

紅樹林生態系統

1. 概述

1.1. 前言 1.2. 定義 1.3. 全球分佈

2. 歷史和演化

2.1. 歷史背景 2.2. 演化

3. 紅樹林的生物學 **Biology of mangroves**

3.1. 分類和遺傳學 Taxonomy and genetics 3.2. 解剖學 Anatomy 3.3. 生理學 Physiology 3.4. 生物化 Biochemistry 學 3.5. 授粉生物學 Pollination biology 3.6. 繁殖、傳播和建立 Reproduction, dispersal and establishment 3.7. 生物量和枯萎物生產 Biomass and litter production

4. 與紅樹林相關的植物

4.1. 細菌 4.2. 黴菌和類真菌生物 Fungi and fungus-like protist 4.3. 微藻 Microalgae 4.4. 大型藻類 Macroalgae 4.5. 海草 Seagrasses 4.6. 鹽沼和其他植物 Saltmarsh and other flora

5. 與紅樹林相關的動物

5.1. 浮游生物 Zooplankton 5.2. 海綿和海鞘動物 Sponges and Ascidians 5.3. 外生底棲生物和微生物 Epibenthos, infauna, and meiofauna 5.4. 蝦類、蝦和其他甲殼動物 5.5. 螃蟹 5.6. 昆蟲 5.7. 軟體動物 5.8. 魚類 5.9. 兩棲動物和爬行動物 5.10. 鳥類 5.11. 哺乳動物

6. 紅樹林對壓力的反應

6.1. 對光的反應 6.2. 對氣體的反應 6.3. 對風的反應 6.4. 對海岸變化的反應 6.5. 對潮汐梯度和帶狀分布的反應 6.6. 對土壤條件的反應 6.7. 對鹽度的反應 6.8. 對金屬污染的反應 6.9. 對有機污染的反應 6.10. 對油污染的反應 6.11. 對害蟲的反應 6.12. 對人為壓力的反應 6.13. 對全球變化的反應

7. 紅樹林生態系統的生態角色

7.1. 枯萎物分解和營養物質豐富 7.2. 食物網和能量流

8. 結論

紅樹林生態系統

Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems

K. Kathiresan and B.L. Bingham

紅樹林是在熱帶和亞熱帶地區生長於陸地與海洋交界處的木本植物，他們生活在高鹽度、極端潮汐、強風、高溫度和泥濘、厭氧的土壤條件下。可能沒有其他群組的植物對極端條件有如此高度發達的形態和生理適應性。

由於他們的生活環境，紅樹林必然能忍受高鹽度，並有機制在強大的滲透潛力下攝取水分。有些植物也會攝取鹽分，但會透過葉片中的專門腺體排出。其他的則將鹽分轉移到老化的葉片，或儲存在樹皮或木材中。還有一些在水分鹽度增加時，變得越來越節約水分的使用。形態上的特殊化包括豐富的側根，這些側根將樹木固定在鬆散的沉積物中，露出的氣生根進行氣體交換，並產生由水分散的胎生苗。

紅樹林的名稱由來，是源自紅茄苳的特徵，因其樹幹、枝條及花朵都是紅色的，樹皮還可以提煉紅色染料，於是又稱做「紅樹」。台灣地區原本有6種紅樹林植物，但因棲地的破壞，目前僅存水筆仔、欖李、海茄苳及五梨跤等4種，且因氣候環境的影響，北部僅有水筆仔，越往南部則種類越多。

紅樹林創造了獨特的生態環境，吸引了豐富的物種群聚。紅樹林中的泥濘或沙質沉積物是許多附生底棲生物、洞穴生物和微生物的家園。紅樹林內的水道支持著浮游植物、浮游動物和魚類的群落。紅樹林可能對於成體生活在其他棲息地（例如珊瑚礁和海草床）的魚類的幼魚起著特殊的養育棲息地的角色。

由於紅樹林被鬆散的沉積物包圍，被淹沒的紅樹林的根部、樹幹和樹枝成為了可能吸引豐富的附著生物群落的棲息地島嶼，包括細菌、真菌、大型藻類和無脊椎動物。空氣根部、樹幹、葉片和樹枝上也寄生著其他群體的生物。許多螃蟹種類生活在根部、樹幹上，甚至在樹冠中覓食。昆蟲、爬蟲類、兩棲類、鳥類和哺乳類在這個棲息地中繁衍生息，為其特性做出了貢獻。

紅樹林生活在陸地與海洋的交界處，很好地適應了處理自然壓力因數（例如，溫度、鹽度、缺氧、紫外線）。然而，由於他們生活在接近他們的耐受極限的地方，他們可能對人為活動所造成的干擾特別敏感。由於他們靠近人口中心，紅樹林在歷史上一直是廢水排放的首選地點。工業廢水已經導致沉積物中的重金屬污染。許多紅樹林中的石油都來自於石油洩漏和石油生產。這些侮辱已經對紅樹林產生了顯著的負面影響。人類的侵襲造成的棲息地破壞一直是紅樹林消失的主要原因。為灌溉和土地復墾而引水導致了大片紅樹林森林的消失。在過去的幾十年中，許多紅樹林地區已經被轉化為水產養殖地，徹底改變了棲息地的性質。測量揭示了紅樹林破壞的驚人程度。有些估

計全球的損失率每年達到一百萬公頃，某些地區的紅樹林甚至面臨著完全崩潰的危險。過度的歷史剝削使許多剩餘的棲息地嚴重受損。

隨著人口進一步擴大到紅樹林，這些影響可能會持續，甚至惡化。在紅樹林被清除造成嚴重環境問題的地區，正在進行紅樹林農林業和農業項目的努力。紅樹林系統需要密集的護理來拯救受威脅的區域。到目前為止，保護和管理的努力都遠遠落後於破壞；我們還有很多需要學習的關於紅樹林森林的正確管理和可持續採收。

紅樹林具有巨大的生態價值。他們保護和穩定海岸線，豐富沿海水域，提供商業森林產品，並支援沿海漁業。紅樹林森林是世界上最富產的生態系統之一，產生的有機碳遠超過生態系統的需求，並對全球碳循環作出重要貢獻。紅樹林和依賴紅樹林的物種的提取物已經證實對人類、動物和植物病原體具有活性。紅樹林可能會進一步開發為高價值商業產品和漁業資源的來源，並作為新興的生態旅遊業的地點。他們獨特的特性也使他們成為研究生物多樣性和生態系統功能的實驗研究的理想地點。在被退化的區域被重新植被的地方，必須進行持續的監測和全面的評估，以幫助理解恢復過程。這種知識將有助於制定策略，以促進全世界受損紅樹林棲息地的更好恢復，並確保這些獨特的生態系統能夠生存並繁榮。



紅樹林生態系統生物學

紅樹林是全球最獨特的濕地生態系統之一，位於鹹水與淡水交匯處，以及潮汐上升和下降的區域。這些生態系統的生物多樣性豐富，且在碳儲存、防止侵蝕和災害減緩方面扮演重要角色。以下是紅樹林與紅樹林生態系統生物學的詳細描述。

紅樹林的植物群落主要由高度適應鹹水生活的樹木和灌木組成，這些植物稱為紅樹林植物。它們具有獨特的適應性，包括鹽排除機制，這使得它們能在高鹽度的環境中生長，並通過專門的結構（如鹽腺和氣生根）排除過多的鹽。氣生根在氧氣匱乏的沼澤泥土中特別重要，因為它們將氧氣直接輸送到根部，允許植物在這些環境中生存。

在台灣西海岸多處河口也常見的紅樹林，樹種以欖李、秋茄、欖仁最微常見。這些樹木提供了河口生物豐富多樣的棲息地，包括各種水鳥、近海及下游河段魚類、甲殼類和潮蟲、螺貝等其他無脊椎動物。這些生物在紅樹林生態系統中扮演著不同的角色，如授粉者、種子分散者或捕食者。

紅樹林的動物多樣性同樣豐富。例如，無脊椎動物，如彈塗魚和招潮蟹等，不僅在食物鏈中佔據重要地位，而且還通過挖掘活動改變沉積物的結構，進一步影響紅樹林生態系統的特性。另一方面，許多鳥類，如鷗、鴉、鷺、鴨等，很多依賴紅樹林作為繁殖地，也有部分鳥類的巢建築在樹木的樹冠中，提供了重要的保護地。

紅樹林生態系統也是一種強大的碳池，能吸收和儲存大量的二氧化碳。它們的葉片和木材含有高含量的碳，並且在其死亡後，這些物質會在紅樹林的泥土中穩定儲存，防止二氧化碳釋放回大氣。此外，紅樹林通過其獨特的根系結構，可以固定沉積物和碳，減少沿海侵蝕並提供防風減災的屏障。

然而，儘管紅樹林對於生物多樣性和地球氣候都非常重要，但這些生態系統正面臨許多威脅，包括棲息地破壞、氣候變遷和海平面上升。為了保護紅樹林，需要進行永續的管理策略，包括恢復已經退化的紅樹林區域，以及建立保護區，以減少人為干擾並促進生態系統恢復。

此外，教育和意識提升也是保護紅樹林的重要元素。通過讓公眾瞭解紅樹林生態系統的重要性和面臨的威脅，我們可以提高社區參與度並鼓勵更多的人支持保護和恢復紅樹林。

總的來說，紅樹林是一種寶貴的生態系統，對於生物多樣性、碳儲存和防止侵蝕都具有重要價值。然而，要維護這些生態系統，我們需要理解它們的生物學，以及如何最有效地保護和恢復它們。

紅樹林是在熱帶和亞熱帶地區生長於陸地與海洋交界處の木本植物，他們生活在高鹽度、極端潮汐、強風、高溫度和泥濘、厭氧的土壤條件下。可能沒有其他群組的植物對極端條件有如此高度發達的形態和生理適應性。

由於他們的生活環境，紅樹林必然能忍受高鹽度，並有機制在強大的滲透潛力下攝取水分。有些植物也會攝取鹽分，但會透過葉片中的專門腺體排出。其他的則將鹽分轉移到老化的葉片，或儲存在樹皮或木材中。還有一些在水分鹽度增加時，變得越來越節約水分的使用。形態上的特殊化包括豐富的側根，這些側根將樹木固定在鬆散的沉積物中，露出的氣生根進行氣體交換，並產生由水分散的胎生苗。

紅樹林創造了獨特的生態環境，吸引了豐富的物種群聚。紅樹林中的泥濘或沙質沉積物是許多附生底棲生物、洞穴生物和微生物的家園。紅樹林內的水道支持著浮游植物、浮游動物和魚類的群落。紅樹林可能對於成體生活在其他棲息地（例如珊瑚礁和海草床）的魚類的幼魚有著特殊的養育棲息地的角色。

由於紅樹林被鬆散的沉積物包圍，被淹沒的紅樹林的根部、樹幹和樹枝成為了可能吸引豐富的附著生物群落的棲息地島嶼，包括細菌、真菌、大型藻類和無脊椎動物。空氣根部、樹幹、葉片和樹枝上也寄生著其他群體的生物。許多螃蟹種類生活在根部、樹幹上，甚至在樹冠中覓食。昆蟲、爬蟲類、兩棲類、鳥類和哺乳類在這個棲息地中繁衍生息，為其特性做出了貢獻。

紅樹林生活在陸地與海洋的交界處，很好地適應了處理自然壓力因數（例如，溫度、鹽度、缺氧、紫外線）。然而，由於他們生活在接近他們的耐受極限的地方，他們可能對人為活動所造成的干擾特別敏感。由於他們靠近人口中心，紅樹林在歷史上一直是廢水排放的首選地點。工業廢水已經導致沉積物中的重金屬污染。許多紅樹林中的石油都來自於石油洩漏和石油生產。這些侮辱已經對紅樹林產生了顯著的負面影響。人類的侵襲造成的棲息地破壞一直是紅樹林消失的主要原因。為灌溉和土地復墾而引水導致了大片紅樹林森林的消失。在過去的幾十年中，許多紅樹林地區已經被轉化為水產養殖地，徹底改變了棲息地的性質。測量揭示了紅樹林破壞的驚人程度。有些估計全球的損失率每年達到一百萬公頃，某些地區的紅樹林甚至面臨著完全崩潰的危險。過度的歷史剝削使許多剩餘的棲息地嚴重受損。

隨著人口進一步擴大到紅樹林，這些影響可能會持續，甚至惡化。在紅樹林被清除造成嚴重環境問題的地區，正在進行紅樹林農林業和農業項目的努力。紅樹林系統需要密集的護理來拯救受威脅的區域。到目前為止，保護和管理的努力都遠遠落後於破壞；我們還有很多需要學習的關於紅樹林森林的正確管理和可持續採收。

紅樹林具有巨大的生態價值。他們保護和穩定海岸線，豐富沿海水域，提供商業森林產品，並支援沿海漁業。紅樹林森林是世界上最富產的生態系統之一，產生的有機碳遠超過生態系統的需求，並對全球碳循環作出重要貢獻。紅樹林和依賴紅樹林的物種的提取物已經證實對人類、動物和植物病原

體具有活性。紅樹林可能會進一步開發為高價值商業產品和漁業資源的來源，並作為新興的生態旅遊業的地點。他們獨特的特性也使他們成為研究生物多樣性和生態系統功能的實驗研究的理想地點。在被退化的區域被重新植被的地方，必須進行持續的監測和全面的評估，以幫助理解恢復過程。這種知識將有助於制定策略，以促進全世界受損紅樹林棲息地的更好恢復，並確保這些獨特的生態系統能夠生存並繁榮。



第一章 概述

1.1 前言

紅樹林森林是世界上最具有生產力的生態系統之一。他們豐富了沿海水域，提供了商業森林產品，保護了海岸線，並支持了沿海漁業（圖 1.1 至圖 1.3）。然而，紅樹林存在於高鹽度、極端潮汐、強風、高溫度和泥濘、厭氧的土壤條件下。可能沒有其他的植物群體對於如此極端條件有如此高度發達的形態學、生物學、生態學和生理學適應性。

紅樹林和紅樹林生態系統已經被廣泛研究，但仍然理解不足。隨著紅樹林的持續退化和破壞，我們迫切需要更好地理解它們。紅樹林生物學的各個方面已經在近期的幾篇評論中被討論過。

隨著研究者們繼續發現有關紅樹林以及它們在全球生態系統中所扮演的角色的重要事實，已發表的資訊量大幅增加，越來越多的研究者被吸引到這些獨特的環境中來。因此，我們需要定期回顧迅速擴大的文獻。在此評論中，我們著重於 1990 年至 2000 年完成的紅樹林生態系統的工作，儘管由於空間原因，我們只能列出其中的一小部分研究。我們的目的是為了使全球的研究者更容易獲得資訊，希望能夠促進並激發對紅樹林環境的進一步研究。

1.2 定義

紅樹林是在熱帶和亞熱帶緯度的陸地和海洋之間生長的木本植物（圖 1 和圖 2）。這些植物，以及相關的微生物，真菌，植物和動物，構成了紅樹林森林社區或紅樹林。紅樹林及其相關的非生物因素構成了紅樹林生態系統。“紅樹林”這個詞通常指的是植物和森林社區。為了避免混淆，“紅樹林”應該指的是森林社區，而“紅樹林”應該指的是個別的植物物種。紅樹林定義為：“...一種樹，灌木，棕櫚樹或地面蕨類，通常超過半米高，並且通常在海洋沿岸環境的潮間帶或河口邊緣的平均海平面以上生長。”這個定義是可以接受的，除了地面蕨類可能應該被認為是紅樹林的伴生物種，而不是真正的紅樹林。“紅樹林”這個詞也被用作形容詞，如“紅樹林樹”或“紅樹林動物群”。紅樹林森林有時被稱為“潮汐森林”，“沿海林地”，或“海洋雨林”。

1.3 全球分佈

紅樹林分佈在環熱帶地區，出現在 112 個國家和地區。全球覆蓋面積被估計為 1000 萬公頃，1400 萬至 1500 萬公頃及 2400 萬公頃近期的估計超過 1800 萬公頃，其中 41.4%在南亞和東南亞，另外 23.5%在印度尼西亞（圖 4）。紅樹林主要分佈在北緯 30 度和南緯 30 度之間。這一限制的北部延伸到

日本 (31°22'N) 和百慕達 (32°20'N) ；南部延伸到紐西蘭 (38°03'S) ，澳洲 (38°45'S) 以及南非東海岸。

溫度和濕度對紅樹林在其範圍內的分佈影響極大。大尺度的海流可能也通過阻止種子到達某些地區影響分佈。不同的紅樹林物種在種子保持活性的時間、建立成功、生長速度和耐受限度上有所不同。這些因素在全球範圍內相對一致，互相作用，形成了大多數物種的特徵分佈範圍。

紅樹林在美洲和非洲更溫暖的東海岸的範圍比在較涼的西海岸的範圍更廣。紅樹林更喜歡潮濕的氣候和帶來豐富營養物和泥沙的淡水流入。紅樹林在沖積土壤（鬆散的，細質的泥或泥沙，富含腐植土）中茂盛生長。他們在地形梯度小，潮汐幅度大的寬闊，遮蔽，低窪的沿海平原上豐富。反覆被洪水淹沒但排水良好的土壤支持了良好的紅樹林生長和高物種多樣性。在停滯的水中，紅樹林的表現不佳。



圖 1.1 淡水河口的紅樹林濕地



圖 1.2 水筆仔紅樹林的胎生植株



圖 1.3 紅樹林的側扶根，適應低氧鹽分軟泥與潮汐環境

第二章 歷史和演化

2.1 歷史背景

紅樹林自古就已知並被研究。Nearchus（西元前 325 年）和 Theophrastus（西元前 305 年）對紅海和波斯灣的紅樹林樹木的描述是最早的記錄。Plutarch（西元 70 年）和 Abou'l Abass（1230 年）寫到了紅樹林和它的幼苗。然而紅樹林研究文獻僅在 1600 年前有 14 個參考文獻，17 世紀有 25 個參考文獻，18 世紀有 48 個參考文獻，19 世紀有 427 個參考文獻。相比之下，1900 年至 1975 年間有 4500 個紅樹林的參考文獻，1978 年至 1997 年間約有 3000 個，顯示出對紅樹林的興趣爆增。

紅樹林與人類文化和文明有著長久的歷史聯繫。在所羅門群島，死者的遺體在紅樹林的水域被處理，並進行特殊的儀式（Vannucci, 1997）。在西元 3 世紀，印度南部為紅樹林 *Excoecaria agallocha* 建立了一座印度教寺廟。岩石雕刻顯示該植物古代被視為“神聖的樹叢”，並且至今人們仍相信在寺廟的聖池中沐浴可以治療麻風病。這座寺廟所在的城市以紅樹林的名字命名。在肯尼亞，當地人在紅樹林森林中建造的神龕被崇拜，他們相信神龕的靈會對那些砍伐周圍樹木的人帶來死亡。

葡萄牙人可能是第一批到訪印度洋紅樹林的歐洲人（大約在 14 世紀），他們學會了傳統的印度稻魚紅樹林農業技術，這可以從葡萄牙國王收到的總督的信件中得到證明。大約六個世紀前，這種印度的技術也被耶穌會和方濟會神父傳遞到非洲的安哥拉和莫三比克。在 19 世紀，英國人使用印度人積累了幾個世紀的實用知識來管理蘇達爾本的紅樹林，以進行商業木材生產。來自印度的一個傳統故事描述了對紅樹林的獨特創新的使用。大國計劃在夜間侵略他們的小鄰國。有著海岸線上的紅樹林的小國家策劃通過將燈籠放在紅樹林的空氣根上來打擊敵人。看起來像是大型船隊的東西打擊了侵略者，結束了敵對行動。

2.2 演化

紅樹林的演化歷史仍然具有爭議，存在許多競爭的理論。紅樹林是由陸生植物而非海洋植物演化而來。紅樹林的花粉化石被發現在海洋有孔蟲組合（即，河口環境的較低沉積物）下方，這暗示了這些植物從非海洋棲地演化到河口棲地。在遙遠的過去，這些陸生植物適應了鹹淡水，成為了“核心”的紅樹林植物群。在印度-西太平洋地區的紅樹林多樣性遠高於西大西洋和加勒比海。有兩種競爭的假說被提出來解釋這種模式。起源中心假說認為所有的紅樹林類群首次出現在印度-西太平洋地區，然後擴散到其他地區。另一方

面，劃界假說認為所有的紅樹林起源於特提斯海。隨後大陸漂移將植物群隔離在地球的不同地區，多樣性產生了不同的動物群。

Ellison 等人 (1999) 使用(1) 對紅樹林化石記錄的審查，(2) 現代和化石紅樹林及其關聯的腹足類的分佈比較，(3) 對紅樹林和腹足類的物種-面積關係的分析，(4) 對個別植物和腹足類群落的巢狀模式的分析，以及(5) 對個別植物和個別腹足類物種的巢狀模式的分析，評價了這兩種假說。所有 5 種分析的證據都支持劃界假說，暗示特提斯海的紅樹林起源。這種觀點認為，印度-西太平洋地區紅樹林多樣性之所以高，是因為那裡的條件有利於多樣性的發展。例如，廣泛濕地的持續存在可能允許更多的物種從陸生過渡到鹹淡水棲地。大西洋、加勒比海或東太平洋都經歷過乾燥期，可能阻止了這種適應。Ricklefs 和 Latham (1993) 認為，有限的分散，加上特提斯海與大西洋的連接在中新世關閉，限制了大多數紅樹林類群到印度-太平洋地區。

紅樹林的生化和遺傳學研究應該會提供更多關於紅樹林演化和分散的證據。例如，Dodd 等人 (1998) 發現東西大西洋省的紅樹林之間存在顯著的遺傳差異。來自西非的三個物種表現出比南美東部同種物種更大的脂質多樣性和更長的碳鏈，這暗示西大西洋的紅樹林顯示出派生特徵。作者們得出的結論是，這些證據表明，大西洋的紅樹林不太可能通過太平洋從特提斯海擴散。

紅樹林非常古老，可能在第一種被子植物出現後不久就出現了，大約在 1.14 億年前。Avicennia 和 Rhizophora 可能是最早演化的屬，出現在白堊紀末期。花粉記錄提供了有關隨後輻射的重要資訊。來自中國雷州半島沉積物的化石花粉表明，紅樹林從南向北擴張，到了全新世中期達到了在長江三角洲的北限。一項對百慕達晚全新世樣本的花粉的類似研究表明，紅樹林在過去 3000 年內建立在那裡，當時海平面上升從每世紀 26 公分減少到 7 公分。

一項來自墨西哥，安提爾斯，中美洲和南美洲北部的紅樹林的演化歷史仍存在許多爭議的理論。紅樹林是由陸生而非海生植物演化而來。紅樹林花粉化石已在海洋有孔蟲群集下方（即在河口環境的下層沉積物中）被發現，這表明這些植物從非海洋棲息地演化到河口棲息地（Srivastava 和 Binda，1991）。在遙遠的過去，這些陸生植物適應了鹹水環境，成為“核心”紅樹林植物。在印度-西太平洋地區，紅樹林的多樣性遠高於西大西洋和加勒比地區。有兩種相互競爭的假設來解釋這種模式。起源中心假設認為所有的紅樹林分類群都首次出現在印度-西太平洋地區，然後擴散到其他地區。相反，維卡裡亞假設認為所有的紅樹林都起源於特提斯海。然後，大陸漂移使得這些植物在地球的不同地區孤立，進而形成獨特的動物群。

紅樹林非常古老，可能在第一種被子植物出現後不久，大約在 1.14 億年前就出現了。Avicennia 和 Rhizophora 可能是最早演化的屬，出現在白堊紀末期。花粉記錄提供了關於後續輻射的重要資訊。來自中國雷州半島沉積物中

的化石花粉表明，紅樹林從南向北擴張，到了全新世中期已經達到了在長江三角洲的北界。對於百慕達晚全新世樣本的類似研究表明，當海平面上升速率從每世紀 26 公分降低到 7 公分時，也就是在最近的 3000 年裡，紅樹林已在那裡建立起來。

來自墨西哥、安的列斯群島、中美洲和南美洲北部的花粉記錄的詳細研究，新熱帶環境首先在大約 5000 萬年前的早始新世時期被 *Acrostichum*、*Brevitricolpites variabilis*、*Nypa* 和 *Pelliceria* 所佔據。*Avicennia* 在這個地區出現在晚中新世（大約 1000 萬年前）。到了中新世中期（350 萬年前），已有六種紅樹林物種和三個相關屬出現，到了第四紀時，已有十五個植物屬存在。在新生代期間，又增加了十二個物種，形成了今日大約包含 27 個紅樹林和相關植物屬的組合。

大陸漂移在地質時間上近期產生了大量的基因混合和分散，大大增強了演化過程。雖然紅樹林是在熱帶演化出來的，但有一種物種，*Avicennia marina*，卻在溫帶緯度，特別是南半球發現。這個屬的起源是西岡瓦納，後來的多種分化是由南方大陸片段的地質分散促成的。紅樹林化石清楚地提供了關於史前紅樹林演化和分散的寶貴資訊。

紅樹林生態系統，一般來說，是動態的，變化的時間尺度為 $10^2 - 10^4$ 年。事實上，化石紅樹林經常在他們不再存在的地區被找到：例如在美國的德州、西非、匈牙利、印度、中國的潮汕平原、以及澳大利亞西部。

紅樹林分佈的歷史變化可以揭示古氣候和海平面變化的細節。例如，在赤道太平洋，上新世和下上新世的沉積物中交錯著珊瑚礁和紅樹林的化石。同樣，來自貝裡斯的瑪雅濕地的全新世沉積物表明，紅樹林泥炭在 4800 年前填滿了潟湖。這些模式可能反映出海平面的波動或大規模氣候變遷。在新西蘭的貧困灣，*Avicennia marina* var. *resinifera* 在早至中全新世時的存在表明當時該地區的氣候是無霜的。紅樹林化石記錄顯然是一個繼續研究有潛力提供重要資訊的領域，不僅關於這些獨特植物的歷史，也關於地球的近代歷史。

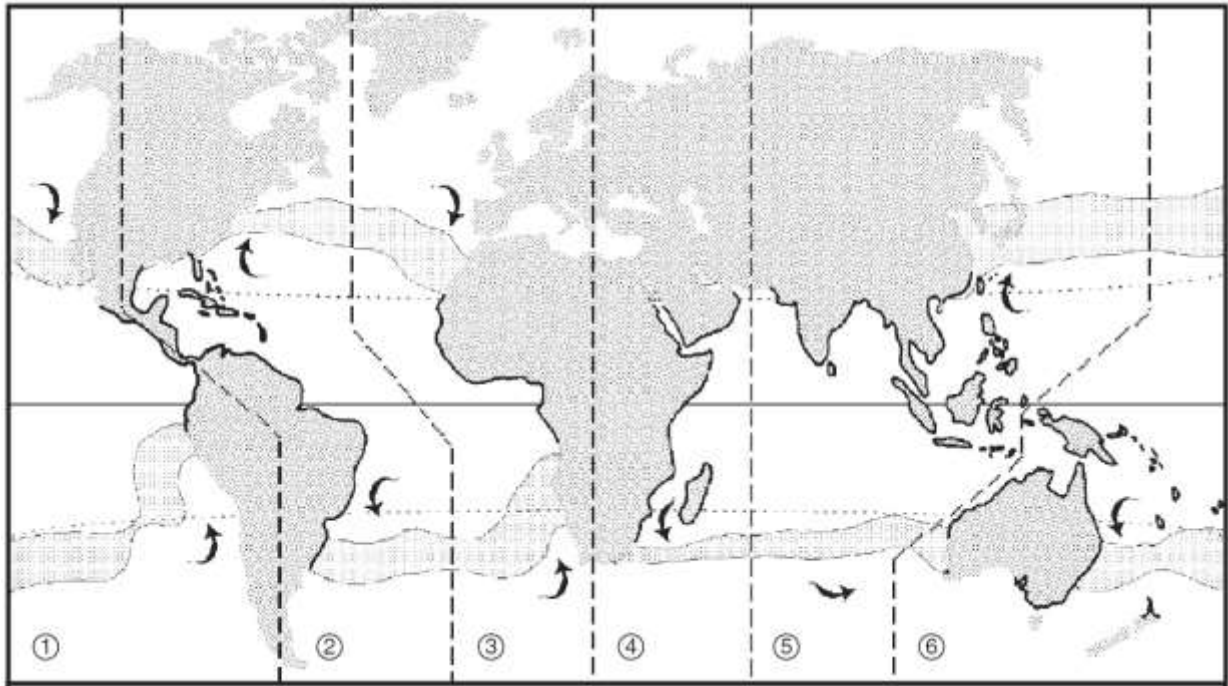


圖 2.1 全球紅樹林分布河口海岸

第三章 紅樹林的生物學

3.1. 分類學與遺傳學

3.1.1. 分類學

湯姆林森 (1986) 識別了三組紅樹林：主要的紅樹林種類，次要的紅樹林種類，和紅樹林相關種類。主要種類是嚴格或真正的紅樹林，由以下一個或多個特徵來識別：(1) 他們僅出現在紅樹林中，(2) 他們在群落的結構中起主要作用並能形成純種群落，(3) 他們具有形態特化 - 特別是氣生根和專門的氣體交換機制，(4) 他們具有鹽排除和/或排泄的生理機制，(5) 他們有胎生繁殖，(6) 他們在分類學上與陸生親緣種類有所隔離。嚴格的紅樹林至少在屬級別，經常在亞科或科的級別與他們最近的親緣種類有所分隔。

次要的紅樹林種類是植被中較不明顯的元素，很少形成純種群落。根據湯姆林森 (1986) 的說法，主要的紅樹林包括 9 個屬和 5 個科的 34 種。次要種類再提供了 11 個屬和 11 個科的 20 種額外種類，總共有 20 個屬和 16 個科的 54 種紅樹林種類。而杜克 (1992) 則識別了 20 個科中 26 個屬的 69 種紅樹林種類。一個科屬於蕨類植物 (Polypodiophyta)；其餘的都屬於被子植物

(Magnoliophyta)。僅包含紅樹林的科有海濱木科 (Aegialitiaceae)，福山楊科 (Avicenniaceae)，海椰子科 (Nypaceae) 和皮艾莉科

(Pellicieraceae)。兩個目 (桃金娘目 (Myrtales) 和紅樹目 (Rhizophorales)) 包含了所有紅樹林科的 25%。通過整合湯姆林森 (1986) 和杜克 (1992) 的共同特徵，我們認出 22 個屬和 16 個科的 65 種紅樹林種。

紅樹林分類學存在許多問題 (杜克, 1992)，許多問題基於已描述種類之間的雜交。例如，東非的紅樹 *Rhizophora mucronata* 和澳洲的 *R. stylosa* 以及其可能的雜交種的系統區分不清。出現在新喀裡多尼亞，巴布亞新幾內亞和昆士蘭，澳洲的 *Rhizophora lamarckii* 是 *R. apiculata* 和 *R. stylosa* 的不育的 F1 雜交種。在南印度的紅樹林中發現的 *Rhizophora x annamalayana*，最初被識別為 *R. lamarckii*，但後來被重新識別為 *R. mucronata* 和 *R. apiculata* 之間的新種雜交 (Kathiresan, 1995a)。某些雜交種，如 *Rhizophora x harrissoni*，無法用蠟化學確認 (Dodd 等人, 1995)。分子分析可能最終有助於解決分類學問題。例如，來自葉綠體基因 *rbcL* 的 DNA 序列數據表明，紅樹科

