

长江口退化盐沼土壤繁殖体库对土著植被恢复的影响研究结题报告

袁 泉¹

指导教师 贺 强¹

(1. 复旦大学生命科学学院)

摘要：土壤繁殖体库是植被维持、更新和重建的资源库，为干扰后植被的再生与修复提供可能。然而，目前针对退化盐沼土壤繁殖体库特征及其调控机制的实证研究极为缺乏。本研究以长江口海三棱藨草盐沼湿地为研究系统，通过野外调查、室内培养和控制实验，对两种类型退化盐沼的土壤繁殖体库特征及其幼苗输出、繁殖体雨输入、蟹类扰动等关键生态过程进行研究。研究发现，长江口海三棱藨草盐沼土壤繁殖体库由海三棱藨草单一物种组成，繁殖体类型为种子和球茎，不同类型退化盐沼的土壤繁殖体库特征不同，但与自然盐沼相比，均表现出繁殖体类型简化、密度减少的退化特征。退化盐沼几乎无幼苗萌发，其土壤繁殖体库无法维持海三棱藨草种群的自然更新。从冬季至夏季，自然和退化盐沼土壤繁殖体库密度均逐渐下降，其中自然盐沼中球茎密度在冬季大幅下降。冬季繁殖体雨主要由海三棱藨草球茎和芦苇种子组成，但其密度不足以补充繁殖体在越冬期间的损失，蟹类扰动导致了冬季海三棱藨草繁殖体库密度的下降。本研究揭示了长江口退化盐沼土壤繁殖体库对土著植被恢复的影响及其调控机制，补充了亚热带退化盐沼土壤繁殖体库的基础数据，对长江口盐沼湿地植被的保护修复工作具有指导意义。

关键词：退化滨海湿地；土壤种子库；种子雨；海三棱藨草；生态修复

A study on the impacts of soil propagule banks on native vegetation restoration of degraded salt marshes in the Yangtze Estuary

Quan Yuan¹

Supervisor: Qiang He¹

(1. School of Life Sciences, Fudan University)

Abstract: As a resource bank for vegetation maintenance, regeneration and reconstruction, soil propagule bank creates the possibility for vegetation recovery after disturbance. However, empirical studies on the characteristics of soil propagule bank and their regulatory mechanisms in

degraded salt marsh ecosystems are considerably lacking. Here, we combined field sampling, laboratory germination with control experiments to investigate the characteristics of soil propagule banks of two types of degraded *Scirpus mariqueter* salt marshes in the Yangtze Estuary. We also explored the related ecological processes of soil propagule banks including seedling emergence, propagule rain and herbivore disturbance. We found that the soil propagule bank of *S. mariqueter* salt marshes was composed of seeds and corms of single species, *S. mariqueter*. The soil propagule bank characteristics varied across different degraded marsh types but both exhibited degenerative features such as simplified propagule types and decreased density, compared to those of the natural salt marsh. There were few seedlings in both degraded salt marshes, indicating that their soil propagule banks cannot maintain the natural regeneration of *S. mariqueter*. Besides, soil propagule bank density of both natural and degraded salt marshes gradually decreased from winter to summer, with a significant decline in the natural marsh in winter. The propagule rain during winter mainly composed of corms of *S. mariqueter* and seeds of *Phragmites australis*, yet whose density was insufficient to compensate for the losses in winter. Crab disturbance contributed to the decrease of the propagule bank density of *S. mariqueter* during winter. Our findings reveal the impact of soil propagule banks on the native plant restoration in degraded salt marshes in the Yangtze Estuary as well as the regulatory mechanisms of its soil propagule banks. This study also helps to supplement observation data for soil propagule bank studies in subtropical degraded salt marshes and provides guidance for vegetation restoration in the Yangtze Estuary.

Keywords: degraded coastal wetlands; soil seed bank; seed rain; *Scirpus mariqueter*; ecological restoration

引言

土壤繁殖体库是地上植被更新的资源库，为退化生态系统提供了重要的植被恢复潜力。本项目聚焦长江口退化盐沼湿地，针对其土壤繁殖体库特征与生态过程展开了系统研究，揭示了长江口退化盐沼土壤繁殖体库对土著植被恢复的影响，本报告将对项目完成情况、研究内容和主要研究成果进行介绍。

1. 研究计划执行情况概述

1.1 按计划执行情况

本项目按照研究计划进行，有序开展了各项研究工作，完成了项目研究目标。项目研究内容的具体开展情况如下：

2022.12–2023.8 冬季、春季、夏季土壤繁殖体库调查

2023.3–2023.6 土著植被幼苗更新动态调查

2022.12-2023.1; 2024.1 冬季繁殖体雨调查；海三棱藨草繁殖体采集

2024.1–2024.3 开展控制实验，研究蟹类扰动对冬季土壤繁殖体库的影响

1.2 研究目标完成情况

本项目完成了预期的研究目标，明确了长江口不同类型退化盐沼的土壤繁殖体库组成、类型和密度特征，阐明了退化盐沼土著植被的幼苗更新动态，并揭示了繁殖体雨和蟹类扰动对冬季土著植被土壤繁殖体库密度的调控机制，对长江口退化盐沼湿地的植被修复工作具有重要指导意义。

