

DOI: 10.5846/stxb202010232706

张晋磊,袁琳,曹浩冰,李阳,赵志远,王宪业,张利权.潮间带盐沼植物种子及实生苗漂浮起动临界剪切应力研究.生态学报,2022,42(5): 1821-1829.

Zhang J L, Yuan L, Cao H B, Li Y, Zhao Z Y, Wang X Y, Zhang L Q. Study on the critical shear stress of floating initiation for the seeds and seedlings of intertidal salt marsh plants. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(5): 1821-1829.

潮间带盐沼植物种子及实生苗漂浮起动临界剪切应力研究

张晋磊¹,袁琳^{1,2,*},曹浩冰¹,李阳¹,赵志远¹,王宪业¹,张利权¹

¹ 华东师范大学,河口海岸学国家重点实验室,崇明生态研究院,上海 200241

² 长江三角洲河口湿地生态系统教育部/上海市野外科学观测研究站,上海 202162

摘要:盐沼是分布在海陆过渡区域,以大型草本植物为优势种的潮间带生态系统。在潮间带生态系统中,盐沼植物的种子和实生苗在潮流作用下的漂浮起动是盐沼植物自然扩散的重要前提,决定了盐沼植物能否实现有效扩散和长距离传播。然而,目前缺乏有关盐沼植物繁殖体在复杂潮滩环境下漂浮起动扩散过程的定量研究。以长江口典型盐沼先锋物种海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)为研究对象,应用 U-GEMS 微观侵蚀系统,测定了在不同沉积物底质条件下,海三棱藨草种子及不同萌发阶段实生苗漂浮起动时的临界剪切应力,定量分析不同萌发阶段和沉积物底质对海三棱藨草种子和实生苗漂浮起动的影响。研究结果表明:(1)不同种子萌发阶段和沉积物底质对海三棱藨草种子和实生苗漂浮起动的临界剪切应力均有极显著影响($P<0.01$);(2)随着萌发阶段的进展,海三棱藨草实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力逐渐减小,因而随潮流漂浮起动进而扩散的机会也相应增大;(3)相比于淤泥质潮滩底质,海三棱藨草种子和实生苗在粉砂质潮滩更易于漂浮起动。研究结果丰富了盐沼植物在潮间带自然扩散过程和机理的研究,也为今后长江口及其他区域开展高效、低成本、以种子为修复材料的大规模盐沼修复提供了科学依据。

关键词:盐沼;种子与实生苗;漂浮起动;临界剪切应力;萌发阶段;沉积物底质;海三棱藨草

Study on the critical shear stress of floating initiation for the seeds and seedlings of intertidal salt marsh plants

ZHANG Jinlei¹, YUAN Lin^{1,2,*}, CAO Haobing¹, LI Yang¹, ZHAO Zhiyuan¹, WANG Xianye¹, ZHANG Liqun¹

¹ State Key Laboratory of Estuarine and Coastal Research, Institute of Eco-Chongming, East China Normal University, Shanghai 200241, China

² Yangtze Delta Estuarine Wetland Ecosystem Observation and Research Station (Ministry of Education & Shanghai Science and Technology Committee), Shanghai 202162, China

Abstract: Salt marshes are the transition zones of land and ocean which are intertidal ecosystem dominated by large herbaceous plants. The floating initiation of salt marsh seeds and seedlings under the tidal current is an important prerequisite for the natural dispersal of saltmarsh plants in the intertidal ecosystem, which determines whether saltmarsh plants can disperse effectively over long distance. Unfortunately, there are few quantitative studies on the floating initiation and diffusion of salt marsh propagules in the complex tidal flat environment. Here, we focused a typical saltmarsh pioneer species *Scirpus mariqueter* in the Yangtze estuary, aiming to explore the critical shear stress of floating initiation for *S. mariqueter* seeds and seedlings at the different germination stages and on the different sediment substrates. The critical

基金项目:国家自然科学基金(41876093);上海市科委项目(19230711900,20dz1204701);交通运输行业重点科技项目(2019-MS5-106)

收稿日期:2020-10-23; **网络出版日期:**2021-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lyuan@sklec.ecnu.edu.cn

shear stress of floating initiation for *S. mariqueter* seeds and seedlings under experimental gradients were measured by U-GEMS micro erosion system, and the effects of different germination stages and sediment substrates on the floating initiation of *S. mariqueter* seeds and seedlings were quantitatively analyzed. The results showed that: (1) the germination stages and sediment substrates had significant effects on the critical shear stress of floating initiation for *S. mariqueter* seeds and seedlings ($P < 0.01$); (2) the critical shear stress of floating initiation for *S. mariqueter* seedlings decreased gradually with the increase of germination stage, and the chance of dispersal with tidal current increased accordingly; (3) compared with the sediment substrate of muddy tidal flat, the seeds and seedling of *S. mariqueter* were easier to float in the silty tidal flat. This study enhances the understanding of the process and mechanism of saltmarsh natural dispersal, and provides a scientific basis for efficient low-cost and large-scale saltmarsh restoration in the Yangtze estuary and other regions using seeds as restoration materials, which has important theoretical significance and practical application prospects.