(Rhizophoraceae) 並非屬於桃金娘目，而是屬於一個包括大戟科

(Euphorbiaceae)，Humiriaceae 和翅果花科 (Malpighiaceae) 的薔薇目分支 (Conti 等人, 1996)。

3.1.2. 遺傳變異

紅樹林中存在著顯著的種間和種內變異。例如，西非和西大西洋福山楊 (*Avicennia germinans*) 之間的生理差異已被識別出來 (Saenger 和 Bellan, 1995)，並且福山楊和紅樹 (*Rhizophora*) 的不同化學型態也被描述出來。這種變異可能是由基因型差異或對當地環境的表型反應所造成。例如，墨西哥的紅樹 (*Rhizophora mangle*) 的平均葉面積與年降雨量呈正相關，與緯度呈負相關。這種對當地條件的形態學反應可能使樹木能夠最大化其光合作用效率。同樣地，葉面積指數可以用來區分美國佛羅裡達州東南部盆地和矮森林類型的紅樹林。相反，紅樹的花形態變異似乎有基因的基礎。Dominguez 等人 (1998) 發現墨西哥太平洋和大西洋海岸的族群之間，每個海岸上的族群之間，以及單個族群內部都有顯著的差異。他們假設頻繁的滅絕，然後由少數個體重新殖民，已經產生了基因的差異。

基因變異通過生化標記，如苦味苷，葉蠟和同工酶被清楚地展示出來。這也在染色體的長度和體積的差異中明顯可見。Lakshmi 等人 (1997) 通過不受環境影響的基於 DNA 的分子標記 (即，隨機放大多態性 DNA 和限制性片段長度多態性) 測量了草葉蓮 (*Acanthus ilicifolius*) 的種內基因變異。他們在八個獨特的族群中找到了 48 種基因型。染色體數量沒有差異 ($2n = 48$)。割舌樹 (*Excoecaria agallocha*) 的遺傳多態性甚至更高。割舌樹的多態性與形態和性別的差異無關。基因頻率的變化，如由近親繁殖產生的變化，可以導致基因的差異。如果花粉在花朵開放之前就脫落，可能會產生近親繁殖。如果近親繁殖普遍存在，紅樹林可能會成為幾乎單一物種的森林，具有很少的基因多樣性。由蜜蜂授粉產生的海茄欖 (*Kandelia candel*) 的同株自花授粉。然而，香港海岸線上的 13 個族群之間的基因差異很小，這表明種子散佈足以維持這個物種的高基因流動性 (Sun 等人, 1998)。相反，基因差異已導致福山楊 (*Avicennia marina*) 的亞種分化。人們一直認為福山楊的種子通常會移動很長的距離。然而，同工酶研究表明，印度西太平洋和東北美洲的福山楊物種的基因流動有限。這可能表明真正的分散距離比人們普遍認為的要短。基因突變也可以導致物種的分化。需要一個或兩個基因突變來產生生化差異，需要 5-10 個基因突變來產生生理變化，需要超過 10 個基因突變產生形態變化，並需要超過 100 個基因突變進行分類變化。單個隱性基因導致紅樹種子的白化。這種白化突變在核基因組中，但對葉綠體的超微結構有深遠的影響。對缺葉綠素突變體的色素指紋研究顯示，大多數白化基因型在葉綠素、黃素和胡蘿蔔素方面都是缺乏的。最近的後配子突變研究揭示，波多黎各的紅樹中少於 0.1% 表現出體細胞突變。這些突變經常在射頂中表現為完全或部分的周向嵌合體。突變和異交的速率在紅樹林族群中變化。例如，波多黎各的紅樹比佛羅裡達州的紅樹更易於異交，並且對葉綠素缺陷的突變率較低。

3.13. 組織培養

紅樹林的組織培養研究很少。這是因為組織切片在隔離後不久就經常變成棕色或黑色，隨後通常會出現組織死亡。紅樹林的高單寧和酚含量可能是導致組織變色的原因。抗氧化劑可以防止在季風季節採集的組織切片中的酚褐變。

在添加了雙倍強度維他命的培養基中，已經實現了索那拉紅樹（*Sonneratia apetala*）和硬木樹（*Xylocarpus granatum*）的愈傷組織的誘導（Kathiresan 和 Ravikumar, 1997）。Baba 和 Onizuka（1997）改進了密花紅樹（*Bruguiera gymnorhiza*），

肯氏馬蹄蓮（*Kandelia candel*）、白花豆蔻（*Pemphis acidula*）和野茄（*Rhizophora stylosa*）的愈傷組織誘導和再分化的技術。在白花豆蔻中產生了不定根，但在其餘的物種中都無法誘導產生不定芽或根。

研究人員目前正在努力識別並微量繁殖獨特的植物基因型，以供商業用途。紅樹林可能為這種工作提供了良好的原料。例如，通過腋芽培養已經實現了與印度紅樹林相關的鹽沼海馬齒的體外繁殖。這種植物的體外細胞培養比完整的植物合成出更多的抗菌物質，顯示了這些系統用於生產有價值的代謝物的潛力。

細胞原生質體融合技術可能讓我們能夠將紅樹植物的耐鹽性轉移到不耐鹽的物種中。Eguchi 等人（1995）開發了從密花紅樹（*Bruguiera gymnorhiza*）的組織培養物中提取和製備原生質體的方法。Sasamota 等人（1997）對灰葉雞蛋樹（*Avicennia marina*）和灰雞蛋樹（*A. lanata*）的子葉進行了類似的工作。這種創新的組織培養工作可能讓研究人員能夠更好地理解並利用紅樹林的獨特特性。

3.2. 形態和解剖學

3.2.1. 根的解剖學

紅樹林高度適應海岸環境，具有外露的呼吸根，廣泛的支撐根和托根，排鹽葉，以及胎生水生散播的種子。這些適應在各種分類群以及與棲息地的物理化學性質之間有所變化。然而，紅樹林最顯著的適應可能是紅樹的棍根，海茄樹，索那拉樹和藍木樹的氣根，密花紅樹，瓊紅樹和硬木樹的膝根，以及硬木樹和繼木樹的板根。許多紅樹林的根並不深入厭氧的基質。相反，這些樹產生大量的側根以獲得支撐。厄瓜多爾的最高紅樹林樹木生動地證明瞭這一點，它們的高度超過 60 米，可能已有 100 多年歷史。

專門化的根是生活在厭氧基質中的紅樹林進行氣體交換的重要地點。外露的表面可能有許多鏡孔（寬鬆的，進行呼吸的細胞聚集；Tomlinson, 1986）。海茄樹擁有裝備了鏡孔的氣根（向上的根），氧氣通過這些根被被動地擴散。鏡孔可能被關閉，部分開放或完全開放，這取決於環境條件。通常

較短的海綿狀氣根 (< 30 公分)，但在生活在厭氧和油污染條件下的灰葉雞蛋樹中，它們會變得更大並且更多。這種表現型響應顯然增加了氣體交換的表面積。在索那拉樹中，由於重的次生增厚，氣根可能長達 3 米。

氧氣也可能通過氣根的非鏡孔部分通過。水準結構 (subrisules) 可能在氣體交換中很重要，特別是在新形成的尖端缺少鏡孔的快速生長的氣根中 (Hovenden 和 Allaway, 1994)。氣根通常是不分枝的。然而，在 1991 年的海灣戰爭之後，阿拉伯海灣的紅樹林開始發展分枝的氣根和不定根。

紅樹林根的一般結構與大多數其他維管植物相似。它們通常有一個根帽，由內生成的側根，前生原初木質部，以及交替的主要韌皮部和木質部。許多植物也有一個擴大的多弧中心柱，帶有寬的薄壁組織髓。空氣根被改裝為地上生活。與地下根相比，它們在頂部分生組織後面有一個強調的伸長區。它們也有顯著的次生增厚（類似於莖）。當空氣根達到地面時，它們轉變為有一個短的伸長區和少量甚至沒有次生生長。它們也變得多孔以適應地下生活。在紅樹中，根變得更薄並形成帶有簡單的二弧中心柱和窄皮層的“毛細根”。像水生植物一樣，真正的紅樹林缺乏根毛。因此，內皮層是一個有效的吸收層。

3.2.2. 木材解剖學

Tomlinson (1986) 總結了紅樹林木材的獨特解剖特徵。生長環明顯異常（如在海茄樹中；Das 和 Ghose, 1998）或完全不存在。因此，老化的樹木是困難的。Duke 和 Pinzon (1992) 認為葉疤節點數量是估計紅樹種子樹的年齡的更好方式。

紅樹林木材有特殊的特徵，使得樹木能夠克服海水的高滲透壓和高溫度引起的蒸騰作用。有許多狹窄的管道穿過木材。這些範圍在密度上從鹽膚木的 $32 \cdot \text{mm}^{-2}$ 到海桑的 $270 \cdot \text{mm}^{-2}$ 。這些管道有助於在木質部中產生高張力，因為管道直徑的微小減小會產生不成比例的大增加在流阻。形成這些管道的管道元素通常有簡單的穿孔板。然而，紅樹林科的紅樹林（除了秋茄）有梯形的穿孔板。

木材通過水的導熱性強烈受到管道的大小和分佈的影響。水最快通過環孔木材，其中最大的管道位於最外層的生長層。在管道大小和分佈更均勻的漫孔木材中，導熱性慢得多。大多數紅樹林的木材是漫孔的，但是圓葉岸海桑具有環孔木材 (Das 和 Ghose, 1998)。

Wier 等人 (1996) 研究了紅樹的傷口修復。關閉層在 17 天內隔離壞死組織，並且在 52 天內由周皮完全封閉傷口。隔離損傷部位和傷口周皮的發展可能防止病原體擴散到未受損的組織。

3.2.3. 葉解剖學

紅樹林的葉片近乎皮質，葉脈不明顯（沒有脈鞘）。表皮厚而光滑，帶有細小的毛，使植物看起來有光澤。葉片大小適中，以變形對生（兩對）的方式排列，每對與前一對的角度小於 180° 。這種排列減少了自身的遮蔽，並產生了以最光合作用有效的方式填充空間的分支系統（Tomlinson, 1986）。葉片通常呈背腹對稱，儘管秋茄、無瓣海桑和海灘棕櫚也有側生葉（Das 等人, 1996）。

已知紅樹林葉片有六種類型的氣孔。它們在護衛細胞和附屬細胞的排列上有所不同。在大多數物種中，角或喙形的表皮突出物覆蓋了氣孔孔口的外側或內外兩側。這些結構減少了氣孔蒸騰作用（Das 和 Ghose, 1993），這對於水的高溶質濃度和樹木經歷的“生理性乾旱”是重要的。霍氏桐樹的氣孔深陷，被毛細管覆蓋。這種物種的葉片還有一個與其他鹹生植物相比小的柵欄狀組織-多孔狀組織的比例（Das 等人, 1995）。

紅樹林的葉片有專門的特殊細胞，包括單寧細胞（紅樹科）、黏液細胞（紅樹、無瓣海桑）、結晶細胞（紅樹科）、油細胞（尤金氏樹）和乳管（鹽膚木）。一般來說，葉片缺乏束鞘纖維和束鞘延伸，但具有在脈結束處終止的增大的木質部纖維。分支狀的硬質細胞在岸海桑、紅樹、無瓣海桑和圓葉岸海桑中豐富且發育良好。硬質細胞可能給葉片提供機械支撐或阻止食草動物。硬質細胞和木質部纖維也可能參與水的儲存（Tomlinson, 1986）。水也儲存在無色的、非同化的水儲存組織中，該組織在背腹對稱葉中是表皮下的，但在側生葉的廣闊葉綠體區域內深居。在某些物種中，厚厚的非同化組織層位於同化細胞的前面。這反散射進來的光，創建了可能幫助植物捕獲弱光，提高光合作用效率的梯度。

Yoshihira 等人（1992）研究了紅樹林葉片中色素的分佈。他們發現，不同的物種將色素集中在葉片的不同部分。在喇叭樹中，葉綠素和類胡蘿蔔素的最高濃度在捕光複合物中。然而，在頂花紅樹中，葉綠素集中在葉綠體反應中心。葉綠素結合蛋白（包括功能性細胞色素 B 6/f 複合物和蛋白激酶）被發現在馬來紅樹和秋茄的顆粒體膜中。

3.2.4. 種子和幼苗解剖學

白欖 *Avicennia marina* 在早期胚胎組織分化過程中形成胚乳吸器。一旦生長階段開始，隨後的胚胎發育都是在卵巢外部進行的。因此，成熟的種子被完全源自卵巢壁的果皮包裹。從組織分化結束到成熟種子脫落，子葉細胞變得高度真空化，含有大量的可溶性糖，這些糖構成了成熟種子的主要營養儲備。

初生韌皮部通常朝向紅樹林幼苗的根尖端發展，遮蔽了含葉綠素的組織。韌質細胞存在於氣生組織中，石細胞存在於外皮層中，髮狀硬細胞出現在皮層和髓質中。由於表皮缺少氣孔，許多體孔有助於氣體交換。

在對六種紅樹林種類的實驗中，Youssef 和 Saenger (1996)證明瞭幼苗具有特殊的特徵，使它們能夠忍受洪水並促進根圈的氧化。基質組織中的空洞將空氣流道收窄，保留氧氣，使紅樹林在洪水期間能夠保持有氧代謝。這種解剖特徵的變化導致了種類間對洪水壓力耐受性的差異。

3.3. 生理學

3.3.1. 鹽分調節

紅樹林在生理上能夠忍受高鹽度，並具有在泥沙的強大滲透潛力下獲取淡水的機制 (Ball, 1996)。他們通過結合鹽分排除、鹽分排泄和鹽分累積來避免重鹽負荷。例如，*Rhizophora*，*Bruguiera* 和 *Ceriops* 都在其根系中擁有超過濾器。這些過濾器在從土壤中提取水時排除鹽分。其他屬 (例如 *Avicennia*，*Acanthus*，*Aegiceras*) 吸收一些鹽分，但通過葉子中的專門鹽腺排出它。排鹽種類允許更多的鹽進入木質部，但仍然排除大約 90% 的鹽分。鹽分排泄是一個主動過程，這是由排泄細胞質膜中的 ATPase 活性證實的 (Drennan 等，1992)。這個過程可能由葉下皮細胞調節，這些細胞可能儲存鹽分以及水。

Lumnitzera 和 *Excoecaria* 的種類在葉的液泡中累積鹽分並變得多汁。通過將鹽分轉移到衰老的葉子或儲存在樹皮或木頭中，也可以減少液中的鹽分濃度 (Tomlinson, 1986)。隨著水的鹽度增加，有些種類只是在它們的水分使用中變得越來越保守，從而達到更高的耐受性。在南佛羅裡達州，紅樹 *Rhizophora mangle* 通過使用表面水作為其唯一的水源來減少其鹽分壓力。在潮濕季節，細根生物量增加以應對表面水鹽度的降低，直接增強了低鹽度水的攝取。

大多數紅樹林種類直接調節鹽分。然而，他們也可能積累或合成其他溶質來調節和維持滲透平衡。例如，*Aegiceras corniculatum*，*Aegialitis annulata* 和 *Laguncularia racemosa* 累積甘露醇和脯氨酸 (Polania, 1990)。 *Avicennia marina* 積累甘氨酸甜菜鹼，天門冬醯胺和野豌豆素。*Sonneratia alba* 合成嘌呤核苷酸，幫助它適應 100 mM NaCl 的鹽負載 (Akatsu 等，1996)。為了促進水從根到葉的流動，葉的水勢被保持在根部 (-2.5 MPa) 以下 (-2.5 至 -6 MPa)。

由於紅樹林的根在從土壤中提取水時會排除鹽分，土壤鹽分可能變得非常濃縮，形成強烈的滲透梯度。然而，汁液中的黏性多聚物限制了流速並降低了蒸發量。這與高水分利用效率結合，減慢了水分攝取速度，防止鹽分在根周圍的土壤中積累。這有助於紅樹林節約水分並調節內部鹽分濃度。然而，低蒸發和慢水分攝取並非所有紅樹林種類的特徵。Becker 等人 (1997) 在 *Avicennia alba* 和 *Rhizophora apiculata* 中測量到相對較高的蒸發率。

蒸發率隨季節變化，*Bruguiera cylindrica* 在乾季的蒸發率高於濕季這對應於氣孔運動的變化。任何改變植物水力流動的因素都會影響 *Avicennia*

germinans 氣孔的震蕩行為。這包括蒸發壓缺口和底物滲透潛力的增加 (Naidoo 和 Von-Willert, 1994)。

Fukushima 等人 (1997) 研究了鹽對 *Avicennia marina* 葉和根中糖代謝的影響。他們顯示，根和葉中的糖代謝途徑是不同的。他們給植物的 ^{14}C 標記蔗糖的超過 50% 被植物葉片中的一種未知糖分所吸收。其餘的出現在根部，作為葡萄糖，果糖和蔗糖。這兩種途徑都不會受到鹽度的顯著影響。

3.3.2. 光合作用

紅樹林表現出典型的 C_3 光合作用。Basak 等人 (1996 年) 發現 14 個紅樹林物種的光合作用活性存在顯著的種內和種間變異，這表明光合作用速率可能具有潛在的遺傳基礎。這種可能性得到了支持，因為觀察表明，白魚樹的光合速率受到直接的內部控制，並不受鹽度或光照變化引起的氣孔活性的影響。

相反，其他研究人員表明，某些物種的光合作用速率受到環境條件的強烈影響。例如，低鹽度條件減少了白魚樹和環紋果的碳損失，並導致更大的 CO_2 同化 (Naidoo 和 Von-Willert, 1995 年)。波士頓南部灌木林中波動的土壤鹽度導致細胞間 CO_2 濃度明顯降低，並減少了光合作用 (Lin 和 Sternberg, 1992 年)。這些生境中的生長受到抑制的紅樹林擁有比經歷較少鹽度變化的邊緣林的紅樹林更低的冠層，更多的主幹和較小的葉子。Steinke 和 Naidoo (1991 年) 還實驗證明，溫度影響白魚樹的光合速率。溫度誘發的光合速率和呼吸相對速率的變化，反過來又影響了整體生長速率。強烈的陽光也可以通過抑制光系統 II 來降低紅樹林的光合作用 (Cheeseman 等, 1991 年)。儘管生存在高陽光環境中，但紅樹林的光合速率在相對較低的光水平下飽和。

這種相對較低的光合效率可能與葉子中葉黃素色素的濃度有關 (Lovelock 和 Clough, 1992 年)。為了防止光系統受損，紅樹林通過黃酮循環 (Gilmore 和 Bjorkman, 1994 年) 和將 O_2 轉化為酚類和過氧化物酶 (Cheeseman 等, 1997 年) 來消散多餘的光能。

Kathiresan 和 Moorthy (1994a 年) 以及 Kathiresan 等人 (1996c 年) 證明，使用脂肪醇可以極大地促進紅樹林的光合作用。使用三十醇（一種長鏈脂肪醇）處理可以使 *Rhizophora apiculata* 的光合速率增加 225%。使用甲醇（一種短鏈脂肪醇）對 *R. mucronata* 進行類似的處理，使光合作用增加 612%。

3.4. 生物化學

紅樹林在生物化學上具有獨特性，能夠產生各種新穎的天然產物。例如，榕樹藤會分泌一種刺激性的乳汁，對人眼有害，因此被稱為“致盲樹”。這種乳汁對各種海洋生物具有毒性 (Kathiresan 和 Thangam, 1987 年; Kathiresan

等，1990b 年），並對水稻地蟹 *Ozotephusa senex senex* 產生次致命效應，暴露於其中會降低整體動物的氧消耗並抑制鰓和肝胰腺組織中的 ATPase 系統（R. Ramamurthi 等，1991 年）。土壤細菌和酵母會分解有毒的乳汁，防止其在紅樹林中積累（Reddy 等，1991 年）。

研究人員已經從紅樹林中分離出了各種其他化合物，包括從 *Rhizophora apiculata* 的葉子中分離出的 taraxerol careaborin 和 taraxeryl cis-p-hydroxycinnamate；從 *Sonneratia acida* 的葉子中分離出的 2-硝基-4-(2'-硝基乙基苯酚)（Bose 等，1992 年）；從 *Rhizophora* 屬植物的葉子中分離出的烷烴（46.7-97.9% 蠟）和三萜類化合物（53.3% 蠟）（Dodd 等，1995 年）；以及從 *Avicennia officinalis* 和 *A. germinans* 的葉子中分離出的利多糖苷。C.K.Rao 等人（1991 年）發現果防虫生长素是果防虫生长素。紅樹林還富含多酚和丹寧。這些物質的含量可能會季節性變化（Basak 等，1998 年），但應謹慎解釋老的數據，因為用於測量丹寧的標準方法對紅樹林葉子來說非常不準確。

紅樹林中的物質長期以來一直被用於民間醫學治療疾病。萃取物對人類、動物和植物病毒具有活性，包括人類免疫缺陷病毒、Semliki 森林病毒、煙草馬賽克病毒、痘痘病毒、腦心肌炎病毒、新堡病毒（Premanathan 等，1993 年）和乙型肝炎病毒。一些紅樹林物種，特別是屬於榕樹科的物種，表現出特別強的抗病毒活性。純化的活性分數，如酸性多醣（半乳糖、半乳氨基糖、葡萄糖和阿拉伯糖），表現出強大的抗 HIV 活性。

紅樹林的其他獨特生化物質具有潛在的商業應用。例如，紅樹林提取物可以殺死瘧蚊的幼蟲，包括 *Anopheles stephensi*、*Culex tritaeniorhynchus*、*Aedes aegypti* 和 *Culex quinquefasciatus*。榕樹藤的骨頭中含有一種類似除蟲菊的化合物，對蚊子的幼蟲有強烈的殺蟲活性。從提取物燃燒產生的煙霧可以驅趕和殺死 *Aedes aegypti* 和 *Culex quinquefasciatus*，直接應用於人體皮膚可以驅趕成年 *Aedes aegypti*。

紅樹林葉子中的酚類和類黃酮可作為 UV 屏蔽化合物。因此，紅樹林能夠耐受太陽紫外線輻射，並創建一個不受 UV 影響的底層環境（Moorthy，1995 年）。這些物質還為紅茶提供了一個來源，可以從紅樹林葉子中提取（Kathiresan，1995b 年）。這種“紅樹茶”富含茶紅素，這是茶葉的清新和色澤的主要成分。這種茶，不對哺乳動物有毒性，可以通過 UV 照射進行改善。

Moorthy 和 Kathiresan（1997a 年）根據色素提出了一種生理分類紅樹林物種的方法，這些色素在不同物種之間可能存在顯著差異。色素濃度可能也會隨著環境條件和季節變化。例如，Menon 和 Neelakantan（1992 年）發現總葉綠素含量與光線水平呈正相關。Oswin 和 Kathiresan（1994 年）發現，一般來

說，紅樹林的葉綠素和類胡蘿蔔素在夏季時較高，但花青素在季風月份時最高。類黃酮在季風前期增加。

3.5. 授粉生物學

紅樹林既有自花授粉也有異花授粉機制，這會因種類而異。例如，角果樹 (*Aegiceras corniculatum*) 和紅海欖 (*Lumnitzera racemosa*) 都是自花授粉。海茄欖 (*Avicennia officinalis*) 能自花結果，但也可以進行異花授粉 (Aluri, 1990)。在灰莉 (*Avicennia marina*) 中，雄蕊早熟使得一個個體的自花授粉不太可能。然而，即使在實驗中用袋子封住花朵以防止異花授粉，一些果實仍然會結出 (異花授粉的花朵結果率在 4% 至 41% 之間)。自花授粉處理的果實落果率顯著較高，這表明有一些近親繁殖衰退現象 (Clarke and Myerscough, 1991a)。Rhizophora、Ceriops 和 Sonneratia 也有類似的自花不和諧趨勢。這種模式在 Bruguiera 和 Kandelia 中不太明顯 (Ananda Rao, 1998)。

紅樹林的授粉者是一個多樣化的動物群，包括蝙蝠、鳥類和昆蟲。當這些動物深入探花尋找花蜜時，花粉會沉積在它們身上；隨後，它們將花粉粒轉移到另一朵花的柱頭上。不同種類的授粉者也有所不同。例如，濱海紅 (*Lumnitzera littorea*) 主要由鳥類授粉，而紅海欖和小花的魚木種則由昆蟲授粉。太陽鳥會訪問並可能授粉給海葵花 (*Acanthus ilicifolius*) (Aluri, 1990) 和大花的 *Bruguiera hainesii*。在旱季，陸生植物花朵缺失時，鳥類尤其重要，它們會轉向紅樹林作為食物來源。蝙蝠是 *Sonneratia* 的主要授粉者，它在深夜/清晨時分開花，露出粉狀的雄蕊。如果沒有蝙蝠，鷹蛾將成為主要的夜間授粉者 (Hockey 和 de Baar, 1991)。在澳洲布里斯班，兩種豆灰蝶可能對紅樹林的授粉起著重要作用，它們的數量與紅樹林花朵的數量直接相關 (Hill, 1992)。蜜蜂經常訪問並授粉給海茄欖、海葵花、野櫻草、紅樹、*Scyphipora* 和 *Xylocarpus* 等種。有些黃蜂和蠅對紅樹林的依賴性非常高，它們對於濱海刺桐 (*Ceriops decandra*)、秋茄樹 (*Kandelia candel*) 和紅海欖的授粉特別重要 (Tomlinson, 1986)。紅樹屬的物種產生大量的花粉，主要由風進行授粉，儘管柱頭沒有特殊的修改來捕獲風傳的花粉 (Tomlinson, 1986)。

3.6. 繁殖、分散與建立

Bhosale 和 Mulik (1991) 描述了紅樹林的四種繁殖方式：胎生、隱胎生、常規土壤發芽和植物繁殖。胎生，即子代在仍與母體植物相連的情況下提前且持續地生長，是對淺水海洋棲息地的獨特適應 (Thomas and Paul, 1996)。真胎生種類的子代會與母體植物保持連接一整年，而隱胎生種類的子代只連接 1-2 個月 (Bhosale 和 Mulik, 1991)。S.M. Smith 和 Snedaker (1995a) 認為，胎生的繁殖模式允許幼苗在脫離親樹之前就發展出一些對鹽度的耐受性。圖 2c 顯示了仍與親樹相連的紅樹的繁殖體。紅樹林的繁殖時機取決於當地的環境條

件，並可能在一種物種的範圍內有很大的差異。例如，Duke (1990)發現，在巴布亞新幾內亞，灰莉的開花比在澳大利亞南部和新西蘭早 6 個月。從開花到結果的期間，在北部熱帶地區為 2-3 個月，但在南部溫帶地區延長到 10 個月。開花似乎受日照長短控制，而氣溫設定了果實成熟的期間。

植物激素在紅樹林種子的發展、生長和分散中起著重要作用，這些種子可能不經過成熟乾燥，並在整個發展過程中保持新陳代謝活性 (Farrant 等人；1992, 1993)。植物激素，如細胞分裂素（尤其是齊亞汀核糖苷）在蓄積儲備物質期間積聚在軸和子葉中。在這期間，胚胎中的脫落酸 (ABA) 水準保持較低，使它們對乾燥敏感（儘管它們的脫水耐受性隨著發展增加；Farrant 等人，1993）。果皮中的 ABA 水準在種子發展過程中持續增加；果皮中的 ABA 可能防止種子過早發芽。Farnsworth 和 Farrant (1998)認為，ABA 濃度代表了親植物的鹽度調節和胚胎的發展需求之間的權衡。其他生物化學物質可能在種子中被隔離。例如，紅樹種的成熟繁殖體在下胚軸中顯示出高氣 ophyll 水準，在根尖區顯示出高多酚含量 (Kulkarni 和 Bhosale, 1991)。

S.M. Smith 等人 (1995) 研究了激素在控制紅樹繁殖體的浮力、根和芽的發育中的作用。施用赤黴素(GA3)會使繁殖體水準浮動，但用萘醋酸(NAA)塗抹會產生垂直浮動的繁殖體。NAA 促進根的伸長，而 GA3 增強莖的伸長和葉片的擴展 (S.M. Smith 等人，1996)。各種激素和化學物質（例如，NAA, IBA, IAA, GA3, 酚類，甲醇，硼酸，triacontanol）可以促進其他紅樹和灰莉種類的繁殖體根部生長。

紅樹林的繁殖體在根部發育前有幾周的強制分散期。然而，如果繁殖體沒有接觸到沉積物，它們在海水中仍能保持數月的活力 (Clarke, 1993)。繁殖體的分散取決於它們的浮力和壽命，以及潮汐和洋流的活動。燭果榕的繁殖體對光線敏感；高強度的光線會抑制根部的生長。Fan 和 Chen (1993)認為，這是適應性的，因為它可以在可能的長期分散期間保持漂浮的繁殖體的生命。然而，紅樹林的繁殖體能否遠距離移動尚不清楚。已經實驗證明，大多數的魚木繁殖體在母樹附近擱淺並建立生長；它們很少移動很遠，他們發現在巴基斯坦的卡拉奇，分散只決定了紅樹林的小規模分佈模式。大規模的模式是由環境異質性創造的。

紅樹林的繁殖體在分散期間可能會有高死亡率。在田野研究中，澳大利亞北部的鐵腳楹的繁殖體分散距離非常短（只有 9%的繁殖體移動了超過 3 米遠離母樹）。然而，在這個短距離內，有很高比例的繁殖體被損壞或被掠食者吃掉。Farnsworth 和 Ellison (1997a)在 16 個國家的 42 個紅樹林沼澤中測量了繁殖體的捕食率，結果發現範圍在 0 - 93%之間，全球平均為 28.3%。主要的掠食者是帶蟹和昆蟲，包括鞘翅目和鱗翅目的昆蟲。在肯尼亞，帶蟹幾乎清除了內陸紅樹林種植園的所有種子。如此高的種子捕食率無疑對種群動態和林分更新有重大影響。

死亡並不僅限於繁殖體。紅樹林在建立和早期生長期間也很脆弱。在伯利茲，紅樹和黑魚木的死亡率在建立期間最高。死亡可能是由於(1)在種子活力消失之前未能建立，(2)捕食，和(3)乾燥。

建立後，生存受到物理化學壓力的強烈影響。例如，遮陰，幼苗軸的方向（例如，直立與水準），土壤肥力，和洪水都可能對生存產生重大影響（Hovendon 等紅樹林種子在數週的必需分散階段後，根發育的初級根尖會展開。然而，如果種子並未接觸到沉積物，它們在海水中仍能保持數月的活性（Clarke, 1993）。種子的分散取決於其浮力和壽命，以及潮汐和洋流的活動。Kandelia candel 的種子對光敏感；高光線會抑制根的生長。Fan 和 Chen (1993) 認為這是適應性的，因為它讓浮動的種子在可能的長時間分散期間保持活性。然而，不清楚紅樹林種子遠距離旅行的常見性如何。已實驗證明，大多數 *Avicennia marina* 種子會在其親本附近滯留和建立；它們很少移動很遠的觀察結果支持了這一結論，他們發現在巴基斯坦的卡拉奇，分散只決定了紅樹林的小規模分佈模式。更大規模的模式由環境異質性創建。

在分散過程中，紅樹林種子可能會有高死亡率。在田野研究中，澳洲北部 *Cerriops tagal* 的種子分散的距離非常短（只有 9% 的種子從親本樹移動了超過 3 米）。然而，在這短距離內，它們中的大部分都被破壞或被捕食者吃掉。Farnsworth 和 Ellison (1997a) 在 16 個國家的 42 個紅樹林濕地測量了對紅樹林種子的捕食率，結果範圍在 0 - 93%，全球平均為 28.3%。主要的掠食者是灰蟹和甲殼綱昆蟲，以及鱗翅目昆蟲。在肯尼亞，灰蟹幾乎清除了近岸紅樹林種植園的所有種子。這種高水準的種子捕食無疑對種群動態和樹林再生產生了重大影響。