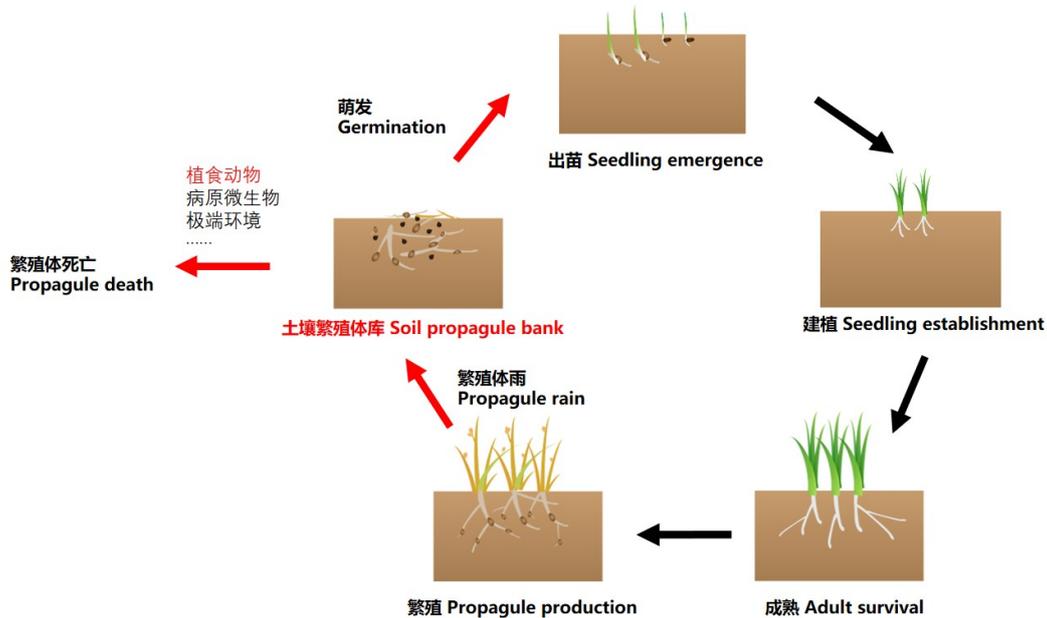
2. 研究背景

土壤繁殖体库(soil propagule banks)是指存在于土壤表面、上层凋落物和土壤中全部存活植物繁殖体的总和^[1]。土壤繁殖体库是植被维持、更新和重建的资源库，对生态系统弹性(resilience)、次生演替和恢复起到关键作用。土壤繁殖体库以繁殖体雨(propagule rain)形式输入，以繁殖体萌发或死亡的形式输出，其动态变化与地上植被构建过程高度耦合(图1)。繁殖体雨是指一段时间内到达特定区域的繁殖体数量，既包括来自当地的繁殖体，也包含经风、水、动物或其他媒介传播扩散到该区域的繁殖体，繁殖体雨对土壤繁殖体库的恢复发挥着关键调控作用^[2,3]。一部分繁殖体通过萌发离开土壤繁殖体库，经过出苗(seedling emergence)、建植(seedling establishment)阶段，实现幼苗更新(seedling recruitment)，之后植株进入成熟(adult survival)、繁殖(propagule production)阶段，产生新的繁殖体雨补充土壤繁殖体库^[1,4]。另一部分繁殖体则以死亡形式从土壤繁殖体库中丧失，捕食作用、病原微生物感染以及极端环境条件是导致繁殖体死亡的主要原因^[1]。

盐沼作为一种重要的滨海湿地生态系统，具有调节气候、净化水质、抵御风暴、提供生物栖息地等多种关键生态系统功能，是单位面积生态系统服务价值最高的生态系统之一^[5,6]。然而，受人类活动干扰，全球盐沼湿地大量退化和丧失，面临着严重威胁^[6-8]，因此，如何保护现有盐沼湿地与修复受损盐沼生态系统，受到国际社会广泛关注。植被作为盐沼生态系统的关键组分，是塑造盐沼生态系统结构与特征的重要载体，也是退化盐沼生态修复的首要目的^[9]。现有研究主要集中于水文条件、沉积物性质、废弃物等非生物因素，以及盐沼动物植食等生物因素对盐沼地上植被的影响^[10-14]，而针对退化盐沼土壤繁殖体库关键生态过程及其在盐沼土著植被恢复中作用的实证研究极为缺乏。

长江口是我国重要的沿海湿地分布区，对支持区域稳定发展和许多国家重大战略决策具有极其重要的意义。作为人口高度密集、经济发展迅速的陆海交错地带，受日益增长的人类活动影响，长江口盐沼湿地已经发生严重退化，且退化过程仍在持续，长江口盐沼湿地的保护与修复工作迫在眉睫。尽管土壤繁殖体库是盐沼植被更新与重建的关键要素，但长江口退化盐沼的土壤繁殖体库特征、对土著植被恢复的影响及其关键调控过程尚不明确。此外，由于盐沼在温带地区分布广泛，而在热带和亚热带地区通常被红树林所取代，因而与温带盐沼和红树林生态系统相比，热带和亚热带盐沼的研究较少，尤其是在亚洲地区^[1,15,16]。为揭示退化盐沼土壤繁殖体库对土著植被恢复的影响及其调控机制，本课题以长江口海三棱蔗草盐沼为研究系统，围绕长江口退化盐沼土壤繁殖体库的关键生态过程开展实证研究，重点阐明

以下三个关键科学问题：①相比自然盐沼，退化盐沼土壤繁殖体库在物种组成和密度方面有哪些特征？②相比自然盐沼，退化盐沼土著植被幼苗更新情况如何？③繁殖体雨和蟹类扰动对冬季盐沼土著植被土壤繁殖体库有何影响？



红色箭头和文字表示本课题主要研究内容

图 1 土壤繁殖体库动态与地上植被构建的关键生态过程

3. 研究目的

本项目以长江口海三棱蔗草盐沼湿地为研究系统，选取自然对照区、米草治理区和自然退化区三个研究区，采用野外调查、室内培养和受控实验等方法，针对退化盐沼土壤繁殖体库特征和幼苗输出、繁殖体雨输入、植食动物扰动等关键生态过程进行系统研究，以揭示长江口退化盐沼土壤繁殖体库对土著植被恢复的影响及其调控机制。主要研究内容包括：①退化盐沼土壤繁殖体库物种组成与密度特征；②退化盐沼土著植被幼苗更新动态；③繁殖体雨与蟹类扰动对冬季土著植被土壤繁殖体库的影响。本研究补充了亚热带退化盐沼土壤繁殖体库的基础数据，揭示了长江口退化盐沼土壤繁殖体库对土著植被恢复的影响及调控机制，对长江口盐沼湿地土著植被的保护修复工作具有指导意义。

4. 研究区域与方法

4.1 研究区域

本项目在上海崇明东滩鸟类国家级自然保护区(121°50' E—122°5' E, 31°25' N—31°38' N)展开。崇明东滩位于崇明岛最东端，是长江口规模最大、发育最完善的河口盐沼湿地，为海洋性季风气候，温和湿润，属于典型淤泥质潮滩，潮汐类型为不正规半日潮。崇明东滩典型

土著植被类型包括海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*)、芦苇(*Phragmites australis*)、糙叶藨草(*Carex scabrifolia*)等,其中,海三棱藨草作为我国特有种,是长江口盐沼湿地的先锋种和关键种,具有十分重要的生态功能,近几十年来,由于气候变化和人类活动干扰,特别是外来种互花米草(*Spartina alterniflora*)的生物入侵,长江口海三棱藨草植被退化严重。