Key Words: salt marsh; seeds and seedlings; floating initiation; critical shear stress; germination stage; sediment substrate; *Scirpus mariqueter*

盐沼是分布在海陆过渡区域,以大型草本植物为优势种的潮间带生态系统^[1],具有海岸带防护、提供初级生产、净化水质、提供生物栖息地、固碳等重要功能^[2-4]。盐沼植物繁殖体的漂浮起动、随潮流扩散和定居,是潮间带盐沼系统从光滩状态转变到植被覆盖状态的重要前提^[5]。其中,盐沼植物种子和实生苗从最初在滩面的静止状态转化为可扩散运动状态的漂浮起动过程,是盐沼植物自然扩散过程的重要前提,决定了能否实现有效扩散和长距离传播^[6-7]。研究表明,盐沼植物繁殖体的漂浮起动过程主要是由潮流和波浪共同作用的底床剪切应力决定^[8-9]。有性繁殖体在沉积物表面类似推移质一样,当底床处的剪切应力超过某个临界阈值时,种子或实生苗就会漂浮起动,进而随潮流扩散,该临界阈值就被称为临界剪切应力^[10]。目前,有关盐沼植物繁殖体漂浮起动的临界剪切应力相关研究主要以定性描述,或是通过公式间接计算量化为主。例如, Ning 等^[11]在黄河口潮滩的野外控制实验结果仅定性地指出较强的底床剪切应力会使互花米草(*Spartina alterniflora*)实生苗移动机会增加; Ruiz-Montoya 等^[12]在单向流水槽中监测海草种子起动时的水平和垂向的临界流速,通过公式计算出种子起动时的临界剪切应力。此外,已有的盐沼植物繁殖体漂浮起动研究主要是围绕种子或实生苗的某一特定阶段展开的^[13-14],对种子过渡到不同萌发阶段实生苗的漂浮起动临界剪切应力尚未开展深入研究。

潮间带沉积物底质作为种子或实生苗漂浮起动前的滞留场所,其组成及粗糙度也会影响剪切应力的作用效果^[15]。Koch 等^[16]选用了 4 种不同粒径大小的砂质沉积物作为基底,研究沉积物类型对海草种子和实生苗的漂浮起动影响,发现在细颗粒砂质沉积物表面上海草有性繁殖体更容易漂浮起动。生长有盐沼的潮间带有多种底质情况,例如粉砂质、淤泥质等,但对于不同底质条件下,盐沼植物有性繁殖体漂浮起动临界剪切应力研究尚不深入。因此,定量研究潮间带不同底质条件下,盐沼植物不同萌发阶段繁殖体的漂浮起动临界剪切应力,对于进一步了解潮间带盐沼植物自然扩散关键过程和机制具有重要的意义。

海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)是莎草科(Cyperaceae)藨草属(*Scirpus*)的多年生草本植物,主要生长在长江口、杭州湾等地潮间带盐沼前沿区域^[17],在维持长江口盐沼生态系统结构和功能方面扮演着极其重要的角色,具有包括提供鸟类栖息地、消浪缓流和促淤固沙等重要生态功能^[18-19]。海三棱藨草群落自然扩增主要通过以种子和实生苗为主的有性繁殖和地下球茎分蘖为主的无性繁殖两种繁殖方式实现,其中通过种子及实生苗的传播是其实现长距离扩散分布的主要方式^[20-21]。然而近年来,受外来物种互花米草入侵、流域来沙减少、海平面升高等影响^[22-23],长江口海三棱藨草群落面积迅速下降。以崇明东滩为例,从 1985 年到 2013 年,海三棱藨草群落面积减少了近八成^[24],亟需进行生态修复。研究海三棱藨草群落自然扩散过程和机理,有助于更加科学地修复和保护该重要盐沼植物。

本研究以长江口典型盐沼植物海三棱藨草(*S. mariqueter*)为例,通过 U-GEMS 微观侵蚀系统(U-Gust

Erosion Microcosm System), 定量测定在两种不同沉积物底质条件下, 海三棱藨草种子及不同萌发阶段实生苗漂浮起动临界剪切应力, 比较不同萌发阶段和沉积物底质对海三棱藨草种子和实生苗漂浮起动的影响, 以期阐明潮间带盐沼植物有性繁殖体在不同萌发阶段、不同潮滩底质的漂浮起动条件和过程, 为盐沼植被生态恢复及保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2019 年 11 月, 在崇明东滩鸟类国家级自然保护区 ($31^{\circ}25'—31^{\circ}38'N$, $121^{\circ}50'—122^{\circ}05'E$) 内海三棱藨草群落生境中采集足量成熟的海三棱藨草种子。将种子和湿润细沙以 1:2 的体积比均匀搅拌混合后, 放置于实验室 $4^{\circ}C$ 的人工气候箱内进行沙藏春化处理。2020 年 6 月, 将春化处理后的种子放置在培养皿中萌发, 保持白天 $30^{\circ}C$ (光合有效辐射为 $550 \mu mol m^{-2} s^{-1}$)、夜晚 $25^{\circ}C$ 的环境进行萌发。待种子露白后, 选取大小一致的实生苗放入填满沉积物高度为 6 cm 的育苗袋表面, 同样放置在白天 $30^{\circ}C$ (光合有效辐射为 $550 \mu mol m^{-2} s^{-1}$)、夜晚 $25^{\circ}C$ 的人工气候箱进行培育, 获得不同萌发阶段的实生苗。根据萌发天数和实生苗形态特征, 将种子和实生苗分为 7 个生长阶段 (图 1), 阶段 1 为春化后未萌发的种子; 阶段 2 为种子萌发露白, 实生苗芽长小于 0.5 cm; 阶段 3 的实生苗芽长 1.1 cm 左右; 阶段 4 的实生苗开始出根, 实生苗芽长 1.8 cm 左右, 根长 0.7 cm 左右; 阶段 5 的实生苗芽长 2.7 cm 左右, 根长 2.6 cm 左右; 阶段 6 的实生苗芽长 3.3 cm 左右, 根长 2.9 cm 左右; 阶段 7 的实生苗芽长 4.5 cm 左右, 根长 3.3 cm 左右。

