

模拟海平面上升对红树植物秋茄的影响

叶 勇¹, 卢昌义^{1*}, 郑逢中¹, 谭凤仪²

(1. 厦门大学海洋环境科学教育部重点实验室, 厦门 361005; 2. 香港城市大学生物及化学系, 香港)

摘要: 研究了壤质沙土(粗质土)和粘土(细质土)条件下红树植物秋茄(*Kandelia candel*)对水位上升和淹水时间延长的反应。模拟海平面上升 30cm 导致红树林土壤的酸化, 且细质土的酸化比粗质土严重; 秋茄繁殖体的种苗速度明显加快; 促进秋茄的早期生长, 尤其是导致最初 2 个月茎高生长的增加, 然而, 后 2 个月秋茄的相对增长率并不因水位的升高而增加; 地下部/地上部生物量比减小, 在粗质土中尤为如此; 幼苗粗根比例明显增加; 叶片叶绿素 a/b 比值下降。在微型盆栽试验条件下, 无论是高水位还是低水位, 所有的秋茄繁殖体均成功萌发且幼苗在整个试验期间均成活。在野外条件下, 秋茄幼苗成活率在高水位和低水位条件下均高达 90% 以上。野外条件下, 无论是经胚轴萌发还是幼苗移栽的幼苗, 最初 4 个月的茎高生长均为低潮区高于高潮区, 与微型试验结果相同。微型盆栽试验和野外种植试验均表明, 海平面上升 30cm 对秋茄的萌发和早期生长具有促进作用。

关键词: 海平面上升; 秋茄; 土壤结构; 红树林

Effects of simulated sea level rise on the mangrove *Kandelia candel*

YE Yong¹, LU Chang-Yi¹, ZHENG Feng-Zhong¹, TAM NFY² (1. Key Lab for Marine Environmental Science of Ministry of Education, Xiamen University, Xiamen, 361005, China; 2. Department of Biology and Chemistry, City University of Hong Kong, Hong Kong, China). Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(10): 2238~ 2244

Abstract Due to their special habitats, intertidal zones along tropical and subtropical coastlines, mangroves may be influenced by decreased intertidal elevation and prolonged tidal inundation from sea level rise. *Kandelia candel* is a major viviparous mangrove species of the east group and dominant along South China coastlines. The present study aims to investigate propagule establishment, seedling growth and physiological responses of *Kandelia candel* to simulated sea level rise of 30cm under different soil types.

Mesocosm experiment was set up as follows. Mature viviparous propagules of *K. candel* were planted in pots containing soils from Mai Po and Sai Kung mangrove forests in Hong Kong with loamy-sandy (coarse) and silty (fine) textures. Four tanks were used in this experiment, one for high water level with coarse soil (Treatment HC), one for high water level with fine soil (Treatment HF), one for low water level with coarse soil (Treatment LC), one for low water level with fine soil (Treatment LF). Artificial seawater with salinity of 15 was pumped into and out of the tanks at regular intervals so that the systems formed simulated semi-diurnal tidal conditions with two "flooding tide" periods and two "ebbing tide" periods everyday. Daily inundation time of high and low water treatments was 16 h and 4 h, respectively. Water level of HC and HF was 30 cm above soil surface, higher than those of LC and LF (0 cm). Each treatment had 3 replicate pots, i.e., there were three pots in each tank.

Under both high and low water levels, all propagules successfully established and the seedlings survived throughout the mesocosm experiment. Acidity due to simulated sea level rise was more serious in fine soil than that in coarse soil. Propagules had more rapid establishments under high water level and prolonged inundation. Water level rise of 30cm and prolonged

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40276036); 福建省自然科学基金资助项目(D0410006); 香港环境保护基金资助项目(9210007)

收稿日期: 2003-08-10; **修订日期:** 2003-10-15

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Lucy@xmu.edu.cn

作者简介: 叶勇(1969~), 男, 江西万载人, 博士, 副研究员, 主要从事红树林生态学研究。E-mail: yeyong5564@tom.com

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 40276036); Fujian Natural Science Foundation (No. D0410006); Environment and Conservation Fund of Hong Kong (No. 9210007)

Received date: 2003-08-10; **Accepted date:** 2003-10-15

Biography: YE Yong, Ph.D., Associate professor, mainly engaged in mangrove ecology. E-mail: yeyong5564@tom.com

inundation stimulated early growth especially in stem height increments during the first two months. However, relative growth rates (RGRs) during the second two months did not significantly change with water level rise. The root/shoot biomass ratio in seedlings treated with high water level was significantly lower than that treated with low water level, especially in coarse soil. Biomass percentages of coarse roots significantly increased with water level rise. Water level rise led to decreases in chlorophyll a/b ratios in leaves. Contents of N and P in roots tended to increase with water level rise and prolonged inundation.