死亡並不僅限於種子。在建立和早期生長期間，紅樹林也很脆弱。在伯利茲，*R. mangle* 和 *A. germinans* 的死亡率在建立期間最高。死亡可以歸因於（1）在種子活力喪失之前未能建立，（2）被捕食，和（3）脫水。

在建立之後，生存率受物理化學壓力的強烈影響。例如，遮蔽，幼苗軸的方向（例如，直立與水準），土壤肥力，和水災等都可以對生存產生重大影響。建立後的生長也受到一系列物理和化學因素的影響。對 *Rhizophora* 物種的實驗工作顯示，種子長度，種植深度，土壤類型，鹽度，滲出液濃度，pH 和光線強度是生長的重要決定因素。幼苗的生長可以通過應用三烷醇和甲醇人工刺激。這兩種物質都可以增加幼苗的光合速率，體內硝酸還原酶的活性，根和莖的生長，葉和根的蛋白質和能量含量，葉中的葉綠素和類胡蘿蔔素含量，以及光系統 I 和 II 和葉綠體的光收集複合體中的葉綠素量。

新的紅樹林生長主要來自種子，新建立個體的密度可以非常高（在孟加拉國的 Sunderbans，幼苗密度可達 27,750 個/公頃；Siddiqi, 1997）。某些物種（例如 *Excoecaria*, *Avicennia*, *Laguncularia*, *Sonneratia*）也會進行根部新芽的無性再生（"短榕"）。最近，氣體分層技術已成功用於誘導紅樹屬植物（包括

Avicennia alba、*A. officinalis*、*Sonneratia apetala*、*Xylocarpus granatum* 和 *Rhizophora mangle*) 的無性繁殖。然而，該技術對 *A. marina* 和 *Kandelia* 不成功 (Kathiresan 和 Ravikumar, 1995a; Calderon 和 Echeverri, 1997; Ananda Rao, 1998)。外部施用生長素可以刺激新種植的紅樹林插穗的生長。生長素在根的發育和生長過程中產生代謝變化，增加還原糖的水準並增加氮的移動到根部。

3.7 生物量和枯落物產量

紅樹林和紅樹林棲息地對全球碳循環有顯著貢獻。紅樹林森林的生物量可達 700 噸/公頃，Twilley 等人 (1992) 估計全球紅樹林的總生物量約為 8.7 千億噸幹重 (即 4.0 千億噸碳)。準確的生物量估計需要測量單個樹木的體積。Da Silva 等人 (1993) 已經開發了用於對活樹進行此類測量的方程式。

紅樹林通常在濕熱的赤道氣候中生長得更好，而不是在季風或乾旱氣候中 (Clough, 1992)，它們產生的枯落物量與緯度呈負相關。估計來自紅樹林的年度全球枯落物量範圍從 130 至 1870 克/平方米。通常情況下，枯落物在以下情況下最多：(1) 在乾燥的夏季月份，樹冠變薄減少蒸發，和(2) 在潮濕的雨季，新鮮水的輸入增加養分供應。然而，不同物種在產生大量枯落物的條件上可能存在差異。例如，澳洲的 *Rhizophora stylosa* 和 *Avicennia marina* 在熱帶氣候短乾季中的枯落物量最多，而 *Ceriops tagal* 在長乾冬季的熱帶氣候中的枯落物量最多。在印度，*Avicennia marina* 的枯落物生產在季風後期高，在季風前期低。與這些枯落物產量的一般模式偏離可能是由於特定棲息地壓力 (例如乾旱、貧瘠土壤) 引起的。

許多研究人員已經測量了紅樹林的枯落物。結果顯示不同棲息地的枯落物量差異很大，產量也因當地條件、物種組成和紅樹林個體的生產力而顯著變化。在肯尼亞的紅樹林中，枯落物產量在 0.011 噸/公頃/年至 9.4 噸/公頃/年之間，百慕大為 23.69 噸/公頃/年。紅樹林的枯落物由葉子、小枝、樹枝和種子組成。在馬提尼克的紅樹林棲息地中，單種子就占了 *Avicennia germinans* 和 *Rhizophora mangle* 總枯落物量的 25% (Imbert 和 Ménard, 1997)。在溫帶紅樹林中，繁殖材料約占 *Avicennia marina* 總枯落物的 9%，*Aegiceras corniculatum* 的總枯落物的 32%。Clarke (1994) 認為，這種相對較高的繁殖產出可能是高緯度紅樹林生產力低和發育受阻的原因之一。

積累的紅樹林枯落物在雨水或潮汐淹沼澤森林時可能會沖入河流和溪流中。因此，紅樹林枯落物可能在源森林或河流中分解，其中養分被保留或輸出 (Conacher 等人, 1996)。枯落物 (及其養分) 是否留在棲息地內還是由水流輸出可能在很大程度上取決於當地的動物群落。在昆士蘭東海岸，*Ceriops* 林的枯落物堆積量為 6 克/平方米 (0.06 噸/公頃)，而 *Avicennia* 林則

接近 84 克/平方米 (0.84 噸/公頃；Robertson 等人，1992)。這種累積差異被歸因於螃蟹的覓食活動。



第四章 紅樹林相關植物群

4.1 細菌

紅樹林為多樣性細菌群落提供了獨特的生態環境。這些細菌填補了許多生態位，對這些棲息地的運作至關重要。它們在控制紅樹林的化學環境方面尤為重要。例如，硫酸還原細菌是缺氧紅樹林沉積物中的主要分解者。這些細菌在很大程度上控制著鐵、磷和硫的動態，並對土壤和植被的分佈格局有貢獻。在 *Avicennia* 物種占主導地位的沉積物中，甲烷生成細菌在季節上很豐富。亞表層細菌群落（連同表層微藻）可能將營養物質固定並保留在營養限制的紅樹泥中。

細菌對紅樹林環境中的氮循環至關重要。海洋藍藻是微生物群落中一個特別重要的成分，它們在每個紅樹林系統中都是一個固氮來源。從南非紅樹林保護區的 *Avicennia* 氣生根中分離出的固氮藍藻可提供該沼澤區域年度氮需求的 24.3%。固氮速率受光照和溫度控制，並呈季節性變化（冬季低，夏季高）。當藍藻生長在紅樹林上時，固氮速率較在人工生長基質上高。

固氮細菌能夠高效利用各種紅樹林底物，儘管碳含量和酚濃度存在差異。然而，它們的豐度可能取決於物理條件和紅樹林群落組成。具有作為生物肥料潛力的固氮 *Azotobacter* 在印度南部 Pichavaram 的紅樹林棲息地中豐富。它們在紅樹林中的豐度超過了海洋內灣和河口系統。科學家研究了恆河紅樹林群落中的固氮細菌。他們發現在被淹沒區域的植物根圈中有大量固氮細菌，而在偶爾淹沒的地堤和退化區域中的植物則具有較少的根圈細菌。

從蘆薈灌叢和豆科植物在蘇丹班紅樹林沼澤的根瘤中分離出了兩株耐鹽的固氮根瘤菌株（Sengupta 和 Choudhuri, 1990）。如果從根圈中去除非固氮細菌，固氮活性將下降，這表明其他根圈細菌對固氮過程做出了貢獻（Holguin 等人, 1992）。從紅樹根系中分離出的非固氮菌 *Staphylococcus* sp. 可以促進 *Azospirillum brasilense* 的固氮。可以通過在混合培養中生長這兩種菌種，或者僅僅通過將 *Staphylococcus* sp. 的無細胞透析液添加到 *A. brasilense* 培養中來實現。天冬氨酸是產生這種效應的化合物（Holguin 和 Bashan, 1996）。

除了處理營養物質之外，紅樹林細菌還可能幫助處理工業廢棄物。在一些礦區的紅樹林棲息地中普遍存在鐵還原細菌。從尼日利亞的一個紅樹林沼澤中收集到了 18 株能夠代謝廢棄鑽井液的細菌分離株。有趣的是，從同一沼澤中分離出的其他四株細菌菌株抑制了葡萄球菌和假單胞菌屬細菌的生長，因此可能降低了有機分解的正常速率（Benka-Coker 和 Olumagin, 1996）。

細菌在紅樹林中發揮著許多其他角色。有些與其他生物共生。例如，棒狀細菌常見於紅樹樹葉食腐生物的後腸中（Harris, 1993），深度分枝的硫氧化細菌則存在於硫化物豐富的泥質紅樹區的蛻螺科雙殼類成員的內共生體內。

Bauer-Nebelsick 等人 (1996) 和 Ott 等人 (1998) 描述了在伯利茲紅樹林中作為強制外共生體存在於殖盤束毛蟲 (*Zoothamnium niveum*) 上的硫氧化細菌。

其他紅樹林細菌則具有寄生或致病性。能夠寄生 *Vibrio* 屬的 *Bdellovibrios* 在澳大利亞紅樹林棲息地中很常見。它們在那裡的豐度 (36.6 ml⁻¹) 比附近的大堡礁棲息地 (9.5 ml⁻¹) 高得多 (Sutton 和 Besant, 1994)。同樣在澳大利亞，從紅樹林沉積物中分離出對瘧疾蚊幼蟲 (*Anopheles maculatus*、*Aedes aegypti* 和 *Culex quinquefasciatus*) 具有殺蟲活性的蘇雲金芽胞桿菌 (*Bacillus thuringiensis*) (Lee 等人, 1990a; Lee 和 Seleena, 1990)。在許多紅樹林棲息地中存在類似真菌的細菌 (放線菌)，它們可能具有抗真菌活性 (Vikineswary 等人, 1997)。

細菌群落顯示出明顯的空間分佈模式。許多細菌生長在紅樹上，但不同的物種似乎更喜歡樹的不同部位。馬尼拉蘆薈和海碧草的葉子上有大量的黃桿菌，而根和莖上則有大量的弧菌屬菌 (Abhaykumar 和 Dube, 1991)。在許多物種中，空氣根，特別是氣生根，容納了特別密集的藍藻細菌群落，這可能顯示出明顯的垂直分帶。球狀形式出現在氣生根的上層。無異型纖維狀形式占據中層，而異型纖維狀形式主要局限於下層 (Toledo 等人, 1995a; Palaniselvam, 1998)。在阿爾達布拉潟湖的森林中，類似 *Scytonema* sp. 的異型纖維狀細菌也在氣生根上形成明顯的生長，而非異型纖維狀菌只存在於沉積物表面 (例如, Alongi 和 Sasekumar, 1992)。紅樹林中的藍藻菌可以在任何浸泡的表面上定植，包括沉積物、根、氣生根、枝幹和樹幹 (Sheridan, 1991)。紅樹林潮汐通道中的微生物群落通常具有外層的藍藻菌和內層呈紅色的缺氧光合菌 (Lopez-Cortes, 1990)。從紅樹根表面分離出一種藍藻菌 (*Calothrix viguieri*) 對鹽度變化具有特殊的形態反應。在低鹽度下，它會長出毛髮 (圖 6)。如果增加鹽度，這些毛髮會脫落。這些毛髮可能是對大雨後出現的有機磷脈沖進行水解的適應。

細菌計數通常在附著的紅樹植被上比新鮮落葉上更高。這可能是因為附著的未受損的葉子會滲漏出氨基酸和糖，但不釋放太多單寧 (Kathiresan 和 Ravikumar, 1995b)。Shome 等人 (1995) 從安達曼南部的紅樹落葉和沉積物中分離出了三十八種不同的細菌，並對細菌群落進行了表徵。這些細菌通常為陽性菌 (76.3%)，具有運動能力 (87%)，發酵能力 (6.9-82.1%)，具有色素 (31%) 和抗生素抗性 (對聚黴素 B 的抗性為 100%，對氯黴素的抗性為 50%)。從印度南部的 Pichavaram 紅樹林中分離出了包括紫色硫細菌 (*Chromatium* spp.) 和紫色非硫細菌 (*Rhodopseudomonas* spp.) 在內的光合細菌 (Vethanayagam, 1991; Vethanayagam 和 Krishnamurthy, 1995)。在埃及的紅樹林中也發現了九個紫色非硫細菌物種 (Shoreit 等人, 1994)。這些棲

息地中紫色硫細菌的生長受到光照和硫化物的限制。相比之下，高光照和硫化物限制了綠色硫細菌的生長（Chandrika 等人，1990）。

4.2. 真菌和真菌樣原生生物

紅樹林是一群稱為“紅樹林真菌”的真菌的家園。這些生物對於這些棲息地中的營養循環至關重要。Kohlmeyer 和 Kohlmeyer (1979) 識別出 43 個高等真菌物種，包括 23 個子囊菌、17 個無性菌和 3 個擔子菌。Hyde (1990a) 列出了來自世界各地 29 個紅樹林的 120 個物種。其中包括 87 個子囊菌、31 個無性菌和 2 個擔子菌。

在個別棲息地中的研究揭示了驚人多樣的真菌群落。Chinnaraj (1993a) 僅在安達曼-尼科巴群島的紅樹樣本中鑒定出了 63 個高等真菌物種。來自拉克沙德維普島的類似樣本產生了 32 個物種（Chinnaraj, 1992），而從馬爾代夫的紅樹樣本中發現了 39 個物種在印度南部的 Pichavaram 分解的 *Rhizophora* 碎片中發現了 48 個真菌物種。在南非印度洋沿岸，Steinke 和 Jones (1993) 鑒定了 93 個海洋真菌物種，其中包括 55 個來自紅樹木材（尤其是馬尼拉蘆薈）。表 4 列出了這些研究中鑒定出的一些真菌物種。

表 4. 一些從紅樹棲息地分離出的真菌物種。調查揭示了許多分佈擴展、新物種甚至新屬的情況。例如，在澳門和香港收集的紅樹林真菌共鑒定出 45 個物種。其中 28 個是澳門的新記錄，21 個是香港的新記錄（Vrijmoed 等人，1994）。這些發現導致了這些群體的重要分類修訂。

類似真菌樣的波球菌（*thraustochytrids*）是死亡或存活的植物和含鈣貝殼中的重要內生生物（S. Raghukumar, 1990）。其中一些出現在紅樹沼澤中，有助於分解紅樹葉片（S. Raghukumar 等人，1994；Bremer, 1995）。從哥斯達黎加紅樹沼澤中分離出了波球菌（包括 *Schizochytrium*、*Thraustochytrium* 和 *Ulkenia*）。兩個波球菌，*Thraustochytrium striatum* 和 *Schizochytrium mangrovei*，在印度果亞的紅樹林中被分離出來。這兩個物種都產生類似變形蟲的結構，使用偽足移動，並吞噬細菌細胞（S. Raghukumar, 1992）。

紅樹林社區中也存在海洋卵菌（真菌樣原生生物）。T.K. Tan 和 Pek (1997) 在新加坡的紅樹林中發現了五種鹽生卵菌物種。其中有三種是首次在熱帶紅樹林中觀察到的，還有一種是首次在澳大利亞以外報告的。屬於 *Halophytophthora* 屬的卵菌在紅樹林棲息地中具有特殊重要性（Newell 和 Fell, 1992a）。它們極大地促進了紅樹材料的分解。新落下的 *Rhizophora mangle* 葉片迅速被 *Halophytophthora vesicula* 和 *H. spinosa* 的菌絲生長所感染。菌絲在葉片內的迅速橫向擴展顯然是在一個游蟲孢子建立之後進行的（Newell 和 Fell, 1995）。在實驗室培養中，已建立的 *Holophytophthora* 隨後被細菌和迷宮菌（*Labyrinthula*）所寄生（Newell 和 Fell, 1994）。*Holophytophthora* 物種通常是真菌的良好競爭者，但在已有細菌膜的葉片上難

以寄生 (Newell 和 Fell, 1997)。Newell 和 Fell (1996) 推測, *Halophytophthora* 在葉片分解的早期階段完成了對浸泡葉片的寄生, 從遊蟲孢囊的附著到新遊蟲孢子的釋放。輕微的乾燥、低鹽度和低溫可能增強遊蟲孢子的釋放。在較老、腐爛的葉片中, 釋放速率較低, 在較新、腐爛程度較輕的葉片中則較高 (Newell 和 Fell, 1996)。Leaño 等人 (1998) 顯示, 其他紅樹真菌的遊蟲孢子在化學上對植物材料和提取物具有吸引力。這無疑有助於新底物的寄生。

一些研究者對紅樹林真菌的生理和生物化學進行了研究。其中許多物種產生有趣的化合物。例如, 大多數土壤真菌產生木質纖維修飾外分泌酶, 如漆酶。*Preussia aurantiaca* 合成了兩種新的 depsidones (Auranticin A 和 B), 具有抗微生物活性 (Poch 和 Gloer, 1991)。*Cirrenalia pygmea* 產生黑色素色素, 似乎保護菌絲免受滲透壓的突然變化的影響; 當菌絲培養中黑色素的合成被三氯唑抑制時, 該真菌對滲透性衝擊變得敏感 (Ravishanker 等人, 1995)。高鹽度還會增加該物種產生的氨基酸的數量和類型 (Ravishanker 等人, 1996)。已對 *Swampomyces armeniacus* 和 *Marinosphaera mangrovei* 真菌的子囊和子囊孢子超微結構進行了研究 (Read 等人, 1995), 以及 *Dactylospora haliotrepha* (Au 等人, 1996)。在 *Aigialus parvus*、*Lignincola laevis* 和 *Verruculina enalia* 在 *Avicennia alba*、*Bruguiera cylindrica* 和 *Rhizophora apiculata* 木材上的單一和混合培養中測試了子囊果形成。在混合培養中, 孢子的形成延遲, 形成的子囊果較少, 表明真菌之間存在競爭 (T.K. Tan 等人, 1995)。許多真菌物種直接生長在活的紅樹林上, 但一般來說, 對它們瞭解不多。Sivakumar 和 Kathiresan (1990) 從七種紅樹物種的葉面上分離出十種真菌物種。主要的葉面真菌是 *Alternaria alternata*、*Rhizopus nigricans*、*Aspergillus* 和 *Penicillium* 等物種。這些真菌的豐度與葉片的單寧含量呈負相關。真菌似乎更喜歡葉片落葉 (其中含有更多的氨基酸) 而不是新鮮葉片 (其中含有更多的單寧和糖; S. Ravikumar 和 Kathiresan, 1993)。其他真菌對活的紅樹林有害。從 *Excoecaria agallocha* 和 *Avicennia marina* 的葉片中分離出了兩個新的寄生物種 (*Pestaloti* 斯 *agallochae* 和 *Cladosporium marinum*) (Pal 和 Purkayastha, 1992b)。病原真菌可能導致哥斯達黎加的 *Rhizophora mangle* 林倒退 (Tattar 等人, 1994)。

許多真菌物種寄生於紅樹根部。Nair 等人 (1991) 在 *Avicennia officinalis* 的根圈中發現了 15 屬的 25 個真菌物種; 相鄰的非根圈土壤僅含有 10 屬的 16 個物種。Sengupta 和 Choudhuri (1994) 在 Sunderbans 的紅樹社區中發現了 *Rhizoctonia* 和類似 VA 菌根真菌。當在營養貧乏的條件下接種了 VA 菌根真菌的菜豆苗時, 生長顯著增加。這部分是由真菌通過對不溶性磷的動員所引起的。

真菌物種在紅樹棲息地中的分佈可能反映了物理條件和/或棲息地偏好。它還可能反映了林分的年齡。Kohlmeyer 和 Kohlmeyer (1993) 在伯利茲 (中美洲) 工作時發現真菌多樣性取決於紅樹林的年齡。他們在成熟的 *Rhizophora* 林中發現了 43 個物種，而在最近引入的 *Rhizophora* 中只有 7 個物種。某些物種在其棲息地偏好方面可能非常具體。例如，Ravikumar 和 Vittal (1996) 在印度南部的一個紅樹林中發現了 48 個真菌物種，其中有 44 個在支柱根上，而幼苗和木材樣本只有 18 個和 16 個物種。真菌物種似乎劃分了紅樹林棲息地。*Verruculina enalia* 在支柱根和幼苗上最豐富，而 *Lophiostoma mangrovei* 在木材上最常見。物理條件或由隔離造成的遺傳差異可能導致真菌形態和生理上的差異。從 Sunderbans 不同地區生長的 *Cerriops decandra* 分離出的 *Pestalotiopsis versicolor* 菌株在菌絲墊質地、生長速率和孢子形成強度上有所變化 (Bera 和 Purkayastha, 1992)。對於真菌的物理要求的差異可能導致真菌的垂直帶狀分佈。Hyde (1990b) 在文萊紅樹林的 *Rhizophora apiculata* 上發現了 57 種潮間帶真菌物種。其中大多數發生在平均潮位線以上。在香港米埔對枯死的 *Acanthus ilicifolius* 的類似研究中，作者發現樹木的頂部被典型的陸生真菌所寄生，而底部則被海洋物種所寄生 (Sadaba 等人, 1995)。作者將此歸因於底質的性質和潮汐浸沒的頻率。其他真菌物種直接生長在沉積物表面，但仍完全局限於紅樹林棲息地 (Soares 等人, 1997)。木材降解真菌在紅樹棲息地中非常著名。在馬來西亞的紅樹林中記錄了 30 種這樣的木材真菌。其中最常見的有 *Halosarpheia marina*、*Lulworthia* sp.、*Lignincola laevis*、*Halosarpheia retorquens*、*Eutypa* sp.、*Kallichroma tethys*、*Marinosphaera mangrovei*、*Phoma* sp. 和 *Julelia avicenniae*。多樣性和豐度在 *Avicennia* 木材上最高 (T.K. Tan 和 Leong, 1992; Alias 等人, 1995)。在沿著印度果亞海岸的紅樹樣本中放置不同木材的測試板，顯示了四種常見的木材真菌 (*Periconia prolifica*、*Lignincola laevis*、*Aniptoder* sp. 和 *Lulworthia* sp.)。與鉻硼處理的板相比，鉻鉻砷處理的板對真菌感染更具抵抗力 (Santhakumaran 等人, 1994)。Nakagiri 和 Ito (1994) 在分解的紅樹木材上發現了一種新的木材真菌 (*Aniptodera salsuginosa*)，其具有獨特的子囊孢子附屬物和不尋常的子囊頂部裝置。只有當附屬物浸泡在鹽水中時，它們才能發揮功能。子囊孢子通過子囊壁裂縫在頂部圓盤的邊緣釋放；此圓盤中的子囊孔不起到子囊孢子釋放的作用。

4.3. 微藻

浮游植物和底棲微藻群落對紅樹環境的功能起著重要作用。然而，在東南亞、澳大利亞、中美洲和熱帶南美的大多數地區，它們對整個河口生產力的貢獻相對較小。Robertson 和 Blaber (1992) 指出，浮游植物對紅樹棲息地的總淨生產力貢獻範圍在 20-50% 之間。仔細的測量正在驗證這些對大型系統的

預測。在巴布亞新幾內亞的 Fly River Delta，浮游植物貢獻了該地紅樹河口的總生產力的 20% (Robertson 等人, 1991, 1992)，而在印度南部的 Pichavaram 紅樹林中，浮游植物貢獻了總生產力的 20-22% (Kawabata 等人, 1993)。

局部紅樹區域的浮游植物對生產力的貢獻可能要小得多。Lee (1990) 發現，在香港紅樹林中，浮游植物和底棲大型藻類的總淨初級生產力只佔不到 10%，而 Boto 和 Robertson (1990) 根據氮測量估計，底棲藍綠藻、微藻和大型藻類共同只佔淨初級生產力的 6% 在澳大利亞東北部的紅樹生態系統中。Robertson 和 Blaber (1992) 指出，相對於被紅樹林包圍的潟湖或開放海灣，河口紅樹區域的浮游植物生產力明顯較低。高濁度、大鹽度波動和相對較小的開放水道面積與紅樹林面積的比例共同導致微藻（尤其是底棲藻類）的光線水準低和遮蔽，限制了其生產力 (Alongi, 1994; Harrison 等人, 1994)。夏季高溫也可能限制生產力 (Lee, 1990)。初級生產力的速率通常在乾季較低，在退潮時增加，在漲潮時減少 (Kitheka, 1996)。在巴布亞新幾內亞的 Fly River Delta，Robertson 等人 (1992) 測量到非常低的生產率，僅為 0.022 至 0.0693 g C m⁻³ d⁻¹。然而，局部條件可能導致更高的生產率。例如，在墨西哥的沿海潟湖中，每天的生產量可能達到 2.4 g C m⁻³ d⁻¹ (Robertson 等人, 1992)。生產力的增加可能與營養物質水準升高有關。象牙海岸潟湖的生產力達到 5 g C m⁻³ d⁻¹。然而，這主要是由於附近人口集中地區的氮和磷的輸入。自然存在的物質也可能調節浮游植物的生長。Selvam 等人 (1992) 發現，南印度的紅樹水域中的浮游植物生產力比相鄰的海洋水域高出四倍。紅樹林中豐富的折射材料（如腐植酸）刺激了浮游植物的生長 (Schwamborn 和 Saint-Paul, 1996)。在墨西哥尤卡坦半島北部的 Celestun 潟湖，低濃度的天然酚類物質刺激了浮游植物的生長，但冬季較高的水準則抑制了生長速率。

雖然在河口紅樹系統中，微藻對總生產力的貢獻相對較小，但它們對支持更高營養級別可能至關重要 (Robertson 和 Blaber, 1992)。這可能尤其因浮游植物相對於紅樹殘渣具有較高的營養價值。浮游植物的生物量、生產力和大小與更高營養級別的多樣性和豐度密切相關。Teixeira 和 Gaeta (1991) 確定了巴西紅樹林中浮游植物群落的組成。納米浮游植物（2-20 μm 的細胞）佔總浮游植物的 80% 以上。實驗室測試顯示，較小的細胞對總生產力貢獻了相當大的部分。細胞 (<2 μm) 佔總 14C 吸收的 3-29%。這種偏向較小浮游植物大小分佈對浮游動物群落組成的影響尚未研究。

儘管生產力相對較低，紅樹林中的浮游植物群落可能非常多樣。然而，浮游植物社群的組成和密度受當地環境條件的強烈影響 (Lee, 1990)。例如，Rhizophora 棲息地中浮游植物的低多樣性與根部、腐植木材和葉子釋放的單寧物質有關 (Robertson 和 Blaber, 1992)。浮游植物群體也對溫度和鹽度變

化做出反應。因此，社群可能呈現明顯的季節性變化 (Mani, 1994)。在印度西孟加拉邦的浮游植物研究中，發現了 46 個矽藻門、甲藻門和藍藻門物種 (Santra 等人, 1991)。Cocconeidiscus、Rhizosolenia、Chaetoceros、Biddulphia、Pleurosigma、Ceratum 和 Protoperdinium 是主要的屬，幾乎全年存在。至少有 82 個浮游植物物種 (72% 矽藻，15% 甲藻) 存在於印度南部的 Pichavaram 紅樹林中 (Kannan 和 Vasantha, 1992)。矽藻 Nitzschia closterium、Pleurosigma spp.、Thalassionema nitzschioides 和 Thalassiothrix frauenfeldii 是最豐富的。其中的 31 個物種可能會形成季節性的爆發 (Mani, 1992)。Chaghtai 和 Saifullah (1992) 報告了巴基斯坦卡拉奇紅樹林中一次規模較大的舟形藻爆發。

Belize 的紅樹林棲息地中的甲藻群體尤其研究得很好，那裡有一個多樣的底棲和附生物種群存在 (Faust, 1993a,b,c,d; Faust 和 Balech, 1993)。其中許多是新物種 (例如 *Prorocentrum maculosum*, *P. foraminosum*, *P. formosum*, *Plagiodinium belizeanum*, *Sinophysis microcephalus*)。Faust 和 Gullledge (1996) 發現許多微藻物種與漂浮的紅樹林殘渣有關。舟形藻佔最大比例 (50-90%)，其次是矽藻 (5-15%)，藍綠藻 (3-25%) 和舟形藻孢子 (1-7%)。纖毛蟲和線蟲是紅樹林殘渣中主要的舟形藻消費者。

4.4. 大型藻類

大型藻類在紅樹棲息地中的豐富多樣性為生產力做出貢獻，同時為許多無脊椎動物和魚類提供棲息地和食物。紅藻，特別是 *Bostrychia* 屬、*Caloglossa* 屬和 *Catenella* 屬的藻類，最常與紅樹林相關聯並且可能相當豐富。例如，在尼日利亞南部一個河口，*Bostrychia tenella* 的年總生物量達到 1.84 毫克·平方公分⁻²，佔總藻類生產力的 38% (Ewa-Oboho 和 Abby-Kalio, 1993)。波多黎各紅樹林潟湖中的藻類生物量與 *Rhizophora* 林帶的全年葉落量相似，形成以藻類為主導的食物網 (Rodriguez 和 Stoner, 1990)。紅樹環境中的藻類多樣性也可能很高。最近的調查在巴布亞新幾內亞 (25 個物種; King, 1990)、安達曼海的尼科巴群島 (61 個物種; Jagtap, 1992) 和模里西斯海岸 (127 個物種; Jagtap, 1993) 發現了多樣的大型藻類群落。King 和 Puttock (1994) 以及 King (1995) 對非常多樣的澳大利亞紅樹林大型藻類植物進行了詳盡的綜述。藻類群落在混合硬質和軟質基質的淺水區域最為豐富。當光線較低、泥漿濃稠或均勻的粗砂時，多樣性最低 (如荷屬安的列斯群島，Kuenen 和 Debrot, 1995)。藻類調查已經為許多物種提供了新記錄，包括大西洋紅樹林中的 *Stictosiphonia kelanensis* (Fujii 等人, 1990)；新加坡的 *Bostrychia pinnata*、*Bostrychia simpliciuscula*、*Caloglossa angustalata* (紅藻) 和 *Boodleopsis carolinensis* (綠藻) (West, 1991a)；秘魯的 *Bostrychia pinnata*、*Caloglossa ogasawaraensis*、*C. stipitata* 和 *Halochlorococcum*

operculatum (West, 1991b)；美國大西洋沿岸的 *Bostrychia pinnata* 和 *Caloglossa ogasawaraensis* (West 和 Zuccarello, 1995)；墨西哥墨西哥灣的 *Bostrychia calliptera* (Collado-Vides 和 West, 1996) 以及墨西哥南部和瓜地馬拉 *C. ogasawaraensis*、*C. stipitata*、*C. lepricuriil*、*B. moritziana*、*B. pinnata*、*B. radicans* 和 *Catenella caespitosa* (Pedroche 等人, 1995)。最近的研究調查了一些廣泛分佈的紅藻的遺傳差異。秘魯紅樹林的 *Caloglossa ogasawaraensis* 雄性與巴西的 *C. ogasawaraensis* 雌性很容易雜交，產生可行的四孢子體 (West, 1991b)。在北美洲太平洋和大西洋沿岸的 *Bostrychia radicans* 上進行了類似的研究。來自墨西哥太平洋沿岸的幾乎所有分離物都是相容的，並產生釋放出可行孢子的囊果。然而，來自美國大西洋沿岸的分離物顯示出更大的不相容性 (Zuccarello 和 West, 1995)。藻類的豐度和多樣性很大程度上取決於紅樹林 (Mazda 等人, 1990a) 的物理化學特性，而這些特性可能非常變化多端。與紅樹林本身一樣，最成功的大型藻類具有特殊的適應性，有助於它們適應極端條件。與紅樹林相關的藻類生理學研究包括對鹽度和 *Bostrychia* 的多醇 (D-山梨醇, D-山梨醇) 含量的研究 (West 等人, 1992)。 *Bostrychia simpliciuscula* 在新加坡紅樹沼澤中的成功可能歸因於其對極端鹽度的生理適應性。多醇作為滲透保護劑，當鹽度增加時，*Bostrychia simpliciuscula* 會合成和儲存多醇 (Karsten 等人, 1994, 1996)。對於藻類的生存可能至關重要的 Floridoside 化合物也會隨著鹽度的變化而改變 (Karsten 等人, 1995)。同樣常見於紅樹林環境的 *Caloglossa lepricuriil* 具有一個新的代謝途徑，可能是對環境極端條件的類似生化適應 (Karsten 等人, 1997)。鹽度梯度在澳大利亞布里斯班河沿岸的紅樹林中形成了不同的 *Caloglossa lepricuriil* 生態型 (Mosisch, 1993)。鹽度、溫度、乾燥、潮汐淹沒、波浪作用、潮濕頻率和光強度等環境因素很可能產生許多紅樹林藻類中觀察到的水準和垂直分佈模式 (例如, Phillips 等人, 1994; Farnsworth 和 Ellison, 1996b)。在肯尼亞的加齊灣，有明顯的藻類帶狀分佈。高潮帶被 *Boodleopsis pusilla* 覆蓋，中潮帶以 *Halimeda opuntia*、*Gracilaria salicornia* 和 *G. corticata* 為主。低潮位主要有 *Halimeda macroloba* 和 *Avrainvillea obscura* (Coppejans 等人, 1992)。在 *Avicennia marina* 的氣生根上生長的藻類也有明顯的帶狀分佈，通常分為三個帶：上部是 *Rhizoclonium* 帶，中部是 *Bostrychia* 帶，下部是 *Caloglossa* 帶 (Phillips 等人, 1996)。紅樹林藻類群落的組成可能在很大程度上取決於早期定殖者的性質。Eston 等人 (1992) 對人造基質上的紅樹林大型藻類的定殖進行了監測，發現 *Bostrychia radicans* 和其他幾個物種早期定居。沒有證據表明後期物種能夠取代早期定居者。這種大型藻類群落不呈演替現象；先鋒群落也是最終群落。建立的大型藻類還可以直接影響紅樹林的分佈。例如，在澳大利亞東南部，海蘊藻 (*Hormosira banksii*) 抑制了灰紅樹 (*Avicennia marina*) 幼苗在潮間帶的生長 (Clarke 和 Myerscough, 1993)。紅樹林環境中的一些藻類具有潛在的商業價值。例如，馬來西亞紅樹林中的