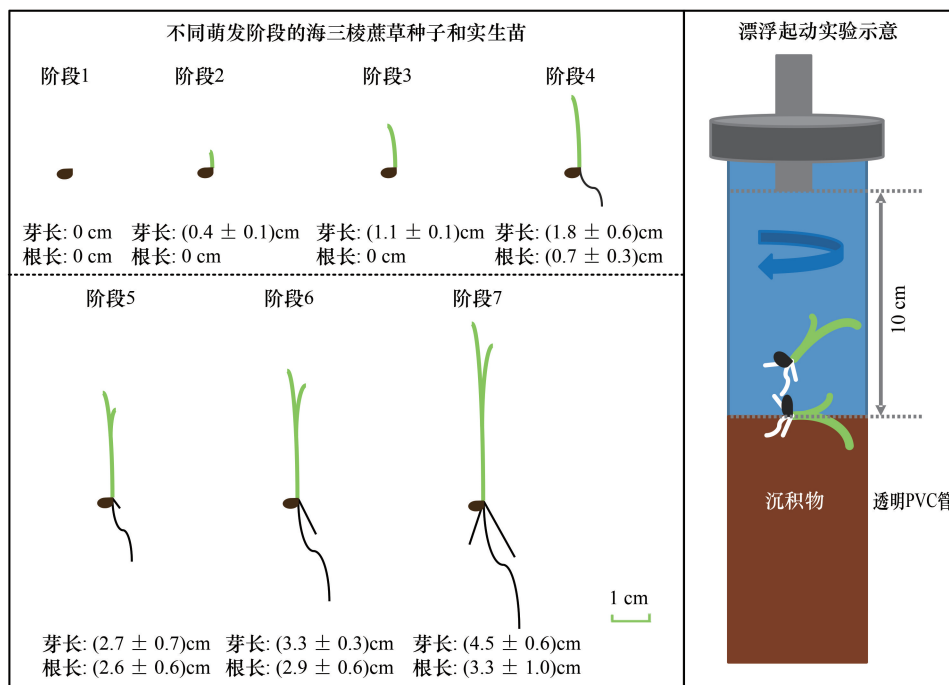


图 1 不同萌发阶段的海三棱藨草种子和实生苗和漂浮起动实验示意图

Fig.1 The seeds and seedlings of *S. mariqueter* at different germination stages and design of floating initiation experiment

崇明东滩潮间带南北沉积物底质存在明显差异, 北部潮滩沉积物主要以淤泥质为主, 南部潮滩沉积物主要以粉砂质为主^[25]。为研究不同潮滩底质对海三棱藨草种子和实生苗漂浮起动的影响, 2020 年 6 月分别在崇明东滩北部 ($31^{\circ}34'32.4"N$, $121^{\circ}55'30.1"E$) 和南部 ($31^{\circ}27'49.2"N$, $121^{\circ}56'40.4"E$) 潮滩海三棱藨草分布区, 利用 PVC 管 (内径为 11 cm) 原位采集距表层 20 cm 的淤泥质沉积物 (中值粒径为 $7.69 \mu m$) 和粉砂质沉积物 (中值粒径为 $28.47 \mu m$), 运回实验室备用。采集和运输过程中尽可能地保持沉积物表面原状结构特征。为

防止可能的大型底栖动物等生物影响,所有的沉积物都提前进行了 2 周的密封处理^[26]。

1.2 海三棱藨草种子和实生苗漂浮起动实验

利用美国 Green Eyes 公司生产的 U-GEMS 微观侵蚀系统(图 1),进行不同萌发阶段的海三棱藨草种子和实生苗在不同沉积物底质下的漂浮起动临界剪切应力研究。U-GEMS 微观侵蚀系统可以通过相应配套软件控制侵蚀头转速和水的流速,产生不同大小的剪切应力,常用于测量泥沙的起动过程^[27-28]。U-GEMS 微观侵蚀系统通过距沉积物表面 10 cm 处的侵蚀头转盘施加剪切应力,剪切应力范围在(0.01—0.60) Pa,接近于崇明东滩潮滩野外剪切应力实际情况(大潮期间最大值约为 0.65 Pa)^[29]。

将上述两种沉积物作为海三棱藨草种子和实生苗放置基底,以此进行种子和不同萌发阶段实生苗的漂浮起动实验(共 7 个阶段,每个阶段设置 3 个重复)。实验进行前,提前将育苗袋中的种子和实生苗取出冲洗干净准备好后,将 10 粒种子或 10 株不同阶段实生苗随机放置在沉积物表面,模拟海三棱藨草种子及实生苗滞留在潮滩表面或沉积物被侵蚀后实生苗暴露于潮滩表面的自然情景。实验开始后,用自来水逐渐注满装有沉积物和种子或实生苗的透明 PVC 管中,使用配套 Water2web 软件设置 2 分钟的运行步长,剪切应力从 0 Pa(静水)开始记录,剪切应力每次增加梯度为 0.02 Pa,直至 0.60 Pa,共计 30 个梯度。每个剪切应力梯度运行阶段,若有种子或实生苗漂浮起动,则记录剪切应力运行值为该阶段种子或实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力,直至所有种子或实生苗漂浮起动结束。记录所有实验个体漂浮起动时的临界剪切应力。每一次漂浮起动实验结束后,对不同阶段实生苗的芽长、根长、地上和地下部分鲜重、根冠湿重比和根冠长度比进行测量和统计,用于后期数据分析。

1.3 数据分析

U-GEMS 微观侵蚀系统的漂浮起动实验结束后,按式(1)计算对应剪切应力梯度下的起动率,反映不同萌发阶段和剪切应力对种子和实生苗漂浮起动的影响。

$$\text{漂浮起动率}(\%) = \text{已起动种子或实生苗数} / \text{总种子或实生苗数} \times 100\% \quad (1)$$