本项目在崇明东滩选取了对照区、治理区和退化区共3个研究区,分别对应三类不同的海三棱藨草盐沼(图2)。对照区为自然盐沼,存在自然海三棱藨草植被,治理区和退化区为退化盐沼,海三棱藨草植被均已退化。其中,治理区曾受到外来种互花米草大规模入侵,互花米草严重挤占了海三棱藨草的生存空间,2014年互花米草治理工程实施后,区内互花米草被去除,迄今为止,治理区仅有少量芦苇、糙叶藨草斑块生长,关键种海三棱藨草植被未重建,大面积区域仍为光滩,土著植被恢复效果不理想。退化区为2022年观测到的部分自然海三棱藨草植被退化后形成的光滩,退化原因尚不明确。



对照区、治理区和退化区各随机选取8个样点,各研究区内样点环境条件基本一致,相邻样点间隔不少于20m;对照区样点为自然海三棱藨草植被,治理区和退化区样点均为光滩

图2 对照区、治理区、退化区样点分布

4.2 退化盐沼土壤繁殖体库物种组成和密度特征

通过野外调查和室内培养等方法,研究了退化盐沼土壤繁殖体库的物种组成与密度特征。土壤繁殖体库野外调查采用大数量的小样方法。在2022年12月(冬季)、2023年3月(春季)、2023年7月(夏季)共进行了三次土壤繁殖体库调查,分别代表繁殖体扩散高峰过后、繁殖体萌发前、繁殖体萌发后的土壤繁殖体库。每次调查中,在对照区、治理区、退化区分别随机选取8个环境条件基本一致的样点,样点间距不小于20m(图2)。在每个样点附近选取一个1m×1m的样方,样方内用土钻(内直径3.8cm)采集0-10cm深的表层土,分为0-5cm和5-10cm两层,每个样方随机取样9次,将每个样方相同土层的样品混合,装于尼龙网袋(40目)代表一个样点。共采集样品3(调查次数)×3(研究区数)×8(重复数)×2(土层数)=144个。

洗去样品中的多余泥土，过筛，分离得到大块植物根茎和含有种子的浓缩土样。挑出营养繁殖体，在解剖镜下观察，记录其物种、繁殖体类型和数量。种子调查采用种子萌发法^[17]。将含种子的浓缩土样置于培养皿中自然风干，对冬季样品进行低温层积处理，以模拟自然低温过程，打破种子休眠。低温层积：采用取适量细沙，160 °C干热灭菌 2h，冷却后，将含有种子的浓缩土样埋于湿润的灭菌细沙中（V_{种子}：V_{细沙} = 1：2），用锡纸包裹培养皿进行黑暗处理，于 4°C 冰箱中冷藏 1 个月。春季和夏季样品无需层积处理。在此之后，将待萌发土样连同细沙铺成不超过 5 mm 的薄层，加适量水，置于光照恒温培养箱中培养。培养条件：光周期 Light: Dark = 15 h: 9 h，光照温度 25°C，光强 3000 LX，黑暗温度 15 °C。每日浇水保持适宜湿度，观察种子萌发情况，萌发种子可以鉴定物种后立即移出，暂时无法辨认的幼苗移至花盆中培养至可鉴定。记录萌发种子的物种和数量，连续 3 周不再有种子萌发视作萌发实验结束。本项目萌发实验周期为 6 周左右。

4.3 退化盐沼土著植被幼苗更新动态

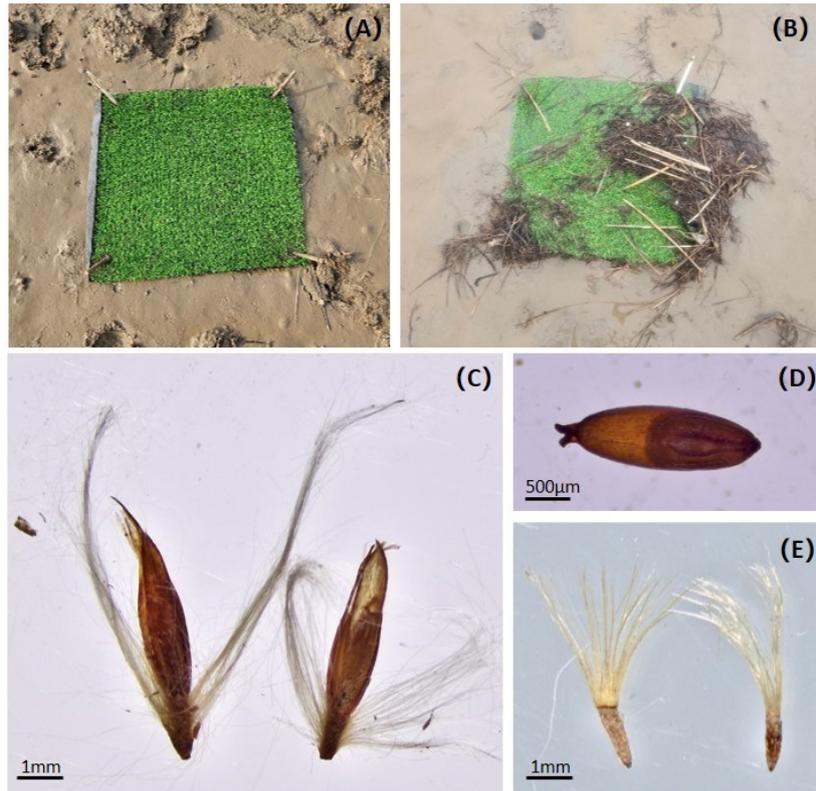
通过野外调查，研究了退化盐沼土著植被幼苗的更新动态。在对照区、治理区和退化区各随机选取 8 个环境条件基本一致的 2 m × 2 m 样方，每个样方内随机选取 3 个 50 cm × 50 cm 的小样方，取其均值代表该 2 m 样方的幼苗密度。自生长季开始，每周监测样方内土著植被的幼苗萌发情况，记录幼苗物种、幼苗数量与蟹洞数量，直至不再有新的幼苗萌发。