紅藻 *Gracilaria changii* 是優質的瓊脂的來源；瓊脂含量佔其幹重的 12% 至 25% (Phang 等人, 1996)。 *Monostroma oxyspermum*、*Catenella impudica* 和 *Caloglossa leprieurii* 都是可食用的食物資源。後兩個物種還是染料的潛在來源。 *Caulerpa* sp. 已經提供了可能作為藥物成分的生物活性物質 (例如, Ananda Rao 等人, 1998)。

4.5. 海草

海草在世界上許多地方與紅樹林棲息地密切相關。在安達曼海, 有三種與紅樹林相關聯的海草, 分別是 *Thalassia hemprichii*、*Enhalus acoroides* 和 *Halophila ovalis* (Poovachiranon 和 Chansang, 1994)。肯尼亞加齊灣的潮間帶紅樹林區域被 *Thalassia hemprichii*、*Halophila ovalis* 和 *Halodule wrightii* 所定殖 (Coppejans 等人, 1992), 而 *Halophila baccarii* 則生長在印度紅樹林潮間帶的泥灘上 (Jagtap, 1991)。紅樹林區域的海草生物量可能相當高。在安達曼海的紅樹林區, Poovachiranon 和 Chansang (1994) 測量的海草生物量範圍從 55 至 1941 克濕重•平方米, 相當於 32 至 297 克幹重•平方米。與大型藻類群落一樣, 海草的多樣性和豐度主要受到光照水準和基質類型的調節。在荷屬安的列斯群島的 Spaanse 海域, 最豐富的海草群落出現在光照強、硬軟基質混合的淺水區域。在光線較低且基質為鬆散泥漿或均勻粗顆粒沙的地方, 多樣性則較低 (Kuenen 和 Debrot, 1995)。

海草通常需要高光照水準才能生長和存活。浮游生產者只需利用表面 1% 的輻射能維持淨碳平衡。相比之下, 海草可能需要利用日均表面輻射能的 10-20% 才能生存 (Fourqurean 和 Zieman, 1991)。由於低溫和日照時間縮短, 冬季海草的生長速率可能自然下降。然而, 近年來, 紅樹林環境中的海草床急劇減少。海草的死亡通常與水質惡化和增加的濁度有關, 這降低了光的穿透力 (Giesen 等人, 1990; Larkum 和 West, 1990)。在濁濁的水域中, 紅樹林本身的顆粒有助於遮蔽海草 (Wolanski 等人, 1997)。

雖然海草床通常與紅樹林緊密相鄰, 但這兩個棲息地可能並不緊密聯繫。Tussenbroek (1995) 發現, 與其他棲息地相比, 海草的生長、生物量和初級生產力在紅樹林排放區域附近都更高。來自紅樹林顆粒有機物 (POM) 的呼吸二氧化碳可能成為海草的碳源, 並促進更快的生長。紅樹林溪流中的退潮流通常比漲潮流強, 這應該促進營養物質和 POM 的淨輸出。然而, 從整體上看, 紅樹林的通量似乎對相鄰的海草床影響不大 (Fleming 等人, 1990)。例如, Hemminga 等人 (1994) 未能在距離僅 3 公里的海草床中檢測到任何紅樹林 POM 的輸入。POM 從紅樹林流出, 但沉積速度快, 很少有物質到達海草床。同樣, 在肯尼亞的加齊灣, *Thalassodendron ciliatum* 的葉片生產和氮磷比與紅樹林碳的輸入無關, ¹³C 研究證實紅樹林對相鄰海草床的還原碳貢獻很少 (Lin 等人, 1991)。看來, 溶解營養物質也不會從紅樹林流向附近的海草

床。紅樹林產生的少量溶解營養物質可能主要用於紅樹林區域的初級生產 (Kitheka 等人, 1996)。

紅樹林和海草在它們共用的棲息地中發揮著類似的功能。它們都可以捕集沉積物，並捕獲化學元素，包括微量金屬 (Costa 和 Davy, 1992; Lacerda, 1998)。它們也通過作為魚類的食物、魚類的關鍵棲息地和魚類食物表面的生長基質來支持魚類的棲息地。許多魚類物種可能將海草/紅樹林棲息地作為育幼場所。在法屬西印度群島的瓜德羅普島，與相鄰的珊瑚礁相比，*Thalassia testudinum* 床中的魚類多樣性更高 (Baelde, 1990)。同樣，在中美洲的伯利茲，魚類豐度和生物量在紅樹林溪流最高，其次是海草床和相鄰潟湖的沙礫帶 (Sedberry 和 Carter, 1993)。Arancibia 等人 (1993) 發現有 80 多個魚類物種利用紅樹林/海草棲息地，其中七個物種僅在這些區域中發現。

4.6. 鹽沼和其他植物

鹽沼植物在北美洲墨西哥灣和大西洋沿岸的紅樹林北部極限取代了紅樹林，但鹽沼分佈的南部極限可能受到與紅樹林的競爭的限制。例如，常見的鹽沼草 *Spartina* 無法在高鹽度和快速沉積的沉積物環境中生存。因此，在紅樹林蓬勃發展的地區，它的生長狀況不佳 (Kangas 和 Lugo, 1990)。這通常導致它被紅樹林所取代，如巴西的帕拉奈瓜灣 (Lana 等人, 1991)。

雖然鹽沼物種通常不常見於紅樹林棲息地，但許多其他非紅樹林植物物種可以與紅樹林共存。對印度蘇恰德蘭斯的潮間帶紅樹林植物進行的一項植物調查記錄了 1175 個被子植物物種，屬於 680 個屬和 154 個科 (Nasakar 和 Bakshi, 1993)。在尤卡坦半島的熱帶紅樹林中，Olmsted 和 Gomez (1996) 發現分佈在紅樹林樹冠和樹幹上的蘭科、溶蘭科、仙人掌科、天南星科、胡椒科和多葉蕨科等家族中約有 100 個附生物種。在中美洲伯利茲，*Brassavola nodosa* 是伯利茲紅樹林 (*Rhizophora mangle*) 上的一種附生植物，它可以生長在離地面 1-300 公分的任何地方。最大的標本生長在離地面較高的地方，充足的光線使其能夠在夏季持續開花 (Murren 和 Ellison, 1996)。地衣也可能在一些棲息地的紅樹樹皮上豐富生長 (J.C. Ellison, 1997)。

第五章 紅樹林相關動物群

5.1. 浮游生物

在紅樹林棲息地中存在著多樣的浮游生物群落，其豐度可以非常高，達到每立方米 105 個個體，生物量高達 623 毫克/立方米。這些數字顯著高於通常在離岸水域記錄的數據（Robertson 和 Blaber, 1992），浮游生物可能對區域食物網有所貢獻。然而，這樣高的豐度並不在所有紅樹林環境中都存在。例如，在印度西海岸，Goswami (1992) 發現紅樹林中的浮游生物生物量低於相鄰的河口和近岸棲息地。

紅樹林水域中的浮游生物可以分為三個大小類別。最小的生物是微型浮游生物（介於 20 到 199 微米之間的生物）。這個群體包括鞭毛蟲、放射蟲、有孔蟲、纖毛蟲、輪蟲、橈足類幼蟲、藤壺幼蟲和軟體動物幼體。

Krishnamurthy 等人 (1995b) 在印度南部的 Pichavaram 紅樹林中發現了 81 個這樣的物種。鞭毛蟲是最主要的微型浮游生物，有 50 個物種，密度在每立方米 60 至 44,990 個個體之間變化。最重要的屬是鞭毛蟲屬（Tintinnopsis）和 Favella 屬（Godhantaraman, 1994；Krishnamurthy 等人, 1995b）。他們還發現了 40 個屬中的 17 個屬的輪蟲物種。除了輪蟲，其族群在季風季和雨季達到高峰，微型浮游生物在夏季最豐富，與浮游植物豐度最高時期相對應。

橈足類是紅樹林仲介型浮游生物中最豐富的群體（200 微米至 2mm 之間的生物）。在印度南部的 Pichavaram 紅樹林中，橈足類的密度可達每立方米 80,740 個個體（Godhantaraman, 1994）；最豐富的屬包括 Acartia 和 Acrocalanus（Calanoida）、Macrosetella 和 Euterpina（Harpacticoida）以及 Oithona（Cyclopoida）。在肯尼亞的紅樹林水域，橈足類占浮游生物的 48.5-92.4%。與內河相比，溪口的浮游生物數量較高。在 5 月左右達到高峰，此時降雨增加了營養物質的輸入（Osore, 1992）。在許多紅樹林浮游生物的研究中，Oithona 屬的物種特別豐富。蠓蟲（例如 Pseudodiaptomus 屬）和腳蟲（例如 Acartia 屬、Paracalanus 屬和 Parvocalanus 屬）也很重要（Ambler 等人, 1991）。藤壺幼蟲分佈在澳大利亞 Raby Bay 的紅樹林運河中，但僅在最內部的運河中才能找到橈足類 Acartia tranteri（King 和 Williamson, 1995）。Dioithona oculata 是一個在一些紅樹林棲息地中特別有趣的橈足類群體成員。個體聚集在紅樹根部的光柱中形成群體。這些群體可以在每秒 2 公分的水流中保持位置（Buskey 等人, 1996）。Buskey 等人 (1995) 表明，群體的形成是對內在節律的反應。因此，它們無法在夜間創建的人工光柱中被誘使形成群體。

橈足類和其他中型浮游生物是大型浮游生物（大於 2mm 的生物）的食物來源。水母是最重要的大型浮游生物物種。腹足水母 Tripedalia cystophora 會

被吸引到光柱中，在那裡非繁殖期的個體會主動捕食橈足類生物（繁殖期的雄性和懷孕的雌性不進食；R.W. Stewart, 1996）。Cassiopea 屬的蟲幼體對紅樹林基質表現出強烈的偏好，專門在浸沒的衰退紅樹葉上沉積和進行變態（Hofmann 等人，1996）。這些幼體顯然被從紅樹林葉子滲出的可溶性蛋白質（分子量 > 5000 道爾頓）所吸引（Fitt, 1991；Fleck 和 Fitt, 1999）。半浮游生物（底棲無脊椎動物的浮游幼體）可能占浮游生物的 70%，涵蓋整個浮游生物的大小範圍。螃蟹的樣蟲幼蟲尤其豐富。例如，在哥斯達黎加的一個紅樹林區域，十足目幼蟲密度達到每立方米 1000 個個體。這些早期的幼蟲階段通過外流潮流從紅樹林區域輸出；內流潮流將年齡較大的幼蟲階段帶回棲息地（Dittel 和 Epifanio, 1990）。

Bingham (1992) 研究了印第安省濱湖（美國佛羅裡達州）Rhizophora mangle 根上生活的無脊椎動物幼蟲（例如海綿、牡蠣、帆船蟲、海鞘）的幼蟲招募。控制幼蟲招募的主要因素是受到水流通過棲息地的影響的浮游幼蟲的傳輸和招募。物理因素也對群落結構有所貢獻，但範圍較大。Farnsworth 和 Ellison (1996a) 對中美洲伯利茲的 Rhizophora mangle 根部群落得出了相似的結論。為了更好地瞭解浮游幼蟲招募過程及其對紅樹林海洋群落結構和動態的重要性，Wolanski 和 Sarsenski (1997) 開發了模擬魚類和蝦類幼蟲在紅樹林棲息地中散佈的計算機模型。

5.2. 海綿和海鞘

由於它們通常被泥沙或沙粒沉積物所包圍，浸沒的紅樹林根部、樹幹和樹枝成為吸引豐富的外生生物群落的棲息地。這些外生生物可能包括多樣的無脊椎動物群體，包括海綿、水螅動物、海葵、多毛類動物、雙殼綱、帆船蟲、苔蘚動物和海鞘。附著的海綿和海鞘在許多環境中特別重要，並可能對生活在那裡的生物進行特殊適應。許多海鞘和海綿物種主要局限於紅樹林表面（Goodbody, 1993, 1994, 1996；Bingham 和 Young 1991a；de Weerd 等, 1991），在其他棲息地中出現的外生生物物種在附著在紅樹根部時可能表現出明顯不同的生長形態（Swearingen 和 Pawlik, 1998）。

與紅樹林細菌、真菌和藻類群落一樣，無脊椎動物外生生物可能表現出與脫水、波浪作用、溫度和鹽度相關的明顯分佈模式。Rützler (1995) 描述了伯利茲 Rhizophora mangle 根部海綿的垂直帶狀分佈。不同的耐脫水能力產生了帶狀分佈，耐受性最強的物種出現在較高的根部位置。Farnsworth 和 Ellison (1996a) 在伯利茲的另一個紅樹林的背風處發現了一個特別豐富的海鞘外生生物群落。

外生生物可能在紅樹林棲息地的結構和功能中起著重要作用。例如，海綿可能成為其他無脊椎動物和魚類的食物資源。許多海綿具有抗捕食者的防禦機制，包括矽酸或碳酸鈣骨針和有害或有毒的化學物質（McClintock 等，

1997)。然而，與珊瑚礁棲息地的海綿相比，紅樹林物種在化學防禦方面通常不如海綿豐富（Pawlik 等，1995；Dunlap 和 Pawlik，1996）。令人驚訝的是，可食用的物種似乎缺乏任何特定的結構或營養特性來阻止捕食者（Swearingen 和 Pawlik，1998）。考慮到這種脆弱性，紅樹林棲息地本身可能在一定程度上成為較不受保護物種的避難所。因此，這裡的物種可能依靠更快的生長速度或更大的繁殖產出來補償捕食損失（Chanas 和 Pawlik，1995）。與海綿不同，一些紅樹林海鞘可能具有特殊的化學物質，具有強效的餌食抑制劑（Vervoort 等，1997）。

紅樹林海綿可能也缺乏阻止其他物種在有限空間的珊瑚環境中過度生長的化學物質。Bingham 和 Young（1991b）測試了常見於佛羅裡達印第安省、佛羅裡達群島和中美洲伯利茲 *Rhizophora mangle* 根部的 8 種海綿。這些海綿似乎都沒有使用化學物質來減少潛在競爭者的沉積或生存。事實上，在這些海綿的存在下，一些外生生物物種的招募量更高（Bingham 和 Young，1991a）。

儘管紅樹林的防禦和競爭物質水準似乎比珊瑚礁群落低，但棲息在該棲息地中的外生生物物種仍然可能是有趣和有價值的化合物來源。例如，*Ecteinascidia turbinata* 是一種殖群海鞘，主要生長在加勒比海地區許多地方的 *Rhizophora mangle* 的浸沒根部上。最近發現，*E. turbinata* 產生的化合物（ecteinascidins，圖 7）對多種癌細胞、黑色素瘤和淋巴瘤具有強烈的活性（Rinehart 等，1990；Wright 等，1990；Sakai 等，1992）。這一發現導致對該物種進行大規模採集，提取、分離、純化和測試這些化合物。根據使用的方法，這些採集對野生族群有不良影響（除了損害它們生長的紅樹樹木之外；Pain，1996）。*E. turbinata* 的遠距離傳播似乎依賴於成體殖民的漂流；幼蟲的散佈是高度局部化的。因此，損害紅樹林或移除大片族群的採集技術可能對該物種產生嚴重後果（Bingham 和 Young，1991a）。

無脊椎動物的外生生物群落與紅樹林之間的密切聯繫可能導致彼此之間的共生關係。例如，海綿和海鞘可能保護它們所生長的紅樹林。Ellison 和 Farnsworth（1990，1992）發現，外生生物的海綿和海鞘降低了 *Rhizophora mangle* 根部受到木腐蠅的損害量。沒有海綿/海鞘覆蓋的根部損害顯著增加，生長率降低了 55%。在物理條件阻止外生生物海綿和海鞘定居的河口地區，近乎 100% 的 *R. mangle* 根部被蠅害。

無脊椎動物/紅樹林的共生關係也可能是一種共生營養交換。附著在 *Rhizophora mangle* 浸沒根部上的海綿會引導根部產生細小的根毛，穿過並在海綿組織中生長。測量結果顯示，根部從海綿中獲得無機溶解氮。而海綿則從根部獲得碳。Ellison 等人（1996）在伯利茲的紅樹林棲息地中將海綿實驗性地移植到裸露的 *R. mangle* 根部上。在 4 週內，冒險的根毛出現在根的表面上。附著在根部上的海綿生長速度比在相同棲息地中附著在 PVC 管上的控制

海綿生長速度快 1.4 至 10 倍。Miller-Way 和 Twilley (1999) 提出，在紅樹根部的共生固氮細菌釋放大量的 NO₃ 到周圍的水中。

紅樹林根部上的外生生物群落可能會出現劇烈的波動。在美國佛羅裡達州的佛羅裡達群島，*Rhizophora mangle* 根部群落在短時間間隔（1-2 個月）內發生明顯變化（圖 8）。來自潮汐流動、特定物種的捕食和主要海綿的碎片化的物理干擾產生了這種變異性。這些干擾阻礙了競爭過程產生更穩定的均衡群落，這是在其他一些紅樹林外生生物群落中看到的（Bingham 和 Young，1995）。

5.3. 浮游生物、底棲生物和微型生物群落

紅樹林的泥質或沙質底質可能是各種浮游生物、底棲生物和微型生物的棲息地。這些群落的組成和重要性因不同紅樹林棲息地的底質特徵而差異巨大。

相較於相鄰的非植被底質，紅樹林底質通常支援更高密度的底棲生物（Edgar，1990；Sasekumar 和 Chong，1998）。Sheridan (1997) 在佛羅裡達南部的紅樹林（*Rhizophora mangle*）、海草和泥沼棲息地中鑑定出超過 300 種底棲生物。這些生物的密度在紅樹林泥炭地中始終高於其他棲息地，範圍為 22,591 至 52,914 個個體•平方米。主要由環節動物和短尾蝦組成，其中環節動物和短尾蝦的最大密度分別為 31,388 和 35,127 個個體•平方米（Sheridan，1997）。

底棲生物可能包括水螅動物。例如，在佛羅裡達南部的一些紅樹林中普遍存在以各種浮游動物為食物的水螅動物 *Vallentinia gabriellae*（Rey 等，1992）。Calder (1991) 發現伯利茲的一個紅樹林中的水螅動物對水流有反應。相較於避風靜水區，受浪和潮流影響的區域中的水螅動物群落更豐富多樣（Calder，1991）。環節動物是莫三比克 Inhaca 島紅樹林潮間帶的主要大型底棲生物，它們的分佈受到底質細微性、鹽度和地下水的控制（Guerreiro 等，1996）。寡毛類在淺水紅樹林水域中也可能豐富。Diaz 和 Erseus (1994) 發現一個寡毛類家族 *Limnodriloidinae* 完全限制於紅樹泥沼。

紅樹林中最成功的底棲物種是能夠適應這些環境中的鹽度和溫度壓力的物種（Ferraris 等，1994）。這些物理特徵的極端波動可能阻礙底棲物種的定殖。例如，Lana 等 (1997) 發現巴西帕拉瑪瓜灣紅樹林地點的底棲生物豐富度和多樣性明顯低於更向海的區域。

紅樹林微型生物群落可能還包括環節動物（特別是寡毛類）和甲殼動物。然而，一般上以線蟲佔主導地位。因此，與其他紅樹林微型生物相比，線蟲得到了比其他任何成員更好的研究（Olafsson，1996）。在昆士蘭東北部的乾燥熱帶紅樹林中，線蟲的豐度可能達到每平方公分 2117 個個體，季節性波動導致群落的變異性（Alongi，1990a）。對紅樹林微型生物群落的研究已經描

述了幾個新的線蟲物種。這些包括來自瓜德羅普的 *Parapinnanema ritae*、*P. alii* 和 *P. rhipsoides* (Gourbault 和 Vincx, 1994)；來自比利時北海沿岸 Ceriops 沉積物的 *Chromaspirina okemwai*、*Pseudochromadora interdigitatum* 和 *Eubostrichus africanus* (Muthumbi 等, 1995)；以及來自肯尼亞 Ceriops 沉積物的 *Papillonema danieli* 和 *Papillonema clavatum* (Verschelde 等, 1995)。

線蟲動物群落的分佈在澳大利亞東南部的一個溫帶紅樹林泥濘地受到了密集研究 (Nicholas 等, 1991)。大約 85% 的線蟲出現在軟泥的上層，但有 5-7 個物種穿透到 10 公分深的無氧泥中。密度受到潮汐帶環境的影響。在低潮帶，線蟲生物量約為每平方米 888 毫克乾重 (約 383 毫克碳)，而在高潮帶則僅為每平方米 19 毫克乾重 (約 8 毫克碳)。

線蟲群落的數量可能隨著紅樹林底質的食物含量、顆粒大小和有機含量而變化 (Hodda, 1990)。微型生物群落無疑是腐殖物食物網的一部分。Tietjen 和 Alongi (1990) 發現阿維森納葉片的生物量、細菌數量和線蟲數量之間存在顯著相關性。這種關係隨著腐殖物的老化而消失。然而，線蟲在有機物質循環中的直接作用在實驗中無法得到證明。微型底棲群落與底棲生物之間的直接捕食者/被捕食者相互作用也不多。Schrijvers 等 (1995、1997) 通過排除肯尼亞 Ceriops tagal 和阿維森納葉片棲息地中的微型底棲物種，從實驗上顯示了這一點。對於這些不易研究的角色，仍有很多需要瞭解的地方。

5.4. 蝦、瀨蝦和其他甲殼動物

5.4.1. 蝦和瀨蝦

紅樹林棲息地和蝦/瀨蝦族群在許多地區密切相關。商業蝦類漁獲的分析反覆顯示了蝦類數量和生物量與周圍紅樹林面積之間的強烈相關性 (Sasekumar 等, 1992; Kathiresan 等, 1994c; Vance 等, 1996b)。

Robertson 和 Blaber (1992) 對此關係提出了三種解釋。首先，直接從紅樹林輸出的有機碎屑為離岸區域的幼年對蝦提供了食物和棲息地 (Daniel 和 Robertson, 1990)。其次，紅樹林的許多通道和小溪接收到富含營養物質的陸源逕流。這些營養物質的輸出 (主要受地下水流的控制; Mazda 等, 1990b; Ovalle 等, 1990) 有助於生產力。這種生產力反過來可能支持離岸的蝦類族群。第三，紅樹林水道直接作為幼年對蝦的育兒場所，它們在成熟時移出紅樹林並進入商業漁業。這一假設得到了近岸棲息地中對蝦類幼生、過渡期幼體和幼蝦的調查的有力支持 (Vance 等, 1990、1996b、1997; Mohan 等, 1997; Primavera, 1998; Rajendran 和 Kathiresan, 1999a)。

Sheridan (1992) 在佛羅裡達 Rookery Bay 的 *Rhizophora mangle* 樹根間發現蝦類稀少。只有 4% 的採集動物在樹根中，相比之下在相鄰的海草床中有 74%。然而，這似乎是不尋常的，蝦類的數量和生物量通常比相鄰的近岸棲

息地更高 (Chong 等, 1990; Sasekumar 等, 1992)。對這些多樣化的蝦類群落的研究揭示了一些新物種 (Miya, 1991; Bruce, 1991)。

在一項為期六年的研究中, Vance 等 (1997) 確定了影響紅樹林幼蝦數量的主要因素是幼蟲供應和過渡期幼蟲的定居。許多瀨蝦物種的幼體似乎使用紅樹林作為育兒場所。在 Pichavaram 紅樹林中, 八種瀨蝦 (主要是 *Metapenaeus monoceras* 和 *Penaeus indicus*) 的幼體是常見的。核心紅樹林區域的幼體捕獲量比開放水域更多 (Rajendran, 1997)。在阿曼, R. Mohan 和 Siddeek (1996) 也在他們研究的紅樹林中的富含碎屑的泥濘底質中發現了大量的過渡期幼蝦和幼蝦。幼蝦在紅樹林中的分佈受到鹽度的強烈影響, 密度在中等鹽度下最高 (R. Mohan 等, 1995)。

隨著蝦類的生長, 它們可能最終離開紅樹林。在馬來西亞 Matang 紅樹林中, Chong 等 (1994) 在紅樹林中測量到 4092 個個體•公頃的蝦密度, 而相鄰的泥灘中只有 2668 個個體•公頃。然而, 生物量在兩個區域大致相同, 這表明較大的個體離開了紅樹林。根據大小分佈數據, Rajendran 和 Kathiresan (1999a) 得出結論, 蝦的過渡期幼蟲在季風後期進入 Pichavaram 紅樹林, 亞成年蝦則在季風前期和季風期離開。成年 *P. merguensis* 的年度離岸商業漁獲量與濕季期間從河口流出的蝦的數量之間存在顯著正相關 (Vance 等, 1997)。降雨量與隨後的離岸紅樹林群落成員之間也存在著強烈的正相關。

雖然紅樹林可能是蝦和瀨蝦定居和早期生長的“吸水盆地”, 但它也可能是蝦幼蟲傳送到其他棲息地的來源地。馬來西亞 Klang 海峽的紅樹林水域可能收集到 65 億個對蝦的幼蟲, 然後將其年度輸送和定居在沿岸育苗場地 (Chong 等, 1996)。

幼年蝦和瀨蝦生活在紅樹林棲息地中可能有許多好處。這種棲息地結構複雜, 提供了各種不同的生境, 物種可以在其中存在。例如, 在印度 Muthupet 的紅樹林中, *Penaeus indicus*、*P. merguensis* 和 *Metapenaeus dobsoni* 明顯偏愛有碎屑豐富的泥質底質, 並在其中覓食。相比之下, *P. monodon* 則沒有這種偏好。其他蝦直接以紅樹林為食。從 *Rhizophora* 葉中提取的膽固醇促進 *Penaeus indicus* 的生長並增加其轉換效率 (Ramesh 和 Kathiresan, 1992)。然而, 並非所有紅樹林產物都有益。*Excoecaria agallocha* 的乳汁對淡水對蝦 *Macrobrachium lamarrei* 的幼蟲和對蝦有毒 (Krishnamoorthy 等, 1995; Kathiresan 和 Thangam, 1987)。

紅樹林森林具有小溪和水道、垂直樹根和軟底質, 可能為幼年蝦提供了避難所, 使其免於掠食者的傷害。在這些棲息地中, 蝦類在高潮時和夜間活動最為活躍 (Stoner, 1991; Vance, 1992; Vance 和 Staples, 1992; Rajendran, 1997)。這可能使它們能夠在食物最豐富且掠食危險最低的時候覓食。

一些紅樹林蝦可能通過在泥濘底質中挖洞來逃避掠食者。Primavera 和 Leбата (1995) 發現 *Metapenaeus* 特別擅長挖洞。*Penaeus monodon* 也是一種挖洞動物，但挖洞活動與個體的大小有關，隨著動物生長，挖洞活動增加。蝦還可以隨著潮汐遷徙以逃避掠食者。Vance 等 (1996a) 觀察到，幼年 *P. merguensis* 非常活躍，會在高潮時移動到紅樹林內部的相當距離。蝦類遷徙的一個極端例子是半陸生種 *Merguia oligodon*，這是肯尼亞一些紅樹林中常見的物種。該物種棲息在 *Rhizophora mucronata* 的氣生根中。它在夜間活躍，在紅樹林樹皮上覓食，並攀爬紅樹林的根和樹幹，高達 80 公分 (Vannini 和 Oluoch, 1993)。Vance 等 (1997) 使用了一種桿網方法來研究潮間帶紅樹林中蝦的分佈和遷徙。這種技術在提供有關蝦類和瀨蝦以及它們在紅樹林中的角色的更好資訊方面顯示出潛力。

5.4.2. 其他甲殼動物

雖然蝦和瀨蝦通常不會對紅樹林造成直接損害，甚至可能對其有益（例如通過攪動泥濘沉積物），但其他一些甲殼動物卻造成了重大損害。例如，藤壺可以大量生長在紅樹林的根部和空氣根上 (Foster, 1982; Anderson 等, 1988; Bayliss, 1993; Ross 和 Underwood, 1997)。Balanus amphitrite 和其他污垢生物可以導致印度果亞邦紅樹林中 42.5% 的幼苗死亡 (Santhakumaran 和 Sawant, 1994)。屬於 *Euraphia*、*Elminius* 和 *Hexaminus* 的藤壺一些物種似乎更偏愛紅樹林而不是其他基質。定居的藤壺幼蟲甚至可能對紅樹種類表現出強烈的偏好，並在樹木的不同部分進行區分。藤壺的密度受紅樹林的物理環境控制（主要是乾旱和溫度）。在林地區域上，藤壺的數量比陸地區域上多。藤壺的密度在樹幹和葉子的下表面比上表面更高 (Ross 和 Underwood, 1997)。在一些紅樹林區域，藤壺的數量在中潮間帶比上潮間帶和下潮間帶更多 (Kathiresan 等, 2000)，而且物種表現出明顯的帶狀分佈 (Bayliss, 1993)，*Cthamalis* 出現在 *Balanus amphitrite* 上方。藤壺和其他底棲無脊椎動物在紅樹林中的招募主要受到幼蟲豐度、潮流、幼蟲生命期限和成體群體密度的控制 (Bingham, 1992; Farnsworth 和 Ellison, 1995; Young, 1995)。人們曾一度認為藤壺對紅樹林棲息地的選擇極其嚴格，其中一個 *Hexaminus* 物種 (*H. foliorum*) 僅出現在樹枝和葉子上，而另一個物種 (*H. popeiana*) 則僅限於樹皮 (Anderson 等, 1988; Ross 和 Underwood, 1997)。最近的研究表明，表型變異是造成這種情況的原因，葉子上的形態與生活在紅樹樹皮上的形態在形態上和基因組上是相似的 (Ross, 1996; Ross 和 Pannacciulli, 個人交流)。這種情況可以與雙殼類動物 *Enigmonia aenigmatica* 和蝸牛 *Littoraria pallescens* 在紅樹林不同部分棲息時的形態和顏色變化相比較 (見第 81 頁)。