使用 SPSS 23(SPSS Inc., Chicago, USA) 统计学软件进行数据统计和分析。通过双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验不同萌发阶段和不同沉积物底质对种子或实生苗漂浮起动临界剪切应力的交互作用(显著性水平 0.05)。通过单因素方差分析(One-way ANOVA)和图基事后比较法(Tukey's HSD)分析不同萌发阶段种子或实生苗漂浮起动的临界剪切应力大小的显著性差异(显著性水平 0.05)。利用主成分分析方法(Principal Component Analysis, PCA)对种子或实生苗的形态特征进行排序(旋转方法:最大方差法),并用 Kaiser-Meyer-Olkin 和 Bartlett's 检验方法对数据的有效性进行分析,随后筛选出第一主成分和第二主成分中影响种子或实生苗漂浮起动临界剪切应力大小的关键形态特征。最后用 Excel 2010 和 Origin 9.5 作图。

2 结果与分析

2.1 不同萌发阶段海三棱藨草种子及实生苗漂浮起动的临界剪切应力

从表 1 可以看出,种子萌发阶段与沉积物底质及其两者的交互作用均对海三棱藨草种子或实生苗的漂浮起动临界剪切应力具有极显著的影响($P < 0.01$, 表 1)。其中,萌发阶段对海三棱藨草种子或实生苗漂浮起动临界剪切应力的影响最为显著,表现为在两种沉积物底质条件下均随着萌发阶段的进展,呈现非线性下降并逐渐接近于 0 的变化趋势(图 2)。在淤泥质沉积物表面,阶段 1 种子的漂浮起动临界剪切应力为(0.47 ± 60.05) Pa,显著高于其他各阶段的实生苗($P < 0.05$);而在粉砂质沉积物表面上,阶段 1 种子的漂浮起动临界剪切应力为(0.41 ± 0.02) Pa,同样显著高于其他各阶段的实生苗($P < 0.05$)。结果表明,无论在何种沉积物表面滞留,海三棱藨草实生苗比未萌发的种子更易漂浮起动。同时,萌发初期未出根阶段(阶段 2—3)实生苗漂浮起动所需临界剪切应力也显著大于后续阶段实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力。这说明随着实生苗的生长,导致其形态特征发生变化,使其漂浮起动所需的临界剪切应力会逐渐变小。当实生苗达到一定长度后,其漂浮起动所需的临界剪切应力差异并不显著($P < 0.05$),如阶段 5—7 的实生苗在粉砂质底质上的漂浮起动

情况(图 2)。此外,潮滩沉积物底质对海三棱藨草种子或实生苗漂浮起动临界剪切应力也具极显著影响($P<0.01$,表 1)。在萌发阶段 1—3,淤泥质底质表面上的种子或实生苗漂浮起动临界剪切应力显著大于粉砂质底质表面上的种子或实生苗漂浮起动临界剪切应力($P<0.05$,图 2)。尽管在萌发阶段 4—7,粉砂质底质表面上的实生苗的漂浮起动所需的临界剪切应力仍然小于淤泥质底质表面上的实生苗。但海三棱藨草实生苗出根后(阶段 4),其实生苗在两种沉积物底质表面上漂浮起动所需的临界剪切应力差异并不显著($P<0.05$)。

表 1 不同萌发阶段和沉积物底质对临界剪切应力影响的方差分析

Table 1 Variance Analysis of the effects of different germination stages and sediments on critical shear stress

	临界剪切应力 Critical shear stress			
	自由度	均方	<i>F</i>	<i>P</i>
萌发阶段 Germination stage	6	0.53	279.90	<0.01
沉积物底质 Sediment	1	0.12	60.16	<0.01
萌发阶段 × 沉积物底质 Germination stage × sediment	6	0.01	5.83	<0.01

不同萌发阶段的漂浮起动率的统计结果显示,在两种沉积物底质条件下种子或实生苗的漂浮起动率均随萌发阶段的进展而增大(图 3)。在未施加剪切应力的静水情况下(0 Pa),海三棱藨草种子直至阶段 4 的实生苗都难以漂浮起动;放置在粉砂质沉积物表面的阶段 5 实生苗开始出现漂浮起动,其起动率为 20%;而放置在淤泥质沉积物表面的实生苗漂浮起动率仍为 0(图 3)。在非静水条件下,随着海三棱藨草实生苗萌发阶段的进展,实生苗的漂浮起动率也相应增大。未萌发的种子阶段,无论是在淤泥质底质还是粉砂质底质条件下,较小的剪切应力都难以使其漂浮起动,直至剪切应力超过 0.40 Pa 时,在淤泥质表面种子漂浮起动率为 20%,而在粉砂质表面的种子漂浮起动率可达 80%;萌发阶段达到阶段 4 时,实生苗漂浮起动率显著提高。当剪切应力施加到 0.10 Pa 时,在淤泥质表面的实生苗漂浮起动率为 90%,而在粉砂质表面的实生苗漂浮起动率为 100%。随着萌发阶段进展,较小的剪切应力扰动都会使海三棱藨草实生苗快速漂浮起动。在阶段 7,即使只施加 0.02 Pa 的剪切应力,在淤泥质表面的实生苗漂浮起动率就可达到 90%,而在粉砂质表面的实生苗漂浮起动率为 100%。研究结果表明,随着萌发阶段的进展,海三棱藨草实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力越小,其随潮流扩散的机会显著增加。同时,在剪切应力相同时,不论处于何种萌发阶段,在粉砂质底质表面上的种子或实生苗漂浮起动率都明显高于淤泥质底质表面上的种子或实生苗。在淤泥质底质条件下,实生苗开始出根后(阶段 4)的漂浮起动率显著提升。而在粉砂质底质条件下,实生苗未出根时(阶段 3)的漂浮起动率就开始显著提升(图 3)。这些结果说明在粉砂质潮滩,实生苗更易漂浮起动;而在淤泥质潮滩,实生苗需要出根后(阶段 4),其漂浮起动率才会显著增加,进而增加其随潮流扩散的机会。

