

深圳湾引种红树植物海桑的幼苗发生 和扩散格局的生态响应

曾雪琴^{1,2,3} 陈鹭真^{1,3,4*} 谭凤仪^{3,5} 黄建辉¹ 徐华林⁶ 林光辉^{1,4}

1 (中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

2 (中国科学院研究生院, 北京 100049)

3 (深圳福田-城大红树林研发中心, 深圳 518040)

4 (亚热带湿地生态系统研究教育部重点实验室/厦门大学生命科学学院, 厦门 361005)

5 (香港城市大学生物及化学系, 香港)

6 (广东内伶仃福田国家级自然保护区管理局, 深圳 518040)

摘要: 海桑(*Sonneratia caseolaris*)是我国华南沿海主要红树林造林树种, 在深圳湾引种造林15年后, 在天然红树林和光滩中出现了大面积的扩散。为了研究深圳湾红树植物海桑的幼苗扩散及其与生态因子的关系, 作者采用样线和样方调查法于2006年9月至2007年9月对深圳福田红树林内天然扩散的海桑幼苗的密度、高度和盖度及其相关生态因子(包括种间竞争、群落类型、光照、扩散距离与滩面高程)进行了6次调查。天然红树林和人工海桑林林下海桑幼苗密度在调查初期分别为24.7棵/m²和19.7棵/m², 到2007年9月林下的一年生海桑幼苗全部死亡, 说明林下的弱光生境显著抑制了海桑幼苗的早期生长和自然更新。不同林型下(包括天然白骨壤林和秋茄林、人工海桑林)的海桑幼苗的密度、高度、盖度差异不显著($P>0.05$); 而林中空地各指标显著高于林下($P<0.05$)。虽然深圳福田红树林滩面高程介于1.12–2.10 m(黄海平均海平面)之间, 海桑幼苗自然扩散分布的最适滩面高程是1.40–1.60 m, 属于深圳湾红树林的中高潮滩, 但幼苗密度与滩面高程之间相关性较小。海桑具有一定的长距离扩散能力, 天然白骨壤林和秋茄林下海桑幼苗密度与其扩散距离(距最近母树的距离)之间呈显著负相关。天然白骨壤林和秋茄林下海桑幼苗密度与光照强度相关性不显著($P>0.05$), 而人工海桑林林下的海桑幼苗密度与光照强度呈显著正相关, 且相关系数逐次增大, 说明海桑幼苗的早期生长受到光照强度的影响极为显著。因此, 深圳湾引种海桑的繁殖体在天然白骨壤林和秋茄林下的扩散主要受与母树距离的影响, 但在海桑人工林下光照强度是影响幼苗分布的最重要生态因子。

关键词: 红树林, *Sonneratia caseolaris*, 幼苗扩散, 光照强度, 滩面高程, 扩散距离

Seedling emergence and dispersal pattern of the introduced *Sonneratia caseolaris* in Shenzhen Bay, China

Xueqin Zeng^{1,2,3}, Luzhen Chen^{1,3,4*}, Nora Fung Yee Tam^{3,5}, Jianhui Huang¹, Hualin Xu⁶, Guanghui Lin^{1,4}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 Futian–CityU Mangrove Research and Development Centre, Shenzhen 518040

4 Key Laboratory for Subtropical Wetland Ecosystem Research, Ministry of Education / School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005

5 Department of Biology and Chemistry, City University of Hong Kong, Hong Kong SAR, China

6 Administrative Bureau of Neilingding Futian National Nature Reserve, Shenzhen 518040

Abstract: Due to its rapid growth, *Sonneratia caseolaris*, a mangrove species indigenous to Hainan, was introduced to Shenzhen Bay, Guangdong for afforestation purpose during the early 1990s. The seedling

收稿日期: 2007-10-31; 接受日期: 2008-04-22

基金项目: 中国科学院“百人计划”资助项目、国家自然科学基金(30700092)和中国博士后科学基金(20060400529)

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

emergence, early growth and dispersal pattern of *S. caseolaris* and their responses to environmental factors have not been well studied in the new habitat. In this study, we evaluated the density, height and coverage of *S. caseolaris* seedlings underneath the canopies of various mangrove forests (including both natural *Kandelia candel* and *Avicennia marina* communities and introduced *S. caseolaris* communities) and on the mudflats without canopy, in Futian Mangroves Natural Reserve of Shenzhen Bay from September 2006 to September 2007. Line intercept and square intercept methods were used in the survey. Tidal elevation, light intensity, community types and the distance between the sample squares and the nearest adult *S. caseolaris* were also recorded. The mean densities of *S. caseolaris* seedlings under the canopies of both the introduced and natural mangrove forests decreased from September 2006 (24.7 seedlings per m² and 19.7 seedlings per m², respectively) to September 2007 (no seedlings survived). No significant differences were found in the seedling density, height or coverage of *S. caseolaris* among different mangrove communities. However, the density, height and coverage of *S. caseolaris* seedlings were significantly higher on the mudflats without canopy than under the mangrove canopies, indicating that higher light intensity in on the mudflats without canopy promoted the dispersal and vertical growth of *S. caseolaris* seedlings. Although the optimal tidal elevation for *S. caseolaris* seedlings in Shenzhen Bay was between 1.40 m and 1.60 m, an area that falls within the mid-to-high intertidal zones, seedling density and tidal elevation were weakly correlated. The seedling density under the native mangrove canopies was negatively related to dispersal distance. However seedling density were positively correlated with light intensity ($P < 0.05$), and the correlation coefficients for the introduced *S. caseolaris* forest increased through time with successive surveys. In contrast, there was no significant correlation founded between seedling density and light intensity under native mangrove canopies. We concluded that distance to mother tree was the most important factor determining *S. caseolaris* seedling density under native mangrove canopies, whereas the light intensity was the most important environmental factor for controlling seedling dispersal pattern under the canopy of the introduced *S. caseolaris* forest.