穴居等足目動物（例如 *Sphaeroma terebrans* 和 *S. peruvianum*）也在大西洋、加勒比海和東太平洋的許多地區對紅樹林造成了巨大的破壞。一根根或一個個洞內可能生活著大量的幼蟲和成蟲。它們的挖掘活動可能會明顯影響根部的生長和發育（Ellison 和 Farnsworth, 1990；Santhakumari, 1991）。

其他一些甲殼動物在其生活史的某些階段暫時利用紅樹林水域。其中一個較為知名的例子是加勒比海刺龍蝦（*Panulirus argus*），其幼體使用紅樹林作為育幼地（Monterrosa, 1991）。然而，與蝦和瀨蝦一樣，隨著生長，龍蝦會遷出紅樹林。只有在其首選棲息地（珊瑚石下）無法使用時，成年龍蝦才會留在紅樹林中（Acosta 和 Butler, 1997）。遷徙到其他棲息地可能反映了尋找更好食物資源的需要。

5.5. 螃蟹

螃蟹是無脊椎紅樹林生物群的典型成員，受到了很多關注。從印度（Sethuramalingam 和 Ajmal Khan, 1991）、馬來西亞和新加坡（C.G.S. Tan 和 Ng, 1994）以及巴西（Vergara-Filho 等, 1997）的註釋檢查清單中可以看出紅樹林相關螃蟹的多樣性。

在複雜的紅樹林環境中，螃蟹填滿了各種不同的生態位。對於某些物種來說，與紅樹林的關係是必須的；它們直接依賴紅樹林來維持生存（Vergara-Filho 等, 1997）。其他物種則僅在紅樹林範圍內活動。例如，大青蟹（*Scylla serrata*）棲息於印度南部的 Pichavaram 紅樹林中的海草和藻類床（Chandrasekaran 和 Natarajan, 1994）。哥斯達黎加紅樹林中的漂浮葉子上棲息著一個由 *Uca* 螃蟹（佔所有計數生物的 77.8%）主導的獨特群落（Wehrtmann 和 Dittel, 1990）。也許最引人注目的聯繫之一是與寄居蟹（*Clibanarius laevimanus*）的關聯。這個物種的個體攀爬紅樹林的根部，在整個退潮期間停留在那裡，形成密集的群聚，一個群聚可以多達 5000 個個體（Gherardi 等, 1991；Gherardi 和 Vannini, 1993）。Gherardi 等（1994）研究了這一獨特紅樹林物種的大小、性別和殼特徵。

紅樹林螃蟹在形態、生理和行為上都適應了其環境。例如，信號蟹（*Heloecius cordiformis*）在完全暴露在空氣中的低潮時活躍。它的鰓腔經過改造，能夠在空氣和水下進行呼吸（Maitland, 1990）。其他一些螃蟹物種（尤其是 Grapsidae 科）直接生活在紅樹林樹木上。這一物種群通常具有方形、扁平的甲殼，步足的步趾相對縮短，褶葉相對延長（Vannini 等, 1997a）。這些結構上的特殊化似乎是適應其棲息在樹木上的生活方式。

生活在紅樹林中的螃蟹必須適應顯著的溫度和鹽度變化。一些物種，如岩蟹（*Metopograpsus messor*），會退回到洞穴中，那裡的溫度變化較小，並且始終低於沉積物或空氣溫度。當岩蟹離開洞穴時，它會利用蒸發冷卻保持體溫低於周圍的空氣溫度（Eshky 等, 1995）。其他螃蟹則選擇了夜行生活，可

能是為了避開高溫和/或捕食者 (Micheli 等, 1991)。短櫛青蟹 (*Coenobita rugosus*) 和腹足青蟹 (*Coenobita cavipes*) 一天 24 小時都活動，但在紅樹林的根部時最活躍。Barnes (1997) 認為這是因為那裡的風速 (和脫水潛力) 較低。脫水可能會顯著影響離子平衡，而紅樹林螃蟹在生理上適應了抵抗主要變化的能力。在 *Ucides cordatus* 和 *Carcinus maenas* 中，當在潮間帶濕度較低的水中時，總 Na^+ 流失明顯減少。減少的離子和水分流失是由於尿液排泄減少 (Harris 等, 1993)。當 *U. cordatus* 置於低鹽度水中時，主動的鈉吸收增加了 4-5 倍 (Harris 和 Santos, 1993)。

生活在紅樹林棲息地的螃蟹顯示出與基質特性、鹽度、潮汐淹沒程度和波浪暴露度相關的明顯分佈模式。在印度 Sunderbans，這些條件產生了螃蟹物種的垂直帶狀分佈 (Chakraborty 和 Choudhury, 1992; Kathiresan 等, 2000)。Machiwa 和 Hallberg (1995) 在東非也發現了螃蟹的水準帶狀分佈。紅樹林陸地邊緣被 Grapsidae 科物種佔據，而沙灘和泥灘的開放區域則以千足蟹 (Ocypodidae 科) 的混合群落為主。

不同的螃蟹物種對干擾作出不同的反應，這影響了物種的分佈。在肯尼亞，*Sesarma guttatum* 更喜歡陰蔽的棲息地，並且在具有成熟紅樹林冠層的地區最為常見。相比之下，*Uca urvillei* 和 *Microphthalmus depressus* 則更喜歡砍伐區域。在內陸的還紅樹帶，螃蟹群落的物種組成在植被完整或砍伐清除時保持恒定 (Ruwa, 1997)。

紅樹林螃蟹可以根據其取食方式分為不同的類群。某些物種 (例如 *Uca* 和 *Macrophthalmus* 屬) 是從沉積物中提取食物的腐食動物，而其他物種 (例如梭子蟹 *Scylla serrata*) 則是機會性的食腐動物 (Micheli 等, 1991)。還有一些主動的掠食者。游泳的梭子蟹 *Thalamita crenata* 生活在紅樹林沼澤的極端向海的邊緣，它大量捕食貝類和移動緩慢的甲殼動物 (Cannicci 等, 1996c)。這些物種在高潮時活躍，但只在水深 10 至 30 公分之間活動，這表明它們的覓食行為受到與潮汐變化相關的靜水壓力變化的控制 (Vezzosi 等, 1995)。

Epixanthus denatus 是肯尼亞海岸紅樹林溪流中非常豐富的一種主動掠食者。它在紅樹林的根部形成巢穴，並以半徑 3 米範圍內的幾乎任何緩慢移動的無脊椎動物 (包括其他螃蟹) 為食 (Cannicci 等, 1998)。它們的強烈掠食行為可能是許多潛在獵物物種攀爬行為的原因 (Cannicci 等, 1998)。紅樹林螃蟹面臨著顯著的捕食風險，可能表現出特定的防禦適應性。Diaz 等 (1995) 指出，蟹的後期幼體和幼體可能通過對特定光信號的反應來避免捕食。生活在根部和樹枝之間的 *Aratus pisonii* 被狹長的黑色矩形所吸引，但避開大的黑色矩形。作者推測，狹長的矩形類似於根部，代表了避難所，而較大的矩形則表示捕食者。相比之下，*Chlorodiella longimana* 不選擇紅樹林物種，但它

確實強烈偏好新鮮的葉子。它對紅樹林幼苗和繁殖體的大量、非選擇性的取食可能對造林工作構成重大威脅 (Dahdouh-Guebas 等, 1997)。

目前尚不清楚是什麼因素造成了這些取食偏好。Micheli (1993a, b) 發現, 取食偏好不受單寧、水分含量、有機物含量、碳氮比或葉片硬度的影響。許多草食性螃蟹會將葉片存儲在它們的洞穴中一段時間。然而, 在存儲期間, 葉片的營養價值並不增加, 這表明螃蟹僅僅是將葉片存儲起來, 而不是促進細菌或真菌生長 (Micheli, 1993a, b)。考慮到紅樹林葉片一般營養價值較低, 並且螃蟹沒有促進細菌或真菌生長的機制, 對於它們獲得所吃葉片的最大營養價值可能非常重要。這可能有助於解釋它們的特定偏好。

儘管紅樹林葉片的營養價值不高, 但它們可以提供足夠的能量影響螃蟹的存活、生長和繁殖, 因此假設這足以產生取食偏好。兩種紅樹林螃蟹 *Chiromanthes bidens* 和 *Parasesarma plicata* 的存活與葉片類型直接相關。當以棕色的 *Avicennia marina* 葉片為食時, 它們表現最佳, 其次是棕色的 *Kandelia candel*, 然後是黃色的 *A. marina*, 最後是黃色的 *K. candel* (Kwok 和 Lee, 1995)。委內瑞拉不同地點的紅樹林產生的葉片營養價值也不同。在樹木生長受限並產生營養價值低的葉片的地點, 螃蟹的體型較小 (Conde 和 Diaz, 1992; Conde 等, 1995)。

一些草食性螃蟹不僅僅啃食落葉。它們還會在樹冠中主動覓食。在東非的紅樹林沼澤中, *Sesarma leptosoma* 是一種能夠攀爬到最高樹冠的主動攀爬者。它從不下降到水中, 也不在退潮時冒險走到泥濘地上。這種行為提供了對抗捕食者的保護 (Cannicci 等, 1996a)。它大部分時間在紅樹林的根部度過, 但在早晨時會移動到樹冠中覓食新鮮的葉子。隨著溫度升高和脫水危險的增加, 螃蟹最終會下降到樹基部, 在最炎熱的時段待在那裡。傍晚時, 它們會返回樹冠進行另一次短暫的進食 (圖 9; Vannini 和 Ruwa, 1994; Vannini 等, 1997b)。

螃蟹通常會每次訪問時返回同一個進食點, 甚至按照相同的路徑到達那裡 (圖 10)。Cannicci 等 (1996b) 指出, 位點忠實度對於螃蟹很重要, 因為它們可以接近葉芽, 那裡可以找到被葉鱗困住的水。光線減少會延遲遷徙。目前尚不清楚為什麼這種潮間帶動物的遷徙受光線而不是潮汐調節 (Vannini 等, 1995)。

螃蟹的取食加速了紅樹林物質的堆肥, 並有助於營養在紅樹林中的循環 (Lee, 1998)。在肯尼亞的 Gazi 灣, 螃蟹 (以及大型蝸牛) 處理了超過 18% 的落葉 (Slim 等, 1997)。在南非溫帶紅樹林沼澤中, 大型紅樹林螃蟹 *Sesarma meinertii* 以每平方米每天 0.78 克的速度消耗 *Avicennia marina* 葉子, 佔葉片掉落量的 43.58% (Emmerson 和 McGwynne, 1992)。

螃蟹的挖掘, 加上其他底棲生物如線蟲、多毛類和泥跳魚的作用 (Kristensen 等, 1995), 還可以對營養循環和紅樹林的物理化學環境產生深

遠影響 (Lee, 1998)。螃蟹的洞穴增加了通氣，有助於土壤排水，並促進沉積物和上層潮水之間的營養交換 (Ruwa, 1990)。螃蟹的洞穴通常有兩個或多個出口，可以形成大規模的相互連接的隧道網絡。通過染料注射和流量測量，Ridd (1996) 估計在北昆士蘭一個 1 平方公里的紅樹林區域中，每個潮汐週期螃蟹洞穴中流動的水量為 1,000 至 10,000 立方米。T.J. Smith 等人 (1991) 從一個紅樹林中移除了挖掘螃蟹，觀察到相對於對照地點，土壤中的硫化物和銨含量顯著增加。這些化學變化導致了紅樹林的生長和繁殖減少。

昆蟲在許多紅樹林社區中佔據重要地位，構成其中一部分的動物群。它們可以是紅樹林的常駐生物或短暫的過客，但無論哪種情況，它們通常在生態系統中扮演重要角色，並對這些棲息地的獨特性做出貢獻。紅樹林昆蟲的調查揭示了一個種類繁多、佔據各種生態位的複雜群集。例如，Veenakumari 等 (1997) 在印度安達曼和尼科巴群島的紅樹林中發現了 276 種昆蟲物種；其中 197 種是草食動物，43 種是寄生蟲，36 種是捕食者。在泰國拉農的紅樹林中也發現了類似水準的多樣性和豐富度 (Murphy, 1990a)。許多出現在紅樹林中的昆蟲只是暫時的過客，它們的分佈範圍包括許多其他生境類型。因此，它們在紅樹林與其他環境之間提供了聯繫 (Ananda Rao 等, 1998)。

生活在紅樹林環境中的陸生生物面臨著強烈的陽光、高溫和乾旱等惡劣條件。許多昆蟲 (和其他陸生節肢動物) 通過只在夜間出現或完全生活在植物內部來避開這些條件。在伯利茲的紅樹林中，蛀木蛾和木蠹蟲在紅樹林中挖掘隧道。這些隧道成為其他 70 多種螞蟥、蜘蛛、蠕蟲、蛾類、蟑螂、白蟻和蠍子的家 (Rützler 和 Feller, 1996; Feller 和 Mathis, 1997)。一些生物 (包括等足目、蝦蛄、多足類和蜘蛛以及昆蟲) 通過生活在紅樹林潮間帶的部分來逃避高溫和乾旱。在高潮時期，這些生物會退到充滿空氣的腔室中，待到再次暴露於退潮時才出來 (Murphy, 1990b)。

草食性昆蟲可能會對紅樹林造成重大損害，攻擊葉片並在木材中鑽孔。幼苗對攻擊尤其脆弱，並且與成年樹的距離密切相關。在伯利茲的紅樹林中，生長在完整成年樹冠下的幼苗受到的草食性損害是生長在沒有完整冠層的區域的幼苗的兩倍 (Farnsworth 和 Ellison, 1991)。浸泡在海水中可能有助於保護樹木。被潮水淹沒的紅樹林冠層部分受到的草食性損害顯著少於暴露在外的部分 (Stowe, 1995; 圖 11)。

最近的昆蟲紀錄包括印度的 28 種蜻蜓物種 (Mitra, 1992)，伯利茲的一種水黽蟲 *Mesovelgia polhemusi* (Spangler, 1990)，佛羅裡達州和哥斯達黎加的一種異常蜉蝣 *Telmopsylla* (Hodkinson, 1992) 以及牙買加的一種白蟻 *Nasutitermes nigriceps* (Clarke 和 Garraway, 1994)。然而，一些更重要且研究較多的紅樹林昆蟲包括蜜蜂、螞蟥和蚊子。蜜蜂從印度、孟加拉國、加勒比海和佛羅裡達州的紅樹林中生產大量的蜂蜜。這種蜂蜜對某些地區的人類

來說是重要的食物資源（例如，Padrón 等，1993）。在印度，優勢的蜜蜂物種（*Apis dorsata*）在盛花期（3 月和 7 月）可能飛行數百英里到紅樹林中覓食。它們會在幾種紅樹物種上建造蜂巢，但更偏好 *Excoecaria*（Krishnamurthy，1990）。相比之下，南越南的相同蜜蜂物種主要在雨季覓食紅樹植被，並且很少建造蜂巢（Crane 等，1993）。

巴西紅樹林棲息地已知有 22 種螞蟻物種。*Camponotus* 和 *Solenopsis* 是最常見的屬（Cortes-Lopes 等，1996）。Clay 和 Andersen（1996）在澳大利亞的紅樹林中發現了 16 種螞蟻物種。其中兩種屬於 *Polyrhachis* 屬，顯然僅限於該棲息地。在澳大利亞北部，*Polyrhachis sokolova* 直接築巢在紅樹林的軟泥中（Nielsen，1997）。Adams（1994）研究了巴拿馬紅樹林中四種常見螞蟻物種的生態位分割。這些物種在紅樹林冠層中劃分了不重疊的領域，通過費洛蒙信號和觸覺展示維持這些領域。

紅樹樹木的孔洞（尤其是紅樹屬物種）和螃蟹洞提供了蚊子繁殖的理想場所（Thangam，1990）。蚊子在紅樹林棲息地中普遍存在，並可能成為脊椎動物疾病的媒介者。蚊子的數量通常很密集，物種多樣性也很高（單單在印度南部的 Pichavaram 紅樹林就有 18 種物種；Thangam 和 Kathiresan，1993b）。魚類的捕食可能會減少蚊子的成功產卵。因此，在魚類密度較高的地點，蚊子的數量較低（Ritchie 和 Laidlaw-Bell，1994）。無論其組成如何，任何被最高日潮淹沒不到 14% 的紅樹林森林都可能產生蚊子 *Aedes taeniorhynchus*（Ritchie 和 Addison，1992）。Addison 等（1992）通過定位和計數卵殼來識別 *A. taeniorhynchus* 產卵場所並量化幼蟲的產量。

紅樹林往往是一些病毒的儲存庫，包括登革熱、出血熱、巴卡病毒和柯達冠蟲病毒。蚊子是這些病毒的最常見媒介。然而，與新加坡和馬來西亞紅樹林中與糞便污染有關的其他雙翅目家族也有助於人類疾病的傳播（Murphy，1990c）。

軟體動物在大多數紅樹林棲息地中都有分佈。它們生活在泥濘中，牢固附著在樹根上，或在樹冠中覓食。它們佔據多個生態位，對紅樹林的生態起著重要作用。軟體動物群落的特性受到物理條件的強烈影響。例如，在中國的紅樹林中，江和李（1995）發現軟體動物的密度和生物量（包括 52 個物種）在高潮區最高，並隨深度降低。此外，物種豐富度隨著鹽度增加而增加。這種模式可能在其他紅樹林中也會出現。軟體動物對其物理/化學環境的敏感性可能使其成為良好的生物指示物。Skilleter（1996）利用軟體動物群落的組成評估城市紅樹林的健康狀況。

紅樹林棲息地中的軟體動物群落主要由雙殼綱和腹足綱動物組成，大部分研究都集中在這些群體上（例如，Balasubrahmanyam，1994）。其他軟體動物群（例如裸鰓類、舟蛤類、鐘蛤類）較不明顯，只有少數研究（例如，Sigurdsson，1991）。與雙殼綱和腹足綱相關的工作大多涉及個別物種及其對

紅樹林環境的特殊適應。例如，Dious 和 Kasinathan (1994) 研究了來自印度南部紅樹林的兩種肺螺物種 *Cassidula nucleus* 和 *Melampus ceylonicus* 對高脫水、高鹽度和高溫的耐受性。Crow (1996) 比較了螺類 *Bembicium auratum* 在紅樹林棲息地和岩石海岸的移動。紅樹林中的移動模式非常不同（儘管分佈相似）。這表明在岩石潮間帶社區中發展的模型可能不直接適用於紅樹林社區。

顏色變異可能代表對紅樹林環境的特殊適應或對植物的複雜化學防禦的反應。例如，棲息在紅樹林葉片上的腹足綱物種 *Littoraria pallescens* 具有明顯的顏色變異，有時與其他殼的差異相關。顏色變異可能反映了捕食壓力（Cook, 1990；Cook 和 Kenyon, 1993）。獨特的攀樹雙殼綱物種 *Enigmonia aenigmatica* 通常生活在紅樹屬和 *Sonneratia* 上，也展示了顏色變異。貝殼通常是紅色到深紫色。然而，直接附著在紅樹林葉片上的個體的貝殼呈金黃色（Sigurdsson 和 Sundari, 1990）。這種神秘的雙殼綱是紅樹林中的珍寶之一，屬於雙殼綱科，大多數物種停留在基質上。它使用高度活動的足以達到紅樹林所需的高度，並暫時用透明的螺絲固定（Yonge, 1957；Berry, 1975；1976）。

其他雙殼綱物種適應了紅樹林的化學環境。來自日本西表島的兩種殼菜科動物 *Geloina erosa* 和 *G. expansa* 偶爾在內殼上分泌薄的有機片。這些片的形成可能是對酸性紅樹林環境中殼的溶解的一種反應；這些片只出現在受到廣泛殼損傷的個體中（Isaji, 1993, 1995）。Frenkiel 等人（1996）報告了來自泥濘紅樹林沉積物的雙殼綱物種 *Lucina pectinata*。像大多數其他生活在含硫沉積物中的陸腔腹足類一樣，包括海草床和鹽沼，該物種在鰓中攜帶內共生的化能硫氧化細菌，血液中富含血紅蛋白（參見 Somero 等, 1989 和 Fisher, 1990 以及相關文獻）。這些雙殼綱從細菌中獲得有機物，但共生關係需要接近硫化物和氧氣。有人建議，在海草床中，這些雙殼綱可能因為與攜帶氧氣的植物根部的接近而受益（Fisher & Hand, 1984）；類似的關係也可以用於紅樹根系。

某些軟體動物對某些紅樹林的基本生態學至關重要。例如，哥斯達黎加的紅樹林螺 *Thais kioskiformis* 通過清理根系上的附著帽殼，發揮著維持紅樹林功能和生產力的核心作用（Koch 和 Wolff, 1996）。Ellison 和 Farnsworth (1992) 在伯利茲的紅樹林中測量了類似的影響。在肯尼亞的 Gazi Bay，腹足綱物種 *Terebralia palustris* 通過分解紅樹林落葉，促進營養循環（Slim 等, 1997）。雙殼綱可能在生態系中貢獻大量有機生物量，並可能是浮游植物群落和更高食物鏈之間的聯繫（例如，Ingole 等, 1994；Deekae 和 Idoniboye-Obu, 1995）。

研究人員已經收集了關於紅樹蠔的詳細資訊，主要是因為它們可以成為有價值的食物（例如，Tack 等, 1992；Ruwa 和 Polk, 1994）。在印度圖蒂科

林周圍，紅樹林提供了生產食用牡蠣（*Crassostrea madrasensis*）的理想條件，牡蠣床是棲息地的重要組成部分（Rajapandian 等，1990）。Newkirk 和 Richards（1991）發現，暴露於空氣中的牡蠣在紅樹林中的生存能力很強，它們能夠在樹根和紅樹林底部的泥濘中存活和繁殖。牡蠣床提供了重要的棲息地，為其他生物提供了食物和避難所。此外，紅樹林牡蠣還對水體質量有積極的影響，它們能夠過濾水中的有害物質，改善水體的質量。

總之，紅樹林中的昆蟲和其他節肢動物在生態系統中發揮著重要角色，包括食物網的組成、有機物分解、植物授粉、疾病傳播等。軟體動物如雙殼綱和腹足綱物種也對紅樹林生態系統的功能和生產力發揮重要作用。這些生物與紅樹林植物和其他生物之間形成了緊密的相互作用，共同維護著紅樹林的生態完整性。

蛀木蛤和深齒蛤是一些專門在木材中穿洞的雙殼綱物種。這些物種中的一些對紅樹林造成了嚴重的破壞，摧毀了浸泡在水中的根部和樹枝。南印度的 Pichavaram 紅樹林中有七個這樣的物種（*Bankia campanellata*、*B. carinata*、*Dicyathifer manni*、*Lyrodus pedicellatus*、*Teredo furcifera*、*Martesia striata* 和 *M. nari*）（Sivakumar 和 Kathiresan，1996）。Morton（1991）最近在香港發現了第一個紅樹林蛀木蛤（*Lyrodus singaporeana*）。在巴西聖保羅的紅樹林中，對蛀木蛤進行的一項調查發現了四個物種（*Nausitora fusticula*、*Bankia fimbriatula*、*B. gouldi* 和 *B. rochi*）（Lopes 和 Narchi，1993）。

5.8. 魚類

紅樹林具有豐富多樣的魚類群落（圖 12），其中一些具有商業價值。其他魚類物種是紅樹林食物網中的重要環節。還有一些魚類物種只是暫時的居民，大部分生命史在其他地方度過。無論其角色如何，所有魚類對紅樹林的特性都非常重要。對澳大利亞昆士蘭東北部的 Alligator Creek 魚群進行了廣泛研究（Robertson 和 Duke，1990a, b）；在 Embley River 河口（Blaber 等，1990 a, b；Salini 等，1990；Brewer 等，1991）和北領地的 Leanyer 沼澤；以及在西澳大利亞的 Dampier 地區（Robertson 和 Blaber，1992）。魚類動物群通常非常豐富；僅在 Embley River 的紅樹林中就有 197 個物種。這種高多樣性不僅限於澳大利亞的紅樹林。馬來西亞 Matang 紅樹林水域中記錄了 117 個魚類物種，屬於 49 個屬（Sasekumar 等，1994；Yap 等，1994）；而香港的紅樹林中報告了 260 個魚類物種（Hong 和 San，1993）。

魚類的豐度也可能非常高。在墨西哥的紅樹林中，魚類生物量可達每平方米 10 克（Flores-Verdugo 等，1990；Arancibia 等，1993）。在澳大利亞的莫頓灣，生物量可達每平方米 20 克，其中 96% 的生物量（46% 的物種，75% 的總魚類）來自於對地區漁業重要的物種（Morton，1990）。Robertson 和

Blaber (1992) 測量的魚類生物量可達每平方米 29 克，密度可達每平方米 161 個個體。

在昆士蘭州的一個紅樹林中，抽樣調查表明，魚類通常隨著潮汐流動在棲息地中移動。高潮時的密度和生物量分別為每平方米 3.5 個個體和 10.9 克，而退潮時，魚類移動到小型淺溪，密度和生物量分別達到每平方米 31.3 個個體和 29.0 克 (Robertson 和 Duke, 1990a)。魚類的分佈和豐度也可能根據日夜或季節週期而變化 (Chandrasekaran 和 Natarajan, 1993)。在波多黎各西南部，白天存在於紅樹林中的魚類在夜間可能完全消失 (Rooker 和 Dennis, 1991)。在這樣一個複雜的環境中準確評估高度活動物種的數量需要特殊的採樣技術 (Lorenz 等, 1997)。

各個棲息地的捕獲比較表明，有些物種專門選擇棲息在紅樹林中。例如，馬來西亞沿海紅樹林中的魚類物種數量 (119 種) 超過其他所有棲息地 (內陸水域有 92 種，泥灘有 70 種，近岸水域只有 58 種; Chong 等, 1990)。伯利茲紅樹林棲息地也發現了類似的結果 (Sedberry 和 Carter, 1993)。然而，如果附近的環境包括珊瑚礁，紅樹林的重要性作為棲息地可能會降低。Acosta (1997) 發現波多黎各 La Parguera 的珊瑚礁上魚類的多樣性遠高於相鄰的紅樹林。紅樹林中的魚類在食物網中擔任重要的捕食者角色，吃掉片腳類動物、等足類動物、蝦、線蟲、昆蟲、腹足綱動物、其他魚類和藻類 (例如，Erondy, 1990; Brewer 和 Warburton, 1992; Williamson 等, 1994; Rooker, 1995; Columbini 等, 1995, 1996)。在馬來西亞 Matang 紅樹林中，一些魚類專門以蝦為食。石首魚科 (Sciaenidae 科) 專門捕食橈蝦，每天消耗約 1.2 公斤/公頃的蝦或約佔總蝦生物量的 17% (Yap 等, 1994)。在菲律賓，蝦的捕食在裸沙區域明顯高於紅樹林氣孔根區域 (Primavera, 1997)。

紅樹林魚類的餵食活動可能受當地條件的強烈影響。在佛羅裡達灣東北部，鹽度影響離子魚和金斑石首魚的餵食行為。在鹽度變化大的上游地區，這些魚類吃營養價值較低的藻類；在變化較小的下游地區，它們吃更好的底棲無脊椎動物 (Ley 等, 1994)。Ley 等 (1994) 建議，魚類的腸道內容物測量可以用作評估環境條件和棲息地質量的工具。因此，它可能在全面的監測和恢復計劃中很有用。

紅樹林可能在魚類的幼魚期充當特殊的育兒場所。在其他棲息地 (例如，珊瑚礁和海草床) 中出現的成魚的幼魚期可能會遷移到紅樹林的避難所 (Pinto 和 Punchihewa, 1996)。在紅樹林棲息地的網樣本中經常發現大量的魚卵和幼魚 (Dennis, 1992; Tzeng 和 Wang Yu, 1992; Alvarez-Léon, 1993; Matheson 和 Gillmore, 1995)，而且紅樹林棲息地中的幼魚密度通常高於相鄰的棲息地 (Robertson 和 Blaber, 1992)。Thollot (1992) 發現，新喀裡多尼亞西南瀉湖的紅樹林中有 262 種魚類，其中包括 30% 的珊瑚礁物種的幼魚。在尼日利亞的拉各斯瀉湖和馬提尼克島的紅樹林水域中，大多數捕

獲的魚類都是小型且未性成熟的 (Nwadukwe, 1995; Louis 等, 1995)。在伯利茲, 從紅樹林水域捕獲的大多數魚類是成年階段在海洋珊瑚礁上生活的幼魚 (Sedberry 和 Carter, 1993)。儘管與珊瑚礁存在聯繫, 紅樹林也擁有自己獨特的魚類群落。在馬達加斯加西南部的紅樹林溪流中, 用網捕獲了 60 種幼魚, 其中只有六種出現在相鄰的珊瑚礁上 (Laroche 等, 1997)。

Robertson 和 Blaber (1992) 對紅樹林水域中幼魚密度高的原因提出了三種解釋。首先, 紅樹林河口提供了大量適合幼魚的食物 (Chong 等, 1990)。其次, 濁濁的紅樹林水域降低了大魚的捕食, 從而減少了對幼魚的威脅。第三, 紅樹林的結構複雜性為幼魚提供了良好的避難所和保護。紅樹林一般可能作為許多魚類物種的育兒場所, 但個別紅樹林可能不是如此。例如, Ley 等 (1999) 發現佛羅裡達灣東北部的紅樹林棲息地並不具有育兒場所的功能。作者認為, 這個特定的紅樹林河口可能是不典型的, 原因有兩個: (1) 它沒有月潮, 缺乏典型的潮汐循環; (2) 它幾乎沒有水下植被; (3) 它經歷嚴重的高鹽環境。這種特定環境的條件可能足夠嚴苛, 以防止幼魚使用它作為棲息地。

生活在紅樹林中的魚類必須適應物理和化學條件的時間和空間變化, 一些物種具有特定的適應性來應對這種變化。例如, 廣泛分佈的雌雄同體擬鰕魚 (*Rivulus marmoratus*) 對紅樹林的微小棲息地非常適應 (Taylor 等, 1995)。它的特殊適應性包括在低水位或乾旱期間能夠在濕潤的腐殖質底質中存活, 並且通過內部自體受精進行繁殖 (Davis 等, 1995)。

沒有這種特定適應性的魚類可能會對指示物理或化學壓力的物理提示做出行為反應, 從而導致明顯的分佈模式 (Blaber 等, 1994)。例如, Heath 等 (1993) 在實驗中證明, 溫度提示會影響紅樹林池塘中的魚類分佈。*Cyprinodon* 傾向於較高溫度, 而其他魚類則較難忍受。因此, 紅樹林中的溫度差異可能在空間上分隔魚類族群。魚類還可能根據底質的性質偏好紅樹林的某些區域。Kimani 等 (1996) 在肯尼亞的一個河口紅樹林灣中對魚類族群進行了 12 個月的抽樣調查。多樣性、密度和生物量在沉積物含砂區域比在建立的海草床的三個其他紅樹林區域低。

缺氧會影響魚類的血漿滲透壓、血漿氯離子濃度和紅細胞比容 (Peterson, 1990; Peterson 和 Gilmore, 1991), 從而影響它們的分佈。例如, 幼年魚類會在深層水體缺氧時向氧化的表層水體移動 (Peterson 和 Gilmore, 1991)。棲息地退化可能導致魚類分佈的變化。在維爾京群島, 魚類的豐度和多樣性在退化和自然紅樹林地點之間的差異與水質直接相關 (Boulon, 1992)。在某些紅樹林中安裝排水管道可以提供更好的水交換, 促進濕地植被的重建和增加魚類生產 (Lin 和 Beal, 1995)。