为 90%,而在粉砂质表面的实生苗漂浮起动率为 100%。随着萌发阶段进展,较小的剪切应力扰动都会使海三棱藨草实生苗快速漂浮起动。在阶段 7,即使只施加 0.02 Pa 的剪切应力,在淤泥质表面的实生苗漂浮起动率就可达到 90%,而在粉砂质表面的实生苗漂浮起动率为 100%。研究结果表明,随着萌发阶段的进展,海三棱藨草实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力越小,其随潮流扩散的机会显著增加。同时,在剪切应力相同时,不论处于何种萌发阶段,在粉砂质底质表面上的种子或实生苗漂浮起动率都明显高于淤泥质底质表面上的种子或实生苗。在淤泥质底质条件下,实生苗开始出根后(阶段 4)的漂浮起动率显著提升。而在粉砂质底质条件下,实生苗未出根时(阶段 3)的漂浮起动率就开始显著提升(图 3)。这些结果说明在粉砂质潮滩,实生苗更易漂浮起动;而在淤泥质潮滩,实生苗需要出根后(阶段 4),其漂浮起动率才会显著增加,进而增加其随潮流扩散的机会。

2.2 不同萌发阶段实生苗特征对漂浮起动临界剪切应力的影响

不同萌发阶段海三棱藨草实生苗形态特征的主成分分析结果表明,主成分分析前 2 个特征值对应的累计方差贡献率已达总方差的 89.07%(>85%;表 2),能反映所选指标的绝大部分信息。其中,第一主成分占总方差 49.66%,该成分中实生苗根长和芽长载荷最高,主要反映了实生苗表面积大小对近底(漂浮)起动的影响。第二主成分总湿重相关性最高,主要表现不同萌发阶段的实生苗在水中的自身浮力对近底(漂浮)起动的影响。

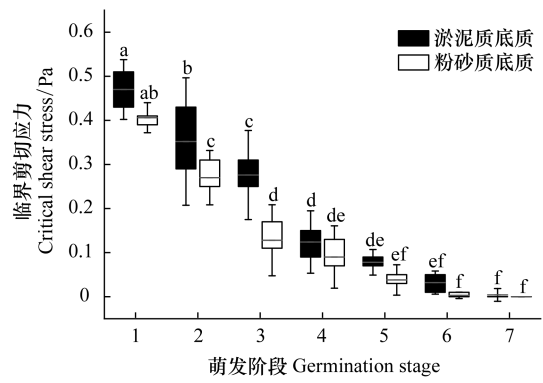


图 2 不同萌发阶段种子或实生苗漂浮起动临界剪切应力
Fig.2 The critical shear stress of the floating initiation for seeds and seedlings at different germination stages

不同小写字母表示同一萌发阶段内沉积物底质处理间显著差异, $P<0.05$

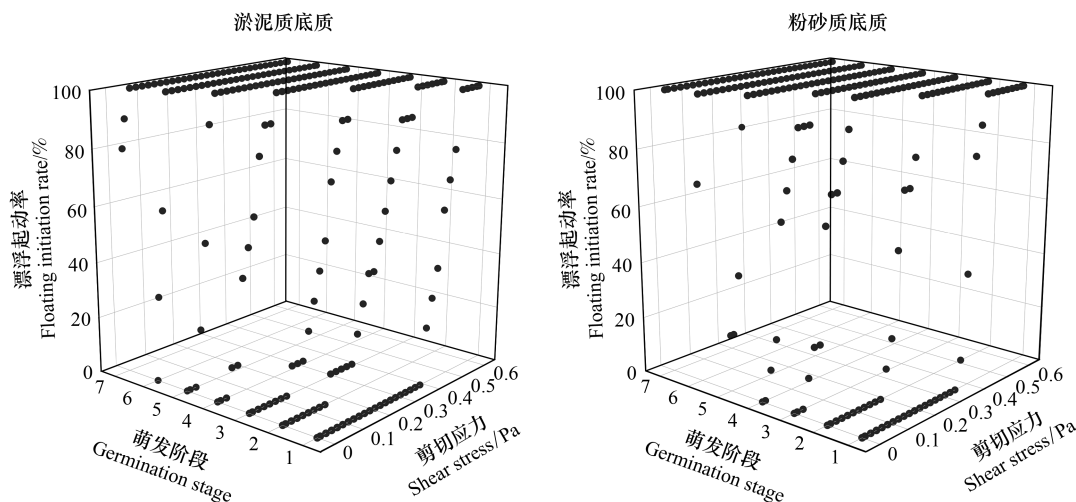


图3 不同萌发阶段(x轴)和剪切应力(y轴)下的种子或实生苗漂浮启动率(z轴)

Fig.3 Floating initiation rate (z-axis) of seeds or seedlings under different germination stages (x-axis) and shear stresses (y-axis)

表2 主成分分析特征值及因子荷载矩阵

Table 2 Eigenvalue and factor load matrix of principal component analysis

主成分 Principal component	重要值 Important value	解释变异百分比 Percentage of variance explained	累计解释变异百分比 Accumulative percentage of variance explained	主成分矩阵 Principal component matrix						
				芽长 Bud length	根长 Root length	地上湿重 Wet weight of aboveground	地下湿重 Wet weight of underground	总湿重 Total wet weight	根冠湿重比 Root shoot wet weight ratio	根冠长度比 Root shoot length ratio
1	3.478	49.685	49.685	0.896	0.950	0.888	-0.301	0.333	-0.528	0.813
2	2.757	39.380	89.065	0.206	0.211	0.268	0.943	0.993	0.818	0.075