To test the results from mesocosm experiment, field trials were set up in two intertidal zones, lower intertidal (L) and upper intertidal (U) zones, in seaward open flat of a natural mangrove forest at Sai Kung of Hong Kong. The annual mean seawater salinity at Sai Kung was about 15, similar to that in mesocosm experiment. L was about 20m farther from the forest than U and the latter was near the forest seaward fringe. The two zones had similar soil physio-chemical characteristics to those in treatments HC and LC of mesocosm experiment, with loamy-sandy (coarse) texture. Daily duration of tidal inundation of the L zone was about 4h longer than that of the U zone, and the elevation of the former was about 30cm lower than the latter.

For the field trials, *K. candel* seedlings had similar high survival rates of over 90%. Survived seedlings from both propagule plantation and seedling transplantation also showed higher stem increments during the first four months in lower intertidal zones with higher water level and prolonged inundation than those in upper zones.

Key words: sea level rise; *Kandelia candel*; soil texture; mangroves

文章编号: 1000-0933(2004)10-2238-07 中图分类号: Q 948.11 文献标识码: A

红树林处于热带亚热带海岸潮间带,可能受到因海平面上升而导致的潮位降低和潮水淹没时间延长的影响^[1-3]。且由于有限的土地利用,红树林补偿性再植或恢复通常在较低潮位进行,对物种选择和不同土壤和潮位条件下植物的成活及生长的研究非常必要^[4]。Komiyama 等报道了 35cm 内的微地形高程变化对正红树(*Rhizophora apiculata*)幼苗的生长和成活有影响^[5]。

海平面上升将直接导致红树植物淹水时间延长和淹没部位的增高,尤其在幼苗期更是如此,使得叶片受海水浸泡的时间增加,对其气孔分布和光合作用产生影响,进而可能影响其生长。有关海平面上升对红树林幼苗影响的实验报道仅见于 Ellison 和 Farnsworth 对大红树(*R. mangle*)的研究^[2]。但其试验中不同水位处理的植物淹水时间相同,这与海平面上升的情况不同。红树植物秋茄(*Kandelia candel*)和木榄(*B. ruguiera gymnorhiza*)对淹水时间延长(水渍)的反应可从已有的报道得知^[6],但在试验中这些幼苗用相同水位处理,水位上升和淹水时间延长对红树林的综合效应还不清楚。秋茄是我国东南沿海重要的显胎生红树植物。本研究设计微型试验研究不同土壤条件下海平面上升对该物种繁殖体的萌发、幼苗生长和生理等方面的影响;同时通过野外种植试验验证微型试验的主要结论。

1 材料与方法

1.1 微型试验

1.1.1 试验设计 试验用土壤采集于香港的米埔和西贡红树林,前者为细质土(沙粒、泥粒、粘粒分别为 11.87%、58.78%、29.35%),后者为粗质土(沙粒、泥粒、粘粒分别为 73.11%、15.93%、10.96%)。每个塑料盆(直径 18cm,高 20cm)盛土 4kg。每 3 个盆放入 1 个无顶盖塑料箱(长、宽、高分别为 85、64、50cm),共 4 个箱:1 个为高水位粗质土(HC),1 个为高水位细质土(HF),1 个为低水位粗质土(LC),1 个为低水位细质土(LF)。每个箱配 1 个贮水桶,将盐度 15 的人工海水(由速溶海盐配制)通过水泵抽进、出塑料箱,形成每天两个涨潮期和两个退潮期的模拟半日潮。高水位箱(HC 和 HF)每天 0 00~ 8 00 和 12 00~ 20 00 淹水,8 00~ 12 00 和 20 00~ 0 00 不淹水;低水位箱(LC 和 LF)每天 0 00~ 2 00 和 12 00~ 14 00 淹水,2 00~ 12 00 和 14 00~ 0 00 不淹水。即,高水位和低水位处理每日的淹水时间分别为 16h 和 4h。HC 和 HF 淹水时的水位高出土面 30cm,LC 和 LF 的水位为刚好淹没土表。将盆放入箱的第 1 天,相同土壤盆的理化特性无显著差别。

2002 年 4 月从西贡红树林采集成熟秋茄繁殖体,取长度和重量均匀(长约 20cm 重约 14g)的 60 根用于试验。每 5 根种植于 1 个盆内,每个处理各设 3 个重复盆,即每个箱内有 3 盆。

繁殖体种植 4 个月后收获所有植物。试验期间,每日涨潮期高水位箱的植物在头两个月人工海水淹没植物,后 2 个月植物体的茎叶大多淹没,仅有顶部 1~ 2 对叶片露出水面;低水位箱植物的茎叶在整个试验期间均露出水面。