泥塘魚是一群非常特殊的兩棲魚類 (*Gobiidae* 科: *Oxudercinae* 亞科), 是許多紅樹林的典型居民。各種解剖、生理和行為適應性幫助它們適應這個具

有壓力的紅樹林環境 (Chew 和 Ip, 1990; Colombini 等, 1995, 1996; Ikebe 和 Oishi, 1996, 1997; Ip 等, 1991; Ishimatsu 等, 1999; Ogasawara 等, 1991; Clayton, 1993 評述)。

研究人員長期以來一直認為泥塘魚的主要適應性之一是能夠忍受極低的缺氧條件。然而，最近的證據表明，這可能並不適用於所有物種；許多泥塘魚對缺氧的耐受性不如人們所認為。例如，Takeda 等 (1999) 證明瞭 Schlosser's mudskipper (*Periophthalmodon schlosseri*) 可以在空氣中恢復運動後的氧債，但在水中則無法恢復。此外，實驗室實驗表明，*P. schlosseri* 可能很少使用水生鰓通氣，而更偏好空中呼吸 (Aguilar 等, 出版中)。對於 *Periophthalmus* 屬的泥塘魚，也提出了其水生氧吸收能力有限的可能性。Aguilar (2000) 提出 *Periophthalmus* spp. 缺乏耐受缺氧的生理機制，這可能是由於它們在紅樹林中的生活方式和行為策略的特殊性。

除了缺氧耐受性外，泥塘魚還具有其他適應性特徵。它們具有特殊的皮膚和黏液層，可以幫助它們在陸地和水中之間保持水分平衡。它們的鰭部結構和運動協調性使它們能夠在陸地上行走和跳躍。此外，泥塘魚的繁殖策略也與紅樹林環境相適應，一些物種甚至會將卵產在樹洞內，以保護幼魚免受掠食者的威脅。

總體而言，紅樹林對魚類來說是一個重要的棲息地，提供了食物、保護和繁殖場所。紅樹林的物理和化學特性對魚類的分佈和行為有顯著影響，並且魚類對紅樹林的生態功能起著重要作用。保護和管理紅樹林對維護魚類多樣性和生態系統健康至關重要。

5.9. 兩棲動物和爬蟲類 爬蟲類，包括鱷魚、短吻鱷、蜥蜴、蛇和龜，生活在許多紅樹林中。單單在孟加拉國的蘇蘭詩班 (Sunderbans) 就已經有大約 35 種爬蟲類。其中最著名的是鹽水鱷 (*Crocodylus porosus*)、巨蜥 (*Varanus bengalensis*、*V. salvator* 和 *V. flavescens*)、王眼鏡蛇 (*Ophiophagus hannah*)、綠斑蝟蛇 (*Vipera trimeresurus*)、岩蟒 (*Python molorus*) 和橄欖革龜 (*Lepidochelys olivacea*, Hussain 和 Acharya, 1994)。在利比裡亞，尼羅鱷只在紅樹林沼澤和河口的鹹淡水中出現 (Kofron, 1992)。印度-太平洋鱷魚 (*Crocodylus porosus*) 在馬來西亞沙巴州克裡亞斯河上游的紅樹林區域非常豐富 (Stuebing 等, 1994)。蘇蘭詩班紅樹林的兩棲動物相包括四個青蛙屬 (*Rana*、*Bufo*、*Microhyla* 和 *Rhacophorus*)。普通蛙 (*Rana hexadactyla*)、樹蛙 (*Rhacophorus maculatus*) 和黑點蟾蜍 (*Bufo melanostictus*) 尤為常見 (Gopal 和 Krishnamurthy, 1993; Hussain 和 Acharya, 1994)。在大多數其他紅樹林中，兩棲動物相研究得不夠充分。對紅樹林的人類活動對爬蟲類和兩棲動物相產生了連鎖效應的影響。在利比裡亞的紅樹林中，鱷魚的數量急劇下降 (Kofron, 1992)，孟加拉國的紅樹林中鱷魚和蛇的數量也下降 (Hussain 和 Acharya, 1994)。棲息地損失是這

一下降的主要原因。隨著人口進一步進入紅樹林，這些影響可能會繼續加劇和惡化。

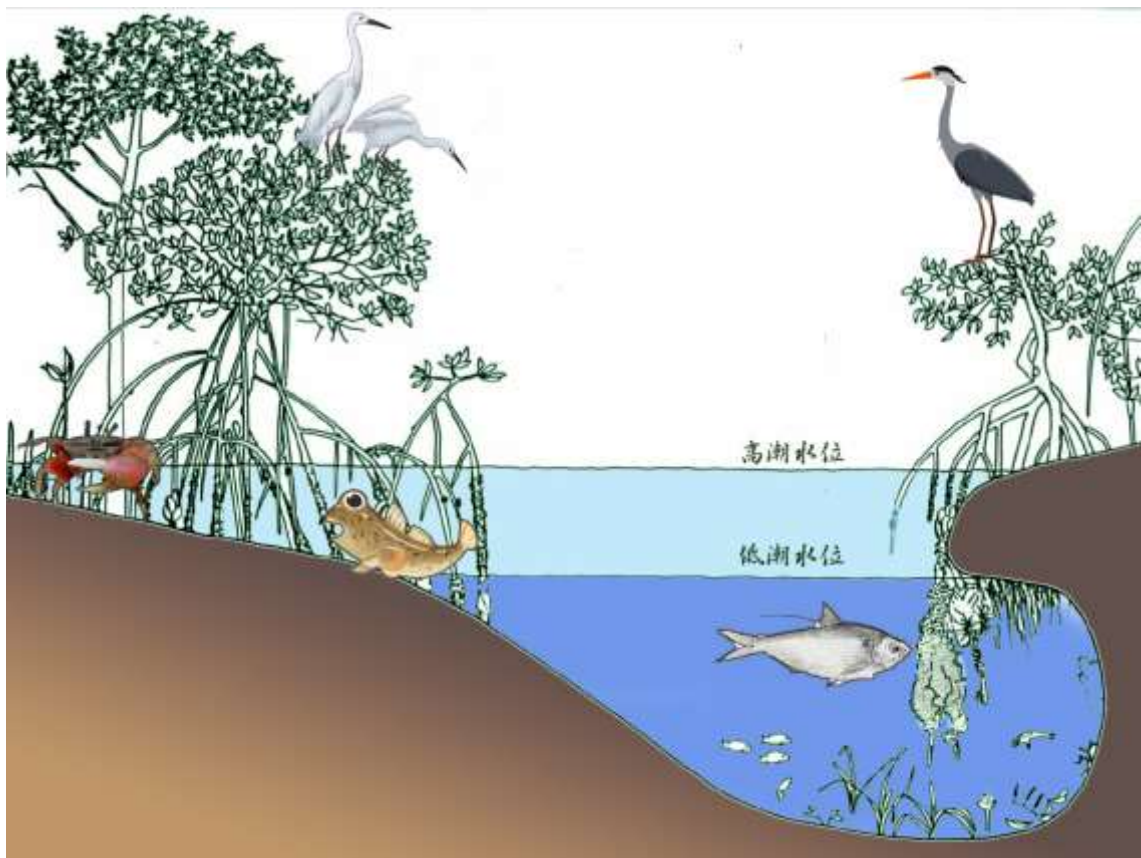


圖 12. 紅樹林(*Rhizophora mangle*)的樹冠為陸地鳥類和昆蟲提供了棲息地。潛水的扶根提供了堅固的表面，供各種海洋無脊椎動物附著。此外，許多魚類物種將這個棲息地視為育幼區；扶根的複雜交錯為牠們提供了避難避免掠食者的避難所。

5.10. 鳥類

紅樹林為陸地鳥類、濱岸鳥類和水禽提供了重要的棲息地，並且是一些瀕危物種的家園，包括匙嘴鵲 (*Ajaja ajaja*)、大白鷺 (*Ardeotis albus*)、緋紅鷺 (*Eudocimus ruber*)、魚鷹 (*Pandion haliaetus*)、白燕鷗 (*Sterna hirundo*)、西印度笛鴨 (*Dendrocygna arborea*) 和 Storm's Stork (Danielsen 等, 1997; Panitz, 1997; Staus, 1998)。紅樹林中的鳥類可能是在紅樹林和紅樹林水域中覓食和築巢的永久居民，或者它們可能是臨時的遊客。Lefebvre 等 (1994) 根據鳥類的食物和使用紅樹林棲息地的頻率，對鳥類進行了豐富度和分類。鳥類的分佈和豐富度與其無脊椎動物獵物的豐富度和分佈一致 (Lefebvre 和 Poulin, 1997)。Lefebvre 等 (1992) 研究了委內瑞拉紅樹林

中雀鳥的分佈，並發現它們形成了非常穩定的領地。在新加坡，沙鷗、鴛鴦、鷺鷥和白鷺鷥都經常利用紅樹林棲息地（Murphy 和 Sigurdsson，1990）。孟加拉國的蘇蘭詩班紅樹林已經記錄到大約 315 種鳥類，其中最常見的是白腹海鷗（*Haliaetus leucogaster*）和帕拉斯魚鷗（*Haliaetus leucorhynchus*；Hussain 和 Acharya，1994）。Alves 等（1997）在巴西的 Jequiama 紅樹林中記錄到 32 種鳥類（2 種海鳥、18 種陸地鳥類和 12 種水禽）。

遷徙鳥類造訪紅樹林可能要飛行很長的距離才能找到食物和築巢的地方。這在新熱帶地區尤其明顯（Parrish 和 Sherry，1994；Confer 和 Holmes，1995；Lefebvre 和 Poulin，1996；Panitz，1997）。在哥倫比亞的太平洋紅樹林中已經記錄到 77 種鳥類。其中 43% 是常駐物種，22% 是定期訪客，18% 是冬季臨時居民（Naranjo，1997）。一種遷徙物種，黑頭夜鷺（*Nycticorax nycticorax*）是疾病的重要媒介。這種在紅樹林築巢的鳥類是日本腦炎病毒的主要宿主，在遷徙期間廣泛傳播（Murphy 和 Sigurdsson，1990）。

一些常駐鳥類物種對紅樹林的依賴性非常高，它們幾乎完全依賴紅樹林生存。黃葉鷺（*Dendroica petechia*）和紅樹露鷺（*Vireo pallens*）幾乎只在紅樹林中棲息（Parkes，1990；Buden，1992）。紅樹綠鷺 80% 的時間都在馬蹄藻（*Avicennia marina*）上度過（Noske，1996），而栗色沼澤林鷺（*Dendroica discolor paludicola*）和古巴黃葉鷺（*D. petechia gundlachi*）則在阿維森尼亞樹（*Avicennia germinans*）提供的重要繁殖棲息地中築巢（Prather 和 Cruz，1995）。

由於對紅樹林的依賴，對紅樹林的干擾可能會在鳥類族群中產生回響。對於那些鳥類物種表現出強烈的站地忠誠性的情況，這一點尤為明顯（Warkentin 和 Hernandez，1996）。這種棲息地干擾可能是自然引起的，例如在印度南部的皮查瓦拉姆紅樹林中，頻繁的颶風嚴重影響了棕鳥族群（Nagarajan 和 Thiyagesan，1995）。然而，更常見的情況是由於人類活動引起的。

紅樹林的破壞和破碎化，通常是由於開發，減少了有效的棲息地，威脅到對紅樹林依賴的物種。Bancroft 等（1995）發現，佛羅裡達州破碎化的紅樹林地區紅樹杜鵑鳥（*Coccyzus minor*）的數量減少（圖 13）。同樣，紅樹雀鳥（*Cactospiza heliobates*）曾經分佈在加拉帕戈斯群島上的六個紅樹林區域，現在只限於一個島上的四個紅樹林區域。棲息地破壞已經完全從另一個島上消失了（Grant 和 Grant，1997）。

諷刺的是，這些族群面臨的一個潛在威脅是觀鳥者前往紅樹林以期在自然環境中觀察到鳥類（Klein 等，1995；Ellison 和 Farnsworth，1996a）。

保護對紅樹林依賴的鳥類將需要對整個紅樹林棲息地進行有效管理。這可能很複雜，需要根據物種的需求進行評估。例如，在佛羅裡達灣，白頭鷹幾

乎只在紅樹 (*Avicennia germinans* 和 *Rhizophora mangle*) 上築巢。許多巢址都在斷木上，這表明全面的鷹類管理計劃需要保護活樹和死樹的紅樹 (Curnutt 和 Robertson, 1994)。

5.11. 哺乳動物 各種哺乳動物在紅樹林中建立了它們的家園。它們在紅樹林內的生態以及與紅樹林本身的關聯性鮮少被研究，所知甚少。一些值得注意的物種包括印度的海豚 (*Platanista gangetica*)、紅樹林猴 (*Macaca mulatta*) 和水獺 (*Lutra perspicillata*) (Gopal 和 Krishnamurthy, 1993)；澳大利亞北部的飛狐 (*Pteropus conspicillatus* 和 *Pteropus alecto*) (Richards, 1990; Loughland, 1998)；巴西的卡普奇猴 (*Cebus apella apella*) (Fernandes, 1991)。在巴西東南部，一些鯨豚物種的分佈也與紅樹林的分佈有關 (Martuscelli 等, 1996)。小爪水獺 (*Lutrinae*) 在新加坡和馬來的紅樹林中，在幹旱季節會躲藏在水蕨 (*Acrostichum*) 中 (Sivasothi 和 Burhanuddin, 1994)。

孟加拉國的蘇蘭詩班紅樹林曾經有 32 種哺乳動物物種。其中四種，爪哇犀牛 (*Rhinoceros sondaicus*)、水牛 (*Bubalus bubalis*)、沼澤鹿 (*Cervus duvauceli*) 和豚鹿 (*Axis porcinus*)，自本世紀初以來已經滅絕 (Hussain 和 Acharya, 1994)。另外兩種物種，孟加拉虎 (*Panthera tigris*) 和印度麋鹿 (*Axis axis*)，目前處於瀕危狀態。研究表明，印度麋鹿直接啃食紅樹林。它的覓食損害了 *Avicennia officinalis*、*Xylocarpus mekongensis*、*Bruguiera sexangula* 和 *Aegiceras corniculatum*，但對 *Heritiera fomes*、*Excoecaria agallocha* 或 *Ceriops decandra* 沒有影響 (Siddiqi 和 Hussain, 1994)。

世界紅樹林環境中哺乳動物物種的損失可能是棲息地破碎化的結果。對於一些有較大活動範圍的大型物種來說，這一點尤為明顯。這可能在很大程度上解釋了蘇蘭詩班物種的損失。然而，棲息地的損失也可能對較小物種產生重大影響。Forys 和 Humphrey (1996) 研究了美國佛羅裡達州下部佛羅裡達群島地區瀕危沼澤兔 (*Sylvilagus palustris hefneri*) 的分佈和遷徙。他們發現兔子利用紅樹林地帶作為沼澤棲息地之間的散佈走廊。保護這一物種將需要保護沼澤和紅樹林走廊。對於面臨紅樹林棲息地收縮和破碎化的哺乳動物，需要進行仔細研究以制定有效的保護計劃。



圖 5.2 潮汐高低水位影響關聯生物的活動週期

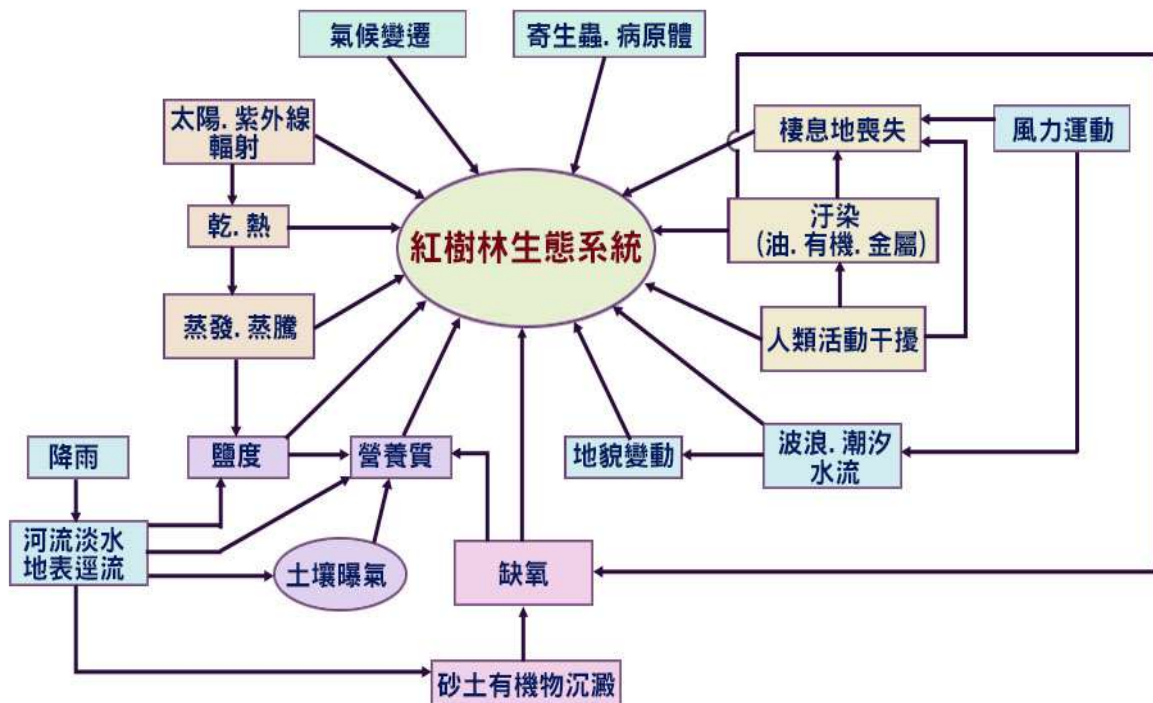


圖 6.1 紅樹林生態系統與環境壓力反應

第六章 紅樹林對環境壓力的反應

6.1 光照的反應

雖然紅樹林生長在熱帶生態環境中，暴露在高強度的光照下，它們的光合作用速率往往在相對較低的光照水準時達到平穩狀態。這些樹木擁有應對高日照的機制（請參見第 3.3.2 節）。例如，厚殼紅樹（*Avicennia marina*）對高日照、炎熱和乾燥的環境表現出良好的耐受性，適應乾旱地區（ElAmry, 1998）。然而，有證據表明，即使在這些適應下，強烈的光照也可能損害紅樹林。例如，Cheeseman 等人（1991）證明瞭暴露在過度陽光下的紅樹林的光合作用速率下降。這可能解釋了瓊松紅樹的幼苗在較大樹木的陰蔭樹冠下最容易生根和生長的原因（Kathiresan 和 Ramesh, 1991；Kathiresan, 1999）。Kathiresan 和 Moorthy（1993）還證明，幼苗在陰蔭下生長更快，對硝酸鹽的利用效率更高，並且表現出更高的光合作用效率。陽光的負面影響可能在某些情況下是由紅樹林所接收到的高劑量 UV-B 輻射引起的（Moorthy, 1995）。然而，迄今為止，對於 UV-B 與紅樹林之間的研究很少（Lovelock 等, 1992；S.M. Smith 和 Snedaker, 1995b）。Moorthy（1995）和 Moorthy 和 Kathiresan（1997a）研究了印度南部皮查瓦拉姆紅樹林對 UV-B 的反應（這裡的總日照和 UV-B 強度可能超過 1300 W m^{-2} 和 0.31 W m^{-2} ）。Rhizophoraceae 科物種表現出比 *Avicennia* 物種或其他多汁植物更強的 UV-B 耐受性。

為了更好地瞭解全球 UV-B 增加可能產生的影響，Moorthy 和 Kathiresan（1997b）在預測的 10%、20%、30% 和 40% 平流層臭氧消耗情況下培育了瓊松紅樹（*Rhizophora apiculata*）幼苗。在 10% UV-B 處理下，幼苗的淨光合速率增加了 45%（氣孔導度增加了 47%）。然而，將 UV 強度提高到 40% 的水準時，淨光合作用減少了 59%，細胞內二氧化碳濃度增加了 73%（Moorthy, 1995）。

增加的 UV-B 照射還引起了生化變化。酚類和類黃酮水準隨 UV-B 劑量增加而增加，但花青素濃度下降。小劑量的 UV-B 增加了氨基酸和蛋白質水準，但在較高的 UV-B 水準下效果相反。總的來說，UV-B 增加了飽和脂肪酸（最大增加為 88%），並減少了不飽和脂肪酸（最大減少為 26%）。任何 UV-B 照射還抑制了硝酸鹽還原酶的活性，同時增加了總組織硝酸鹽含量（Moorthy 和 Kathiresan, 1998）。生長和生化反應表明，紅樹林受到高強度 UV-B 的壓力。

雖然過度的陽光可以損害紅樹林，但遮蔭也可能產生負面影響。佛羅裡達州南部 (Koch, 1997) 和伯利茲的紅樹林 (Ellison 和 Farnsworth, 1993) 中的紅樹林幼苗在閉合樹冠下的生長較差。樹冠出現缺口後，之前被陰蔭覆蓋的樹木生長迅速。在濃密的紅樹林森林中，陰蔭的樹苗的莖生物量較陽光照射的樹苗低。樹苗可能通過增加氣根的發育來補償這一點 (Turner 等, 1995)。紅樹林物種對遮蔭的耐受性有所不同。Clarke 和 Allaway (1993) 發現，遮蔭對厚殼紅樹 (*Avicennia marina*) 的生長或存活沒有影響。然而，McKee (1995b) 指出，遮蔭並短暫暴露於光線下會增加厚殼紅樹 (*Avicennia germinans*) 和拉古古拉利亞 (*Laguncularia racemosa*) 的生物量和生長。但對於紅樹 (*Rhizophora mangle*) 的影響很小。Ellison 和 Farnsworth (1993) 發現，紅樹 (*Rhizophora mangle*) 的幼苗在較大的樹冠缺口中整體表現更好。在紅樹 (*Rhizophora mangle*) 中，發育過程中的變化使其適應光線照射的能力產生變化。幼苗顯然適應於陰蔭的林下環境，而成熟樹在陽光充足的樹冠下生長更好 (Farnsworth 和 Ellison, 1996b)。

6.2 氣體的反應

由於生長環境的原因，紅樹林可能經歷間歇性或慢性的缺氧壓力。低氧對不同物種的影響因其生理和形態適應而異 (McKee 等, 1996)。例如，McKee (1993) 發現，洪水和缺氧導致厚殼紅樹 (*Avicennia germinans*) 幼苗的總生物量相對於排水對照組減少了 20-40%。然而，在相同條件下，厚殼紅樹 (*Rhizophora mangle*) 幼苗的生物量增加了 9-24%。這些物種對於洪水和低氧的不同耐受性可能部分源於根系通氣的差異。紅樹 (*Rhizophora mangle*) 在低氧環境中保持較高的根系氧濃度，即使在還原性土壤條件下；厚殼紅樹 (*Avicennia germinans*) 則不具備這種特性。Skelton 和 Allaway (1996) 表明，相關物種 (如厚殼紅樹 *Avicennia marina*) 在低氧條件下無法維持氣體壓力。樹冠內的壓力在高潮時期下降，可能是由於洪水期間氣孔空間中呼吸二氧化碳的去除。隨著退潮，空氣迅速進入。

高甲烷水準可能與紅樹林環境中的缺氧有關。底泥中的甲烷通量受淡水載荷和養分輸入的強烈影響 (Sotomayor 等, 1994; Giani 等, 1996)。通量也可能在潮汐梯度上變化，通常在靠陸地的邊緣地帶較低，在 *Avicennia* 和 *Rhizophora* 社區之間的向海過渡區較高 (例如 Ye 等, 1997)。具有氣根的紅樹林物種可能最能應對高甲烷負荷。氣根本身可能是釋放甲烷氣體的通道 (Sotomayor 等, 1994)。具有氣根的物種也通過葉子釋放比沒有氣根的物種更多的甲烷 (Lu 等, 1998)。

預測的大氣二氧化碳增加對紅樹林可能產生強烈影響。Farnsworth 等人 (1996) 將紅樹 (*Rhizophora mangle*) 種植在雙倍於常態的 CO₂ 濃度下一年。生長速度、淨同化作用和光合速率都顯著增加。與對照組相比，增強

CO₂ 處理的幼苗具有更大的生物量、更長的莖幹、更多的分枝和葉面積（圖 14）。它們在僅 1 年的時間內進入繁殖期（比正常條件下提前 2 年）。Ellison（1994）發現，除了促進生產力外，增加的 CO₂ 還由於減少了氣孔導度而使水的利用更加高效（Ellison，1994）。

增加的 CO₂ 效果可能因其他物理和化學條件而有所不同（Ball 和 Munns，1992）。例如，紅樹（*Rhizophora apiculata*）和紅柱木（*R. stylosa*）都受益於增加的 CO₂，但在低鹽度條件下，刺激效果更大（Ball 等，1997）。增加的 CO₂ 的影響也可能因生境和物種而有所不同。Snedaker 和 Araújo（1998）研究了佛羅裡達州南部四種紅樹林物種（紅樹 *Rhizophora mangle*，厚殼紅樹 *Avicennia germinans*，拉古古拉利亞 *Laguncularia racemosa* 和繖果樹 *Conocarpus erectus*）對 CO₂ 濃度增加 6% 至 34% 的影響。升高的 CO₂ 降低了氣孔導度和蒸散作用，並顯著增加了所有這些物種的瞬時蒸散效率。然而，它並沒有增加任何物種的淨初級生產力，實際上還減少了拉古古拉利亞（*Laguncularia racemosa*）的生產力。

6.3. 對風的反應

熱帶風暴（颶風和氣旋）對紅樹林造成了巨大的破壞，特別是在加勒比海和孟加拉灣地區。直接的結果是紅樹林樹木的喪失。例如，1988 年，孟加拉國發生了一場嚴重的氣旋，摧毀了 850 萬棵樹木，造成了 6630 萬立方米的商業鋸木損失（例如 Mastaller，1996）。在南佛羅裡達州、瓜德羅普、尼加拉瓜、伯利茲和波多黎各等地，大量的樹木也被風暴剝葉和破壞。

紅樹林的損害可能還會產生間接後果。例如，1988 年的吉爾伯特颶風和喬安颶風在加勒比海地區造成了生長在厚殼紅樹（*Rhizophora mangle*）根部的無脊椎動物的大量死亡（Orihuela 等，1991）。颶風雨果在法屬西印度群島瓜德羅普的沿岸環境中殺死了大量的魚，導致魚群結構發生變化（Bouchon 等，1991；Imbert 等，1996）。紅樹林死亡的深遠後果可能是沿岸棲息地的嚴重侵蝕。1992 年，颶風安德魯襲擊了佛羅裡達州南部的紅樹林沿岸。被拔起的紅樹林植被使潮間帶和次潮區的沉積物暴露在沒有保護的環境中，隨後被洋流和海浪侵蝕（Davis，1995；Doyle 等，1995；Swiadek，1997）。在孟加拉國，從 1966 年開始進行了一項紅樹林造林項目。該項目的主要目標是提供一個紅樹林屏障，以保護海岸免受頻繁的氣旋破壞。到 1993 年，已經造林了 12 萬公頃（Saenger 和 Siddiqi，1993）。有些風暴損害的影響可能要在事件發生後一段時間才能看到。通常，被風暴折斷或嚴重損壞的樹木在風暴後的許多周內仍會死亡。T.J.Smith 等人（1994）發現，在颶風安德魯襲擊佛羅裡達州南部後的多個星期內，紅樹林的死亡持續發生。許多成熟的樹木後來因風暴中受傷而死亡。種子和幼苗在棲息地中也被殺死，主要是由於沉積物的沉積和高內部水溶硫化物。與重大風暴相關的不同物種死亡會改變群落結

構。例如，對於颶風安德魯，較小的厚殼紅樹 (*Rhizophora mangle*) 幾乎沒有受到太大影響，而大型的拉古古拉利亞 (*Laguncularia racemosa*) 則受到嚴重損壞 (McCoy 等, 1996)。這些生存差異在一些地區產生了物種分佈的變化 (Baldwin 等, 1995)。紅樹 (*Avicennia germinans*) 和厚殼紅樹

(*Rhizophora mangle*) 也呈現類似的變化。由於 *A. germinans* 無法忍受長時間的樹根淹沒，佛羅裡達州的風暴和颶風可能促使 *R. mangle* 取代 *A. germinans* (Rey 等, 1990a)。即使再生的森林由相同的物種組成，與颶風前相比，不同的再生速率可能會改變這些物種的比例 (Roth, 1992, 1997)。

6.4. 對沿岸變化的反應

紅樹林緊密地與其所在的沿岸環境相關聯。它們不僅受到環境中化學和物理條件的影響，而且也有助於創造這些條件。因此，對系統的干擾可能會產生長期的連鎖效應。

沿岸紅樹林的許多變化可以歸因於水文條件的變化。其中一些變化是有利的。例如，在新加坡，潮間帶頻繁淹沒的增加使得新的紅樹林（由厚殼紅樹和印度榕屬 (*Sonneratia alba*) 組成）出現在既有的紅樹林旁邊 (Lee 等, 1996)。然而，更常見的情況是水文變化導致紅樹林的破壞。在印度南部的皮查瓦拉姆 (Pichavaram)，地形和潮汐沖洗的變化導致紅樹林大規模退化。在地勢平坦的地區，紅樹林健康多樣。如果水流減少，平坦的區域就會變成淺灣。差劣的沖洗和由此產生的高鹽分使紅樹林發育不良，或者被鹽生植物（如千層塔屬）或缺乏植被的貧瘠土壤所取代。通過增加潮水的自由流動，可以扭轉這個過程 (Selvam 和 Ravichandran, 1998)。在塞內加爾，降雨減少和蒸發增加明顯改變了紅樹林的分佈。由於一個保護性沙丘的破裂，潮汐條件也發生了變化，加快了這些變化 (Diop 等, 1997)。河流紅樹林影響潮汐流的動力學 (Wolanski 等, 1992)，產生潮汐流動上升時比潮汐流動下降時強 50% 的非對稱潮汐流。這些流動的侵蝕通過紅樹林創建了深水通道

(Medeiros 和 Kjerfve, 1993)。森林砍伐改變了潮汐非對稱性，並導致通道結構的變化 (Wolanski 等, 1992)。人類試圖通過建造硬結構或疏浚來修改紅樹林的物理特徵，也可能徹底改變系統。在佛羅裡達州，一個連接紅樹林沼澤和潮汐潟湖的涵洞於 1979 年被封閉。這導致了洪水和高鹽分 (> 100 ppt)，從而消除了沼澤。涵洞於 1982 年重新開放，但紅樹林沒有恢復 (Rey 等, 1990a, b)。流動修改的另一個潛在結果是沉積模式的改變 (例如, Q. Zhang 等, 1996)。在正常情況下，春潮時，約 80% 的沉積物被紅樹林捕獲到中部溪 (澳大利亞凱恩斯)，這相當於每個春潮在每個泉口沉積 10-12 千克的沉積物，可以產生 0.1 公分每年的沉積物。這種沉積物捕獲水準可以對棲息地產生重大變化。Chakraborti (1995) 追蹤了印度孟加拉平原沿岸四紀沉積