3 讨论与结论

潮间带盐沼植物种子与实生苗的漂浮启动是盐沼自然扩散过程的重要前提,决定着其能否实现有效和长距离扩散,因此量化盐沼植物种子和实生苗漂浮启动的临界剪切应力对研究盐沼植物扩散过程和机理尤其重要^[6]。已有的研究中,对于潮间带盐沼植物繁殖体扩散的研究主要围绕着潮流、波浪和风等媒介,但对发挥关键作用的临界剪切应力的定量研究并不多见^[30-31]。这主要是由于目前的观测手段很容易实现对流速、波能等潮滩动力条件的观测,但在野外很难直接观测波流联合作用时产生的剪切应力,一般只能通过公式间接换算等方法获得^[32]。在本研究中,借助 U-GEMS 微观侵蚀系统人为设定不同梯度的剪切应力,通过模拟海三棱藨草种子和不同萌发阶段实生苗在两种沉积物底质表面上滞留的情景,量化了海三棱藨草种子与实生苗漂浮启动时所需的临界剪切应力,阐明了萌发阶段和沉积物底质均对盐沼植物种子与实生苗漂浮启动时所需的临界剪切应力有极显著影响。

3.1 萌发阶段对盐沼植物有性繁殖体扩散能力的影响

在潮间带生态系统中,植物繁殖体的形态特征(大小、形状和浮力)是随潮流自然扩散过程中重要的指示因子^[33],会造成漂浮启动时所需的临界剪切应力有所差异^[34]。本研究结果表明,海三棱藨草种子萌发阶段对实生苗的漂浮启动临界剪切应力具有显著影响。随着萌发阶段的进展,实生苗漂浮启动时所需的临界剪切应力逐渐减小,更易启动并随潮流自然扩散。种子由于春化后吸水较多,没有出苗生根,负浮力较大,需要比其他阶段更大的剪切应力才能启动。伴随着种子萌发和实生苗的生长,实生苗自身表面积增大,与水体接触的面积增加,负浮力逐渐转化为正浮力,漂浮启动时所需的临界剪切应力也逐渐减小,因此比种子更容易漂

浮起动并随潮流扩散。Yuan 等^[35]在崇明东滩海三棱藨草群落生态恢复示范区的研究发现,秋冬季时在潮间带光滩前沿基本无海三棱藨草种子库或其他繁殖体,而在次年 4—5 月光滩前沿却出现大量海三棱藨草实生苗斑块定居。而本研究的结果证实了这是海三棱藨草群落种源区的种子在春季萌发形成不同萌发阶段实生苗后经漂浮起动,随潮流自然扩散的结果。Koch 等^[16]在水槽实验中,发现在同等水文动力干扰下,子叶所带来的浮力使得海草实生苗漂浮起动比种子更加容易。Wang 等^[36]也发现,红树林繁殖体不仅受潮流控制被动扩散,其不同阶段的繁殖体还会调整自身重量和生根来影响其扩散。因此,潮间带植物繁殖体形态特征的差异对有性繁殖体漂浮起动进而随潮流扩散具有重要的影响作用。当然,野外自然环境比室内实验环境更为复杂和多变,但本实验中的量化结果客观反映了在同等水文动力条件下,盐沼植物种子与实生苗的漂浮起动以及扩散所需的水动力条件会受繁殖体萌发阶段及形态特征的影响。

3.2 沉积物底质对种子与实生苗的漂浮起动的影响

盐沼植物种子或实生苗滞留在潮间带滩面时会黏附在沉积物表面,沉积物中的藻类和底栖动物分泌形成的胞外聚合物会形成一定耐侵蚀的生物膜^[15],进而影响种子或实生苗漂浮起动时所需的临界剪切应力。因此在研究盐沼植物种子或实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力时,需考虑到沉积物自身抗侵蚀的能力,尤其是粒径、孔隙度、含水率等沉积物理化性质所带来的差异^[28]。此外,如沉积物粒径小于实生苗,在沉积物颗粒起动后,也会黏附在实生苗的种荚和根上面^[16],增加实生苗的重量,而粒径大的粉砂质沉积物颗粒黏附难度要高于淤泥质沉积物。本研究中,分别在淤泥质和粉砂质沉积物底质上,放置海三棱藨草种子和不同阶段实生苗,发现在同等剪切应力条件下,有性繁殖体在粉砂质沉积物表面漂浮起动概率明显大于淤泥质沉积物表面。这可能是由于淤泥质沉积物颗粒更易黏附在种子和实生苗表面,增加种子或实生苗漂浮起动时所需的临界剪切应力。这也表明在粉砂质潮滩上,盐沼植物的种子或实生苗更易漂浮起动,因而可以拥有更长的扩散时间以及更长的扩散距离。