1.1.2 土壤分析 试验开始和结束时,将铂电极插入盆内土壤 5cm 测定土壤氧化还原电位,平衡 30min 后读数。

试验开始时,从野外采土后即从中随机取土壤子样品,试验结束时从每盆约 5cm 处取土,用于 N、P 含量的测定。风干土壤子样品经浓硫酸消化后用流动注射分析仪(FIA, LACHAT Instruments, QuikChem 8000)分析 N、P 含量^[7]。

1.1.3 繁殖体萌苗和幼苗生长 每天记录繁殖体萌苗参数,包括萌芽和第 1 对真叶展开的时间。

种植 2 个月和 4 个月后, 测量茎高、基径、叶片数和叶面积。试验结束时(4 个月), 收获植物, 分成叶、茎、根, 洗净后 65 °C 烘干至恒重测定生物量。由于试验期间胚轴重量无变化, 地上部和地下部生物量均不包括胚轴部分。测定根生物量时, 分成粗根(一般为主根和 1 级根, 直径 > 2mm)和细根(一般为 2 级以下根, 直径 < 2mm)。

后两个月的相对生长率(RGR)采用下述方法估测。试验结束时同一处理每株植物的总生物量(B)、基径(D)和茎高(H)采用非损耗性方程拟合^[8], 所得方程如下:

$$\log B = -0.9553 + 0.4662 \lg(D^2 H), n = 60, p < 0.05$$

第 2 个月末的生物量由该方程估算。后 2 个月的相对生长率由下式计算:

$$RGR = (\ln B_2 - \ln B_1) / (t_2 - t_1)$$

式中, B_1 和 B_2 分别为第 2 个月末(t_1)和第 4 个月末(t_2)的生物量^[9]。

1.1.4 生理分析 试验的最后一周分析植物生理参数。气孔密度测定统一采用 50 日龄的叶片, 用环境扫描电镜(Philip XL 30 Esem-FEG)进行下表皮气孔的计数。

称取约 0.1g 第 2 对叶的新鲜组织在冰浴中用 10ml 80% 的丙酮研磨, 匀浆液于 10000 × g 离心 3min, 按 Lichtenthaler 和 Wellburn 方法测定叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量、总胡萝卜素含量^[10]。

根系 N、P 含量采用 FIA 测定, 方法与土样测定相同。

1.1.5 数据分析 计算每个处理的平均值和标准误差, 以土壤类型和水位为因素采用双因素方差分析(2-Way ANOVA)检验两种土壤间和两种水位间的差异及土壤和水位的相互作用, 采用 Student-Newman-Keuls 多项比较法检验差异的显著性。相同土壤两种水位下土壤参数的差异采用 *t*-检验分析。

1.2 野外试验

为验证微型试验的结果, 于 2002 年 4 月在香港西贡天然红树林朝海外滩的两个潮区(较低潮区 LI 较高潮区 UI, 二者均处于中潮带)进行野外试验。该红树林的优势种为秋茄和桐花树, 林带宽约 50m, 处于中高潮带, 海水年平均盐度约为 15, 与微型试验一致, 林内滩面平坦, 朝海林外滩面虽然也处于潮间带, 但坡度较林内明显增加, LI 距朝海林缘约 20m, UI 紧邻朝海林缘, 两区具有类似的土壤理化特性, 与微型试验中处理 HC 与 LC 相同。LI 每日淹水时间比 UI 长约 4h, 且前者的高程比后者低约 30cm(相对高程经实测)。

于 LI 和 UI 两区直接种植秋茄繁殖体各 30 根。与海岸线平行种植 2~3 排, 株距和行距均为 0.5m。胚轴的 2/3 插入土壤以防潮水冲刷掉, 定期观察和测量萌苗、成活和生长情况。

将温室培养一年的秋茄幼苗移栽到 LI 和 UI 两区, 每区 60 株, 与海岸线平行种植 2~3 排, 株距和行距均为 0.5m, 定期记录成活率和生长参数。

2 结果

2.1 微型试验

2.1.1 土壤参数 处理 4 个月后, 两种土壤的理化参数随水位的变化情况类似, 低水位处理的土壤参数与处理前无显著差异($P > 0.2$)。高水位处理的土壤氧化还原电位显著低于低水位处理(表 1)。高水位处理导致细质土 pH 值下降 0.42, 粗质土下降 0.26。两种水位处理间 N、P 含量无显著差异。