Key words: mangroves, *Sonneratia caseolaris*, seedling dispersal, light intensity, elevation, dispersal distance

红树林是处于陆地与海洋过渡带的一类特殊植被类型, 是维持海岸生态平衡的特殊生态系统(林鹏, 1997), 同时也是极易被入侵的生态系统之一(黄建辉等, 2003)。海桑(*Sonneratia caseolaris*)是天然分布于我国海南岛的红树植物, 属前缘裸滩定居的先锋树种。由于海桑树体高大、生长迅速、结实率高、耐水淹等特点, 近年来被广泛用于华南沿海滩涂红树林的生态恢复和人工造林(郑德璋等, 1999)。海桑1994年首次在广东深圳湾引种并取得成功, 1999年出现一定程度的自然更新和扩散现象(王伯荪等, 2002; Zan *et al.*, 2003), 2006年8月, 在深圳湾红树林区出现了海桑幼苗的大面积扩散。由于潮水的携带作用, 海桑已经从深圳福田的引种区扩散到对岸的香港米埔湿地, 并有进一步扩散的趋势^①。快速的扩散能力是入侵植物的重要特征(黄建辉等, 2003), 因此, 海桑幼苗在深圳湾的自然扩散已经引

起有关部门对其入侵潜力的高度重视和担忧。

幼苗更新是植物种生活史上最重要的阶段之一, 而幼苗定居对植物的更新具有重要的筛选作用(Clark *et al.*, 1998; Rey & Alcántara, 2000)。海桑作为深圳红树林自然保护区的引入种, 其幼苗的天然更新和扩散及其对各类生态因子的响应还不清楚。本研究拟在对海桑幼苗发生和扩散格局进行调查的基础上, 分析幼苗的更新和扩散规律及其生态响应, 为其自然扩散范围的预测和入侵潜力的评估提供基础资料。

1 研究地点概况

研究地点位于广东内伶仃福田国家级自然保护区的实验区 (22°32' N, 114°03' E)(图1)。该区属南亚热带季风气候, 年平均气温22℃, 最冷月平均14.1℃(1月), 极端最低温0.2℃(1月), 极端最高温38.7℃(7月), 年平均降水量1,927 mm, 年均相对湿度79%。海水pH值为7.23–8.05, 海水盐度平均为15‰。图2给出了调查期间与历史同期深圳的月均

① Yuk CL (2006) *Study on the Germination Conditions of Two Exotic Species Sonneratia caseolaris and Sonneratia apetala*. Undergraduate thesis, Department of Biology and Chemistry, City University of Hong Kong, Hong Kong.

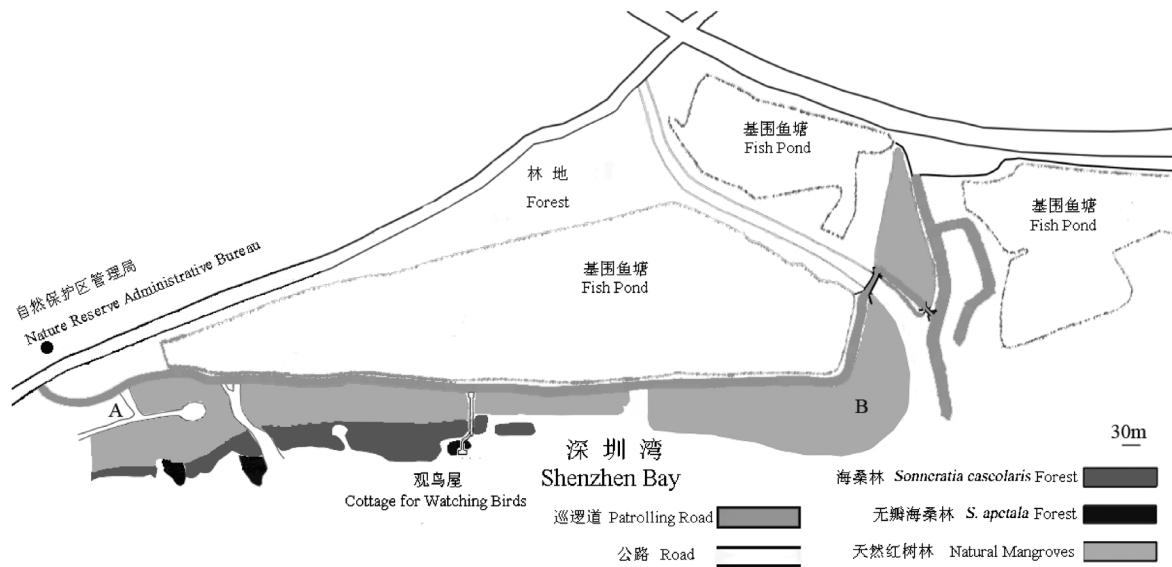


图1 调查区域示意图。调查区域为从A点到B点。天然红树林向陆一侧为秋茄林，向海一侧为白骨壤林。
Fig. 1 Location of the study site. The survey area is from A to B. The landward side of natural mangroves is occupied by *Kandelia candel* forest, and the seaward side is by *Avicennia marina* forest.

