

福建漳江口红树林区秋茄幼苗生长动态

张宜辉¹, 王文卿¹, 吴秋城², 方柏州², 林 鹏¹

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

2. 福建漳江口红树林国家级自然保护区管理局, 福建云霄 363300)

摘要:通过福建漳江口红树林自然保护区内 8 个样方 24 个小样方人工种植 600 个秋茄胚轴, 在 3a 时间内对秋茄胚轴建立、幼苗生长以及环境因子进行定期观测。研究表明: 林缘空地的秋茄生长状况良好, 白骨壤林内最不利于秋茄幼苗的生长。潮位、盐度、底质土壤理化因子不是造成该样地各样方间秋茄幼苗生长差异的主要原因。动物取食、光照状况以及种间竞争是限制秋茄生长的主要环境因子。秋茄胚轴在长根前易于随潮水漂走, 底质土壤中白骨壤致密的根系抑制了秋茄胚轴的定植, 导致白骨壤林内秋茄幼苗漂走的数量最多。昆虫和螃蟹等动物的取食是导致林内已经固着生长的秋茄幼苗大量死亡的最主要原因, 而林外被取食的幼苗个体极少。此后秋茄幼苗能否继续成长, 主要取决于幼苗所接受到的光照条件。3a 后, 在荫蔽的树冠下, 秋茄幼苗无法存活; 而在林外, 秋茄幼苗已经长成幼树。在林外滩涂上迅速生长的互花米草, 也将影响秋茄幼苗的更新和生长。

关键词:红树林; 秋茄; 生长; 福建(漳江口)**文章编号:** 1000-0933(2006)06-1648-09 **中图分类号:** Q948.1 **文献标识码:** AThe growth of *Kandelia candel* seedlings in mangrove habitats of the Zhangjiang Estuary in Fujian Province, ChinaZHANG Yi-Hui¹, WANG Wen-Qing¹, WU Qiu-Cheng², FANG Bai-Zhou², LIN Peng¹ (1. School of Life Sciences, Xiamen University, Research Center for Wetlands and Ecological Engineering, Xiamen 361005, China; 2. Administrative Bureau of Zhangjiang Estuary Mangrove National Natural Reserve, Fujian, Yunxiao 363300, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1648 ~ 1656.

Abstract: To evaluate the establishment and early growth of the mangrove species *Kandelia candel* in the intertidal zone, and to develop a better understanding of biotic and abiotic factors influencing the regeneration of its seedlings, we conducted a field experiment in Zhangjiang Estuary in Fujian. Different positions along the intertidal gradient were selected from 20 m to 120 m horizontal distance down the shore, including eight sampling sites in the mangrove areas. Equal numbers (75) numbers of mature propagules of *K. candel* were planted in each sampling site. The fates of propagules and growth of seedlings were monitored for 3 years.

The rates of rooting of *K. candel* propagule varied spatially. The lowest rates occurred in sites with an *Avicennia marina*-dominated overstory (69.7%). The rates were higher in sampling sites with a *K. candel*-dominated overstory (90.0%), at the fringe of the mangrove forest (89.3%), and on the bare tidal flat outside the mangrove forest (82.7%). After 1 year, the survival rates of seedlings planted under *A. marina* forest, *K. candel* forest, at the fringe of the mangrove forest, and the bare tidal flat were 13.7%, 54.7%, 76.0%, and 34.7%, respectively. Among the surviving *K. candel* seedlings, those at the fringe of the mangrove forest and on the bare tidal flat had greater height, stem diameter, leaf number, leaf area, and biomass

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30200031); 福建省自然科学基金资助项目(B0410001)**收稿日期:** 2005-02-22; **修订日期:** 2005-11-17**作者简介:** 张宜辉(1975~), 男, 福建省屏南县人, 博士, 讲师, 从事红树林湿地生态学研究. E-mail: zyh@xmu.edu.cn**Foundation item:** The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30200031) and Natural Science Foundation of Fujian Province (No. B0410001)**Received date:** 2005-02-22; **Accepted date:** 2005-11-17**Biography:** ZHANG Yi-Hui, Ph.D., Lecturer, mainly engaged in mangrove wetland ecology. E-mail: zyh@xmu.edu.cn

than did those under the *A. marina* and *K. candel* forests. In general, our experiment demonstrated that establishment and growth of *K. candel* seedlings occurred successfully at the fringe of the mangrove forest but did worst under the *A. marina* forest.

We analyzed the factors which translate *K. candel* seedlings' performance into significant differences in terms of establishment and early growth among sites. The performance of *K. candel* seedlings was not correlated with sediment texture, pH, salinity, organic matter, total N, and total P among the sites. However, interspecies competition, propagule predation by insects and crabs, and the incident light had significant effects on seedling survival and growth.

At the early growth stage, the probability of establishment of *K. candel* propagules planted in the intertidal sediments was influenced by predators and tidal disturbance. Under the *A. marina* forest, the compact root system of *A. marina* prevents *K. candel* propagules from rooting so that the propagules tend to be carried away by tidal currents. Insects and herbivorous crabs can play a considerable role in the predation of mangrove propagules and possibly are a threat to the regeneration of mangroves. We found that rates of insect and crab predation were higher in the intertidal location under intact canopies than at the fringe of the mangrove forest and on the bare tidal flat.

Long-term survival of seedlings and their development into saplings depend on light availability. Analyses showed that correlation between growth parameters of one year old *K. candel* seedlings and light intensity was significant. Shade reduced seedling growth in the field. Only those seedlings at the fringe of the mangrove forest and bare tidal flat established successfully and grew to maturity. These sites afford better growth conditions than the surrounding understory and, as importantly, provide a refuge from predation by insects and crabs.

Our results also indicate that the rapid growth of *Spartina alterniflora* reduces the regeneration of *K. candel*. As a competitive plant to *K. candel* in the mid intertidal zone, *S. alterniflora* may be having a large impact on the mangrove composition of our study forests. It is necessary to search for ways to protect this reserve area of mangrove wetland.