表 1 模拟海平面上升对红树林土壤参数的影响

Table 1 Effects of simulated sea level rise on some soil parameters

参数 Parameter	粗质土 Coarse soil		细质土 Fine soil	
	高水位 High water level	低水位 Low water level	高水位 High water level	低水位 Low water level
E_h (mv)	-127 ± 10 ^b	-86 ± 15 ^a	-134 ± 11 ^B	-106 ± 7 ^A
pH	7.29 ± 0.16 ^b	7.55 ± 0.25 ^a	5.85 ± 0.07 ^B	6.27 ± 0.12 ^A
N (mg/g)	0.30 ± 0.04 ^a	0.29 ± 0.05 ^a	0.90 ± 0.21 ^A	1.08 ± 0.18 ^A
P (mg/g)	0.23 ± 0.03 ^a	0.25 ± 0.03 ^a	0.77 ± 0.07 ^A	0.82 ± 0.03 ^A

数据上标的不同字母(小写字母为粗质土, 大写字母为细质土)表示经 *t*-检验在 0.05 的水平上差异显著 Means of the same soil type with different letters (small and capital letters for coarse and fine soils, respectively) are significantly different at level of 0.05 by *t*-test

2.1.2 繁殖体萌发 微型试验中所有秋茄繁殖体在一周内萌根, 之后, 全部萌发成苗。水位对萌苗速度有显著影响(图 1), 高水位处理的萌芽($F = 149.4, p < 0.001$)和展叶($F = 149.0, p < 0.001$)速度均比低水位处理快, 两种土壤(细质土、粗质土)间萌芽($F = 4.0, p > 0.05$)和展叶($F = 4.3, p > 0.05$)速度无显著差异。

2.1.3 幼苗生长 头 2 个月, 秋茄幼苗生长速度较快, 高水位处理的茎高为 27cm, 约为低水位处理(约 14cm)的 2 倍, 但两种土壤间的茎高生长无显著差异(表 2), 这与萌苗速度的情况类似。然而, 就基径和叶片数而言, 无论是不同水位间还是不同土壤

间均无显著差异。水位对叶面积无显著影响,但细质土的叶面积显著大于粗质土。与头 2 个月相比,后 2 个月的茎高增长值低得多,处理 HC、HF、LC、LF 的值分别为 5.1、6.5、3.2、5.3cm。而且后 2 个月水位处理间的茎高差异比头 2 个月小得多。处理 4 个月后,细质土基径显著大于粗质土,但水位间的差异不明显。高水位下叶片数和总叶面积高于低水位的值,细质土的叶面积明显大于粗质土。粗质土和细质土高水位处理下,后 2 个月叶面积的增加值分别为 15.5cm² 和 20.7cm²,与头两个月的值类似。然而,低水位条件下粗质土和细质土后 2 个月的叶面积增加值分别为 9.4cm² 和 16.0cm²,低于头 2 个月的值。

2.1.4 生物量分配和相对生长率 高水位和细质土均导致秋茄幼苗较高的茎生物量;叶生物量受土壤类型影响,但水位间的影响不显著(图 2,表 3)。高水位处理下的幼苗在细质土中的根生物量显著高于粗质土的值,但低水位处理下 2 种土壤的根生物量无显著差异。

高水位处理导致地下部/地上部生物量比(R/S)下降(图 3,表 3),即,水位上升导致更少的生物量分配到地下部。水位和土壤类型对秋茄幼苗 R/S 比值具有显著相互作用:高水位导致粗质土 R/S 比值减少 44.6%,减少量多于细质土(减少 4.2%)。

表 2 模拟海平面上升对秋茄幼苗生长的影响

Table 2 Effects of simulated sea level rise on growth of *K. candel* seedlings

处理 Treatment	生长期 Growth Period (Months)							
	2		4		2		4	
	茎高(cm) Height		基径(mm) Diameter		叶片数 Leaf number		叶面积(cm ²) Leaf area	
HC	27.1 ± 0.9 ^a	32.2 ± 1.1 ^a	5.22 ± 0.15 ^a	5.73 ± 0.07 ^b	6.0 ± 0.4 ^a	8.0 ± 0.9 ^{ab}	16.7 ± 0.4 ^b	32.2 ± 1.4 ^b
HF	27.7 ± 0.3 ^a	34.2 ± 0.6 ^a	5.30 ± 0.19 ^a	6.20 ± 0.18 ^a	5.8 ± 0.2 ^a	9.7 ± 0.8 ^a	21.2 ± 1.1 ^a	41.9 ± 3.1 ^a
LC	14.1 ± 0.8 ^b	17.3 ± 1.0 ^b	5.24 ± 0.29 ^a	5.70 ± 0.19 ^b	5.1 ± 0.5 ^a	6.7 ± 0.6 ^b	16.8 ± 0.9 ^b	26.2 ± 3.0 ^c
LF	14.5 ± 0.2 ^b	19.8 ± 0.4 ^b	5.36 ± 0.32 ^a	6.10 ± 0.28 ^{ab}	5.1 ± 0.3 ^a	6.1 ± 0.3 ^b	19.5 ± 1.9 ^a	35.5 ± 1.6 ^b

