响应[D]. 厦门: 厦门大学, 2016: 33-50.

[23] 史小芳. 红树植物秋茄叶片性状和光合能力的纬度差异[D]. 厦门: 厦门大学, 2012: 25-40.

[24] WASTON J G. Mangrove forests of the Malay Peninsula[J]. Malayan Forest Record, 1928, 6:1-275.

[25] 林鹏. 中国东南部海岸红树林的类群及其分布[J]. 生态学报, 1981, 1(3): 283-290.

[26] 高蕴璋. 中国的红树林[J]. 广西植物, 1981, 20(4): 2610-2616.

[27] NAIDOO G. Effects of flooding on leaf water potential and stomatal resistance in *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lam[J]. New Phytologist, 1983, 93(3): 369-376.

[28] 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[J]. 生态学报, 1997, 17(3): 258-265.

[29] 莫竹承, 梁士楚, 范航清. 广西红树林造林技术的初步研究[C] // 范航清, 梁士楚. 中国红树林研究与管理. 北京: 科学出版社, 1995: 164-172.

[30] 廖宝文, 郑德璋, 郑松发, 等. 我国华南沿海红树林造林现状及其展望[J]. 防护林科技, 1996, 4(29): 30-34.

[31] 陈鹭真, 杨志伟, 王文卿, 等. 厦门地区秋茄幼苗生长的宜林临界线探讨[J]. 应用生态学报, 2006, 17(2): 177-181.

[32] 陈鹭真. 红树植物幼苗的潮汐淹水胁迫响应机制的研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2005: 55-80.

[33] CHEN L, TAM N F Y, WANG W, et al. Significant niche overlap between native and exotic *Sonneratia* mangrove species along a continuum of varying inundation periods[J]. Estuarine Coastal and Shelf Science, 2013, 117(1): 22-28.

[34] 何斌源, 赖廷和, 陈剑锋, 等. 两种红树植物白骨壤(*Avicennia marina*)和桐花树(*Aegiceras corniculatum*) 的耐淹性[J]. 生态学报, 2007, 27(3):1130-1138.

[35] HE B, LAI T, FAN H, et al. Comparison of flooding-tolerance in four mangrove species in a diurnal tidal zone in the Beibu Gulf[J]. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2007, 74(1): 254-262.

[36] KRAUSS K W, MCKEE K L, LOVELOCK C E, et al. How mangrove forests adjust to rising sea level[J]. New Phytologist, 2014, 202(1): 19-34.

[37] 傅海峰, 陶伊佳, 王文卿. 海平面上升对中国红树林影响的几个问题[J]. 2014, 33(10): 2842-2848.

[38] 范航清. 广西沿海红树林养护海堤的生态模式及其效益评估[J]. 广西科学, 1995, (4): 48-53.

[39] 范航清, 黎广钊. 海堤对广西沿海红树林的数量、群落特征和恢复的影响[J]. 应用生态学报, 1997, 8(3): 240-244.

[40] LOVELOCK C E, ELLISON J C. Vulnerability of mangroves and tidal wetlands of the Great Barrier Reef to climate change[C]//JOHNSON J E, MARSHALL P A. Climate change and the Great Barrier Reef: avulnerability Assessment. Australia: Great Barrier Reef Marine Park Authority and Australian Greenhouse Office. 2007: 237-269.

[41] CAHOON D R, LYNCH J C, PEREZ B C, et al. High-precision measurements of wetland sediment elevation: II. The rod surface elevation table[J]. Journal of Sedimentary Research, 2002, 72(5): 734-739.

[42] LOVELOCK C E, CAHOON D R, FRIESS DA, et al. The vulnerability of indo-Pacific mangrove forests to sea-level rise[J]. Nature, 2015, 526: 559-563.

[43] YE Y，TAM N FY, WONG Y S, et al. Growth and physiological responses of two mangrove species (*Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia candel*) to waterlogging[J]. Environmental and Experimental Botany, 2003, 49(3): 209-221.

[44] YE Y，TAM N FY, WONG Y S, et al. Does sea level rise influence propagule establishment, early growth and physiology of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorrhiza*?[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2004, 306(2): 197-215.

[45] 叶勇, 卢昌义, 郑逢中, 等. 模拟海平面上升对红树植物秋茄的影响[J]. 生态学报, 2004, 24(10): 2238-2244.

[46] CHEN L, WANG W, LIN P. Influence of water logging time on the growth of *Kandelia candel* seedlings[J]. Acta oceanologica sinica, 2004, 23(1):149-157.

[47] CHEN L, WANG W, LIN P. Photosynthetic and physiological responses of *Kandelia candel* L. Druce seedlings to duration of tidal immersion in artificial seawater[J]. Environmental and Experimental Botany, 2005, 43(54):256-266.

[48] 陈鹭真, 王文卿, 林鹏. 潮汐淹水时间对秋茄幼苗生长的影响[J]. 海洋学报, 2005, 27(2): 141-147.

[49] WANG W, XIAO Y, CHEN L, et al. Leaf anatomical responses to periodical waterlogging in simulated semidiurnal tides in mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* seedlings[J]. Aquatic Botany, 2007, 86(3): 223-228.

[50] XIAO Y, JIE Z, WANG M, et al. Leaf and stem anatomical responses to periodical waterlogging in simulated tidal floods in mangrove *Avicennia marina* seedlings[J]. Aquatic Botany, 2009, 91(3): 231-237.

[51] 廖宝文, 邱凤英, 管伟, 等. 尖瓣海莲幼苗对模拟潮汐淹浸时间的适应性研究[J]. 林业科学研究, 2009, 22(1): 42-47.