Key words: mangroves; *Kandelia candel*; growth; Fujian (Zhangjiang Estuary)

红树林是热带亚热带海岸潮间带具有重要生态防护功能的植被类型,由于受到海水周期性浸淹,红树植物特化出胎生繁殖的方式来适应潮滩生境^[1]。因此,胎生苗(胚轴)→幼苗→幼树是红树林种群更新和发展的重要阶段^[2]。对红树植物成熟繁殖体从母树上掉落后幼苗生长阶段的研究,有助于了解成年红树植物种群生长分布的特征^[3]。

潮间带红树植物幼苗的生长受到多种因素(生物、非生物因素)的影响。已有许多研究从光照状况^[4-7],底质土壤颗粒大小和理化性质^[4,6,8-11],潮汐^[8,12],盐度^[4,7,13],动物取食^[14-17],繁殖体大小^[17-19],繁殖体传播方式^[3,20,21]以及种间竞争^[8,22]等因子对红树植物胚轴或种子的发芽和生长的影响进行分析和探讨。

本研究根据福建漳江口红树林自然保护区滩涂和红树林植被的分布状况,在选定的样地中,从林内到林外光滩插植秋茄(*Kandelia candel*)胎生苗(胚轴),定期调查各样方内秋茄幼苗的存活和生长情况,同时测定不同样方生境的土壤、光照等生态因子。通过上述测定工作,力图从光照、底质土壤理化性质、潮汐、种子或幼苗被捕食以及种间竞争等方面分析影响秋茄幼苗存活和生长的主要因素,从而为当地红树林的恢复和红树林造林工作提供科学依据。

1 样地概况与研究方法

1.1 样地概况

样地位于福建云霄县漳江口国家级红树林自然保护区(23°55'N,117°26'E)。属亚热带海洋性季风气候,气候温暖湿润,光、热、水资源丰富。根据1960~1999年的气候资料统计,年均气温21.2℃,最高月均温28.9℃(8月份),最低月均温13.5℃(1月份);年平均降雨量为1714.5 mm,降雨量主要集中在4~9月份。保护区近岸表层海水温度随季节变化较大,2月份水温较低,8月份水温较高,变化范围在14.9~25.6℃;受降雨、江河径流和潮汐的影响,海水盐度在12~26之间变化;该海域潮汐属不正规半日潮,最大潮差4.67 m,最小潮差0.43 m,平均潮差2.32 m,最高潮位2.80 m,最低潮位-2.00 m,平均海平面0.46 m(以黄海平均海平面

为潮位高程基准面),平均涨潮历时 397 min,平均落潮历时 315 min^[23]。

通过对整个保护区的踏勘,所选定的样地位于云霄县东厦镇竹塔村附近,红树林带宽 105 m,林下滩涂较为平整。并且该样地离码头以及潮沟较远,受人为干扰破坏较少。从堤岸开始,垂直离岸 0~20 m 之间为白骨壤林,处于一个凹地中,地势较低;20~40 m 处为秋茄纯林,地势最高;40~100 m 之间为白骨壤林,105~120 m 之间为互花米草盐沼,在白骨壤林缘外侧和互花米草盐沼之间 5~10 m 宽的交界处,有秋茄和桐花树混生,树高在 1.0~2.0 m 之间,林下较多裸露的空地。离岸 120 m 外的滩涂为泥蚶、缢蛏养殖区。在样地布设 3 条高程水准测量横断面,测量距离从岸边人工堤岸开始到离岸 120 m 处的红树林带前缘,平均 10 m 为一个测点。退潮时,携带标志杆和已装好水的透明塑料软管,根据连通器原理进行测量,得到离岸 0~120 m 之间样地滩涂的相对垂直高程(图 1)。其中,离岸 120 m 处红树林生长带前缘高程为 1.03 m(以黄海平均海平面为潮位基准面),在平均海平面稍上,每天 2 次的涨潮均能淹及样地土壤。

根据《中国植被》^[24]的划分方法,该样地内有红树林和滨海盐沼两个植被类型。其中红树林植被类型中有秋茄林(Form. *Kandelia candel*)和白骨壤林(Form. *Avicennia marina*)两个群系,滨海盐沼为天然互花米草盐沼群系(Form. *Spartina alterniflora*)。

(1)秋茄林 外貌整齐,青绿色或深绿色,结构简单,郁闭度在 80%左右。纯林,偶有桐花树(*Aegiceras corniculatum*)混生,树高 3~6 m,平均高 4.5 m,平均胸径 5.7 cm,密度为 30 株/100 m²。

(2)白骨壤林 外貌整齐,灰绿色,结构简单,郁闭度在 70%左右。纯林,偶有秋茄、桐花树混生,呈丛生状萌生林,高度 1.5~3.0 m,平均高 2.4 m,平均基径 14.0 cm,密度为 15 丛/100 m²,地面有从表土伸出的指状呼吸根,(472±63)条/m²。

(3)互花米草盐沼 植被繁茂,外貌整齐,青绿色,结构简单,郁闭度在 80%~90%。以互花米草(*Spartina alterniflora*)为单优势种,高 1.5~2.0 m,周边偶有桐花树和秋茄的幼苗生长。

1.2 研究方法

1.2.1 秋茄胚轴人工插植及其幼苗生长状况调查

根据生产实践经验,采集胚轴最好在胚轴脱落初、中期进行,此时采摘的成熟胚轴粗壮,插至海滩后容易生根固定,不易被浪潮漂走^[25]。漳江口秋茄胚轴采收时间宜安排在 3 月上旬至 5 月上旬。在 2002 年 4 月 11 日,采集该保护区内的秋茄成熟胚轴,挑选发育良好,成熟度接近且重量、长度大小相近的个体,于 4 月 12 日栽培。栽培前秋茄单个胚轴平均鲜重(14.35±2.27) g,长度(22.24±1.66) cm。