3.3 基于自然的生态修复中的应用

近年来,基于自然的解决方案理念正在全球范围内广泛应用,其核心是借鉴自然运行规律并加以运用来应对当前挑战^[37]。本研究结果表明,(1)随着潮间带盐沼植物种子萌发阶段的进展,实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力逐渐减小,进而随潮流扩散的机会也相应增大;(2)不同沉积物底质的条件下,盐沼植物实生苗在粉砂质潮滩相比于淤泥质潮滩更容易漂浮起动。本项研究成果对基于自然的盐沼生态修复具有重要启示。在水动力环境和泥沙沉积条件等物理因素干扰显著的潮间带潮滩,盐沼植被的修复工作一直存在着高付出、低回报的问题,如何在降低成本的情况下提高盐沼植被的恢复效率是当前的热点研究之一。目前长江口盐沼海三棱藨草的修复实践多采用移栽(球茎或植株)的方式进行,需耗费大量人力物力^[38],而基于种子的海三棱藨草种群修复是最具潜力的低成本高成效的生态修复方式。因此,在缺乏海三棱藨草种源的潮间带适宜光滩生境中,可设置小面积的海三棱藨草种源区。在春季 4 月至 5 月初,人工投放一定数量经春化的海三棱藨草种子。此时日平均温度超过 15 ℃,海三棱藨草种子处于快速萌发阶段,能轻松达到实生苗漂浮起动所需的临界剪切应力,进而随潮流进行自然扩散,成功实现定居和生长。同时,实生苗在淤泥质潮滩上更不容易起动,繁殖体更不易被潮水冲走,容易保留。淤泥质潮滩的水动力环境也常常弱于粉砂质潮滩,而潮滩水动力冲刷是制约盐沼修复的重要限制因子^[25]。因此,为了最大程度将有性繁殖体保留在潮间带不被冲走,盐沼修复时,应优先选择淤泥质潮滩。

盐沼植物种子或实生苗漂浮起动进而随潮流扩散是生物与物理因素之间相互作用的结果,种子及实生苗自然扩散是潜在种群转变为现实种群过程中的必要前提。本研究以长江口典型盐沼先锋物种海三棱藨草为研究对象,通过 U-GEMS 微观侵蚀系统进行种子和实生苗漂浮起动实验,量化了不同萌发阶段和沉积物底质对种子或实生苗漂浮起动过程中临界剪切应力的影响。研究结果不仅丰富了盐沼植物繁殖体漂浮起动过程和机理方面的研究,也为今后长江口乃至其他区域开展低成本、高成效的以种子为主要修复材料的大规模盐沼生态修复提供了科学依据,具有重要的理论意义和实践应用前景。

参考文献 (References):

- [1] Duggan-Edwards M F, Pagès J F, Jenkins S R, Bouma T J, Skov M W. External conditions drive optimal planting configurations for salt marsh restoration. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 57(3): 619-629.
- [2] Mitsch W J, Gosselink J G. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological Economics*, 2000, 35(1): 25-33.
- [3] Barbier E B, Georgiou I Y, Enchelmeyer B, Reed D J. The value of wetlands in protecting Southeast Louisiana from hurricane storm surges. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58715.
- [4] Cao H B, Zhu Z C, Balke T, Zhang L Q, Bouma T J. Effects of sediment disturbance regimes on *Spartina seedling* establishment: implications for salt marsh creation and restoration. *Limnology and Oceanography*, 2018, 63(2): 647-659.
- [5] Van Wesenbeeck B K, Van De Koppel J, Herman P M J, Bertness M D, Van Der Wal D, Bakker J P, Bouma T J. Potential for sudden shifts in transient systems: distinguishing between local and landscape-scale processes. *Ecosystems*, 2008, 11(7): 1133-1141.
- [6] Friess D A, Krauss K W, Horstman E M, Balke T, Bouma T J, Galli D, Webb E L. Are all intertidal wetlands naturally created equal? Bottlenecks, thresholds and knowledge gaps to mangrove and saltmarsh ecosystems. *Biological Reviews*, 2012, 87(2): 346-366.
- [7] Zhu Z C, Bouma T J, Ysebaert T, Zhang L Q, Herman P M J. Seed arrival and persistence at the tidal mudflat: identifying key processes for pioneer seedling establishment in salt marshes. *Marine Ecology Progress Series*, 2014, 513: 97-109.
- [8] Ruiz-Montoya L, Lowe R J, Kendrick G A. Contemporary connectivity is sustained by wind-and current-driven seed dispersal among seagrass meadows. *Movement Ecology*, 2015, 3(1): 9.
- [9] Hu Z, Van Belzen J, Van Der Wal D, Balke T, Wang Z B, Stive M, Bouma T J. Windows of opportunity for salt marsh vegetation establishment on bare tidal flats: the importance of temporal and spatial variability in hydrodynamic forcing. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2015, 120(7): 1450-1469.
- [10] Markwith S H, Leigh D S. Subaqueous hydrochory: open-channel hydraulic modelling of non-buoyant seed movement. *Freshwater Biology*, 2008, 53(11): 2274-2286.
- [11] Ning Z H, Chen C, Xie T, Wang Q, Bai J H, Shao D D, Man Y, Cui B S. Windows of opportunity for smooth cordgrass landward invasion to tidal channel margins: the importance of hydrodynamic disturbance to seedling establishment. *Journal of Environmental Management*, 2020, 266: 110559.
- [12] Ruiz-Montoya L, Lowe R J, Van Niel K P, Kendrick G A. The role of hydrodynamics on seed dispersal in seagrasses. *Limnology and Oceanography*, 2012, 57(5): 1257-1265.
- [13] Chang E R, Veeneklaas R M, Buitenwerf R, Bakker J P, Bouma T J. To move or not to move: determinants of seed retention in a tidal marsh. *Functional Ecology*, 2008, 22(4): 720-727.
- [14] Bouma T J, Friedrichs M, Klaassen P, Van Wesenbeeck B K, Brun F G, Temmerman S, Van Katwijk M M, Graf G, Herman P M J. Effects of shoot stiffness, shoot size and current velocity on scouring sediment from around seedlings and propagules. *Marine Ecology Progress Series*, 2009, 388: 293-297.
- [15] Brooks H, Möller I, Carr S, Chirol C, Christie E, Evans B, Spencer K L, Spencer T, Royse K. Resistance of salt marsh substrates to near - instantaneous hydrodynamic forcing. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2021, 46(1): 67-88.
- [16] Koch E W, Ailstock M S, Booth D M, Shafer D J, Magoun A D. The role of currents and waves in the dispersal of submersed angiosperm seeds and seedlings. *Restoration Ecology*, 2010, 18(4): 584-595.
- [17] 杨梅. 海三棱藨草的物种生物学和遗传结构研究[D]. 上海: 复旦大学, 2010.
- [18] 陈中义. 长江口海三棱藨草的生态价值及利用与保护. *河南科技大学学报: 自然科学版*, 2005, 26(2): 64-67.
- [19] Hu Z J, Ge Z M, Ma Q, Zhang Z T, Tang C D, Cao H B, Zhang T Y, Li B, Zhang L Q. Revegetation of a native species in a newly formed tidal marsh under varying hydrological conditions and planting densities in the Yangtze Estuary. *Ecological Engineering*, 2015, 83: 354-363.
- [20] 雍学葵, 张利权. 海三棱藨草种群的繁殖生态学研究. *华东师范大学学报: 自然科学版*, 1992, (4): 94-99.
- [21] 王亮, 李静, 杨娟, 蔡永立. 崇明东滩海三棱藨草生殖对策探讨. *信阳师范学院学报: 自然科学版*, 2008, 21(4): 539-542.
- [22] Hu M Y, Ge Z M, Li Y L, Li S H, Tan L S, Xie L N, Hu Z J, Zhang T Y, Li X Z. Do short-term increases in river and sediment discharge determine the dynamics of coastal mudflat and vegetation in the Yangtze Estuary? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2019, 220: 176-184.
- [23] Zhao Z Y, Yuan L, Li W, Tian B, Zhang L Q. Re-invasion of *Spartina alterniflora* in restored saltmarshes: seed arrival, retention, germination, and establishment. *Journal of Environmental Management*, 2020, 266: 110631.
- [24] 袁爽, 况润元, 廖启卿. 湿地植被遥感提取及动态变化研究——以崇明东滩为例. *江西理工大学学报*, 2018, 39(1): 44-51.
- [25] Schwarz C, Ysebaert T, Zhu Z C, Zhang L Q, Bouma T J, Herman P M J. Abiotic factors governing the establishment and expansion of two salt