4.4 繁殖体雨与蟹类扰动对冬季盐沼土著植被土壤繁殖体库的影响

通过野外调查和控制实验，研究了冬季繁殖体雨与蟹类扰动对盐沼土著植被土壤繁殖体库的影响。

4.4.1 繁殖体雨调查

采用人工草皮法进行繁殖体雨调查^[18]。在对照区、治理区和退化区各样点固定一块 50 cm × 50 cm 的人工草皮（草丝长 2 cm，密度 10.5 针），草皮下方铺一层尼龙布，防止土壤表面繁殖体吸附于草皮下方（图 3A）。在大潮前布设草皮，放置数日后回收，确保潮水淹没草皮。回收时，将草皮同表面收集到的繁殖体一同装于 40 目尼龙网袋（图 3B），将繁殖体冲洗到网袋中并洗去多余泥土，在解剖镜下观察收集到的繁殖体，记录其物种、繁殖体类型和数量。对于难以鉴定物种的繁殖体，则将其萌发后移至花盆中培养至可鉴定。

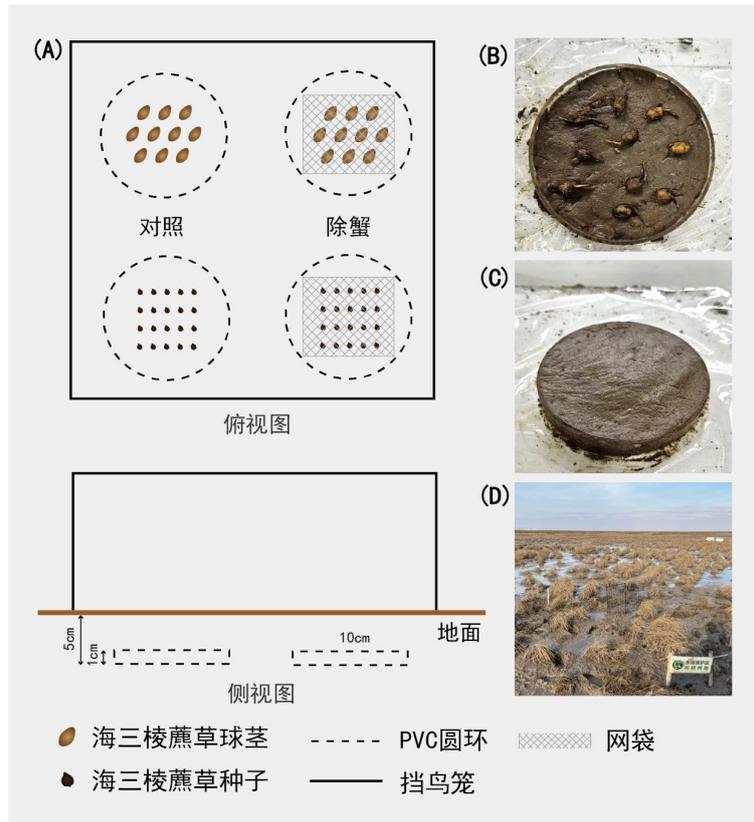


人工草皮收集繁殖体雨实验装置。(A)设置好的草皮；(B)回收时的草皮；(C)(D)草皮收集到的芦苇种子；(E)草皮收集到的钻叶紫菀种子

图 3 人工草皮收集繁殖体雨

4.4.2 蟹类控制实验

在生长季末，于崇明东滩采集海三棱藨草球茎和成熟种子，挑选结构完整、形态饱满的球茎和种子待用。在自然海三棱藨草植被区内随机选取 8 个环境条件基本一致的样点，相邻样点间隔不小于 20 m。采集崇明东滩土壤适量，风干过筛去除土壤原有的植物繁殖体，加适量水混合均匀，置于直径 10 cm，高 1 cm 的透明 PVC 圆环（便于定位和回收土芯）中，加入海三棱藨草球茎 10 颗或海三棱藨草种子 20 颗，制成直径 10 cm，高 1 cm，内部含有繁殖体的土芯。每种繁殖体设置对照和除蟹两种处理，除蟹处理为将繁殖体装入孔径 2 mm 网袋后再埋入土中制成土芯，对照区不作处理，每个样点共 4 个土芯。2024 年 1 月，每个样点将 4 个土芯埋入土壤 5 cm 深，并在土壤上方添加挡鸟笼，避免鸟类取食繁殖体（图 4）。挡鸟笼由金属网制成，尺寸 35 cm × 35 cm × 35 cm，无底，网孔径 4 cm。6 周后，回收土芯，洗去多余泥土，观察繁殖体形态变化，统计剩余的繁殖体数量。



控制实验设计与实验过程照片。(A)单样点实验处理示意图；(B)制作添加海三棱藨草球茎的土芯；(C)制作完成的一个土芯；(D)样地现场

图 4 控制实验示意图

4.5 数据分析

根据取样面积和计数数据，分别计算各研究区 0-5 cm，5-10 cm 和 0-10 cm 深土层的繁殖体密度。由于原始数据为离散型的计数数据，使用广义线性回归模型拟合 poisson 回归，分析不同研究区、不同季节对海三棱藨草土壤繁殖体库中球茎和种子密度的影响。使用 Kruskal-Wallis 非参数检验比较相同季节不同研究区的土壤繁殖体库密度。使用 Wilcoxon signed-rank 比较不同研究区不同季节 0-5 cm 和 5-10cm 土层的海三棱藨草种子密度，根据 Thompson 分类法^[19]判断土壤种子库类型（瞬时种子库 TP、短期长久种子库 SP、长期长久种子库 LP），根据如下公式计算寿命指数 LI ^[20]。

$$\text{Longevity Index} = (\text{SP} + \text{LP}) / (\text{TP} + \text{SP} + \text{LP})$$

通过广义线性模型分析控制实验中繁殖体类型和处理对繁殖体回收率的效应，由于数据表现出过度离散，采用类泊松(quasipoisson)进行拟合，anova 函数进行偏差分析，由于繁殖体类型和处理的交互作用不显著且剔除后模型拟合度无显著差异，故从模型中剔除。数据汇总和计算在 Excel 2019 中完成，广义线性回归在 R 4.2.2 中完成，Kruskal-Wallis 非参数检验、Wilcoxon signed-rank 使用 SPSS 20 完成，绘图在 GraphPad Prism 9 和 R 4.2.2 中完成，各项分析显著性水平 $\alpha=0.05$ 。