根据样地滩涂剖面以及植被分布状况,采取如下种植方案:离岸 0~20 m 之间,地势较低且人为干扰相对较大,离岸 120 m 外的滩涂为泥蚶、缢蛏养殖区,受人为影响非常大,因此仅选择离岸 20~120 m 之间的滩涂进行栽培实验。沿堤岸垂直方向拉一条样线,

表 1 样方具体位置和所处林带

Table 1 Horizontal distance down shore and vegetations of sampling sites

样方序号 Sampling site number	离岸距离 (m) Horizontal distance down shore (m)	所处林带 Vegetation zonation
1	25	秋茄林 <i>Kandelia candel</i> forest
2	40	秋茄林和白骨壤林交界处,秋茄林下 boundary between <i>K. candel</i> and <i>Avicennia marina</i> forest, under <i>K. candel</i> forest
3	55	白骨壤林 <i>A. marina</i> forest
4	70	白骨壤林 <i>A. marina</i> forest
5	85	白骨壤林 <i>A. marina</i> forest
6	95	白骨壤林(林缘内侧 5 m) <i>A. marina</i> forest, 5 m inside the forest fringe
7	105	林缘外侧 Forest fringe
8	120	互花米草盐沼外侧滩涂 Bare tidal flat outside the <i>Spartina alterniflora</i>

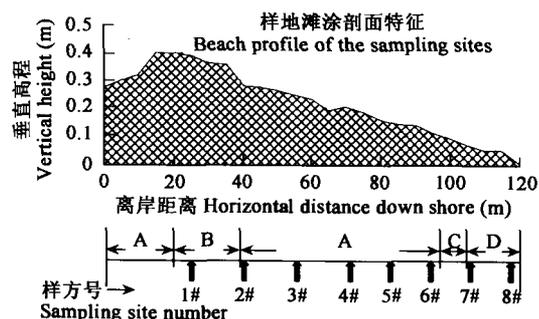


图 1 样地内不同水平离岸距离的滩涂剖面、林带分布及样方位置
Fig. 1 Beach profile, vegetation zonation and sampling sites location horizontal distance down shore at Zhuta of Yunxiao, Fujian
A:白骨壤林 *Avicennia marina* forest; B:秋茄林 *Kandelia candel* forest; C:林缘 Fringe; D:互花米草 *Spartina alterniflora*

从秋茄林内开始(离岸 25 m 处),沿样线每隔 10~15 m 为 1 个栽培样方,每个样方中选定 3 个 $1 \times 1 \text{ m}^2$ 小样方(重复),小样方之间相隔 5 m,离岸距离相同。每个小样方插植 25 个秋茄成熟胚轴,株距 $0.2 \text{ m} \times 0.2 \text{ m}$ 。总计 8 个样方,24 个小样方,插植 600 个胚轴。各样方具体位置以及所处林带见图 1 和表 1。

从 2002 年 4 月到 2003 年 4 月,定期(2 月/次)调查各样方内固着、漂走、外来这 3 种不同类型秋茄幼苗的数量,其中固着生长包括定居成活和死亡两类,死亡的幼苗进一步分为损伤性和非损伤性两种情况。同时观测定居成活幼苗的生长状况(3 株/小样方),记录幼苗的主茎节数、分枝数、叶片数,量取茎高(胚轴顶端到顶芽之间的长度,不包括胚轴)和基径(第 1 节中部)。

2003 年 4 月,随机挖取 1 年龄的秋茄幼苗(2~3 株/小样方),记录各株幼苗的主茎节数、分枝数、叶片数,剪纸衡重法测定叶面积。量取茎高、基径。烘干法(105°C , 24 h)测定幼苗各部分的生物量。并在 2004 年和 2005 年跟踪调查各样方中幼苗的生长状况。

1.2.2 林下各样方生态因子的测定 光照强度采用上海市嘉定学联仪表厂生产的数字式照度计,每 2 个月测定 1 次各个小样方的光照强度,测定高度为离地面 0.5~0.8 m。以互花米草盐沼外侧光滩测定的光照强度为 100% 相对光照强度,林内各样方的相对光照强度按以下公式计算:

$$\text{样方相对光照强度} = \text{林内光照强度} / \text{林外滩涂光照强度} \times 100\%$$

从 2002 年 4 月到 2003 年 4 月,每 3 个月采集各个小样方的表层土壤(0~20 cm),带回室内自然风干、研细、拣去根系,过 35 号筛,贮存备用。土壤质地,有机质, N、P 含量, pH 值等理化性质的测定参照《土壤农业化学分析方法》^[26]。

1.3 数据分析

采用 SPSS 软件对各样方间的生态因子、幼苗生长参数进行方差分析,并对生态因子、秋茄幼苗更新数量和幼苗生长参数之间进行相关分析。

2 结果

2.1 样方生态因子

各样方的生态因子见表 2。

秋茄林的郁闭度高于白骨壤林,因此秋茄林下(样方 1)的相对光照强度最小,仅为 7.15%;而从秋茄林和白骨壤林交界处到白骨壤林林缘(样方 2~6)的相对光照强度在 14.15%~16.01% 之间,较为一致。林缘外侧空地的光照程度受树冠影响小,其相对光照强度为 83.77%。

各样方底质土壤均为粉粘土;土壤有机质含量和全氮量均以林外(样方 7、8)相对较低,全磷含量差别不大;土壤盐度在 13.86~21.79 之间,以秋茄林下最高;土壤 pH 值在 6.51~6.60 之间,较为一致。