温图(1971–2000年) (<http://www.121.com.cn>)。

调查区域内由陆向海依次分布有天然林(秋茄林和白骨壤林)和人工林(海桑林), 3种林型沿海岸线呈带状分布, 林中空地分布在海桑林内的没有冠层的光滩。主要红树植物有本地种白骨壤(*Avicennia marina*)、秋茄(*Kandelia candel*)、桐花树(*Aegiceras corniculatum*), 及引入种海桑和无瓣海桑(*Sonneratia apetala*)。不同红树群落的相对光照强度依次为: 海桑人工林12.2%, 白骨壤天然林6.64%, 秋茄天然林7.18%, 林中空地86.44%。

2 研究方法

2.1 样地设置

在保护区的红树林实验区(见图1的A点到B点)随机布置了19条与海岸线垂直的固定样线, 从红树林向陆一侧延伸到光滩。样线的长度在30–105 m之间, 随红树林林带的宽度变化而变化。其中, 天然林中12条, 人工海桑林中6条, 海桑林林中空地1条。在天然林外侧如果有海桑林, 按天然林和海桑林两条样线计算。在样线上每隔5 m 布置一个样点, 以样点为中心, 设立一个1 m × 1 m的固定样方。总样方数为160个, 其中秋茄林46个, 白骨壤林50个, 人工海桑林50个, 林中空地14个。

2.2 样地调查

2006年9月至2007年1月, 每隔一个半月调查一次, 共调查4次; 2007年1月以后, 因林下一年生海桑幼苗存活数量很少, 故仅在6月和9月各进行1次调查。记录样方所在的林型和样方内低于1 m的一年龄海桑幼苗和本地种苗的密度、高度和盖度。用卷尺测定每种幼苗的高度, 用目测法估测幼苗盖度, 用GPS定位仪测定天然林下每个样方距最近海桑母树(果期开花结果)的距离。于2006年11月、2007年1月和6月各选取3个天气晴朗的上午, 用照度计(TES-1334A)测定每个样方以及实时林外空地上的光照强度。

用连通器法确定每个样方的滩面高程(陈鹭真, 2005)。方法是: 两根标杆中间连接一条细小透明塑料管, 灌满水, 将标杆插入两个相邻样点邻接处。管内两液面在标杆上的高度差即是两个点的滩面高程差。基准点滩面高程可由香港天文台提供的实时潮汐高度减去测得的实时潮水深度获得。经测量, 所有样方的高程范围为1.12–2.10 m(黄海平均海平面, 下同)。

2.3 数据分析

应用统计软件SigmaPlot 10.0 (for Windows) 和 SPSS 11.0 (for Windows)对数据进行处理。对每次调

查的不同群落下海桑幼苗的密度、高度和盖度, 及海桑幼苗与其他红树幼苗的同一测定指标分别进行比较和差异显著性分析(One-way ANOVA, LSD法); 对6次测定的不同群落类型中海桑幼苗的密度进行重复测量方差分析(Repeated measure ANOVA); 对滩面高程、扩散距离、光照强度等生态因子与幼苗密度进行回归分析。

3 结果

3.1 海桑幼苗在不同群落类型中的更新状况

调查结果表明: 在距离海桑母树700 m以外的天然红树林下仍有海桑幼苗的分布。其中海桑林中空地的海桑幼苗密度、高度和盖度显著高于3种红树林下和林缘光滩(偶见海桑幼苗), 但在3种林型之间差异不显著。从表1可见: 不同群落类型 and 不同测定时间的海桑幼苗密度都有极显著差异, 且时间和群落类型之间存在显著的交互作用。

如图3所示, 3种红树林下海桑幼苗平均密度在2006年9月高达 23.6 ± 3.3 棵/ m^2 , 其中天然林中平均为 24.7 ± 5.7 棵/ m^2 , 人工海桑林中为 19.7 ± 4.3 棵/ m^2 ; 而后逐渐减少, 到了11月显著下降到 4.97 ± 1.28 棵/ m^2 , 减少了78.9%; 到了2007年1月, 已减少到 0.70 ± 0.18 棵/ m^2 ; 至2007年9月全部死亡。海桑林中空地2006年9月的海桑幼苗平均密度高达 69.8 ± 24.0 棵/ m^2 , 到2007年1月减少了49.4%, 而到2007年9月仍保持为 25.6 ± 8.40 棵/ m^2 。林中空地海桑幼苗的平均高度2006年9–12月间从 10.0 ± 0.6 cm逐渐增加到 26.8 ± 3.9 cm; 到了2007年1月却下降到 9.38 ± 2.15 cm, 叶子所剩无几, 并出现了枯顶现象; 到2007年9月却又迅速增长到 130 ± 16.5 cm, 平均盖度高达 $91 \pm 9.2\%$ 。

3.2 海桑幼苗与其他红树植物幼苗的种间竞争

前3次调查中, 海桑幼苗密度均显著高于其他红树植物($P < 0.05$), 在前4次调查中, 各种林型下其他红树植物的幼苗密度均小于5棵/ m^2 (图4)。林下不同种红树植物幼苗的平均高度差异也很大, 平均盖度均不超过5%。逐步回归分析表明(表2): 海桑幼苗密度与其他红树植物幼苗的密度在2006年9月第一次调查中存在显著的相关性($P < 0.05$), 但 R^2 较小(最大为0.054)(表2), 其他测定时间两者相关性不显著。