物的演化歷史，發現紅樹林是潮濕洲堤的主要地貌形成因數，以及它們最終與大陸相連的堆積。

紅樹林的損害嚴重影響沉積物平衡並促進沿岸侵蝕（Kamaludin 和 Woodroffe, 1993）。被侵蝕的沉積物可能進一步損害紅樹林。例如，Young 和 Harvey (1996) 表明，沉積物的堆積干擾了澳大利亞厚殼紅樹（*Avicennia marina* var. *australasica*）的根部通氣。同樣，在葡萄牙島的莫三比克，沙子在紅樹林棲息地中的移動導致了 *Cerriops tagal* 的大量死亡。這改變了紅樹林的物種組成，並產生了顯著的次級效應；所有的甲殼動物和軟體動物也從紅樹林中消失（Hatton 和 Couto, 1992）。海平面上升可能導致沿岸地區紅樹林分佈和數量的重大變化（Fujimoto 和宮城, 1990；Woodroffe, 1990；Ellison, 1993；Parkinson 等, 1994）。可以通過年度測量土壤海拔不足（海拔變化減去海平面上升）來評估個別紅樹林的脆弱性。Cahoon 和 Lynch (1997) 認為，這比通常使用的堆積不足（堆積減去海平面上升）更好地衡量。通過對紅樹林樹木本身的測量，可以評估紅樹林環境中的歷史海平面上升模式，因為木材中的 $\delta^{18}\text{O}$ 氧分數是一種有效的海水示蹤劑（Ish-Shalom-Gordon 等, 1992）。

Ellison 和 Stoddart (1991) 提出，紅樹林對於每 100 年 9 至 12 公分的海平面上升感到壓力，更快的速率可能會嚴重威脅紅樹林生態系統。Snedeker 等人 (1994) 對此觀點提出了質疑，他們引用了顯示紅樹林在相對海平面變化幾乎是兩倍大的情況下擴展的歷史記錄。譚曉曉和張 (1997) 得出結論，根據目前的速率估計，海平面上升對中國大部分紅樹林森林沒有顯著威脅。海平面上升對任何紅樹林棲息地的影響將受到當地濕地類型、地形環境和濕地人類活動的影響。需要更好的模型來預測海平面和其他沿岸變化對個別紅樹林的影響（例如 Bacon, 1994）。

6.5. 對潮汐梯度和帶狀分佈的反應

分帶可能是世界上某些地區紅樹林森林的結構特徵（T.J.Smith, 1992；Woodroffe, 1992）。然而，與明顯的開放海岸棲息地不同，紅樹林的分佈極其變化多樣，可能需要廣泛的調查才能充分記錄這些模式，特別是如果多樣性很高（Bunt, 1996）。在物種分佈存在廣泛重疊的情況下（例如 Bunt 和 Bunt, 1999；Bunt 和 Stieglitz, 1999；圖 15），“帶”可能被模糊掉，或者在某些紅樹林中根本不存在（Ellison 等, 即將出版）。Bunt (1999) 已經開發了專門用於評估和描述紅樹林分帶的方法。

在存在分帶的地方，

可能的影響因素包括植物演替、地貌、生理適應、繁殖體大小、種子掠食和種間互動（例如 Bunt 等, 1991；Woodroffe, 1992；Ellison 和 Farnsworth, 1993；Schwamborn 和 Saint-Paul, 1996）。然而，這些因素的相

對重要性取決於個別的棲息地（例如 McKee，1995c），並且對其中一些因素的普遍重要性存在爭議。例如，Robertson 等人（1991）認為演替在紅樹林分帶中起到了次要作用，只有簡單的侵蝕和沉積控制了沿海邊緣的紅樹林分佈。這些群落的複雜性和獨特性可能使定義演替階段變得困難（Roth，1992）。例如，“老林”這個詞不能輕易地應用於紅樹林（Lugo，1997）。

紅樹林分帶的一個潛在原因是繁殖體在不同潮汐高度建立的能力不同。這直接與繁殖體大小有關。有人提出，小型繁殖體在漂流時能夠漂到內陸更遠的地方，並且在淺水中更容易建立（因此產生一種依賴於繁殖體大小的物種分帶；Kathiresan，1999）。這個過程對於哥斯達黎加太平洋海岸的紅樹

（*Avicennia bicolor* 和 *Rhizophora racemosa*）分帶的形成過程已經得到明確證明（Jiménez 和 Sauter，1991）。然而，關於這個過程的普遍重要性存在爭議（T.J.Smith，1992）。物種對生理壓力的耐受能力差異可能是紅樹林分帶最好證明的原因。然而，儘管生理反應對於一些棲息地中紅樹林分佈的影響無疑很大，但結論必須謹慎，因為現場測量並不總是支持實驗室的結論

（Schwamborn 和 Saint-Paul，1996）。儘管存在這種限制，但明顯紅樹林物種對不同潮汐環境有不同的反應。例如，在印度蘇恩德爾邦斯，一片完全日夜淹沒的紅樹森林主要由 *Avicennia marina* 和 *A. alba* 主導，而 *Excoecaria agallocha*、*Ceriops decandra* 和 *Acanthus ilicifolius* 主導的地區則沒有完全被淹沒（Saha 和 Choudhury，1995）。*Nypa fruticans* 也似乎更喜歡潮汐淹沒程度較低的地點（Siddiqi，1995）。Kathiresan 等人（1996a）研究了印度南部一個河口的不同潮汐帶內的 *Rhizophora apiculata* 幼苗的生長情況。低潮帶的個體生長速度是最高潮帶的 2.5 倍，葉片的發芽次數是最高潮帶的 4 倍。在卡塔爾的紅樹林中也觀察到了類似的存活和生長差異（Abdel-Razik，1991）以及紐西蘭的紅樹林（Osunkoya 和 Creese，1997）。

Ellison 和 Farnsworth（1993）研究了 *Rhizophora mangle* 和 *Avicennia germinans* 幼苗在與最低低水位（LLW）、平均水位（MW）和最高高水位（HHW）相對應的潮汐高度上的存活和生長情況。*R. mangle* 幼苗在 MW（69%）和 LLW（56%）處存活；*Avicennia* 在 MW（47%）處存活，但在 LLW 處不存活。兩種物種在 HHW 處都無法存活。這兩種物種的幼苗在 MW 處受到的昆蟲損害是 LLW 處的兩倍。昆蟲的食草作用和不同的淹水耐受能力可能在加勒比海地區形成這兩個物種的分帶。進一步的實驗研究應該有助於澄清紅樹林社區中分帶的原因和後果。

6.6. 對土壤環境的反應

土壤特性對紅樹林的營養和生長有著重大影響。其中一些最重要的特性包括泥質度、電導率、pH 值和陽離子交換容量（Kusmana，1990；V.B. Rao 等，1992；Pezeshki 等，1997）。然而，最重要的因素似乎是營養物質濃度。

紅樹林是精細平衡的、高效的營養物質吸收器，具有溶解氮、磷和矽的淨輸入。這些環境中的營養物質通量與植物吸收和微生物礦化密切相關 (Alongi, 1996; Middelburg 等, 1996)。

營養物質的供應可能限制了許多紅樹林的生長和生產。不同的營養物質濃度也可以改變競爭平衡並影響物種的分佈 (Chen 和 Twilley, 1998)。因此，營養物質脈沖可以立即並顯著地改變植被。例如，在印度東南海岸，季風帶來的高營養物質濃度和低鹽度促使紅樹林快速生長。幼苗在季風後的生長季節生長了 5 倍，葉子的數量增加了 4 倍，而在乾季中則沒有這樣的生長 (Kathiresan 等, 1996a)。

限制營養物質可能因紅樹林棲息地的不同而有所不同。例如，鉀水準在某些地區可能很重要。*Rhizophora apiculata* 幼苗在鉀富集的造林地點表現明顯更好 (Kathiresan 等, 1994a)。然而，一般來說，低營養物質碳酸鹽土壤中的紅樹林受到磷的限制。存在的磷可能與鈣結合，有效地將其保留在沉積物中 (Silva 和 Mozeto, 1997)。在與 *Rhizophora mangle* 幼苗進行的中模和田間實驗中，磷的富集導致莖伸長速度增加了近 7 倍，葉面積增加了 3 倍。氮的添加沒有產生這樣的反應 (Koch 和 Snedaker, 1997)。低磷供應同樣限制了伯利茄紅樹在伯利茄紅樹的生長 (Feller, 1995)，並促使形成名為硬葉的硬葉。這些硬葉可能是在這些貧營養生境中保存營養的適應策略 (Feller, 1996)。紅樹林可能還有其他機制來保持寶貴的營養物質。例如，成熟光合活性葉片的氮和鉀濃度比凋落葉片高得多。這顯然是因為營養物質在老化葉片中被轉移出來並運送到其他植物部分之前，葉片才會掉落 (Soto, 1992)。

紅樹林受損可能會損害其保留營養物質的能力。例如，在昆士蘭北部嚴重受損的紅樹林地點，Kaly 等人 (1997) 測量到土壤中氮和磷的明顯流失。這可能與蟹類族群的減少和洞穴密度的大幅減少有關。擾動的影響將因不同的棲息地而有所不同，並且取決於每個地點的沉積物特性和流動制度。例如，Triwilaida 和 Intari (1990) 在 Riau 的 Pedada 海峽中發現退化和健康的紅樹林中土壤營養物質濃度之間沒有差異。

硫化物是影響紅樹林沉積物分佈的特徵，也受其存在的影響。潮汐混合、生物混濁和紅樹林本身 (Holmer 等, 1994) 控制著硫化物的分佈和濃度。例如，硫化物的重新氧化由根部促進；與一些物種的空氣根附近的土壤通常不太還原。這導致硫化物水準降低。在新熱帶佛羅裡達州的紅樹林中，*Rhizophora mangle* (具有眾多空氣根) 主導的區域具有中度還原的土壤，硫化物水準較低。相比之下，*Avicennia germinans* 區域的土壤具有強烈還原性和高硫化物含量 (McKee, 1993)。令人驚訝的是，在巴西的類似紅樹林中並未重複出現這種模式。在該地點，*Rhizophora mangle* 的土壤具有高度還原性和高硫化物濃度。*Avicennia* 的土壤硫化物含量因根圈從氧化到缺氧狀態而

高度變化 (Lacerda 等, 1995)。Avicennia 的土壤還含有更多可交換的微量金屬 (Lacerda 等, 1993)。

在年輕的森林中，硫酸鹽還原為硫化物的速率通常較慢，從而導致更高的營養物質水準和較低的硫化物毒性 (Alongi 等, 1998)。高硫化物水準可能損害紅樹林幼苗，引起氣孔閉合、氣體交換減少、生長減緩和高死亡率 (Youssef 和 Saenger, 1998)。干擾可以增加硫酸鹽還原的速率。清理紅樹林，或者僅僅形成樹冠缺口，可以改變底層土壤的物理和化學特性 (Ewel 等, 1998a)，從而導致厭氧和沉積物中硫化物的增加 (Ibrahim, 1990)。大量的有機物輸入也可以增加硫化物的產生。在加納，黃鐵礦 (硫化亞鐵) 直接堆積在紅樹林土壤的上層。堆積速率與植被厚度直接相關 (Nonaka 等, 1994)。

在正常情況下，硫化物與沉積物中的金屬結合並沉澱為金屬硫化物。當可用於硫化物沉澱的金屬耗盡時， H_2S 形成 (Kryger 和 Lee, 1995)。Kryger 和 Lee (1996) 發現， H_2S 從厭氧過程中累積在 Avicennia 屬植物的電纜根中隨著沉積物的老化。根部中的 H_2S 濃度可能比周圍沉積物高 30-40 倍。如果它們的氣根被淤泥覆蓋而無法將氧氣運輸到根圈，這種 H_2S 的累積可能會殺死紅樹林。由於它們具有空氣根，Rhizophora 物種在含有高 H_2S 的老化紅樹林土壤上可能更容易生存。因此，它們可能是對較不耐受的 Avicennia 物種的自然接替者。

6.7. 對鹽度的反應

鹽度受氣候、水文、地形和潮汐淹水的控制，影響著紅樹林森林的生產力和生長 (Sylla 等, 1996; Twilley 和 Chen, 1998)。它還可以強烈影響物種之間的競爭互動 (Ukpong, 1995; Ukpong 和 Areola, 1995; Cardona 和 Botero, 1998)。許多情況下，紅樹林中植物物種的分佈主要可以通過鹽度梯度來解釋 (Ukpong, 1994; Ball, 1998)。一般而言，低鹽度環境中的紅樹林植被更為茂盛 (Kathiresan 等, 1996a)。然而，與長時間淹水相關的低鹽度導致紅樹林退化，降低了細胞脹滿度和呼吸作用 (Triwilaida 和 Intari, 1990)。在中美洲的太平洋沿岸，淡水供應 (主要來自降雨和地表徑流) 控制了 *A. biocolor* 的繁殖現象、生長和死亡 (Jiménez, 1990)。即使在有強烈河流輸入的紅樹林中，蒸發和蒸散作用的綜合效應可能會將許多進入系統的淡水去除 (Simpson 等, 1997)。因此，植物必須具有一定的耐鹽性。真正的紅樹林 (例如 Avicennia spp. 和 Rhizophora spp.) 耐受的鹽度要高於非紅樹林物種，但耐受性在真正的紅樹林中也有所不同。例如，Rhizophora mucronata 幼苗在鹽度為 30 g l^{-1} 時表現更好，但 *R. apiculata* 在鹽度為 15 g l^{-1} 時表現更好 (Kathiresan 和 Thangam, 1990a; Kathiresan 等, 1996b)。Sonneratia alba 生長在 5% 至 50% 的海水中，但 *S. lanceolata* 只能耐受高達 5% 海水的鹽度 (Ball

和 Pidsley, 1995)。紅樹林幼苗需要低鹽度 (S.M. Smith 等, 1996)，但隨著它們的生長，它們的耐鹽性增加 (Bhosale, 1994)。短期的高鹽度可能會引發紅樹林生活史中的事件。例如，乾早期結束時的高鹽度，接著是延長的雨季，控制著 *Rhizophora* 幼苗的建立 (Rico-Gray 和 Palacios-Rios, 1996b)。然而，慢性高鹽度對紅樹林總是不利的。高鹽度抑制了 *A. marina* 樹木的生長 (Selvam 等, 1991)，降低了水培環境中 *Bruguiera gymnorhiza* 的生物量 (Naidoo, 1990)，並導致 *Rhizophora mangle* 幼苗的末端芽變性 (Koch 和 Snedaker, 1997)。鹽分含量高的間隙水使葉面積減小，提高了葉汁滲透壓，增加了葉面積/重量比，降低了總氮、鉀和磷的含量 (Medina 等, 1995)。簡單的鹽度波動也對光合作用和生長產生顯著的負面影響 (Lin 和 Sternberg, 1993)。在塞內加爾，高鹽度 (由於十年的降雨量低和蒸發量高) 使鹽田擴大到紅樹林區域，完全破壞了植被 (Diop 等, 1997)。

熱帶鹽田地下水中極高的鹽濃度是造成大型植物 (包括紅樹林) 完全缺失的原因。鹽田和紅樹林之間的地下水鹽濃度通常會出現非常劇烈的變化，這表明紅樹林在調節地下水鹽度方面起到了作用 (Ridd 和 Sam, 1996)。地下水流動的數學模型顯示，位於數百公里內陸的人類活動可以通過改變地下水流動和修改鹽度水準來破壞大片紅樹林區域 (Tack 和 Polk, 1997)。

6.8. 對金屬污染的反應

由於其靠近人口中心和工業區域，紅樹林棲息地經常受到重金屬的輸入，沉積物可能出現顯著的金屬污染 (Mackey 等, 1992; Lacerda 等, 1998; Rivail 等, 1996; Lacerda, 1998; Tam 和 Yao, 1998)。然而，紅樹林本身通常具有較低的重金屬濃度。因此，它們對微量金屬污染的指示能力很差。例如，在裡約熱內盧的塞佩蒂巴灣，沉積物中含有 99% 的錳和銅，幾乎包含了鐵、鋅、鉻、鉛和鎘的全部紅樹林生態系統中。*Rhizophora mangle* 的組織中所含的這些金屬的含量不到總量的 1% (Silva 等, 1990)。在阿拉伯灣的沙特海岸，沉積物中的金屬濃度與生長在受污染土壤上的紅樹林樹葉中的金屬濃度之間沒有相關性 (Sadiq 和 Zaidi, 1994)。紅樹林本身中金屬含量的低水準可能是由於 1) 紅樹林沉積物中金屬的生物可利用性較低、2) 紅樹林對金屬的排斥或 3) 阻止金屬在植物體內累積的生理適應機制。紅樹林的根部似乎是阻止金屬進入植物更敏感部位的屏障 (Tam 和 Wong, 1997)。地下根部排出的氧氣形成附著在根表面的鐵斑塊，阻止微量金屬進入根細胞。金屬進入的地方，有明顯的機制阻止其在植物體內自由循環。*Rhizophora apiculata* 幼苗中的重金屬濃度從根部到莖部，再從莖部到葉片逐漸降低 (Moorthy 和 Kathiresan, 1998a)。紅樹林棲息地的化學和物理環境可以有效地將微量金屬以不可生物利用的形式困留在其中。例如，在厭氧條件下迅速沉澱穩定的金屬硫化物降低了紅樹林沉積物中微量金屬的生物可利用性 (Di-Toro,

1990；Mackey 和 Mackay，1996；圖 16)。除了最具活動性的元素(例如錳和鋅)外，其他元素可能都在牢固結合的形式中存在。因此，紅樹林可能有助於控制熱帶沿岸地區的微量金屬污染(Lacerda，1997)。微量金屬也可能以有機化合物的形式結合，顯示出低的生物利用性(Clark 等，1998；Lacerda，1998)。例如，鉻不形成硫化物礦物，而是在紅樹林沉積物中以難降解的有機化合物形式固定(Lacerda 等，1991)。汞可能也以類似的方式結合。然而，它可能以高度毒性的二甲基汞形式結合。在氧化條件下，二甲基汞是揮發和不穩定的；然而，在還原性的紅樹林沉積物中，它可能持續存在和累積(Quevauviller 等，1992)。雖然紅樹林沉積物通常具有吸附和保持微量金屬的能力，但高負荷的金屬可能會超過沉積物的結合能力(Stigliani，1995)。Tam 和 Wong (1996a，b) 用含金屬的人工廢水灌溉紅樹林土壤樣品。他們發現土壤表層公分結合了銅、鎘、錳和鋅。然而，處理過的沉積物中的可溶性、交換性金屬元素的濃度比未處理的自然沉積物中更高。干擾也可能導致紅樹林土壤失去其金屬結合能力，從而使金屬被釋放。紅樹林從重金屬的污染源轉變為重金屬的污染源(Lacerda，1998)。這些干擾可能以持久的乾旱期(Clark 等，1997)、潮汐淹水的頻率和持續時間的變化(Chiu 和 Chou，1991)或鹽度的變化(Spratt 和 Hodson，1994)形式出現。通常，這些干擾與人類活動相關(Lacerda，1998)。S. Zheng 等(1997)建議，由於苗木分泌有機酸可能增加金屬的溶解度，紅樹林造林項目不應在銅或鋅污染的土壤上進行。在曾用於錫礦開採的區域種植的 *Rhizophora apiculata* 幼苗表現出高死亡率(在最初的四年中約為 47%)。然而，死亡率被歸因於微地形和土壤顆粒分佈的改變，而不是金屬污染(Komiyama 等，1996)。金屬在紅樹林沉積物中似乎不會明顯影響細菌群落，即使在重負荷下也是如此(Tam，1998)。然而，如果金屬可生物利用，它們可能會在大型無脊椎動物中累積。在英洛灣，He 等(1996)發現生活在紅樹林中的軟體動物中存在高鋅和鎘濃度。甲殼類動物具有較高的銅濃度，管狀動物集中了鉛。Meyer 等(1998)在巴西東北部的一個紅樹林中發現，紅樹牡蠣(*Crassostrea rhizophorae*)累積了汞，是汞污染的良好生物標誌物。這些物質的生物累積可能帶來重大的人類健康風險。紅樹林沉積物化學和重金屬的命運是需要更多研究的課題。

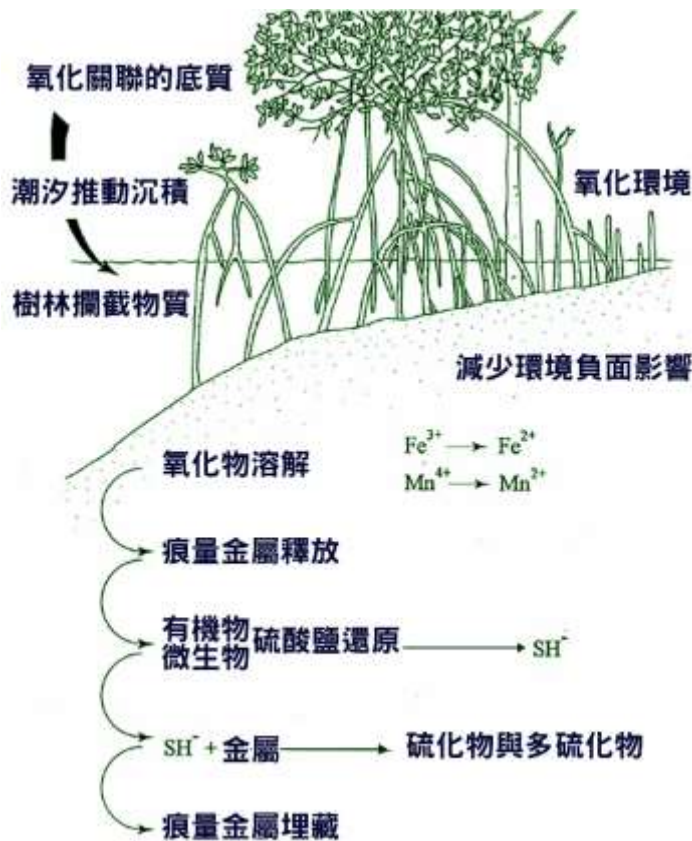


圖 6-1. 沼澤紅樹沉積物中涉及金屬的主要代謝過程總結。

6.9. 對有機污染的回應

長期以來，紅樹林棲息地由於以下三個特點而成為污水傾倒的理想場所：

(1) 生態系統內的水流將來自點源的廢物分散到廣闊的區域，(2) 植被本身可以從水中過濾養分，(3) 紅樹林土壤、藻類、微生物和物理過程可以吸收大量的污染物 (Wong 等, 1995, 1997b)。營養物質 (主要是氮和磷) 通常是污染的主要成分。研究人員研究了紅樹林對吸收營養物質的能力以及污染物對紅樹林群落的整體影響。一般來說，紅樹林土壤可以有效地捕獲含污水的磷，但對氮的去除效果較差 (Tam 和 Wong, 1995)。Tam 和 Wong

(1996a, b) 在合成污水處理的紅樹林土壤上實驗測試了土壤吸收營養物的能力。土壤保留了氮和磷。其中大部分被困在沉積物的上 1 公分處，可以被細菌群落處理 (Corredor 和 Morell, 1994)。Wong 等 (1995, 1997a) 發現，在中國福田紅樹林兩年的污水排放並不會對紅樹林的生長產生不良影響。污水也不會對底棲大型動物的生物量、密度或群落結構產生影響 (Yu 等, 1997)。此外，廢水輸入似乎不會增加落葉生產量或落葉分解速率

(N.F.Y. Tam 等, 1998)。雖然這些研究表明紅樹林對有機污染具有耐受性，但結果應謹慎看待，因為它們可能不適用於其他棲息地。污水傾倒的影響將取決於污水的數量、傾倒的持續時間以及每個紅樹林的獨特特徵。特別

重要的是棲息地的水流模式，因為這將決定污染物的沖洗速率和停留時間（Ridd 等，1990；Uncles 等，1990；Wolanski 等，1990；Wattayakorn 等，1990）。高水準的有機污染可能導致紅樹林內的疾病、死亡和物種組成的變化（Tattar 等，1994）。Mandura（1997）發現，紅海中的污水排放會導致埋單樹的空氣根死亡。空氣根的損失減少了呼吸和營養吸收的表面積，阻礙了樹木的生長。污染還可能對無脊椎動物群體產生連鎖效應（例如，Sanchez 和 Camargo，1995）。除了營養物質，紅樹林環境中的有機污染還可能包括其他人為化學物質和廢棄物。哥倫比亞加勒比海的 Cienaga Grande de Santa Marta 和 Chengue Bay 的紅樹林沉積物中含有顯著的有機氯農藥殘留物。其中一些濃度季節性變化（Espinosa 等，1995）。牙買加的紅樹林中存在大量的塑膠和非紅樹林木材。這些固體廢物的體積與附近大都市區的總降雨量密切相關（Green 和 Webber，1996）。

6.10. 對油污染的回應

石油勘探、石油生產和意外溢油對紅樹林生態系統造成嚴重破壞（Mastaller，1996）。這些災難後的清理工作成本高昂且困難（IUCN，1993）。紅樹林沾油具有一些重要的後果。其中一個最直接和明顯的後果是樹木的落葉。油的毒性可能取決於環境條件；當樹木處於炎熱明亮的戶外環境時，油對 *Rhizophora mangle* 的存活和生長影響最大（Proffitt 等，1995）。毒性在不同的紅樹林物種之間也可能有所不同。例如，在巴西聖保羅州沿海，一次油污事件導致 *Rhizophora mangle* 的 25.9%落葉，*Laguncularia racemosa* 的 43.4%落葉，*Avicennia schaueriana* 的 64.5%落葉（Lamparelli 等，1997）。樹木的不同死亡率可能導致群落結構的長期變化。

油污染對紅樹林棲息地（無論是由溢油還是長期輸入引起）可能還有其他不太明顯的影響。例如，沉積物中可能存在顯著的碳氫化合物污染，即使在周圍水域的樹木或水樣本中沒有石油污染的證據（Bernard 等，1995，1996）。Munoz 等（1997）在巴拿馬的紅樹泥炭中觀察了阿拉伯輕質原油在 8 年內的降解情況。受 Galeta 溢油污染的沉積物在溢油後 5 年仍然含有油殘留物，包括完整範圍的芳香烴化合物（Burns 等，1994）。作者們認為，至少需要 20 年才能完全消除毒性。

Grant 等（1993）證明瞭沉積物中的油可以抑制紅樹苗木的生長和存活數年。這種殘留毒性可能干擾紅樹林造林工作（S. Zheng 等，1997）。Dutrieux 等（1990）在受到油污染的土壤中種植 *Sonneratia caseolaris*。許多植物被殺死，倖存者明顯發育不良。殘留的油還可能引起基因突變。Klekowski 等（1994b, c）發現，紅樹林沉積物中多環芳香烴的濃度與 *Rhizophora mangle* 攜帶葉綠素缺陷突變的頻率呈正相關。

紅樹林受到油污染的損害程度將取決於油的種類、溢油的規模和頻率。例如，新鮮的油比老化的油對 *Avicennia* 苗木的落葉造成更大影響 (Martin 等，1990；Grant 等，1993)。Boer (1996b) 測量了阿拉伯海外福備拉的一次礦物油溢漏事件的影響。紅樹林相對不受影響，七個月後溢漏事件的跡象幾乎消失。

Proffitt 和 Devlin (1998) 測試了連續油污對盆栽 *Rhizophora mangle* 苗木的影響，首先將苗木處理為 No. 6 燃油，34 個月後再處理為原油。他們沒有發現累積或協同效應的證據，但這個結論受到挑戰，因為這些實驗在不自然的實驗室條件下進行且統計功效較低 (Ellison, 1999)。鑑於紅樹林對土壤條件的敏感性，有必要在盡可能接近自然環境的條件下研究油的影響。例如，應將鹽度保持在現場水準，使用實際的油濃度來模擬受油污染的土壤中植物的長期暴露 (Ellison, 1999)。

對重複油污染的最真實的評估來自於自然含油的野外棲息地。巴拿馬發生的兩次大型油污事件（分別發生於 1968 年和 1986 年）對紅樹林造成了大規模的破壞。除了直接殺死樹木外，沉積物中殘留的油還導致明顯的亞致死效應 (Duke 等，1997)。油污染的殘留效應可能使紅樹林更容易受到未來的損害。需要進行更仔細、長期的自然條件下的實驗，以瞭解紅樹林對油的回應和油污染的後果。

油污還會損害生活在紅樹林中的動物，包括沉積物和浸泡在水中的紅樹林根部的動物（例如，Mackey 和 Hodgkinson, 1996）。在巴拿馬 Galeta 的石油洩漏事件發生後 5 年，浸泡在 *Rhizophora mangle* 氣根上的等足足縮減了 60%，刺龍蝦的數量下降了 40-50% (Levings 和 Garrity, 1994；Levings 等，1994)。在紅樹林通道中，牡蠣的數量下降了 65%，在紅樹林水道中下降了 99%。人口減少部分是由於失去了根面積以便附著（在通道中，浸泡根的表面積減少了 38%，在水道中減少了 74%；Garrity 等，1994）。

除了直接殺死紅樹林動物，油還可能通過改變棲息地造成間接影響。1991 年海灣戰爭期間釋放的油在沙特灣的紅樹林中留下了一層黑色焦油。焦油層在土壤中造成比正常更高的溫度。這些較高溫度的生態學後果以及對外生動物和內生動物的影響尚不完全清楚 (Boer, 1996a)。

紅樹林對油污染的一般反應可以分為四個階段：1) 即時效應，2) 結構損害，3) 穩定和 4) 恢復。如果發生恢復，第三和第四階段可能需要很多年的時間。在巴西，一個受油污染的紅樹林區域直到約 10 年後才開始恢復 (Lamparelli 等，1997)。評估油對紅樹林環境的影響需要開發創造性的方法來測量影響並準確建模與溢油事件相關的物理和化學事件（例如，Jacobi 和 Schaeffer Novelli, 1990；Lamparelli 等，1997）。然而，這些努力只有在進行仔細的監測和長期數據集支持的情況下才會有效。

6.11. 對害蟲的反應

紅樹林中的許多植物和動物都是嚴重的害蟲，它們會損壞紅樹林，降低生長和產能，甚至在極端情況下殺死樹木。其中一些有害物種並不直接傷害紅樹林，而是通過競爭有限資源來造成損害。紅樹種間的鹼性物質作用表明種間競爭是紅樹林中的正常過程。一些紅樹林樹木（例如 *Lumnitzera racemosa*、*Ceriops decandra* 和 *R. apiculata*）的落葉中的有毒樹液可以抑制 *Rhizophora apiculata* 和 *R. mucronata* 幼苗的根和莖的生長（Kathiresan 和 Thangam, 1989；Kathiresan 等, 1993）。

一般來說，導致木質化和脂質化的應激滲透條件會阻止紅樹林森林下的茂盛草本植物生長，因此紅樹林和非紅樹林植物之間通常沒有強烈的競爭（Schwamborn 和 Saint-Paul, 1996）。然而，已建立的紅樹林的損壞可能為入侵物種提供機會，這些物種可能重組群落（Kangas 和 Lugo, 1990；Lugo, 1998）。例如，紅樹蕨 *Acrostichum* 是一種常見的雜草害蟲，對紅樹林林業造成重大損失（Chan, 1996）。目前對該害蟲的控制主要通過施用除草劑，但現在的努力將重點轉向其對遮蔭和鹽度的反應（Medina 等, 1990）。

紅樹林本身在引入新棲息地時也可能成為害蟲。自 20 世紀初以來，至少有 6 個紅樹林物種被引入到夏威夷群島。*Rhizophora mangle* 成功地成為一個移植物種，但另外兩個物種（*Bruguiera gymnorrhiza* 和 *Conocarpus erectus*）也有自給自足的族群。種植這些紅樹林是為了幫助穩定沿海淤泥灘的沉積物。然而，作為入侵者，紅樹林帶來了負面效應。特別是，它們與當地植物競爭並改變對夏威夷鳥類（包括瀕危物種）重要的棲息地。它們還在某些地區引起排水問題（Allen, 1998）。