表 2 各样方的生态因子

Table 2 Ecological factors in sampling sites

样方序号 Sampling site number	相对光照强度(%) Relative light intensity	土壤主要理化性质 Edaphic physical and chemical characters					
		土壤质地 Soil texture	有机质(%) Organic matter	全氮量(%) Total N	全磷量(%) Total P	盐度(‰) Salinity	pH
1	7.15a ± 2.21	粉粘土 Silty clay	3.34b ± 0.33	0.33b ± 0.06	0.04a ± 0.01	21.79b ± 1.35	6.55a ± 0.08
2	14.15a ± 2.80	粉粘土 Silty clay	3.80c ± 0.25	0.33b ± 0.08	0.04a ± 0.01	19.40b ± 2.94	6.60a ± 0.09
3	16.01a ± 3.54	粉粘土 Silty clay	3.94c ± 0.14	0.34b ± 0.03	0.03a ± 0.01	18.62 ab ± 0.33	6.53a ± 0.14
4	14.51a ± 3.98	粉粘土 Silty clay	3.61c ± 0.18	0.32b ± 0.08	0.03a ± 0.01	16.68 ab ± 2.25	6.54a ± 0.04
5	14.25a ± 3.30	粉粘土 Silty clay	3.41b ± 0.35	0.32b ± 0.06	0.03a ± 0.01	15.97 ab ± 1.45	6.55a ± 0.08
6	15.68a ± 4.11	粉粘土 Silty clay	3.16 ab ± 0.33	0.33b ± 0.08	0.03a ± 0.01	16.59 ab ± 1.96	6.51a ± 0.07
7	83.77b ± 11.27	粉粘土 Silty clay	2.74a ± 0.16	0.27 ab ± 0.05	0.03a ± 0.01	13.86a ± 2.26	6.57a ± 0.04
8	100.00c ± 0.00	粉粘土 Silty clay	2.45a ± 0.07	0.20a ± 0.02	0.03a ± 0.01	15.12a ± 1.04	6.60a ± 0.05

同一列数据的不同字母表示多重检验结果差异显著, $p < 0.05$ Mean values in the same column having the different letters are significantly different at $p < 0.05$ level

此外,从样方 1 到样方 8,滩涂垂直高程依次下降,高程差为 0.39 m(图 1)。经实测,在样方 1~8 之间,平

均涨潮历时 41 min, 平均落潮历时 32 min。

2.2 各样方中插植秋茄幼苗的命运

表 3 为栽培 1a 过程中, 每 2 个月观测, 总计 6 次调查数据的统计结果。

表 3 栽培 1 年内各样方中不同类型秋茄幼苗的数量统计

Table 3 Statistic of different types of *Kandelia candel* seedlings in sampling sites in 1 year. The values were the means of 3 replicates

项目 Item	样方序号 Sampling site number	幼苗类型 Seedling's type						
		固着* Settled	漂走* Carried away by tidal current	定居成活 Survival	死亡 Death	非损伤性死亡 Undamaged -death	损伤性死亡 Damaged -death	外来* Newly recruited naturally
个数 Number	1	22.0 ± 1.7	3.0 ± 1.7	12.3 ± 0.6	9.7 ± 1.2	6.0 ± 1.0	3.7 ± 0.6	5.3 ± 0.6
	2	23.0 ± 0.0	2.0 ± 0.0	15.0 ± 2.6	8.0 ± 2.6	3.3 ± 1.2	4.7 ± 1.5	6.7 ± 1.5
	3	20.0 ± 1.7	5.0 ± 1.7	3.0 ± 0.0	17.0 ± 1.7	2.7 ± 0.6	14.3 ± 1.5	0.7 ± 0.6
	4	16.7 ± 0.6	8.3 ± 0.6	3.3 ± 0.6	13.3 ± 0.6	1.0 ± 1.0	12.3 ± 1.2	0.3 ± 0.6
	5	16.3 ± 2.9	8.7 ± 2.9	2.0 ± 2.0	14.3 ± 1.5	2.3 ± 0.6	12.0 ± 2.0	0.0 ± 0.0
	6	16.7 ± 2.5	8.3 ± 2.5	5.3 ± 0.6	11.3 ± 3.1	1.3 ± 0.6	10.0 ± 3.6	0.0 ± 0.0
	7	22.3 ± 0.6	2.7 ± 0.6	19.0 ± 1.7	3.3 ± 1.5	1.3 ± 1.5	2.0 ± 0.0	3.3 ± 1.2
	8	18.7 ± 4.2	6.3 ± 4.2	6.7 ± 11.5	12.0 ± 11.1	12.0 ± 11.1	0.0 ± 0.0	2.3 ± 1.2
占栽培总体的百分比 (%) Percentage of the total seedlings planted in each sampling site	1	88.0 ± 6.9	12.0 ± 6.9	49.3 ± 2.3	38.7 ± 4.6	24.0 ± 4.0	14.7 ± 2.3	
	2	92.0 ± 0.0	8.0 ± 0.0	60.0 ± 10.6	32.0 ± 10.6	13.3 ± 4.6	18.7 ± 6.1	
	3	80.0 ± 6.9	20.0 ± 6.9	12.0 ± 0.0	68.0 ± 6.9	10.7 ± 2.3	57.3 ± 6.1	
	4	66.7 ± 2.3	33.3 ± 2.3	13.3 ± 2.3	53.3 ± 2.3	4.0 ± 4.0	49.3 ± 4.6	
	5	65.3 ± 11.5	34.7 ± 11.5	8.0 ± 8.0	57.3 ± 6.1	9.3 ± 2.3	48.0 ± 8.0	
	6	66.7 ± 10.1	33.3 ± 10.1	21.3 ± 2.3	45.3 ± 12.2	5.3 ± 2.3	40.0 ± 14.4	
	7	89.3 ± 2.3	10.7 ± 2.3	76.0 ± 6.9	13.3 ± 6.1	5.3 ± 6.1	8.0 ± 0.0	
	8	82.7 ± 4.6	17.3 ± 4.6	34.7 ± 41.1	48.0 ± 44.5	48.0 ± 44.5	0.0 ± 0.0	