[52] 廖宝文, 邱凤英, 张留恩, 等. 红树植物白骨壤小苗对模拟潮汐淹浸时间的生长适应性[J]. 环境科学, 2010, 31(5): 1345-1351.

[53] 张留恩, 廖宝文, 管伟. 模拟潮汐淹浸对红树植物老鼠簕种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2165-2172.

[54] 刘滨尔, 廖宝文, 方展强. 不同潮汐和盐度下红树植物幼苗秋茄的化学计量特征[J]. 生态学报, 2013, 32(24): 7818-7827.

[55] LU W, CHEN L, WANG W, et al. Effects of sea level rise on mangrove *Avicennia* population growth, colonization and establishment: Evidence from a field survey and greenhouse manipulation experiment[J]. Acta Oecologica, 2013, 49(2): 83-91.

[56] YE Y, GU Y, GAO H, et al. Combined effects of simulated tidal sea-level rise and salinity on seedlings of a mangrove species, *Kandelia candel* (L.) Druce[J]. Hydrobiologia, 2010, 641(1): 287-300.

[57] 谭芳林, 游惠明, 黄丽, 等. 秋茄幼苗对盐度-淹水双胁迫的生理适应[J]. 热带作物学报, 2014, 35(11): 2179-2184.

[58] CHEN L, WANG W. Ecophysiological responses of viviparous mangrove *Rhizophora stylosa* seedlings to simulated sea-level rise[J]. Journal of Coastal Research, 2016. Online. DOI: 10.2112/JCOASTRES-D-16-00131.1

[59] 伍卡兰. 红树植物对人工非潮汐淹水环境的适应性研究[D]. 广州: 中山大学, 2010: 1-55.

[60] 赖廷和, 何斌源. 木榄幼苗对淹水胁迫的生长和生理反应[J]. 生态学杂志, 2007, 26(5): 650-656.

[61] 金川. 浙江人工红树林对关键环境因子的生态响应研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2012: 1-30.

[62] 范航清, 王欣, 何斌源, 等. 人工生境创立与红树林重建[M]. 北京: 中国林业出版社, 2014: 16-17.

[63] 范航清, 覃立团. 生态保护与保护生态──红树林应得到有效的保护[J]. 海洋开发与管理, 1999, (1): 41-43.

[64] 陈玉军, 廖宝文, 郑松发, 等. 红树植物对不同海滩面高度的适应性研究[J]. 生态科学, 2006, 25(6): 496-500.

[65] 何斌源. 全日潮海区红树林造林关键技术的生理生态基础研究[D]. 厦门: 厦门大学, 2009:1-60.

[66] 刘亮, 范航清, 李春干. 广西西端海岸四种红树植物天然种群生境高程[J]. 生态学报, 2012, 32(3): 690-698.

[67] 陈少波，卢昌义. 应对气候变化的红树林北移生态系[M]. 北京: 海洋出版社, 2012: 29-45.

[68] 仇建标, 黄丽, 陈少波, 等. 强潮差海域秋茄生长的宜林临界线[J]. 应用生态学报, 2010, 21(5): 1252-1257.

[69] RICHARDSON T L, GIBSON C E, HEANEY S I. Temperature, growth and seasonal succession of phytoplankton in Lake Baikal, Siberia[J]. Freshwater Biology, 2000, 44(3): 431-440.

[70] SHAVER G R, CANADELL J, CHAPIN F S III, et al. Global warming and terrestrial ecosystems: a conceptual framework for analysis ecosystem responses to global warming will be complex and varied. Ecosystem warming experiments hold great potential for providing insights on ways terrestrial ecosystems will respond to upcoming decades of climate change. Documentation of initial conditions provides the context for understanding and predicting ecosystem responses[J]. BioScience, 2000, 50(10): 871-882.

[71] COLDREN G A, BARRETO C R, WYKOFF D D, et al. Chronic warming stimulates growth of marsh grasses more than mangroves in a coastal wetland ecotone[J]. Ecology, 2016, 97(11): 3167-3175.

[72] MORRIS J T. Ecological engineering in intertidial saltmarshes[J]. Hydrobiologia, 2007, 577(1): 161-168.

**Research Progresses of Cold-tolerant Classes and Seral Classes, and Their Influences on the Paradigms in Mangrove Climate Change**

CHEN Luzhen\*, ZHENG Wenjiao, YANG Shengchang, WANG Wenqing, ZHANG Yihui

(Key Laboratory of the Ministry of Educationfor Coastal and Wetland Ecosystems, College of the Environment & Ecology,Xiamen University, Xiamen 361102, China)

**Abstract:**Professor Lin Peng is the pioneer researcher studying mangrove ecosystem in China. From 1985 Lin Peng and his research team began mangrove research in the aspect of plant origin and distribution and set up cold-tolerant classes and seral classes in mangrove species in China. Combined with suitable lands for mangrove forestation, one aspect of their intensive studies was focused on the eco-physiological adaptive mechanisms and the mangrove afforestation practice. The serial studies arein the frontier in mangrove global change ecology in China and even over the world, which provide us solid foundations today. In this review, we focus on three aspects of achievements of Lin Peng and his research team for the last three decades:(i) the cold-tolerant classes and their response to global warming/extreme climate, (ii) seral classes and their adaptation to sea-level rise, and (iii) selection of suitable land for mangrove forestation, as well as their influence on the paradigms in climate changein mangroves.

**Key words:** mangroves; warming; cold stress; tidal inundation; sea-level rise; afforestation