其他害蟲生物通過生活在紅樹林表面而對紅樹林造成損害，而不是通過與其競爭。例如，蜘蛛 *Tetragnatha nitens* 和 *Chiracanthium* 生活在 *Rhizophora* 上。它們將卵產在葉子上，引起葉片捲曲、葉綠素凋落和萎焉。重度感染可能會導致樹木死亡（Irianto 和 Suharti, 1994）。半寄生的雜樹, *Phthirusa maritima*, 對樹木有更直接的影響。在 *Conocarpus erectus* 和 *Coccoloba uvifera* 中的感染會引起較高的蒸散速率、較低的 CO₂ 同化速率和較低的水分利用效率（Orozco 等, 1990）。

到目前為止，對紅樹林造成的最廣泛和嚴重的損害是由草食性動物的進食活動引起的。儘管大部分損害是由在樹冠中進食的動物造成的，但幾種甲殼類動物和軟體動物直接鑽入浸泡的紅樹木材中並造成重大損害。通常 *Spaeromatids* 是最常見的木鑽蟲（例如，Sivakumar, 1992；Huang 等, 1996）。這些等足類的寄生蟲在死亡的紅樹根部比在活木中的寄生較重，但這些根部和木質殘骸提供了孳生蟲幼蟲的持久來源，它們也會攻擊活木

(Sivakumar 和 Kathiresan, 1996)。這些害蟲的分佈主要受洋流和潮汐制約。

在紅樹林樹冠上進食的昆蟲中，昆蟲無疑是最具破壞性的。Murphy (1990d) 描述了在新加坡攻擊 21 種紅樹林物種的 102 種昆蟲害蟲。Veenakumari 等 (1997) 列出了安達曼和尼科巴群島上的 197 種草食性物種。其中一些昆蟲害蟲是嚴重的作物害蟲，它們只是將紅樹林作為替代寄主。其他則明顯偏好紅樹林（例如，Mictis 對 *Sonneratia*、*Glaucias* 對 *Lumnitzera*、*Calliphara* 對 *Excoecaria* 和 *Antestiopsis* 對 *Avicennia*；Murphy, 1990d）。

昆蟲害蟲可能會完全脫去紅樹林的葉片。被介殼蟲 (*Aspidiotus destructor*) 攻擊的 *Rhizophora* 葉片首先在餵食點變黃，然後變成褐色和壞死。在極端情況下，葉片乾枯脫落，整個幼苗死亡 (Kathiresan, 1993)。蛾類 *Achaea serva* 週期性爆發的族群可以脫去大片的 *Excoecaria agallocha* 葉片 (McKillup 和 McKillup, 1997)。在新加坡，*Paralebda* 和 *Selepa* 的毛毛蟲的餵食會導致 *Excoecaria* 的新梢完全喪失；*Trabala krishna* 對 *Sonneratia* 有同樣的影響。頂芽破壞可能會減少葉片產量並改變植物的結構 (Murphy, 1990d)。

在香港，夏季由 *Nephopterix syntaractis* 的幼蟲進食完全脫去 *Avicennia marina* 的葉片，嚴重降低樹木的繁殖產出 (Anderson 和 Lee, 1995)。同一地區的 *Kandelia candel* 可能會遭受 35% 的葉片脫落 (Lee, 1991)。在中美洲的伯利茲，鱗翅目昆蟲 *Phocides pigmalion* 的大爆發會增加 *Rhizophora mangle* 的葉片脫落率，並導致地上淨初級生產力減少 5-20%。本來應該輸送到周圍海洋環境的產量損失 (Ellison 和 Farnsworth, 1996b)。新發現的昆蟲害蟲 *Pteroma plagiophleps* (鱗翅目：絨蟲科) 在印度西海岸上有記錄 (Santhakumaran 等, 1995)。

昆蟲害蟲可能對紅樹林寄主表現出偏好。在厄瓜多爾的一個紅樹林中，袋蟲 *Oiketicus kirbyi* 將 *Avicennia germinans* 的葉片的 80% 脫去，*Conocarpus erectus* 的 10%，而 *Laguncularia racemosa* 的 <5% (Gara 等, 1990)。樹木和個別紅樹林植物的易感性可能與其生理化學特徵有關。高葉片堅硬度，以蛋白質和纖維的比例衡量，會降低食用性和消化性 (Choong 等, 1992)。單寧也會抑制草食性動物。低單寧水準的 *Avicennia* 物種比 *Rhizophora* 物種更容易受到草食性動物的損害 (Kathiresan, 1992)。昆蟲害蟲的食用偏好也可能受到紅樹林健康狀況的影響。富營養的樹木往往會遭受較高的草食性動物損害。施用磷和 NPK 處理的 *Rhizophora mangle* 上的內生昆蟲 *Ecdytolopha* (在頂芽中進食) 和 *Marmara* (在莖部開礦) 的草食性昆蟲攻擊會顯著增加。單獨施用氮肥不會增加草食性動物的數量 (Feller, 1995)。從餵食性害蟲的角度來看，損害可能會引起進一步的攻擊。Farnsworth 和

Ellison (1993) 在 *R. mangle* 的葉片上開了小洞，結果發現人為損傷增加了草食性昆蟲的自然損害；在 50 天內，洞的大小增加了 45.1%。有些草食性動物專門以紅樹林的繁殖組織和種子為食。螃蟹尤其是重要的種子掠食者 (Osborne 和 Smith, 1990; Robertson, 1991; McGuinness, 1997b; Dahdouh-Guebas 等, 1998)。然而，昆蟲也可以攻擊紅樹林的種子。昆蟲鑽孔者似乎會影響 *Avicennia marina* 苗木的生長，但不會導致其死亡 (Robertson 等, 1990)。一種蟬蟎 (*Afrocypholaelaps africana*) 以紅樹林花粉為食。未開放的花蕾是無蟎的，但新開放的花朵被蟎蟲的所有後胚胎期寄生。帶有卵的雌蟎蟲由蜜蜂 *Apis mellifer* 在紅樹林中散佈。蟎蟲族群在紅樹林開花季節結束時下降 (Seeman 和 Walter, 1995)。目前還不清楚蟎蟲對紅樹林族群的影響。

6.12. 對人為壓力的反應

近年來，人為壓力對全球紅樹林造成了嚴重的破壞，棲息地損失的程度令人震驚。例如，Ramirez-Garcia 等 (1998) 估計墨西哥 Santiago River 的紅樹林在過去 23 年中減少了 32%。Aksornkoae (1993) 和 Raine (1994) 報告稱，泰國的紅樹林森林減少了 50% 以上。Mndeme (1995) 報告說，坦桑尼亞 Mafia District 的紅樹林資源面臨崩潰的危險。在美國佛羅裡達群島的 Florida Keys, Strong 和 Bancroft (1994) 報告稱，15% 的原始紅樹林已被開發清除；平均森林面積減少了 41%。印度尼西亞約有 45% 的紅樹林受到人類活動的嚴重影響 (Choong 等, 1990)。一些估計將全球紅樹林損失速度為每年一百萬公頃 (Mohamed, 1996)。這種破壞和棲息地碎片化的程度引起了人們對紅樹林棲息地生物多樣性保育和紅樹林自身保存的擔憂。

Ellison 和 Farnsworth (1996a) 將人為干擾分為四類：開採、污染、開墾和氣候變化。這些干擾按照其空間尺度的增加、時間尺度的增加以及恢復所需的時間進行排序。研究表明，即使是相對輕微的人為活動也可能影響紅樹林環境。例如，悉尼周圍的紅樹林周圍建造的木棧道為教育和娛樂活動提供了通行，但改變了沉積物組成和底棲無脊椎動物群落結構 (Kelaher 等, 1998a, 1998b)。即使是輕微的干擾，紅樹林往往需要相當長的時間才能恢復 (Snedaker 等, 1992)。淡水為灌溉和土地開墾而轉移在歷史上一直是大規模破壞紅樹林的主要原因 (Conde 和 Alarcón, 1993; Twilley 等, 1998)。在全球範圍內，紅樹林和紅樹林產品也被用於木材、燃料、食物、服裝、香水、染料、鞣劑和藥物 (Rasolofso, 1997; 由 Bandaranayake, 1998 回顧)。在過去幾十年中，許多大片紅樹林已被轉換為水產養殖場。尤其是在許多以前的紅樹林中，蝦塘變得非常普遍 (Twilley 等, 1993; Primavera 1995; de Graaf 和 Xuan, 1998)。Menasveta (1997) 報告稱，1961 年至 1993 年間，泰國近 55% 的紅樹林被轉換為蝦塘。現在，蝦塘養殖在該地區已經超過了公海捕撈，成為主要的蝦類來源。不幸的是，許多地區的蝦塘是不

可持續的，其中多達 70% 的蝦塘可能在一段時間後被閒置（Stevenson，1997）。由於蝦塘建設引起的沉積物變化，即使在蝦養殖終止後，復育紅樹林的困難（Primavera，1995）。

污染也是對紅樹林的嚴重威脅。油污染是最明顯的一種，特別是由於石油開采和運輸活動引起的事故。許多紅樹林地區都曾經歷過油污染事件，這對當地生態系統造成了嚴重的破壞（Lee，1998）。油污染對紅樹林的影響包括油膜阻礙氣體交換、光合作用受損、葉片壞死、根系損傷和植物死亡（Duke，1996）。其他形式的污染，如工業廢水和農業排放物，也可以對紅樹林造成嚴重影響，導致水體污染、土壤污染和植物受損。

開墾是另一個對紅樹林造成直接破壞的主要人為活動。沿海城市和旅遊開發對紅樹林的棲息地造成壓力，導致土地清除、填海造地和建設活動。這種土地使用變化不僅破壞了紅樹林本身，還破壞了與其相關的海洋和河口生態系統。

氣候變化對紅樹林的影響還不完全清楚，但許多研究預測氣候變暖和海平面上升將對紅樹林產生負面影響。氣候變暖可能導致紅樹林擴展到更高緯度和海拔地區，但同時也可能導致紅樹林的退縮和消失（Alongi，2008）。海平面上升可能會導致紅樹林的沉積物供應不足和土地侵蝕，進一步損害紅樹林的生存和生長。

紅樹林對人為壓力的反應是多樣且複雜的，取決於紅樹林的物種組成、生理特徵和生態適應性。一些紅樹林物種對環境變化具有較高的耐受性，能夠在受到干擾後快速恢復（Robertson 等，1990；Twilley 等，1992）。然而，大規模和長期的人為破壞可能超出了紅樹林的恢復能力範圍，導致永久的棲息地損失和生物多樣性喪失。

為了保護和管理紅樹林，需要綜合考慮自然和人為因素，制定可持續的保護和管理計劃。這些計劃應該包括保護現有的紅樹林棲息地、恢復被破壞的紅樹林、監測環境變化和生物多樣性、控制入侵物種、限制開發活動和管理資源的可持續利用。此外，公眾教育和社區參與也是成功保護紅樹林的重要組成部分，以提高人們對紅樹林價值的認識和尊重。

6.13. 對全球變化的反應

預計大氣中二氧化碳和其他「溫室氣體」濃度的增加將帶來全球氣候變化。預測每十年氣溫可能上升 0.3°C，全球海平面可能上升 6 公分（Titus 和 Narayanan，1996；Wilkinson，1996；Gregory 和 Oerlemans，1998）。由於紅樹林位於陸地和海洋之間的介面位置，因此它們很可能是首個受到全球變化影響的生態系統之一。大多數紅樹林棲息地將經歷氣溫升高、水文環境變化（例如降雨、蒸發蒸發、逕流和鹽度的變化）、海平面上升以及熱帶風暴強度和頻率增加（R.W. Stewart 等，1990；Field，1995；Michener 等，

1997)。Davis 等 (1994) 制定了評估紅樹林生態系統在全球氣候變化背景下風險的框架，但效果的嚴重程度將在很大程度上取決於具體的地點 (Kjerfve 和 Macintosh, 1997)。

略微的氣溫上升可能對紅樹林的影響不大 (Field, 1995)，但如果溫度超過 35°C，根系結構、苗木建立和光合作用都將受到負面影響。氣溫上升的更廣泛影響可能在於改變更大尺度的分佈和群落結構，在高緯度紅樹林中增加物種多樣性，並促進紅樹林擴展到亞熱帶鹽沼環境 (Ellison, 1994)。

由於紅樹林非常特化，並且可能生活在極限附近，所以對水文或潮汐環境的微小變化特別敏感 (Blasco 等, 1996)。降雨和逕流減少將產生更高的鹽度和更高的海水硫酸鹽濃度。這兩者都會減少紅樹林的生產力 (Snedaker, 1995)。然而，最重要的影響來自海平面上升，但不同地點的反應會有所不同，取決於當地海平面上升的速度和支援紅樹林重新建立所需的沉積物的可用性 (Pernetta, 1993; Parkinson 等, 1994; Semeniuk, 1994; Woodroffe, 1995, 1999)。例如，在加勒比海地區，紅樹林幼苗對沉積物供應不足非常敏感，這表明如果海平面上升如預測般增加，紅樹林將無法在加勒比的珊瑚島上生存下去 (Ellison, 1996)。

Ellison 和 Farnsworth (1997) 研究了 *Rhizophora mangle* 對漲水增加的反應，模擬了未來 50-100 年加勒比海地區預期的海平面變化。在更長時間的水淹後，植物的光合作用和生長速率顯著降低，植物的高度和寬度變小，枝幹和葉片變少，土壤中的酸性硫化物增加。作者建議，預測中由於大氣中二氧化碳增加而預期的紅樹林生長速度增加可能會被潮汐環境變化所抵消。

Sayed (1995) 測試了對 *Avicennia marina* 的高水位效應，通過灌溉盆栽苗。這種處理導致氣孔閉合、葉綠素螢光損失和葉片水勢輕微下降。然而，復水後恢復迅速，這表明海平面上升可能會使該物種在超潮帶平原上進行定居 (Sayed, 1995)。隨著海平面上升，紅樹林整體上將趨向於向陸地移動。然而，陸地邊界的人為侵佔可能會使這一點成為不可能。因此，隨著海平面上升，紅樹林系統的寬度可能會減小 (Kjerfve 和 Macintosh, 1997)。

全球氣候變化對紅樹林相關動物的影響既可能是直接的，也可能是間接的。對於對氣溫升高具有耐受性的物種 (例如魚類、腹足類動物、紅樹蟹和其他甲殼動物)，它們可能會迅速適應這些變化。相反，對於對較高溫度非常敏感的軟體動物和雙殼貝類，氣溫上升會帶來嚴重影響。隨著氣溫升高，許多與紅樹林相關的海洋物種可能會受到脫水的危害 (Kjerfve 和 Macintosh, 1997)。然而，對於依賴於紅樹林的物種來說，氣候變化的最嚴重後果可能是全球紅樹林森林減少，從而喪失了棲息地。

第七章 紅樹林的生態系統角色

7.1. 落葉分解與養分豐富

紅樹林生態系統產生大量垂落的葉子、樹枝和其他碎片，這些垂落物的分解有助於產生溶解有機物（DOM），並在紅樹林和相鄰的棲息地中循環養分。這些有機碎屑和養分可能會豐富沿海海域，最終支持漁業資源。在營養濃度通常較低的清澈熱帶水域中，紅樹林的貢獻可能尤為重要。

養分循環始於紅樹林的葉子掉落，並受到滲出和微生物降解的結合影響（Lee 等，1990b; Chale，1993）。僅僅滲出就會去除一些物質並產生高水準的 DOM（Benner 等，1990b）。鉀是被滲出最徹底的元素，高達總鉀的 95% 會在很短的時間內被去除（Steinke 等，1993b）。碳水化合物在早期分解時也會迅速滲出。相反，單寧滲出速度非常緩慢，高單寧含量可能會延緩分解的初始階段細菌群落的建立。隨著時間的推移，單寧最終會被滲出，細菌群落迅速增加（Steinke 等，1990; Rajendran，1997; Rajendran 和 Kathiresan，1999b）。

細菌和真菌參與紅樹林材料的分解，以及養分的轉化和循環。真菌是主要的葉片入侵者，在分解的早期階段達到高峰（Rajendran，1997）。葉片表面的真菌不會攻擊活葉子；它們只有在被浸泡後才開始分解葉片材料。真菌分解有兩個主要階段。產生纖維素酶的真菌首先在浸泡後的 0 至 21 天之間攻擊葉子；產生木聚糖酶的真菌在 28 至 60 天之間活躍。果膠酶、澱粉酶和蛋白酶的產生者在整個分解過程中存在（Singh 和 Steinke，1992; Raghukumar 等，1994a）。葉片一旦被真菌侵入，細菌群落很快出現。細菌迅速生長，密度可達非常高的水準。Zhuang 和 Lin（1993）測量了分解了 2-4 周的紅樹 *Kandelia candel* 葉子上的細菌密度，介於 2×10^5 到 $10 \times 10^5 \cdot \text{g}^{-1}$ 之間。這約為放線菌和菌絲真菌的密度的 100 倍。固氮的氮雜菌是分解紅樹林垂落物中的重要群體之一（Rajendran，1997），它們的活動可能會使葉子的氮含量增加 2-3 倍（Wafar 等，1997; Rajendran，1997）。

Chale（1993）測得，在分解六周後，葉片的氮含量迅速增加，並建議這些垂落物 1) 提供了微生物氮合成的表面，和 2) 充當氮儲存庫。分解中的紅樹樹葉的碳氮比急劇下降，主要是由於它們的氮含量大幅增加（Mann 和 Steinke，1992; Singh 和 Steinke，1992）。在另一項研究中，N.F.Y. Tam 等人（1990）觀察到分解的葉子的碳氮比在一周內增加，然後減少，最終穩定在

約 74 左右。他們假設初始的增加是由於垂落物中的粒狀和可溶性氮轉化為細菌和真菌中的蛋白質。

許多因素可以影響垂落物的分解速率，因此也影響了養分循環的速率。例如，不同種類的紅樹林植物之間的垂落物分解速率不同。由於 *Avicennia* 葉子較薄且單寧較少，它們的分解速度比其他物種的葉子快（Sivakumar 和 Kathiresan, 1990; Steinke 等, 1990; Kristensen 等, 1995）。*Avicennia* 葉子也會沉入水中並立即開始分解，而其他物種（例如 *Sonneratia* 和 *Rhizophora*）的葉子則可能漂浮數天（Wafar 等, 1997）。Lu 和 Lin (1990) 發現，*Bruguiera sexangula* 的垂落物分解速度較快。相反，*Aegiceras corniculatum* 分解較慢（Tam 等, 1990）。

分解受潮汐高度、降雨和溫度的影響。在亞熱帶紅樹林森林中，紅樹林碎屑在雨季分解明顯快得多（例如，Woitchik 等, 1997）。Mackey 和 Smail (1996) 研究了 *Avicennia marina* 的分解。他們發現在具有較大淹沒的低潮間帶中分解速度明顯較快。他們還發現葉片分解速度與緯度之間呈指數關係，葉片在低緯度下分解最快。他們將這一模式歸因於溫度差異，並得出結論，季節性對有機循環和紅樹林系統的營養物輸出可能會產生重要影響。

紅樹林垂落物的分解和分解受無脊椎動物的進食活動加速（Camilleri, 1992）。這些動物可能處理大量垂落物，從而對養分動態產生重大影響。垂落物周轉速率是通過測量葉片分解速率來估算的。然而，通過這種方式估算的速率通常比實際葉片掉落和垂落物現存量的實際測量速率低 10-20 倍。估算的差異可以歸因於 1) 潮汐排出和 2) 螃蟹的進食活動。在許多地區中，螃蟹的進食可能更重要。

例如，在泰國的 Ao Nam Bor 紅樹林森林中，螃蟹處理了中潮間帶沉積的約 80% 的垂落物，以及高潮間帶沉積的幾乎 100% 的葉片（Poovachiranon 和 Tantichodok, 1991）。在野外實驗中，Twilley 等人 (1997) 發現紅樹林螃蟹迅速處理紅樹林材料。他們在僅 1 小時內清除了一整天的紅樹林葉片垃圾。由於紅樹林材料相當難分解，它可能需要分解一段時間，然後才能對其他無脊椎動物有用。Wafar 等人 (1997) 估計，垃圾需要分解約兩個月，然後才能用於大多數腐食動物的飲食。原位觀察確認紅樹林葉片吸引了蝦、螃蟹和魚（尤其是幼魚），但只有在分解數周後才會吸引它們。

7.2. 食物網和能量流

紅樹林參與著複雜的食物網和重要的能量轉移。然而，目前尚不清楚這些過程如何影響更大的生態系統，或者它們是否影響著更大的生態系統。雖然活植被對昆蟲、甲殼類動物和一些脊椎動物來說是有價值的食物資源，但大多數紅樹林生產是通過葉片掉落和腐殘途徑轉移到其他營養層次（圖 18）。紅樹林森林產生的有機碳超過了生態系統的需求。Duarte 和 Cebrian (1996)

估計，多餘的光合碳接近淨初級生產的 40%。儘管其中一些有機物質僅積聚在沉積物中，但也可能大量運送到離岸（Alongi, 1990b; Robertson 等, 1991, 1992; Lee, 1995）。然而，出口的材料量在很大程度上取決於當地條件，並在紅樹林之間變化巨大（Twilley 等, 1992）。

從紅樹林出口的材料可能潛在地支持離岸社區（Marshall, 1994; Robertson 和 Alongi, 1995; Van Tussenbroek, 1995），但紅樹林與相鄰棲息地之間的聯繫是複雜的、動態的，並且難以明確證明（Alongi 等, 1992; Twilley 等, 1992; Hemminga 等, 1995; Alongi, 1998）。例如，Jennerjahn 和 Ittekkot（1997）發現東巴西利亞大陸沉積物中的有機物質與紅樹林環境中的有機物質非常不同，並得出結論紅樹林物質主要保留並在紅樹林內分解。穩定同位素的研究也表明，紅樹林對沿岸食物網的貢獻不大（Primavera, 1996; Loneragan 等, 1997）。事實上，數據表明碳可能從海洋系統流入紅樹林棲息地（圖 19）。巴西一個紅樹林的水樣中，海洋碳占懸浮有機碳（POC）的 86%（Rezende 等, 1990）。

總的來說，紅樹林似乎僅在局部對食物網做出貢獻（Fleming 等, 1990; Mohammed 和 Johnstone, 1995）。例如，底棲微生物直接以紅樹林腐殘物為食。在腐殘物分解過程中，底棲微生物群落的組成發生變化，這表明該群落對葉片中的化學變化做出了反應。儘管在某些棲息地中中有大量的底棲微生物，但它們可能在很大程度上是一個食物網的盡頭，對更大的食物網貢獻不大（Schrijvers 等, 1998）。

紅樹林可能與棲息在紅樹林內和附近棲息地（例如海草床）的上底棲無脊椎動物和魚類之間具有更強的營養鏈聯繫。例如，紅樹林腐殘物為棲息在潮汐河道中的幼年 *Penaeus merguensis* 的營養提供了支援。幼魚直接以紅樹林腐殘物、其他小型腐食性無脊椎動物以及生長在紅樹林中的底棲微藻為食（Newell 等, 1995）。生活在紅樹林河口的蝦也可能大量以海草的附生生物為食（Loneragan 等, 1997）。無脊椎動物還可能以生長在紅樹林的水下部分和葉片上的各種藍藻和微藻為食（例如，Sheridan, 1991; Farnsworth 和 Ellison, 1995; Pedroche 等, 1995）。

Pinto 和 Punchihewa（1996）發現，在斯裡蘭卡 Negombo 河口的 Syngnathid 魚（管蟲魚）主要以紅樹林腐殘物為食。然而，紅樹林顯然對其他魚類吸收的碳貢獻不大。儘管有一些魚種在紅樹林棲息地和附近的海草床之間遷徙，但這個情況仍然成立（Marguillier 等, 1997）。

紅樹林腐殘物可能更重要的是作為微生物活動和養分再生的基質，而不是作為無脊椎動物的直接食物來源。Wafar 等人（1997）分析了紅樹林和河口水域之間的能量和養分流動，得出結論，紅樹林對河口碳預算有顯著貢獻，但對氮和磷預算的貢獻不大。目前尚不清楚這些物質中是否有足夠的量從紅樹林運出，以對能量流和更廣泛生態系統的生態學產生重大影響，需要進行仔

細的測量和有創意的實驗來澄清這些棲息地在更大尺度的食物網和能量流中的作用。

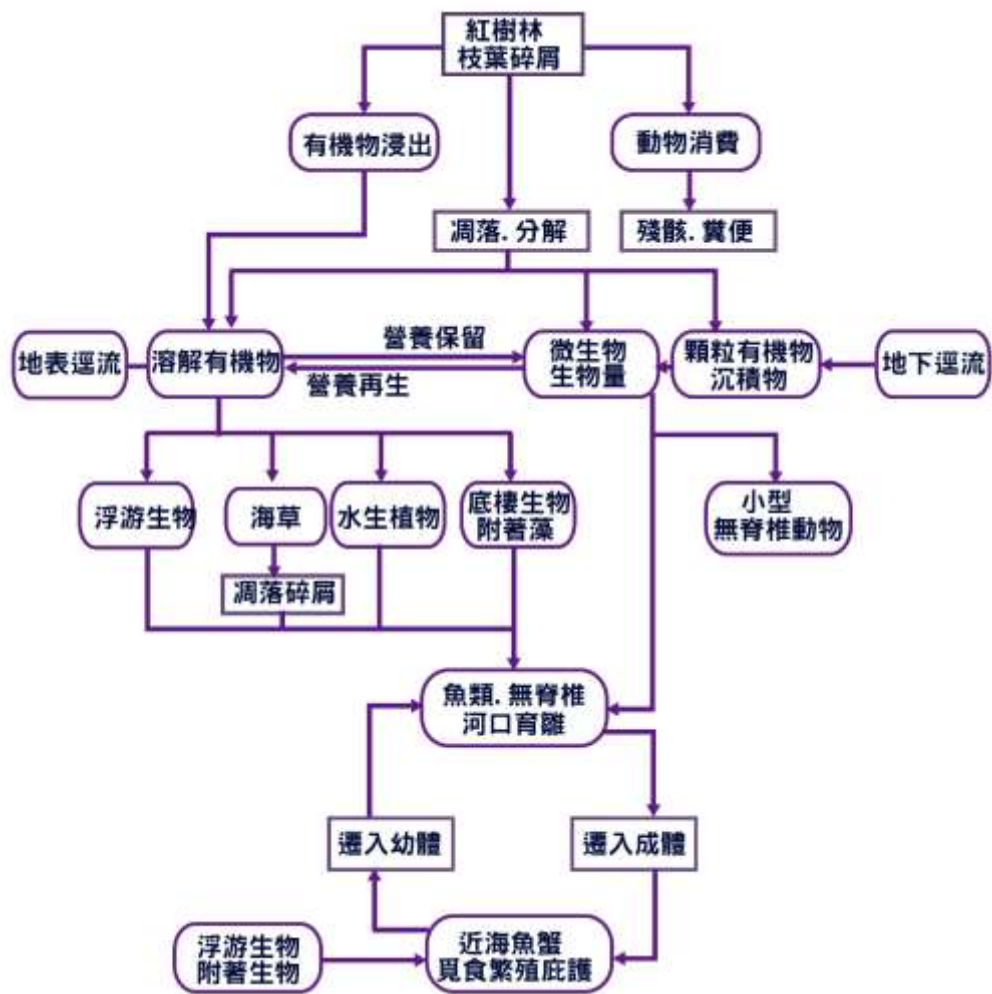


圖 7-1 紅樹生態系統中的一個概念性食物網。這個食物網可能在高度局部化，與其他生境之間沒有強烈的聯繫。食物網的基礎是枯萎植物、微生物、藻類和海草。

第八章 結論

紅樹林生態系統越來越受到關注，但我們仍然缺乏關於其結構和功能的基本資訊。我們對紅樹的繁殖生物學仍然瞭解不足，紅樹演化也知之甚少。我們對紅樹環境中的能量流動和食物網動態，以及紅樹如何與其他生態系統相連，仍然知之甚少。我們迫切需要更好地瞭解環境變化和污染對紅樹植物和動物的影響。高度依賴紅樹林的動物需要進一步研究，特別是關於幼生供應和招募方面。這樣的生態生物學研究可以與紅樹林和相關的漁業資源管理相結合（例如 Bacon 和 Alleng, 1992；Hudson 和 Lester, 1994；Fouda 和 Al-Muharrami, 1995）。

紅樹林生態系統受到嚴重威脅，主要是由於影響棲息地的人類活動（Pons 和 Fiselier, 1991；Fouda 和 Al-Muharrami, 1995；Farnsworth 和 Ellison, 1997a；圖 20）。多年來，紅樹林的價值一直未被認可（Farnsworth, 1998a），並且這些森林正在世界各地消失。損害的全部程度尚不完全清楚，但技術進步（例如航空多光譜傳感器和衛星圖像）使研究人員能夠對紅樹林棲息地進行地圖繪製和監測（Ibrahim 和 Hashim；1990；Gang 和 Agatsiva, 1992；Lin 等, 1994；Aschbacher 等, 1995；Wei 等, 1995；Long 和 Skewes, 1996；Green 等, 1997, 1998；N.F.Y. Tam 等, 1997；Blasco 等, 1998；De Jesus 和 Bina, 1998）。這些研究的結果並不令人鼓舞；紅樹林棲息地在全球繼續萎縮。

即使在已經做出努力減緩破壞的地區，剩餘的森林仍面臨著許多問題。在一些地區，森林的健康和生產力已經顯著下降。在印度的紅樹林生態系統中，67%的紅樹植物，52%的大型藻類，10%的無脊椎動物和 4%的脊椎動物處於瀕危狀態（例如 Ananda Rao 等, 1998）。類似的損失在新加坡的紅樹林中也發生了（Turner 等, 1994），並且可能在世界其他地區也會出現。紅樹林系統需要密切關注，以拯救瀕危物種免於滅絕。造成這些悲慘損失的原因因地而異，但通常與人類活動直接或間接相關。需要進行個別研究以確定最有效的救治措施。在進行恢復植被的退化區域，必須進行持續監測和全面評估，以幫助我們瞭解恢復過程（van Speybroeck, 1992）。這些知識將有助於我們制定有效恢復全球退化紅樹林棲息地的策略。

長期以來，人們已經知道紅樹林能夠保護和穩定海岸線。它們在減少侵蝕、固定沉積物、穩定海岸線和減弱破浪能量方面比混凝土屏障更有效（Pearce, 1996）。我們已經瞭解到它們是重要的海洋物種的關鍵育幼場所。最新的研究正在顯示，紅樹林及其相關動物可以成為有價值的產品來源，如紅茶、蚊蟲殺蟲劑、沒食子酸單寧、微生物肥料、抗病毒藥物、抗腫瘤藥物和紫外線遮擋化合物（Ravi 和 Kathiresan, 1990；Premanathan 等, 1992；Kathiresan 和 Pandian, 1991, 1993；Kathiresan, 1995b；Kathiresan 等,

1995a；Ravikumar，1995；Moorthy 和 Kathiresan，1997b；Bandaranayake，1998；Palaniselvam，1998；Kathiresan，2000）。紅樹林可以成為高價值商業產品和漁業資源的來源，並成為蓬勃發展的生態旅遊業的場所（Thorhaug，1990；Ruitenbeek，1994；Barton，1995）。它們獨特的特點也使它們成為生物多樣性和生態系統功能實驗研究的理想場所（Osborn 和 Polsenberg，1996；Farnsworth，1998b；Field 等，1998）。所有這些都需要對這一資源進行深入瞭解、嚴格管理和保護（Farnsworth 和 Ellison，1997b；Ammour 等，1999；圖 21）。將當地社區納入對寶貴紅樹林資源的保護和智慧利用的教育和保育活動將確保這些獨特的生態系統得以生存和繁榮。