* 2002 年 6 月测定数据 Data were obtained in June of 2002

2.2.1 固着、漂走和外来的秋茄幼苗 人工插植的秋茄胚轴在较短的时间内完成生根固着生长或随水漂走这一过程, 在 2002 年 6 月份进行第一次调查测定之后, 未再观察到有胚轴漂走。不同样方内秋茄幼苗固着生长的数目不同: 样方 1、2 漂走的胚轴个体最少, 仅占栽培总体的 12.0% 和 8.0%, 相应固着个体最多; 在样方 3~6 中, 胚轴漂走的个体最多, 分别占栽培总体的 20.0%、33.3%、34.7% 和 33.3%; 样方 7、8 内漂走的胚轴数目也较少, 占栽培总体的 10.7% 和 17.3%。

每年 3~5 月份为漳江口秋茄胚轴大量掉落的时期, 因此在第一次调查测定中可以观察到各样方中出现外来并固着生长的当年生秋茄幼苗。不同样方中外来秋茄幼苗的数目也不同: 样方 1、2 处于秋茄林下, 外来幼苗数目为各样方中最多, 分别为 5.3 株/m² 和 6.7 株/m²; 在样方 3~6 中, 基本无外来个体; 样方 7 和样方 8 中也有外来的幼苗, 分别为 3.3 株/m² 和 2.3 株/m²。

2.2.2 秋茄幼苗固着后存活动态 对于那些已经成功固着生长的秋茄幼苗, 部分幼苗在随后的生长过程中, 受不同因素的影响而死亡。根据观测, 死亡的个体可分为损伤性和非损伤性死亡两种类型, 前者指秋茄幼苗的枝叶或胚轴被动物取食后而死亡, 实验中未发现潮水、大型漂浮物体对样方内幼苗产生的机械损害; 后者指秋茄幼苗出现萎蔫、枯死, 但幼苗的枝叶或胚轴上未发现有噬咬或机械损伤的痕迹。另有部分幼苗枝条被咬后, 仍可以从胚轴顶端长出新的枝条, 视为定居成活的个体。

栽培 1 年内, 不同样方中秋茄幼苗死亡的个体数不同(表 3): 在样方 1、2 中, 有 1/3 的幼苗死亡; 在样方 3~6 中, 死亡的个体数最多, 为栽培总体的 45.3%~68.0%; 样方 7 幼苗的死亡个体数最少, 仅为栽培总体的 13.3%; 而样方 8 幼苗死亡的个体数达到栽培总体的 48.0%, 主要是由于互花米草生长扩张, 导致其中两个小样方的幼苗被覆盖而死亡。

各样方中秋茄幼苗的死亡类型也不同: 样方 1 的幼苗以非损伤性死亡为主, 占死亡总体的 62.0%; 到样方 2, 损伤性死亡类型的幼苗占死亡总体的百分比为 58.5%, 超过了非损伤性死亡的个体数; 在样方 3~6 中, 损

伤性死亡的个体均占死亡总体的绝大部分,为 83.4%~92.5%;样方 7 中,损伤性死亡的个体相对较多,但从死亡的个体数来看,两种死亡类型幼苗的个体数仅分别为 1.3 株和 2.0 株,远小于其它样方的死亡个体数;样方 8 全部为非损伤性死亡类型的幼苗,其原因是受样方边上的互花米草的覆盖致死。

此后,到 2004 年 4 月,除样方 1、2、7 中仍有秋茄幼苗存活外(2a 成活率依次为 18.7%、23.2% 和 71.9%),样方 3~6 和样方 8 中秋茄幼苗全部死亡。其中,随着互花米草的进一步扩张,最后 1 个小样方的幼苗也被覆盖致死。而到 2005 年,既栽培 3a 后,仅样方 7 中有秋茄幼苗进一步长成幼树(3a 成活率为 68.2%),样方 1、2 中秋茄幼苗也全部死亡。

2.3 定居成活秋茄幼苗的生长

各样方 1 年龄秋茄幼苗的生长参数见表 4。各项生长参数均以在林外两个样方最大。而在林内 6 个样方中,秋茄纯林下的幼苗的生长好于白骨壤林。根据上述生长参数并结合历次调查的结果,可以得出:定居成活的秋茄幼苗的总体生长状况为林缘空地和林外滩涂最好,秋茄林内次之,白骨壤林内最差。

此外,相关分析表明,各样方中 1 年龄秋茄幼苗的各项生长参数和相对光照强度之间均呈极显著正相关关系(表 5)。表明光照水平影响秋茄幼苗的光合生产,并进而对秋茄幼苗的根、茎、叶的形态生长和生物量均有影响。

表 4 各样方 1 年龄秋茄幼苗生长参数比较

Table 4 Comparison of some growth parameters of one year old *Kandelia candel* seedlings among sampling sites

项目 Item	样方序号 Sampling site number							
	1	2	3	4	5	6	7	8
茎高 Shoot height (cm)	30.2b ± 2.7	29.7b ± 2.8	20.5a ± 2.2	22.9a ± 1.5	26.2 ± 2.7 ab	24.4ab ± 1.9	52.7c ± 3.6	55.5c ± 4.5
基径 Stem diameter (cm)	0.48b ± 0.04	0.44a ± 0.01	0.45a ± 0.02	0.42a ± 0.02	0.44a ± 0.03	0.44a ± 0.01	0.91c ± 0.01	0.87c ± 0.04
每株叶片数 Number of leaves per plant	5.6b ± 0.2	5.3b ± 0.3	4.0a ± 0.0	4.0a ± 0.0	4.0a ± 0.0	4.0a ± 0.0	41.1c ± 7.0	38.4c ± 6.5
每株叶面积 Leaf area per plant (cm ²)	136.0b ± 9.8	81.8ab ± 15.5	26.6a ± 6.8	27.2a ± 8.3	35.2a ± 6.5	55.1ab ± 11.2	590.9c ± 33.2	534.9c ± 27.9
每株枝条干重 Shoot dry weight per plant (g)	0.95b ± 0.13	0.90b ± 0.11	0.54a ± 0.10	0.54a ± 0.12	0.67a ± 0.11	0.71a ± 0.12	6.97c ± 0.79	6.04c ± 0.56
每株叶片干重 Leaf dry weight per plant (g)	1.07b ± 0.11	0.81 ab ± 0.07	0.42a ± 0.06	0.48a ± 0.05	0.50a ± 0.05	0.36a ± 0.05	7.74c ± 0.69	6.88c ± 0.57
每株根干重 Root dry weight per plant (g)	2.15b ± 0.29	1.98b ± 0.45	1.55a ± 0.26	1.57a ± 0.31	1.40a ± 0.38	1.71 ab ± 0.25	12.88c ± 1.51	11.20c ± 1.05