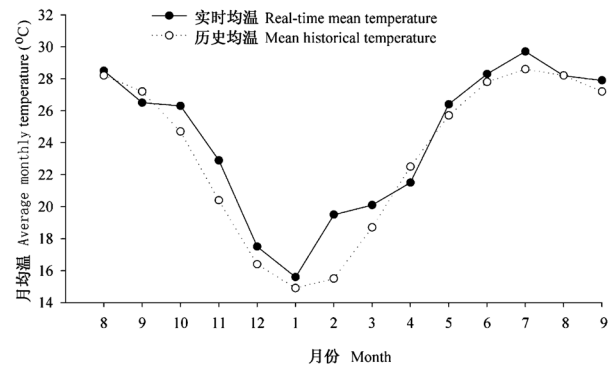


图2 深圳市月均温(2006年8月至2007年9月)与历史同期均温(1971–2000年)(来自深圳市气象局http://www.121.com.cn) Fig. 2 Average monthly temperatures during the study period from Aug. 2006 to Sep. 2007 and average monthly temperatures of the same months from 1971–2000 in Shenzhen (data from Shenzhen Meteorological Bureau. http://www.121.com.cn)

表1 不同群落类型中海桑幼苗密度的重复测量方差分析结果

Table 1 Repeated measures ANOVA for the seedling density of *Sonneratia caseolaris* in different mangrove communities

变异来源 Sources of variation	自由度 df	F	P
时间 Time	4	15.828	0.000
林型 Forest type	3	26.642	0.000
时间×林型 Time×Forest type	12	3.455	0.000

3.3 滩面高程、扩散距离、光照强度与海桑幼苗分布

深圳湾滩面高程在1.12–2.10 m之间变化, 海桑幼苗密度高的区域主要集中在滩面高程1.40–1.60 m之间, 属于中、高潮滩, 而且在整个调查过程中始终保持着密度上的优势(图5)。除了第一次调查外, 天然林中的海桑幼苗密度与滩面高程都达到显著负相关(R^2 在0.04–0.08之间, $P < 0.05$)。

天然红树林下(包括白骨壤林和秋茄林)海桑幼苗扩散距离与幼苗密度呈显著负相关(图6), 特别是在第一次调查中, R^2 高达0.30。

在天然林下海桑幼苗密度与光照强度的相关性未达到显著水平($P > 0.05$)(表3), 而在人工海桑林下的海桑幼苗密度随着林下光照强度的增强呈线性增加, 相关程度随着海桑幼苗的生长呈增加趋势(前4次调查中 R^2 分别为0.160, 0.267, 0.369, 0.364)。

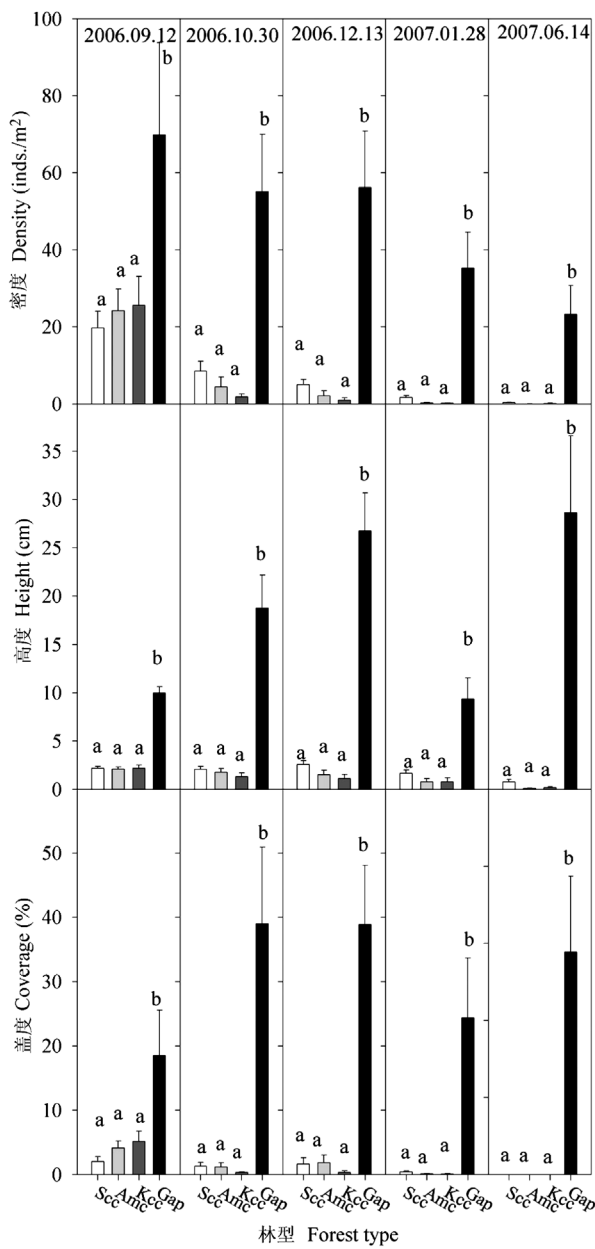


图3 不同群落类型中海桑幼苗的密度、高度和盖度(平均值±标准误)。Sc—海桑林; Amc—白骨壤林; Kcc—秋茄林; Gap—海桑林中空地。不同小写字母代表差异显著($P < 0.05$)。Fig. 3 Seedling density, height and coverage of *Sonneratia caseolaris* in different mangrove communities (Means±SE). Sc, *Sonneratia caseolaris* community; Amc, *Avicennia marina* community; Kcc, *Kandelia candel* community; Gap, Forest gap. Different letters indicate significant difference at 0.05 level.