5. 研究结果

5.1 退化盐沼土壤繁殖体库物种组成和密度特征

5.1.1 退化盐沼土壤繁殖体库组成

物种组成方面，对照区、治理区、退化区土壤繁殖体库均为单一物种海三棱藨草。繁殖体类型方面，共统计到有性繁殖体和营养繁殖体两种繁殖体类型，即海三棱藨草种子与海三棱藨草球茎（图 5）。对照区和退化区的冬季、春季和夏季样品中均含有海三棱藨草球茎和种子，治理区则仅在冬季和春季样品中调查到海三棱藨草种子。

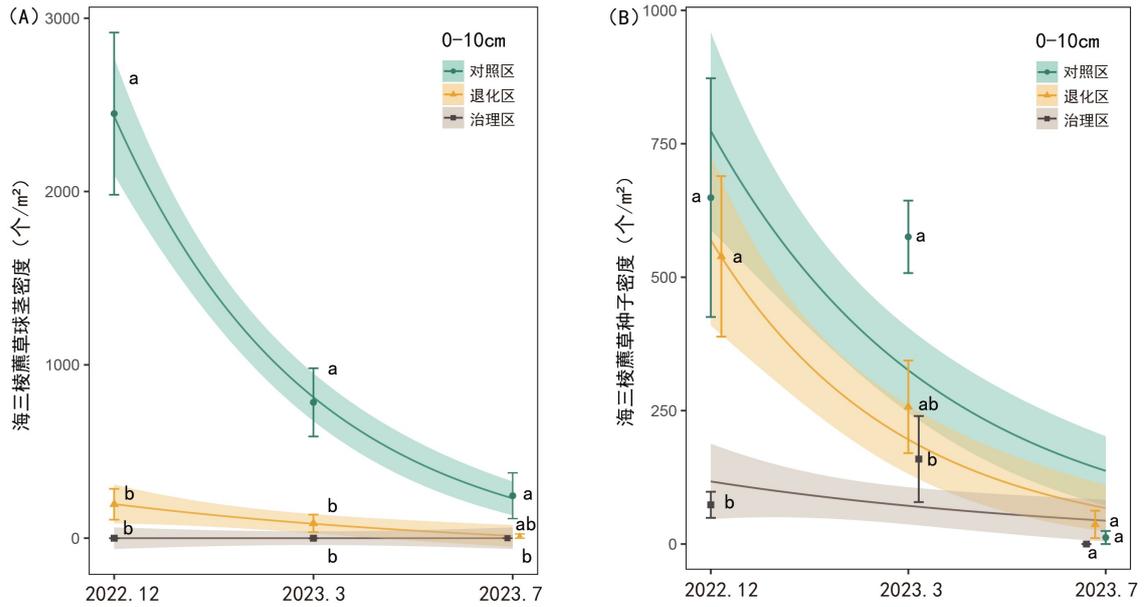


图 5 海三棱藨草盐沼土壤繁殖体库中(A)海三棱藨草种子与(B)海三棱藨草球茎

5.1.2 退化盐沼土壤繁殖体库密度

在冬季、春季和夏季的三次调查中，对照区海三棱藨草球茎密度均显著高于治理区，治理区和退化区的球茎密度无显著差异（图 6A）。广义线性回归模型显示，对照区球茎密度随时间显著下降，冬季至春季减少超过 50%（图 6A）。春季幼苗萌发前，对照区的海三棱藨草球茎平均密度为 783.8 ± 196.8 个/ m^2 （Mean \pm SE，下同），退化区为 85.7 ± 50.5 个/ m^2 ，治理区为 0。

冬季，退化区和对照区海三棱藨草种子密度无显著性差异($p > 0.1$)，治理区种子密度则显著低于对照区和退化区($p = 0.012$, $p = 0.019$)；春季，对照区种子密度均值为 575.6 ± 67.9 个/ m^2 ，显著高于治理区($p = 0.006$)，退化区和对照区、治理区种子密度均无显著性差异($p=0.106$, $p=0.979$)；夏季，治理区种子密度为 0，退化区、治理区与对照区种子密度无显著性差异 ($p = 0.320$, 图 6B)。从时间动态上看，对照区种子密度从春季到夏季显著下降($p < 0.001$)，退化区从冬季到春季、春季到夏季均逐步下降，治理区春季的种子密度均值高于冬季，但差异不显著($p = 0.574$)，到夏季下降为 0（图 6B）。



散点和误差条表示三次采样各研究区 0-10 cm 深土壤中的海三棱藨草球茎(A)或种子(B)密度 (Mean ± SE)，小写字母表示相同时间不同研究区的多重比较结果，不含有相同字母表示差异显著(p<0.05)，曲线和阴影分别表示广义线性回归模型拟合曲线与 95%置信区间

图 6 对照区、退化区和治理区海三棱藨草土壤繁殖体库密度时间动态

5.1.3 海三棱藨草土壤种子库持久性

海三棱藨草土壤种子库 0-5 cm 土层种子密度均不多于 5-10 cm 土层，其土壤种子库类型为长期长久种子库(long-term persistent)，海三棱藨草种子寿命指数 $LI = 1$ ，种子寿命具有严格持久性(strictly persistent) (表 1)。

表 1 不同季节不同盐沼类型 0-5cm 和 5-10cm 土层海三棱藨草种子库密度与土壤种子库类型

季节	盐沼类型	0-5 cm 土层 土壤种子库密度 (个/m ² , Mean±SE)	5-10 cm 土层 土壤种子库密度 (个/m ² , Mean±SE)	土壤种子库 类型	种子寿命指数 Longevity Index
冬季	对照区	257.17 ± 151.48 a	391.89 ± 133.51 a	LP	1
	退化区	122.46 ± 35.85 a	416.38 ± 133.19 b	LP	
	治理区	36.74 ± 17.93 a	36.74 ± 17.93 a	LP	
春季	对照区	134.71 ± 48.77 a	440.87 ± 80.7 b	LP	1
	退化区	85.72 ± 34.33 a	171.45 ± 63.47 a	LP	
	治理区	36.74 ± 17.93 a	122.46 ± 71.11 a	LP	
夏季	对照区	0 ± 0	12.25 ± 12.25	LP	1
	退化区	12.25 ± 12.25 a	24.49 ± 16.03 a	LP	
	治理区	0 ± 0	0 ± 0	无种子	

小写字母表示相同季节、相同盐沼类型 0-5 cm 和 5-10 cm 土层种子库密度 Wilcoxon signed-rank 检验结果，相同字母表示无显著差异，不同字母表示差异显著，显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