同一行数据的不同字母表示多重检验结果差异显著, $p < 0.05$ Mean values in the same row having the different letters are significantly different at $p < 0.05$ level; The values were the means of 6~9 seedlings

表 5 各样方 1 年龄秋茄幼苗生长参数与相对光照强度的相关系数

Table 5 Correlation coefficients between growth parameter of one year old *Kandelia candel* seedlings and relative light intensity

项目 Item	茎高 Shoot height	基径 Stem diameter	叶片数 Number of leaves	叶面积 Leaf area	枝条干重 Shoot dry weight	叶片干重 Shoot dry weight	根干重 Shoot dry weight
相关系数 Correlation coefficients	0.954**	0.975**	0.981**	0.959**	0.970**	0.971**	0.971**

** $p < 0.01$; * $p < 0.05$

3 讨论

3.1 影响秋茄胚轴早期固着生长的因素

潮间带红树林底质淤泥较为松软,即使是插入淤泥中的胚轴,在涨落潮期间也易于被潮水带走。秋茄胚轴通过迅速长根,获得抵抗潮水冲刷的能力而固着定居^[3]。

对红树植物早期定植生长的研究表明,底质土壤盐度、海水浸淹时间以及潮水流速是影响红树植物幼苗早期根系生长的主要原因。底质土壤盐度过高、滩涂潮位太低导致的海水浸淹时间太长都使得红树植物幼苗萌根时间推迟,根系生长不良,当幼苗受到潮水冲刷时易于被带走^[3,11,21,27,28]。本研究中,秋茄样品的种源—

致,但由于各样方生境不同而影响其萌根,导致了秋茄胚轴固着率差异明显。分析其原因,除互花米草盐沼外侧1个小样方处于小潮沟边上,受潮水冲刷明显而有较多秋茄胚轴漂走外,其它各样方内滩涂较为平整,潮水涨落过程中水流的速度比较一致;此外,红树林对水流的滞缓效应使得林内水流漫溢与排泄流速仅为相应白滩流速的 $1/3 \sim 1/4$ ^[12]。林外潮水的流速高于林内,但林缘空地秋茄胚轴漂走的个体数反而低于白骨壤林,因此可以首先排除滩涂潮位、潮水流速不同对样地内秋茄幼苗固着生长带来的影响。再次,相关分析表明,各样方的相对光照强度和底质土壤理化性质和胚轴的固着率没有相关关系($p > 0.05$),因此排除了光照以及底质土壤差异对秋茄胚轴萌根的影响。

实验中,观测到白骨壤林下从表土伸出的指状呼吸根密度高达 (472 ± 63) 条/ m^2 ,此外在白骨壤林底质土壤中密生白骨壤细根,而秋茄林、林缘空地以及互花米草盐沼外侧滩涂的土壤均未见白骨壤根系分布。调查结果显示在白骨壤林下秋茄胚轴固着率最低,表明白骨壤根系的存在是抑制秋茄胚轴早期根的萌生的关键因素。但其抑制机理有待进一步研究,包括白骨壤的根系是否对秋茄胚轴存在化感作用^[22]以及养分竞争等,这对于了解红树林群落的种类构成,种间相互作用规律有重要意义。

3.2 影响秋茄幼苗存活的因素

已经固着生长的秋茄幼苗在生长过程中,处于高盐、周期性潮水浸淹的逆境中,并遭受昆虫和螃蟹等动物的取食,此外林下幼苗光照强度微弱,因此在栽培3a期间均有不同程度的死亡。本研究中,不同样方土壤理化性质以及潮水浸淹时间和秋茄幼苗的死亡数量没有相关关系($p > 0.05$),表明土壤以及水文因素不是引起秋茄幼苗死亡的直接原因。

而从不同样方内秋茄幼苗的死亡个体数和死亡类型来看,昆虫和螃蟹等动物的取食是导致林内秋茄幼苗大量死亡的最主要原因,并以白骨壤林内最具代表性,其损伤性死亡的个体占死亡总数的 $83.4\% \sim 92.5\%$ 。实验观测和统计结果表明,林内各样方中秋茄幼苗的胚轴上黑色小孔较多,经取样解剖观察,孔内为昆虫将秋茄胚轴髓部蛀空,而林外秋茄胚轴有见黑色小孔,但孔口已愈合,孔内无昆虫。Sousa等^[17]研究发现,在林内遮荫条件下,昆虫生长活动频繁而将幼苗胚轴蛀空,导致幼苗死亡。实验中可以明显看到秋茄幼苗胚轴或顶芽被咬的痕迹,同时观察到螃蟹在幼苗上活动取食,而林外样方被破坏的幼苗个体极少。Minchinton^[11]、Krauss等^[28]的研究表明,螃蟹对红树植物幼苗危害严重,林窗和林内危害不同,林内遮荫条件下红树植物幼苗胚轴和幼枝较幼嫩,易于被取食。这和本研究的结果一致。