4 讨论

4.1 不同生境海桑幼苗的发生和扩散

Herrera等(1994)发现生境类型是影响幼苗定居

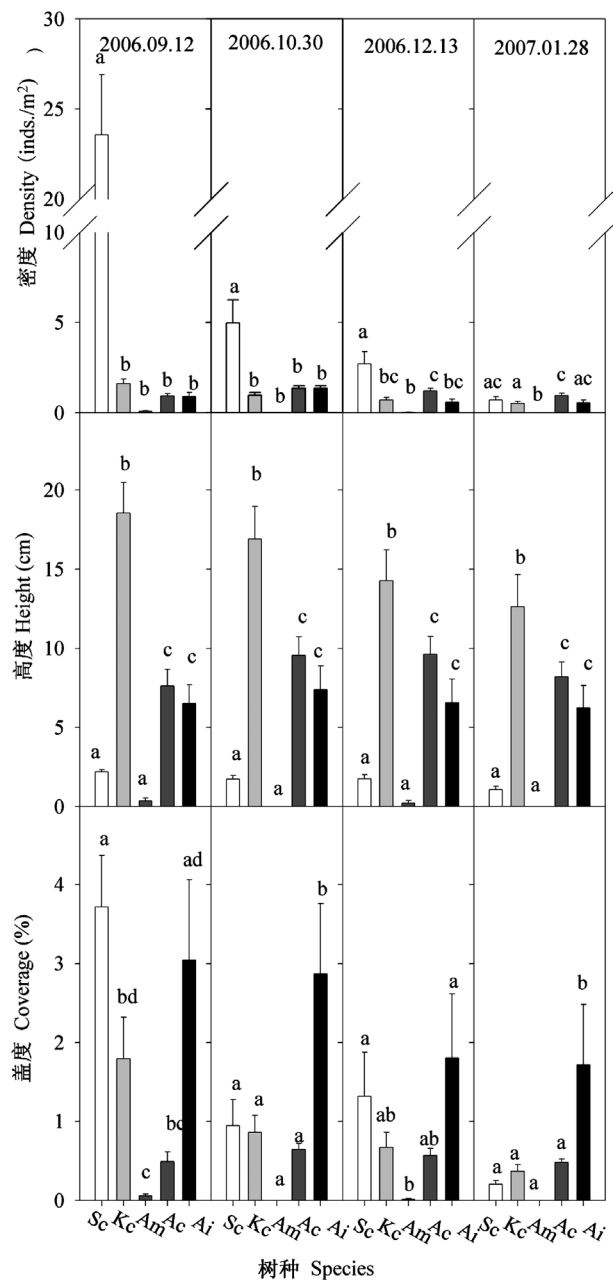


图4 海桑幼苗与其他红树幼苗在不同调查时间的密度、高度和盖度(平均值±标准误)。Sc—海桑; Kc—秋茄; Am—白骨壤; Ac—桐花树; Ai—老鼠勒。不同小写字母代表差异显著($P < 0.05$)。Fig. 4 Seedling density, height and coverage of different mangrove species during the first four surveys (Means±SE). Sc, *Sonneratia caseolaris*; Kc, *Kandelia candel*; Am, *Avicennia marina*; Ac, *Aegiceras coniculatum*; Ai, *Acanthus ilicifolius*. Different letters indicate significant difference from each other species at 0.05 level.

的主要因素。红树林具有复杂的生境结构, 表现为小尺度生境的多样性(Smith *et al.*, 1994; Sherman *et al.*, 2000)。当繁殖体扩散到安全地点后, 能否成功

表2 海桑幼苗密度与其他红树幼苗密度的逐步回归结果(2006年9月)

Table 2 Stepwise regressions between seedling densities of *Sonneratia caseolaris* and other mangrove species (Sep., 2006)

步数 Step	偏回归系数 Partial regression coefficient		截距 Intercept	R^2	$P > F $			
	<i>Ac</i>	<i>Kc</i>			<i>Ac</i>	<i>Kc</i>	截距 Intercept	模型 Model
	Step 1	-4.568		29.214	0.028	0.035		0.000
Step 2	-5.051	2.362	25.974	0.054	0.019	0.040	0.000	0.013