同一列数据上标的不同字母表示在 0.05 的水平上差异显著 Means in the same column with different letters in the same column are significantly different at level of 0.05

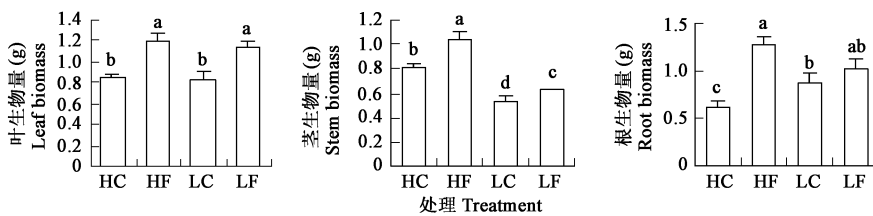


图 2 模拟海平面上升对秋茄幼苗生物量的影响

Fig. 2 Effects of simulated sea level rise on biomass of *K. candel* seedlings

表 3 模拟海平面上升对秋茄幼苗生物量分配和相对生长率(RGR)影响的双因素方差分析结果

Table 3 Results of two-way ANOVA on biomass partitioning and relative growth rate of *K. candel* seedlings

因素 Factor	叶生物量 Leaf biomass	茎生物量 Stem biomass	根生物量 Root biomass	地下部/地上部生物量比 Biomass ratio of root/shoot	粗根生物量百分比 Coarse root percentage	RGR
水位 Level (L)	1.82	172.86***	0.00	49.26***	46.37***	0.46
土壤 Soil (S)	87.12***	38.46***	56.50***	7.96*	6.26*	110.85***
L × S	0.33	6.79*	23.76**	34.35***	14.08**	2.68

F 值的显著性 F-values are given and significant effects: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

高水位处理下的粗根生物量百分比均比低水位下高(图 3,表 3)。对于秋茄的粗根生物量百分比而言,水位和土壤类型间存在显著相互作用:细质土中高水位导致粗根生物量百分比的增加量(35.0%)明显多于粗质土的增加量(11.7%)。

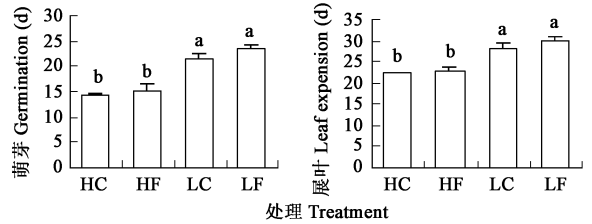


图 1 模拟海平面上升对秋茄繁殖体萌苗的影响

Fig. 1 Effects of simulated sea level rise on propagule establishments of *K. candel*

柱状图上的不同字母表示在 0.05 的水平上差异显著,下同 Letters above the columns indicate significant differences at level of 0.05, the same below

水位对秋茄后 2 个月的相对生长率影响不大,高水位处理下的值略有下降,粗质土和细质土中分别下降 3.7% 和 8.9% (图 3, 表 3)。

2.1.5 生理参数 高水位处理导致叶绿素含量升高但土壤类型间的差异不显著(图 4, 表 4)。叶绿素 a/b 比值随水位上升而下降。高水位下叶片胡萝卜素含量低于低水位处理。

水位上升秋茄叶片气孔密度减少(图 5, 表 4)。与低水位处理相比,高水位处理下秋茄气孔密度在粗质土和细质土中分别减少 24.2% 和 21.1%。

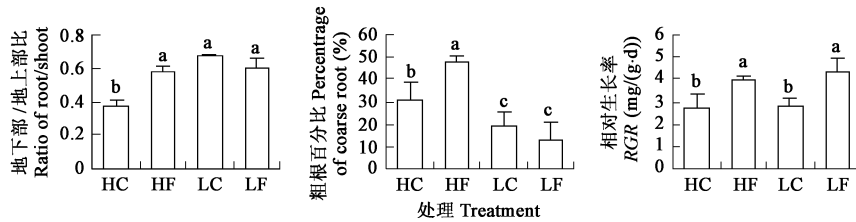


图 3 模拟海平面上升对秋茄幼苗生物量分配和相对生长率的影响

Fig. 3 Effects of simulated sea level rise on biomass partitioning and relative growth rate of *K. candel* seedlings