光照是影响红树植物更新的主要生态因子,多数红树幼苗随着遮荫的加重,存活率随之下降^[4,5,7]。本实验样地林内相对光照强度仅为林外光滩的 $7.15\% \sim 16.01\%$,其中以秋茄林下最小。研究结果也表明,林内弱光条件对秋茄幼苗的存活有较大影响:在1年栽培期内,林内秋茄幼苗多集中在栽培最初2个月内枯死,其中以秋茄林内枯死的幼苗个体数相对较多;到2004年栽培2a时,白骨壤林下秋茄幼苗全部死亡,秋茄林下秋茄幼苗仅少量存活(2a成活率为 $18.7\% \sim 23.2\%$),并在2005年栽培3a时秋茄林下样方内的秋茄幼苗也全部死亡。此外,在调查中也发现漳江口秋茄大量自然更新的地方是在林窗、林缘空地以及林外光滩上,在荫蔽的树冠下,秋茄无法更新或更新很少,特别是在秋茄林下,2年生和3年生的秋茄幼苗数量急剧下降。红树植物胚轴携带的能量用以供给幼苗成长,潮间带的水淹、盐度、林下弱光等不良环境因子不仅影响幼苗的能量支出,还对其能量的收入造成影响。不同的立地自然条件以及胚轴自身的情况决定了胚轴存活与死亡之间必然存在一个“能量的阈限”,突破了阈限,幼苗才有可能真正在潮间带定植和生长^[29]。在1~2年生长期,由于秋茄幼苗胚轴携带的营养成分仍未耗尽,仍有部分幼苗存活,当秋茄幼苗生长到第3年时,原胚轴的营养物质耗尽,维持幼苗生长的营养成分转由叶片光合作用提供,林下低光照条件下幼苗光合生产能力低下,导致幼苗死亡。此外,在林内弱光条件下,幼苗长势比林外差,并且昆虫以及螃蟹等动物活动更加频繁,进一步促进了秋茄幼苗的死亡。

3.3 影响秋茄幼苗生长的因素

红树幼苗在潮间带滩涂上受到诸如盐、水淹、遮荫、生物干扰等不利因素的胁迫。高盐度、过长的淹水时

间对红树幼苗光合速率、气孔导度、蒸腾速率、生长以及其它生理过程造成抑制^[28-30]。本研究中,样地处于中高潮带,适合秋茄幼苗的生长。从光滩到林内的高程差仅为 0.39 m,且林内滩涂平整,因此从各样方所处的滩涂位置来看,潮水浸淹时间差别不大;从底质土壤的盐度来看,虽然从林内到林外土壤盐度呈下降趋势,但总体上各样方中土壤的盐度范围在 13.86 ~ 21.79 之间,在秋茄幼苗合适的生长盐度范围内^[1,25]。此外,林外秋茄幼苗的生长状况比林内还好,因此,土壤盐度不是影响秋茄幼苗生长的主要因素;对土壤有机质以及 pH 值的分析结果也表明它们和幼苗的生长之间无相关关系($p > 0.05$)。从上述对样地水文及土壤理化因子的分析来看,虽然不同样方的水文和土壤因子存在差别,但不是造成各样方间秋茄幼苗生长差异的主要影响因子。

红树幼苗在林隙及林荫下胚轴的自然分布密度并无太大的区别,但是林隙下的小苗的密度及其生长速度,明显高于林荫^[31]。本研究结果表明,各样方中 1 年龄秋茄幼苗的各项生长参数和相对光照强度之间均呈极显著正相关关系。表明光照水平影响秋茄幼苗的光合生产,并进而对秋茄幼苗的根、茎、叶的形态生长和生物量均有影响。莫竹承^[32]的研究结果表明充足的光照对木榄 (*Bruguiera gymnorhiza*)、红海榄 (*Rhizophora stylosa*) 苗期生长十分重要,解除荫蔽条件可明显促进幼苗生长。Smith^[5]对大红树 (*Rhizophora mangle*)、叶勇^[6]对秋茄 (*K. candel*) 的研究结果也表明红树植物幼苗在林外比在林内生长得更好。

本研究还发现,在林外滩涂上,由于互花米草迅速生长并成团丛状分布,使其存在的滩涂处于完全荫蔽状态,邻近的秋茄幼苗逐渐被埋没,因缺乏光照无法正常生长而全部死亡。红树林和互花米草二者生态位很接近,并且互花米草生命力与竞争力极强,其扩散蔓延的速度远超过红树林的天然扩散和更新。有必要进行红树植物和互花米草之间相关关系的研究并采取合适的措施以保护该红树林自然保护区。

References:

- [1] Lin P. Mangrove Vegetation. Beijing: China Ocean Press, 1984.
- [2] Padilla C, Fortes M D, Duarte C M, et al. Recruitment, mortality and growth of mangrove (*Rhizophora* sp.) seedlings in Ulugan Bay, Palawan, Philippines. *Trees-structure and function*, 2004, 18(5):589 ~ 595.
- [3] Clarke P J, Kerrigan R A, Westphal C J. Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? *Journal of Ecology*, 2001, 89(4):648 ~ 659.
- [4] Clarke P J, Allaway W G. The regeneration niche of grey mangrove (*Avicennia marina*): effects of salinity, light and sediment factors on establishment, growth and survival in the field. *Oecologia*, 1993, 93:548 ~ 556.
- [5] Smith S M, Lee D W. Effects of light quantity and quality on early seedling development in the red mangrove, *Rhizophora mangle* L. *Bulletin of Marine Science*, 1999, 65(3):795 ~ 806.
- [6] Ye Y, Tan F Y, Lu C Y. Effects of soil texture and light on growth and physiology parameters in *Kandelia candel*. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1):42 ~ 49.
- [7] Ball M C. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees-structure and function*, 2002, 16(2-3):126 ~ 139.
- [8] Clarke P J, Myerscough P J. The intertidal distribution of the grey mangrove (*Avicennia marina*) in southeastern Australia: the effect of physical conditions, interspecific competition and predation on propagule establishment and survival. *Australian Journal of Ecology*, 1993, 18:307 ~ 315.
- [9] Mckee K L. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution-reciprocal effects? *Journal of Ecology*, 1993, 81:477 ~ 487.
- [10] Lan F S, Li R T, Chen P, et al. The relationship between mangrove and soils on the beach of Guanxi. *Guihaia*, 1994, 14(1):54 ~ 59.
- [11] Minchinton T E. Canopy and substratum heterogeneity influence recruitment of the mangrove *Avicennia marina*. *Journal of Ecology*, 2001, 89(5):888 ~ 902.
- [12] Zhang Q M, Yu H B, Chen X S, et al. The relationship between mangrove zone on tidal flats and tidal levels. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(3):258 ~ 265.
- [13] Ball M C. Salinity tolerance in the mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina* I. Water use in relation to growth, carbon partitioning and salt balance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15:447 ~ 464.
- [14] Robertson A I, Giddins R, Smith T J III. Seed predation by insects in tropical mangroves forests: extent and effects on seed viability and the growth of seedlings. *Oecologia*, 1990, 83:213 ~ 219.
- [15] Mckee K L. Mangrove species distribution and propagule predation in Belize — an exception to the dominance predation hypothesis. *Biotropica*, 1995, 27:

- 334 ~ 345.
- [16] Farnsworth E J, Ellison A M. Global patterns of pre-dispersal propagule predation in mangrove forests. *Biotropica*, 1997, 29(3):318 ~ 330.
- [17] Sousa W P, Kennedy P G, Mitchell B J. Propagule size and predispersal damage by insects affect establishment and early growth of mangrove seedlings. *Oecologia*, 2003, 135(4):564 ~ 575.
- [18] Rabinowitz D. Mortality and initial propagule size in mangrove seedlings in Panama. *Journal of Ecology*, 1978, 66:45 ~ 51.
- [19] Lin G, Sternberg LDA S L. Variation in propagule mass and its effect on carbon assimilation and seedling growth of red mangrove (*Rhizophora mangle*) in Florida, USA. *Journal of Tropical Ecology*, 1995, 11:109 ~ 119.
- [20] Rabinowitz D. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica*, 1978, 10:47 ~ 57.
- [21] Meckee K L. Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of early growth ability and physico-chemical factors. *Oecologia*, 1995, 101:448 ~ 460.
- [22] Mo Z C, Fan H Q. Allelopathy of *Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia candel*. *Guangxi Sciences*, 2001, 8(1): 61 ~ 62.
- [23] Lin P ed. The Comprehensive Report of Science Investigation on the Natural Reserve of Mangrove Wetland of Zhangjiang Estuary in Fujian. Xiamen: Xiamen University Press. 2001.
- [24] Wu Z Y. Vegetation of China. Beijing: Science Press, 1980.
- [25] Liao B W, Zheng D Z, Zheng S F, et al. A Study on the Afforestation Techniques of *Kandelia candel* Mangrove. *Forest Research*, 1996, 9(6):586 ~ 592.
- [26] Lu R K ed. Analysis Methods of Soil Agricultural Chemistry. Beijing: Chinese Agriculture and Technology Press, 1999.
- [27] Elster C, Perdomo L, Schnetter M L. Impact of ecological factors on the regeneration of mangroves in the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Hydrobiologia*, 1999, (413):35 ~ 46.
- [28] Krauss K W, Allen J A. Factors influencing the regeneration of the mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk. on a tropical Pacific island. *Forest Ecology and Management*, 2003, 176(1-3):49 ~ 60.
- [29] Yan Z Z, Wang W Q, Huang W B. Development of the viviparous hypocotyl of mangrove and its adaption to inter-tidal habitats: A review. *Acta Ecologica sinica*, 2004, 24(10):2317 ~ 2323.
- [30] Clarke P J, Kerrigan R A. Do forest gaps influence the population structure and species composition of mangrove stands in northern Australia? *Biotropica*, 2000, 32(4):642 ~ 652.
- [31] Sherman R E, Fahey T J, Battles J J. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology*, 2000, 88:165 ~ 178.
- [32] Mo Z C, Fan H Q, He B Y. Growth feature of seedlings of two mangroves under mother trees of *Bruguiera gymnorrhiza*. *Guangxi Sciences*, 2001, 8(3):218 ~ 222.

参考文献:

- [1] 林鹏. 红树林. 北京: 海洋出版社, 1984.
- [6] 叶勇, 谭凤仪, 卢昌义. 土壤结构与光照水平对秋茄某些生长和生理参数的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 42 ~ 49.
- [10] 蓝福生, 李瑞棠, 陈平, 等. 广西海滩红树林与土壤的关系. *广西植物*, 1994, 14(1):54 ~ 59.
- [12] 张乔民, 于红兵, 陈欣树, 等. 红树林生长带与潮汐水位关系的研究. *生态学报*, 1997, 17(3): 258 ~ 265.
- [22] 莫竹承, 范航清. 木榄和秋茄的种间化感作用研究. *广西科学*, 2001, 8(1): 61 ~ 62.
- [23] 林鹏著. 福建漳江口红树林湿地自然保护区综合科学考察报告. 厦门: 厦门大学出版社, 2001.
- [24] 吴征溢. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980.
- [25] 廖宝文, 郑德璋, 郑松发, 等. 红树植物秋茄造林技术的研究. *林业科学研究*, 1996, 9(6):586 ~ 592.
- [26] 鲁如坤著. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 1999.
- [29] 闫中正, 王文卿, 黄伟滨. 红树胎生现象及其对潮间带生境适应性研究进展. *生态学报*, 2004, 24(10):2317 ~ 2323.
- [32] 莫竹承, 范航清, 何斌源. 木榄母树下 2 种红树植物幼苗生长特征研究. *广西科学*, 2001, 8(3):218 ~ 222.