5.2 退化盐沼土著植被幼苗更新动态

对照区、治理区和退化区海三棱藨草幼苗密度随时间的变化情况不同。对照区幼苗密度随时间呈先上升后下降的变化趋势，4月中下旬开始大幅增加，4月底短暂波动后稳步增加，在5月中旬达到最高密度 28.7 株/m²，随后迅速减少，直至6月初降为 0（图 7）。退化区的海三棱藨草幼苗密度始终极低，仅在5月初发现个别幼苗萌发，治理区则始终未观察到海三棱藨草幼苗萌发（图 7）。

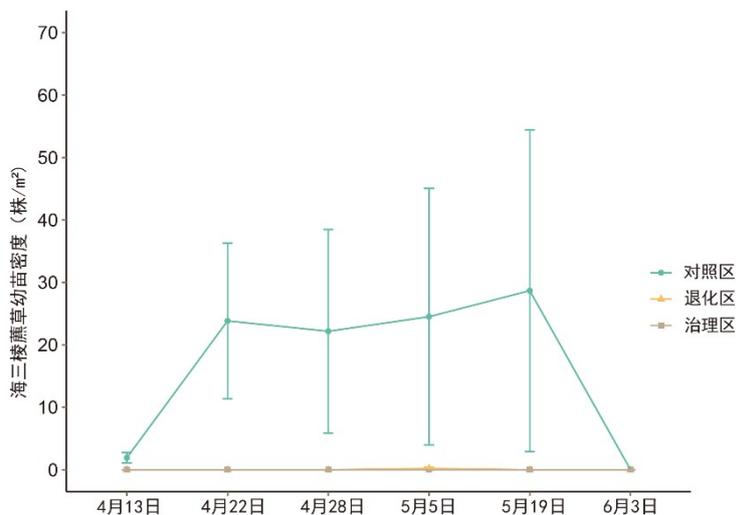
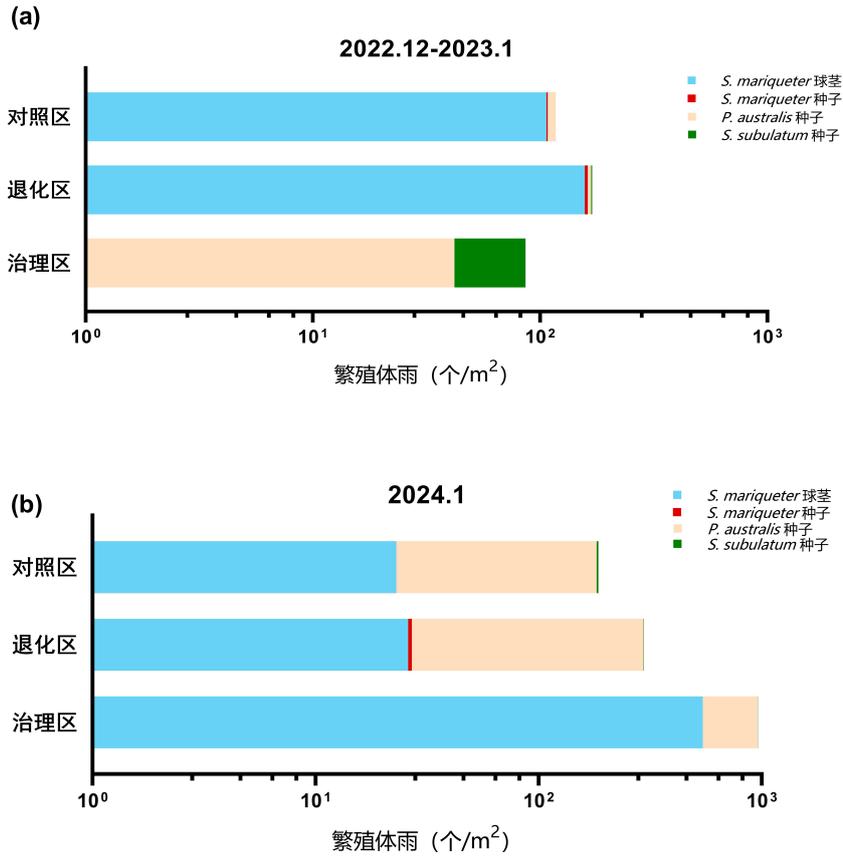


图 7 对照区、退化区、治理区海三棱藨草幼苗密度随时间的变化 (Mean±SE)

5.3 繁殖体雨和蟹类扰动对冬季土著植被土壤繁殖体库的影响

5.3.1 退化盐沼冬季繁殖体雨

在 2023 年和 2024 年冬季各进行一次繁殖体雨调查，结果显示，随水媒、风媒等传播到达地表的繁殖体包括海三棱藨草球茎和种子、芦苇种子和钻叶紫菀种子（图 3，图 8）。总体上，冬季平均每次大潮繁殖体雨主要由海三棱藨草球茎和芦苇种子组成，另有少量海三棱藨草种子和钻叶紫菀种子，对照区、治理区和退化区繁殖体雨的构成不同（图 8）。2022-2023 年调查中，治理区未调查到海三棱藨草球茎或种子，芦苇种子最多，钻叶紫菀种子次之，对照区和退化区均有较多的海三棱藨草球茎和少量的海三棱藨草种子（图 8a）。治理区未采集到海三棱藨草繁殖体的主要原因是治理区高程较高，调查期间三次大潮均未能淹没，而芦苇和钻叶紫菀种子较轻、具冠毛，可随风媒扩散至治理区。2024 年调查中，各研究区均有较高的海三棱藨草球茎密度，对照区和退化区芦苇种子密度也较高，仅在退化区采集到少量海三棱藨草种子（图 8b）。



横坐标轴为对数坐标轴，值表示平均每次大潮的繁殖体雨。(a) 2022.12-2023.1 调查中平均每次大潮繁殖体雨均值；(b) 2024.1 调查中平均每次大潮繁殖体雨。蓝色、红色、黄色、绿色分别表示海三棱藨草球茎、海三棱藨草种子、芦苇种子和钻叶紫菀种子

图 8 对照区、退化区、治理区冬季平均每次大潮的繁殖体雨

5.3.2 蟹类对冬季海三棱藨草土壤繁殖体库的影响

根据广义线性回归模型，处理（对照和除蟹）对繁殖体回收率效应显著，繁殖体类型的效应不显著，模型 $e_{\text{fronR}^2}=0.921$ ，模型拟合度良好，对照组繁殖体回收率显著低于除蟹组(图 9, $p=0.027$)，球茎和种子无显著差异($p=0.48$)（表 2，表 3，图 9）。