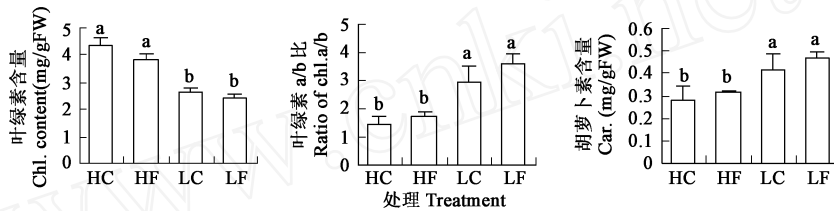


图 4 模拟海平面上升对秋茄幼苗叶片光合色素含量的影响

Fig. 4 Effects of simulated sea level rise on photosynthetic pigment contents of *K. candel* seedlings

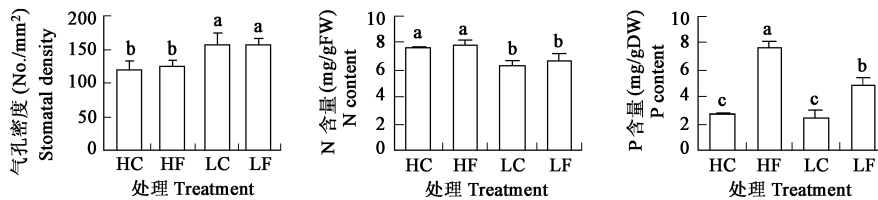


图 5 模拟海平面上升对秋茄幼苗叶片气孔密度和秋茄幼苗根系 N、P 含量的影响

Fig. 5 Effects of simulated sea level rise on stomatal density and contents of N and P in roots of *K. candel* seedlings

表 4 模拟海平面上升对秋茄幼苗一些生理参数影响的双因素方差分析结果

Table 4 Results of two-way ANOVA on physiological parameters of *K. candel* seedlings

因素 Factor	叶绿素含量 Chl content	叶绿素 a/b 比值 Ratio of chl a/b	胡萝卜素含量 Car content	气孔密度 Stomatal density	根 N 含量 Root N content	根 P 含量 Root P content
水位 Level (L)	142.36***	64.70***	37.43***	44.48***	18.60**	192.20***
土壤 Soil (S)	2.23	4.86	4.71	0.03	0.99	1055.94***
L × S	2.89	0.67	0.34	0.21	0.04	135.86***

F 值的显著性 F-values are given and significant effects: ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

两种土壤条件下秋茄幼苗高水位处理的根 N 含量显著高于低水位处理的值(图 5 表 4)。细质土中高水位处理导致根 P 含量的显著增加,但粗质土中 P 含量对水位的变化反应不明显。

2.2 野外试验

无论是繁殖体直接种植还是幼苗移栽,秋茄植物在具粗质土的西贡天然红树林向海外缘裸滩较高潮区(U I)和较低潮区(L I)的成活率相当,均在 90% 以上(表 5)。L I 区植株比 U I 区具有更大的茎高生长和较小的叶片数增加值。



表 5 在具粗质土的香港西贡天然红树林向海外缘裸滩较高潮区(U I)和较低潮区(L I)繁殖体直接种植和幼苗移栽 4 个月后秋茄的生长情况
 Table 5 Growth of *K. candel* four months after propagule plantation and seedling transplantation in two intertidal zones, lower intertidal (L I) and upper intertidal (U I) zones, in seaward open flat of a natural mangrove forest at Sai Kung of Hong Kong

种植方法 Method	潮位 Tidal zone	成活率(%) Survival rate	茎高生长(cm) Height increment	叶片数增量 Leaf number increment
繁殖体种植 Propagule plantation	U I	93	19.4	7.9
	L I	97	21.0	6.6
幼苗移栽 Transplantation	U I	95	2.2	1.7
	L I	100	4.5	1.2

3 讨论

3.1 海平面上升对繁殖体萌苗的影响

据报道,红树植物繁殖体的萌苗速度受环境因素如盐度和淹水影响。低盐度加快木榄和红海榄的萌苗^[11]。Delgado 等的研究表明,假红树(*Laguncularia racemosa*)和亮叶白骨壤(*Avicennia geminans*)的繁殖体在正常潮汐条件下的萌苗速度比不淹水处理慢^[12]。本研究的结果表明,模拟海平面上升 30cm(水位上升、淹水时间延长)将加快秋茄繁殖体萌苗(图 1)。

3.2 对海平面上升的生长反应

不同红树植物高生长对潮位的反应不同。模拟海平面上升导致大红树幼苗高生长的增加^[2],与野外所得的结果一致:移栽的大红树幼苗早期茎生长在最低潮区最大^[13,14]。正常潮汐淹水条件下假红树幼苗的茎高生长大于不淹水条件下的值,而亮叶白骨壤两种淹水条件下的茎高生长无显著差异^[12]。野外条件下,正红树茎高生长随高程增加而减小^[13]。