Ac: 桐花树; Kc: 秋茄 *Ac, Aegiceras coniculatum*; *Kc, Kandelia candel*

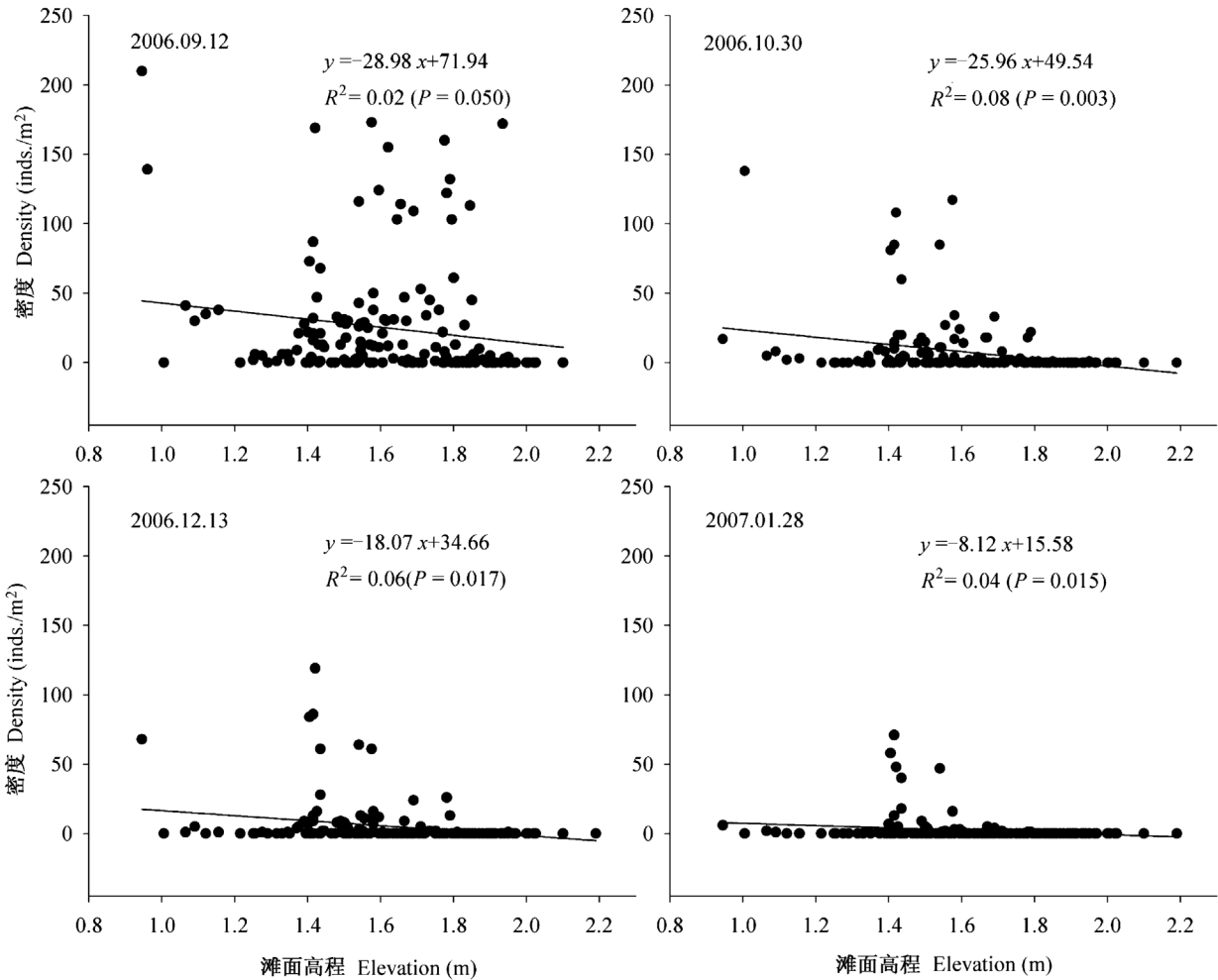


图5 海桑幼苗密度与滩面高程的关系

Fig. 5 The relationship between seedling density of *Sonneratia caseolaris* and tidal elevation

定居在很大程度上取决于小尺度的生境条件(彭闪江等, 2003)。本研究中海桑幼苗的密度变幅很大(0–210棵/m²), 在样方水平表现出了很大差异, 这跟红树林生态系统的复杂性密切相关。此外, 海桑属繁殖体的扩散是以果实为单位, 果实扩散到安全地点后, 形成小的种子库, 增加了幼苗更新的几率; 而没有果实到达的地方, 幼苗出现的几率小很多(Rabinowitz, 1978)。因此, 海桑幼苗密度因受生境

结构和繁殖体机会效应的影响, 在样方尺度上表现出多样性。因此, 海桑繁殖体的扩散特性和红树林生境的复杂性是导致深圳湾海桑幼苗扩散的内因和外因。

4.2 影响海桑幼苗分布格局的主要生态因子

海桑幼苗是阳生苗, 种子的萌发和幼苗的生长都需要较高的光照条件(王伯荪等, 2002)。调查发现: 在一定高程范围内, 林下的光照越强, 海桑的

表3 海桑幼苗密度与相对光照强度的相关分析结果

Table 3 Corelation analysis between the seedlings density of *Sonneratia caseolaris* and relative light intensity

林型 Forest type	测定时间 Measurement time	相关方程 Correlation equation	R^2	P
天然林 (白骨壤林+秋茄林) Natural forest	2006.09.12	$y = -18.79x + 25.43$	0.001	0.730
	2006.10.30	$y = 9.60x + 3.30$	0.002	0.635
	2006.12.13	$y = 6.28x + 1.80$	0.003	0.601
	2007.01.28	$y = 4.06x + 0.39$	0.005	0.480
人工海桑林 Introduced <i>S. caseolaris</i> forest	2006.09.12	$y = 78.08x + 2.94$	0.160	0.002
	2006.10.30	$y = 71.41x - 6.33$	0.267	0.000
	2006.12.13	$y = 75.62x - 10.50$	0.369	0.000
	2007.01.28	$y = 46.56x - 7.59$	0.364	0.000