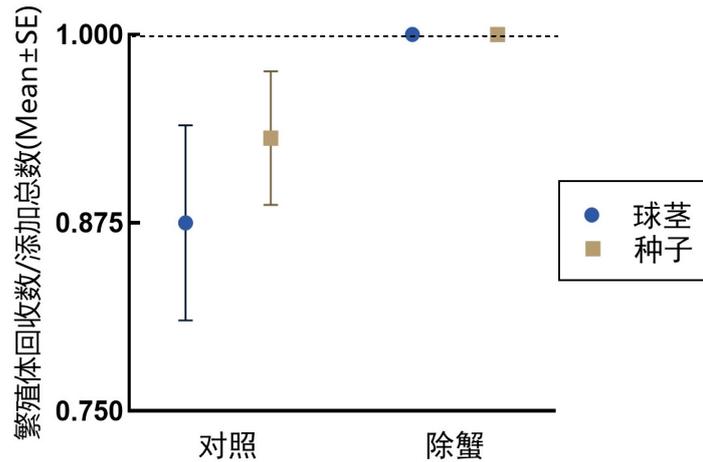


图 9 对照和除蟹处理下海三棱藨草球茎、种子回收数占添加总数的比例(Mean±SE)

表 2 广义线性模型回归系数(Coefficients)

	Estimate	Sted.Error	t value	Pr(> t)	efronR ²
Intercept	-0.11137	0.03992	-2.79	0.00923 **	
typeSeed	0.02956	0.04175	0.708	0.48464	0.921
treatCrab	0.09157	0.03921	2.335	0.02665 *	

x:繁殖体回收率; y:Type(球茎 Carmus, 种子 Seed), Treat(对照 CK, 除蟹 Crab); Model: quasipoisson, link=log.

表 3 广义线性模型偏差分析表(Analysis of Deviance Table)

	Df Deviance	Residule	Df Residual	Dev	F	Pr(>F)
NULL			31	6.6745		
type	1	0.08853	30	6.586	0.5029	0.4839
treat	1	0.96112	29	5.6249	5.4595	0.02658 *

6. 结论与展望

长江口海三棱藨草盐沼土壤繁殖体库物种丰富度较低,由海三棱藨草单一物种组成,繁殖体类型包括种子和球茎。不同类型的退化盐沼土壤繁殖体库特征不同,但与自然盐沼相比,均表现出繁殖体类型简化、密度减少的退化特征,其中,治理区无海三棱藨草球茎且种子密度极低,退化区海三棱藨草球茎密度极低,但种子密度较高,与自然盐沼无显著差异。幼苗更新方面,退化盐沼几乎无海三棱藨草幼苗萌发,说明种子现有土壤繁殖体库已无法维持海三棱藨草种群的自然更新,其植被恢复应借助人工干预措施。

从冬季(繁殖体扩散高峰结束后)至夏季(幼苗萌发结束),自然和退化盐沼土壤繁殖体库密度均随时间逐步下降,特别是自然盐沼海三棱藨草球茎密度在冬季大幅下降。冬季盐沼繁殖体以海三棱藨草球茎和芦苇种子为主,另有少量海三棱藨草种子和入侵植物钻叶紫

菹种子,但到达地表的海三棱藨草球茎密度不足以补充其在越冬期间的损失,蟹类扰动导致了冬季海三棱藨草球茎和种子密度的下降。

本研究对长江口退化海三棱藨草盐沼土壤繁殖体库特征及关键生态过程进行了系统性研究,研究结果对长江口退化盐沼土著植被修复工作有指导意义。根据以上研究成果,本项目对长江口海三棱藨草植被恢复共提出以下几点建议:(1)长江口退化海三棱藨草盐沼依靠原有的土壤繁殖体库已无法维持海三棱藨草的自然更新,其植被修复需要进行人工干预。

(2)应根据不同类型退化盐沼的土壤繁殖体库特征,采取不同的修复策略。治理区海三棱藨草繁殖体密度极低,需要补充种源或移栽萌生苗;退化区海三棱藨草球茎密度极低,但仍有大量种子留存,除幼苗移栽外,可从促进种子萌发的角度开展植被修复工作。(3)控制植食性蟹类对土著植被恢复的影响。蟹类会导致冬季海三棱藨草土壤繁殖体库密度下降,春季又可通过取食新生幼苗进而抑制海三棱藨草幼苗建植,因此,充分考虑植食性蟹类对植被恢复的影响,合理调控植食性蟹类种群数量,或设置围栏、陷阱等将植被与蟹类分隔,将有助于提升土著植被恢复效果。

参考文献

- [1] LECK M A, PARKER V T, SIMPSON R L. Ecology of soil seed banks[M]. San Diego: Academic Press, 1989.
- [2] BASKIN C C, BASKIN J M. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination[M]. Second edition. San Diego, CA: Elsevier/AP, 2014.
- [3] OLANO J M, CABALLERO I, ESCUDERO A. Soil seed bank recovery occurs more rapidly than expected in semi-arid Mediterranean gypsum vegetation[J]. Annals of Botany, 2012, 109(1): 299-307.
- [4] ZHU Z, BOUMA T J, YSEBAERT T, et al. Seed arrival and persistence at the tidal mudflat: Identifying key processes for pioneer seedling establishment in salt marshes[J]. Marine Ecology Progress Series, 2014, 513: 97-109.
- [5] COSTANZA R, DARGE R, DEGROOT R, et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital[J]. Nature, 1997, 387(6630): 253-260.
- [6] GEDAN K B, SILLIMAN B R, BERTNESS M D. Centuries of human-driven change in salt marsh ecosystems[J]. Annual review of marine science, 2009, 1: 117-141.
- [7] SILLIMAN B, BERTNESS M. Shoreline development drives invasion of *Phragmites australis* and the loss of plant diversity on New England salt marshes[J]. Conservation biology, 2004, 18(5): 1424-1434.
- [8] PAYNE A R, BURDICK D M, MOORE G E. Potential effects of sea-level rise on salt marsh