本研究的结果清楚表明,海平面上升 30cm 及延长的淹水时间对秋茄最初 2 个月的早期高生长有明显的促进作用(表 2),这是其对叶片淹水胁迫的适应:惟有加快高生长才能使得叶片尽快增加光照时间。然而,随后 2 个月的相对生长率不因水位的上升而增加,反而略有下降(图 3,表 3),说明幼苗发育的后期,叶片淹水对植物生长的刺激作用减弱,而根系缺氧对生长的抑制作用加强。这些结果表明,海平面上升将促进红树植物秋茄的早期生长但随后将抑制其生长,这与 Ellison 和 Farnsworth 对另一种红树植物大红树的研究结果一致:模拟的海平面上升 16cm 促进早期生长但随后抑制生长^[2]。

植物的地下部/地上部生物量比值随环境变化而变化,且这种变化是很多植物对胁迫的适应特点^[15]。生物量从根向茎的移动是耐水渍红树植物对水渍时间延长的一种适应性反应^[6]。高水位处理下秋茄的地下部/地上部生物量比值明显低于低水位处理,尤其是在粗质土中更是如此(图 3,表 3),说明淹水时间延长导致生物量分配从根系向地上部的移动。淹水时间延长对植物的影响有两方面:(1)增加可利用水分,这将对植物生长有益;(2)导致氧供应的缺乏,这将抑制植物的生长。相对减少的根生物量无疑将减少对根组织的氧需求,缩短向根茎的氧扩散路径,减少根围氧化的氧需求量。McKee 也指出,根区厌氧导致亮叶白骨壤、假红树和大红树根系呼吸率降低^[16]。

与成年树木不同,红树植物幼苗期间并未形成通气根来适应还原性底质条件,但它们对淹水有一种解剖上的适应对策:增加根系孔隙度以增加根内氧贮量,减少呼吸组织的体积,植物对淹水的耐受性与根系孔隙度成正比^[17]。根直径的增大增加了孔隙度,减少了氧损失并进而促进氧向根系的扩散^[18]。模拟海平面的上升,秋茄幼苗的粗根生物量百分比增加(图 3,表 3)。这说明,更大孔隙度根的形成是红树植物秋茄幼苗对海平面的上升的一种解剖上的适应对策。

3.3 对海平面上升的生理反应

模拟海平面上升导致秋茄幼苗叶片光合色素含量明显增加(图 4,表 4),这是由于叶片受水淹时间延长,相当于处于较荫蔽的环境,光合色素含量的增加有助于集中在较短的光照时间内采光,是秋茄幼苗在生理上对叶片淹水的适应机制之一。叶绿素 a/b 比值可指示叶绿素的光合作用能力^[19]。对一些红树植物及红树林伴生植物的研究表明,叶片碳固定速率与叶绿素 a/b 比值呈极显著正相关^[20]。模拟海平面上升导致秋茄幼苗叶片叶绿素 a/b 比值显著减少,表明光合速率下降(图 4,表 4)。这部分解释了尽管秋茄叶面积因水位上升而增加,但相对生长率略有下降的原因。

由上可见,模拟海平面上升时秋茄的生物量分配由根部向茎转移(图 3)。这是否会减少根部从土壤吸收营养?Rubio 等认为,淹水增加耐水淹植物单位根生物量的营养吸收^[21]。他通过 *Paspalum dilatatum* 对 P 的吸收证实了这一点并认为这一特点是淹水后群落中 *Paspalum dilatatum* 相对丰度增加的重要原因之一。这与本研究的结果类似。秋茄的根 N、P 含量不因海平面的上升而减少(图 5,表 4)。

3.4 不同土壤条件下秋茄幼苗对海平面的上升的反应

没有任何有关不同土壤条件下海平面上升对红树植物幼苗影响的差异的报道。本研究的结果表明,水位上升导致细质土壤的酸化比粗质土壤严重(表 1)。Ellison 和 Farnsworth 指出,因海平面上升导致的土壤酸化抑制大红树幼苗的生长^[2]。然而,两种土壤条件下秋茄相对生长率在模拟海平面的上升时减少的情况类似(图 3,表 3)。因海平面的上升导致细质土中的秋茄粗根

生物量比例的增加量比粗质土多(图 3, 表 3), 这缓解了细质土较严重酸化的胁迫。细质土中相对增长率减少量更少的另一原因是根 P 含量的增加, 因为酸性土壤条件下有效性无机 P 离子的量增加^[22]。这说明水位上升时植物的生物能(ATP)更多。

3.5 微型试验和野外试验结果的比较

无论是高水位还是低水位条件下, 秋茄的所有繁殖体均成功萌苗且在整个试验期间所有幼苗均成活。野外试验中, 秋茄幼苗也在两种水位条件下均有类似的高成活率(90% 以上)(表 5)。