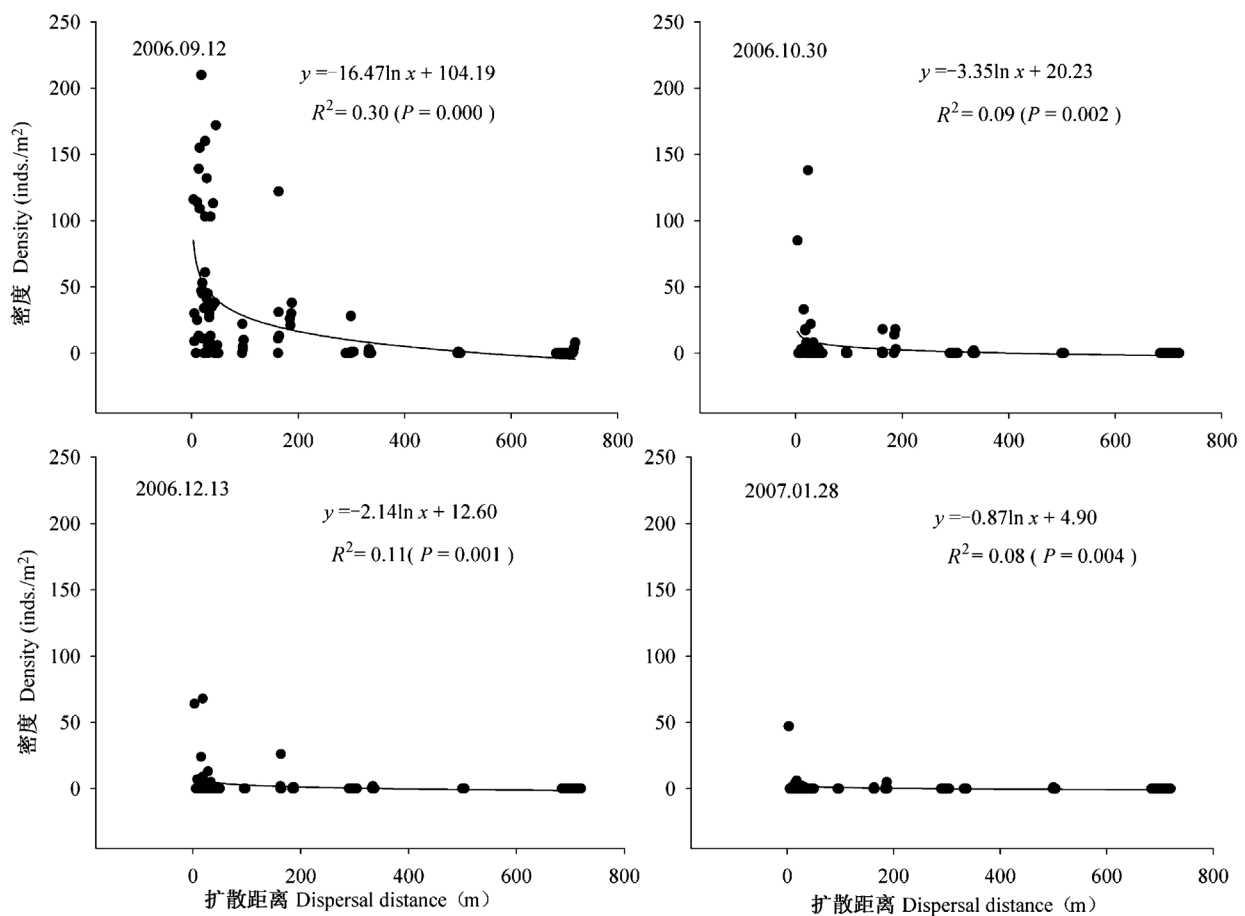


图6 海桑幼苗密度与扩散距离的关系

Fig. 6 The relationship between seedling density of *Sonneratia caseolaris* and dispersal distance

幼苗密度越高。而林中空地的海桑幼苗在密度、高度和盖度上都具有显著优势。因此,光照强度通过影响海桑幼苗的发生和早期生长,从而影响幼苗的分布格局。

调查过程中还发现:2007年1月,林中空地的海

桑幼苗受到越冬鸟类取食和低温的影响,生物量大减少,有些幼苗出现枯顶,甚至死亡。但是,随着气温的升高和候鸟的迁徙,这里的海桑幼苗再次萌发生长,幼苗密度最后维持在25.6棵/m²。部分海桑幼苗在林中空地能安全越冬并保持较高的生长速

表4 海桑人工林、天然林下海桑幼苗密度与主要生态因子的回归分析结果

Table 4 Multiple regressions between the seedlings densities of *Sonneratia caseolaris* and key ecological factors under introduced *Sonneratia caseolaris* forest and natural forest

林型 Forest type	测定时间 Measurement time	变量 Variables	偏回归系数 Partial regression coefficient	偏相关系数 Partial correlations	<i>t</i>	<i>P</i>
天然林 Natural forest	2006.09.12	扩散距离 Dispersal distance	-37.931	-0.544	-6.518	0.000
		常数 Constant	104.802		8.200	0.000
	2006.10.30	滩面高程 Tidal elevation	-19.785	-0.274	-2.858	0.005
		扩散距离 Dispersal distance	-5.370	-0.214	-2.201	0.030
		常数 Constant	49.093		4.345	0.000
		扩散距离 Dispersal distance	-3.939	-0.258	-2.689	0.008
	2006.12.13	滩面高程 Tidal elevation	-8.248	-0.194	-1.984	0.050
		常数 Constant	24.633		3.631	0.000
2007.01.28	扩散距离 Dispersal distance	-2.005	-0.280	-2.943	0.004	
	常数 Constant	4.904		3.267	0.001	
人工海桑林 Introduced <i>S. caseolaris</i> forest	2006.09.12	光照强度 Light intensity	0.430	0.460	3.805	0.000
		常数 Constant	-0.731		-0.090	0.929
	2006.10.30	光照强度 Light intensity	0.038	0.587	5.324	0.000
		常数 Constant	-9.113		-1.757	0.085
	2006.12.13	光照强度 Light intensity	0.039	0.654	6.357	0.000
		常数 Constant	-12.502		-2.801	0.007
	2007.01.28	光照强度 Light intensity	0.024	0.671	0.655	0.000
		常数 Constant	-8.983		-3.408	0.001

度; 而红树林下海桑幼苗密度随调查时间逐次减少, 最后全部死亡。再次证明海桑幼苗在郁闭度较高的红树林下存活的可能性很小, 而在一些光照条件好而水流缓和的局部小生境中有可能存活。在深圳湾和香港米埔的红树林林窗中已经大量出现的海桑植株的自然更新就是因为这个原因(王伯荪等, 2002)。