- marsh plants in the Yangtze Estuary, China. *Wetlands*, 2011, 31(6): 1011-1021.
- [26] Emmerson M. Remedial habitat creation: does *Nereis diversicolor* play a confounding role in the colonisation and establishment of the pioneering saltmarsh plant, *Spartina anglica*? *Helgoland Marine Research*, 2000, 54(2): 110-116.
- [27] 乔宇. 长江口表层沉积物侵蚀特性研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2019.
- [28] 陈思明, 王宪业, 孙健伟, 何青. 粉砂淤泥质潮滩表层沉积物可侵蚀性研究. *泥沙研究*, 2020, 45(1): 45-51.
- [29] Yang S L, Luo X X, Temmerman S, Kirwan M, Bouma T, Xu K H, Zhang S S, Fan J Q, Shi B W, Yang H F, Wang Y P, Shi X F, Gao S. Role of delta-front erosion in sustaining salt marshes under sea-level rise and fluvial sediment decline. *Limnology and Oceanography*, 2020, 65(9): 1990-2009.
- [30] Van Der Stocken T, Menemenlis D. Modelling mangrove propagule dispersal trajectories using high-resolution estimates of ocean surface winds and currents. *Biotropica*, 2017, 49(4): 472-481.
- [31] Cunnings A, Johnson E, Martin Y. Fluvial seed dispersal of riparian trees: transport and depositional processes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2016, 41(5): 615-625.
- [32] Zhu Q, Yang S L, Ma Y X. Intra-tidal sedimentary processes associated with combined wave-current action on an exposed, erosional mudflat, southeastern Yangtze River Delta, China. *Marine Geology*, 2014, 347: 95-106.
- [33] Peterson J M, Bell S S. Tidal events and salt-marsh structure influence black mangrove (*Avicennia germinans*) recruitment across an ecotone. *Ecology*, 2012, 93(7): 1648-1658.
- [34] Carthey A J R, Fryirs K A, Ralph T J, Bu H Y, Leishman M R. How seed traits predict floating times: a biophysical process model for hydrochorous seed transport behaviour in fluvial systems. *Freshwater Biology*, 2016, 61(1): 19-31.
- [35] Yuan L, Chen Y H, Wang H, Cao H B, Zhao Z Y, Tang C D, Zhang L Q. Windows of opportunity for salt marsh establishment: the importance for salt marsh restoration in the Yangtze Estuary. *Ecosphere*, 2020, 11(7): e03180.
- [36] Wang W Q, Li X F, Wang M. Propagule dispersal determines mangrove zonation at intertidal and estuarine scales. *Forests*, 2019, 10(3): 245-245.
- [37] Eggermont H, Balian E, Azevedo J M N, Beumer V, Brodin T, Claudet J, Fady B, Grube M, Keune H, Lamarque P, Reuter K, Smith M, Van Ham C, Weisser W W, Le Roux X. Nature-based solutions: new influence for environmental management and research in Europe. *GAIA-Ecological Perspectives for Science and Society*, 2015, 24(4): 243-248.
- [38] 陈雅慧, 袁琳, 曹浩冰, 王恒, 赵志远, 牛文蕾, 张利权. 基于胁迫梯度假说和互惠理论的海三棱藨草种群恢复技术. *生态学报*, 2019, 39(12): 4233-4241.