野外试验的结果也表明, 高水位条件下(较低潮区, LD)无论是经繁殖体直接种植还是幼苗移栽的秋茄均有较大的高生长, 这证实了从微型试验所得的结论即海平面上升促进早期生长尤其是茎高增长。

References

- [1] Field C D. Impact of expected climate change on mangroves *Hydrobiologia*, 1995, **295**: 75~ 81.
- [2] Ellison A M, Farnsworth E J. Simulated sea level change alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Oecologia*, 1997, **112**: 435~ 446
- [3] Kitaya Y, Jintana V, Piriyaoytha S, et al. Early growth of seven mangrove species planted at different elevations in a Thai estuary. *Trees*, 2002, **16**: 150~ 154
- [4] McKee K L. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution-reciprocal effects? *J. Ecol.*, 1993, **81**: 477~ 487.
- [5] Komiyama A, Santian T, Higo M, et al. Microtopography, soil hardness and survival of mangrove (*Rhizophora apiculata* BL.) seedlings planted in an abandoned tin mining area *For. Ecol Manage.*, 1996, **81**: 243~ 248
- [6] Ye Y, Tam N F Y, Wong Y S, et al. Growth and physiological responses of two mangrove species (*Bruquiera gymnorrhiza* and *Kandelia candel*) to waterlogging *Environ. Exp. Bot.*, 2003, **49**: 209~ 221.
- [7] Allen S E, Grimshaw H W, Parkinson J A, et al. *Chemical Analysis of Ecological Materials*. Oxford: Blackwell Scientific publications, 1974.
- [8] Cintrón G, Novelli Y S. Methods for studying mangrove structure. In: Snedaker S C, Snedaker J G eds. *The Mangrove Ecosystem: Research Methods*. London: United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization Publisher, 1984. 91~ 113
- [9] Hunt R. *Plant Growth Analysis*. The Institute of Biology's Studies in Biology no. 96. London: Edward Arnold, 1978
- [10] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents *Trans Biochem. Soc.*, 1983, **11**: 591~ 592
- [11] Mo Z C, Fan H Q, He B Y. Effects of seawater salinity on hypocotyls growth in two mangrove species *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**: 235~ 239
- [12] Delgado P, Hensel P F, Jiménez J A, et al. The importance of propagule establishment and physical factors in mangrove distributional patterns in a Costa Rican estuary. *Aquat Bot.*, 2001, **71**: 157~ 178
- [13] Ellison A M, Farnsworth E J. Seedling survivorship, growth, and response to disturbance in Belizean mangal *Am. J. Bot.*, 1993, **80**: 1137~ 1145
- [14] Farnsworth E J, Ellison A M. Sun-shade adaptability of the red mangrove, *Rhizophora mangle* (Rhizophoraceae): changes through ontogeny at several levels of biological organization *Am. J. Bot.*, 1996, **83**: 1131~ 1143
- [15] Koler J, Kozinka V. *Physiology of the Plant Root System*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1992
- [16] McKee K L. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia *Tree Physiol.*, 1996, **16**: 883~ 889
- [17] Youssef T, Saenger P. Anatomical adaptive strategies and rhizosphere oxidation in mangrove seedlings *Aust. J. Bot.*, 1996, **44**: 297~ 313
- [18] Huang B. Waterlogging responses and interaction with temperature, salinity, and nutrients. In: Wilkinson R E ed. *Plant-Environment Interactions*. New York: Marcel Dekker, 2000. 173~ 204
- [19] Anderson J M, Chow W S, Goodchild D C. Thylakoid membrane organization in sun/shade acclimation *Aust. J. Plant Physiol.*, 1988, **15**: 11~ 26
- [20] Das A B, Parida A, Basak U C, et al. Studies on pigments, proteins and photosynthetic rates in some mangroves and mangrove associates from Bhitarkanika, Orissa *Mar. Biol.*, 2002, **141**: 415~ 422
- [21] Rubio G, Oosterheld M, Alvarez C R, et al. Mechanisms for the increase in phosphorus uptake of waterlogged plants: Soil phosphorus availability, root morphology and uptake kinetics *Oecologia*, 1997, **112**: 150~ 155
- [22] Noble C L, Rogers M J E. Responses of temperate forage legumes to waterlogging and salinity. In: Pessaraki I ed. *Handbook of Plant and Crop Stress*. New York: Marcel Dekker, 1994

参考文献

- [11] 莫竹承, 范航清, 何斌源. 海水盐度对两种红树植物胚轴萌发的影响. *植物生态学报*, 2001, **25**: 235~ 239.