竞争是物种对有限资源具有相同的需求而产生的个体间的相互作用(Begon *et al.*, 1986)。植物竞争强度随着其密度的增加而加剧(Gough *et al.*, 2002; Wu & Yu, 2004)。调查表明: 林下海桑幼苗与其他红树幼苗的密度除了第一次调查外均无显著相关性, 说明林下的生存空间对于各种红树植物幼苗的早期生长都是充足的。但是, 由于林冠对光的阻挡, 大大限制了海桑幼苗的生长。冠层的海桑、白骨壤和秋茄成树与海桑幼苗之间存在着对光资源的竞争。

不同种类的红树植物根据耐淹程度的不同, 天

然分布在不同高程的滩涂上(林鹏, 1997; 陈鹭真等, 2006)。调查发现: 深圳湾的海桑幼苗集中分布在1.40–1.60 m的高程范围内, 幼苗密度与滩面高程具有显著的负相关, 但是相关系数较小(R^2 在0.02–0.08之间), 说明滩面高程对海桑幼苗密度影响较小。这可能由于: (1)深圳湾的滩面落差小, 其他生态因子比滩面高程对幼苗扩散的影响大得多; (2)海桑是外缘裸滩的先锋树种, 在深圳湾表现出很强的生长优势, 环境适应力强, 分布范围广(王伯荪等, 2002), 滩面高程对其分布格局的影响不显著。

逃逸假说(Escape Hypothesis)认为: 母树附近的种子和幼苗因为容易受到捕食者、寄生者以及病原体等的不利影响, 加上与母树存在着对相同资源的竞争, 往往具有很高的死亡率; 远离母树的种子的出苗成功率较高(Howe & Smallwood, 1982)。天然红树林中的海桑幼苗扩散受到与母树距离的影响显著: 离母树越远, 幼苗的密度越小(图6), 但在人工海桑林下, 海桑幼苗的平均密度没有因为种子供

应上的优势而显著高于天然林下(图3)。逃逸假说在一定程度上支持了该结果。

光照强度、滩面高程和扩散距离等各个因子与海桑幼苗密度的多元线性回归分析结果(表4)表明:天然林中,扩散距离是影响海桑幼苗扩散格局的最重要的生态因子;而在海桑人工林中,不存在扩散距离的差异(扩散距离视为0),光照强度是影响海桑幼苗分布的最重要的生态因子。

潮汐的携带作用为海桑幼苗天然更新和扩散提供了基本条件,但是光照强度和距母树(种子库)距离对于海桑扩散格局的形成具有重要的决定作用,也成为海桑天然扩散的限制因素。

参考文献

- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1986) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Chen LZ (陈鹭真) (2005) *Studies on the Mechanisms of Mangrove Seedlings in Response to Duration of Tidal Immersion* (红树植物幼苗的潮汐淹水胁迫响应机制的研究). PhD dissertation, Xiamen University, Xiamen. (in Chinese with English abstract)
- Chen LZ (陈鹭真), Lin P (林鹏), Wang WQ (王文卿) (2006) Mechanisms of mangroves waterlogging resistance. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **26**, 586–593. (in Chinese with English abstract)
- Clark JS, Macklin E, Wood L (1998) Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs*, **68**, 213–235.
- Gough L, Goldberg DE, Hershock C, Pauliukonis N, Petru M (2002) Investigating the community consequences of competition among clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**, 547–563.
- Herrera CM, Jordano P, Lopez-Soria L, Amat JA (1994) Recruitment of a mast-fruiting, bird dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, **64**, 315–344.
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 201–228.
- Huang JH (黄建辉), Han XG (韩兴国), Yang QE (杨亲二), Bai YF (白永飞) (2003) Fundamentals of invasive species biology and ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **11**, 240–247. (in Chinese with English abstract)
- Lin P (林鹏) (1997) *Mangrove Ecosystem in China* (中国红树林生态系). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Peng SJ (彭闪江), Huang ZL (黄忠良), Peng SL (彭少麟), Xu GL (徐国良) (2003) The processes and mechanisms of the dispersal of fleshy-fruited plants at different spatial scales. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **23**, 777–786. (in Chinese with English abstract)
- Rabinowitz D (1978) Early growth of mangrove seedlings in Panamá, and hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *Journal of Biogeography*, **5**, 113–133.
- Rey PJ, Alcántara JM (2000) Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, **88**, 622–633.
- Sherman RE, Fahey TJ, Battles JJ (2000) Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology*, **88**, 165–178.
- Smith TJ, Robblee MB, Wanless HR, Doyle TW (1994) Mangroves, hurricanes, and lightning strikes. *BioScience*, **44**, 256–262.
- Wang BS (王伯荪), Liao BW (廖宝文), Wang YJ (王勇军), Zan QJ (詹启杰) (2002) *Mangrove Forest Ecosystem and Its Sustainable Development in Shenzhen Bay* (深圳湾红树林生态系统及其持续发展). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Wu ZH, Yu D (2004) The effects of competition on growth and biomass allocation in *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze growing in microcosm. *Hydrobiologia*, **527**, 241–250.
- Zan QJ, Wang BS, Wang YJ, Li MG (2003) Ecological assessment on the introduced *Sonneratia caseolaris* and *Sonneratia apetala* at the mangrove forest of Shenzhen Bay, China. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **45**, 544–555.
- Zheng DZ (郑德璋), Li Y (李云), Liao BW (廖宝文) (1999) The studies on compatible temperature condition for mangrove species. In: *The Studies on Afforestation and Management Techniques for Main Mangrove Species* (红树林主要树种造林与经营技术研究) (eds Zheng DZ (郑德璋), Liao BW (廖宝文), Zheng SF (郑松发)), pp. 221–228. Science Press, Beijing. (in Chinese)

(责任编辑: 李博 责任编辑: 周玉荣)