- elevation dynamics in a New Hampshire estuary[J]. *Estuaries and coasts*, 2019, 42(6): 1405-1418.
- [9] PENG S. Restoration ecology and vegetation reconstruction[J]. *Ecologic science*, 1996, 15(2): 26-31.
- [10] ZEFF M. Salt marsh tidal channel morphometry: Applications for wetland creation and restoration[J]. *Restoration ecology*, 1999, 7(2): 205-211.
- [11] WANG Q, XIE T, NING Z, et al. Enhancement of lateral connectivity promotes the establishment of plants in saltmarshes[J]. *Science of the total environment*, 2021, 767.
- [12] SCHRIFT A M, MENDELSSOHN I A, MATERNE M D. Salt marsh restoration with sediment-slurry amendments following a drought-induced large-scale disturbance[J]. *Wetlands*, 2008, 28(4): 1071-1085.
- [13] EHL K, RACITI S, WILLIAMS J. Recovery of salt marsh vegetation after removal of storm-deposited anthropogenic debris: Lessons from volunteer clean-up efforts in Long Beach, NY[J]. *Marine ecology progress series*, 2017, 117(1-2): 436-447.
- [14] QIAN W, CHEN J, ZHANG Q, et al. Top-down control of foundation species recovery during coastal wetland restoration[J]. *Science of the total environment*, 2021, 769.
- [15] REIS A, KRULL M, CARVALHO L R S, et al. Effects of tropical saltmarsh patches on the structure of benthic macrofaunal assemblages[J]. *Wetlands*, 2019, 39(5): 945-954.
- [16] VISWANATHAN C, PURVAJA R, JEEVAMANI J J J, et al. Salt marsh vegetation in India: Species composition, distribution, zonation pattern and conservation implications[J]. *Estuarine, coastal and shelf science*, 2020, 242.
- [17] HEERDT G N J T, VERWEIJ G L, BEKKER R M, et al. An improved method for seed-bank analysis: Seedling emergence after removing the soil by sieving[J]. *Functional ecology*, 1996, 10(1): 144.
- [18] WOLTERS M, GEERTSEMA J, CHANG E, et al. Astroturf seed traps for studying hydrochory[J]. *Functional Ecology*, 2004, 18(1): 141-147.
- [19] THOMPSON K, BAND S, HODGSON J. Seed size and shape predict persistence in soil[J/OL]. *Functional Ecology*, 1993, 7(2): 236-241.
- [20] BEKKER R M, BAKKER J P, GRANDIN U, et al. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity[J/OL]. *Functional Ecology*, 1998, 12(5): 834-842.

后记（致谢）

通过本项目，我经历了从文献阅读、选题、研究方案设计、材料准备、开展实验、数据收集分析到论文撰写和修改一系列完整的科研训练，将学到的理论知识和方法应用到科研实践中，收获颇丰。非常感谢我的导师贺强老师在项目全过程中的鼓励支持和科学指导，不仅

帮助我顺利完成该项目，而且带领我迈出科研的第一步。感谢武长路、李春明、刘盈麟等课题组师兄师姐，他们在方案设计、野外采样、数据分析和论文报告撰写等方面给了我很多帮助。最后，特别感谢 FDUROP 平台为本项目提供的宝贵机会和资金支持，感谢 FDUROP 张立群老师对项目全程的悉心管理，感谢各位评审专家为本项目提出的宝贵意见和建议！

指导教师评语

该项目研究了长江口不同类型盐沼湿地繁殖体库的特征、动态及影响因素，发现退化盐沼的繁殖体库无法维持植被的自然更新，冬季繁殖体库的丧失部分是由蟹类扰动导致的。研究结果具有一定学术价值，对长江口等滨海湿地植被修复具有借鉴意义，具有潜在应用价值。在项目执行过程中，该生积极认真，善于发现问题并能够通过咨询导师及课题组研究生等及时解决，较好地完成了研究目标，锻炼了开展科学研究的基本技能。

指导教师：贺强

附件

S1. 长江口退化海三棱藨草盐沼土壤理化性质特征

S1.1 取样与测定方法

通过野外取样和室内分析,测定了研究区土壤的容重、含水率、孔隙水盐度、pH、总碳与总氮。在对照区、治理区和退化区每个样点,选择未被扰动的土壤,挖掘 20 cm 深土壤剖面,用环刀(100 cm³)分别采集 0-5 cm 和 5-10 cm 深的土壤,装袋密封,尽快运回实验室。称量湿重后,将土样 60°C 烘干至恒重,称重干重,计算含水率和容重。将干燥土样粉碎、过筛(0.25 mm),以 5:1 水土比制备土壤浸出液,称取 16 g 过筛土样,加入 80 mL 去离子水,快速振荡 3 min,静置 30 min,用电导仪测定上清液盐度,结合含水率计算孔隙水盐度,用 pH 计测定上清液 pH。总碳、总氮使用元素分析仪测定。

S1.2 退化海三棱藨草盐沼土壤理化性质特征

各研究区不同土层土壤含水率等 6 种土壤理化因子数据见附表 1。综合来看,研究区表层土壤含水率约为 35~40%,pH 约为 8.4~8.9,土壤孔隙水盐度 0~5 cm 土层约为 35~55‰,5~10 cm 土层约为 20~25‰,属于典型滨海盐土。各研究区 0~5 cm 与 5~10 cm 土层相比,0~5 cm 土层的土壤含水率和 pH 均显著更低,孔隙水盐度均显著更高(附表 1)。与对照区相比,治理区 0~5 cm 土层的盐度比对照区高超过 60%,5~10 cm 层却无显著性差异;5~10 cm 土层中,治理区 pH 显著高于对照区,而退化区显著低于对照区。各研究区土壤容重、TC、TN 含量均无显著性差异($p > 0.05$,附表 1)。

附表 1 各研究区不同土层土壤含水率、容重、pH、孔隙水盐度、总碳与总氮

土壤理化因子	土层深度	研究区		
		对照区	退化区	治理区
含水率	0-5 cm	0.37±0.02 Aa	0.35±0.02 Aab	0.34±0.04 Ab
	5-10 cm	0.41±0.04 Ba	0.43±0.04 Ba	0.39±0.02 Ba
	0-10 cm	0.39±0.04 a	0.39±0.05 a	0.36±0.04 a
容重 (g/cm ³)	0-5 cm	1.25±0.05 Aa	1.19±0.04 Aa	1.20±0.09 Aa
	5-10 cm	1.15±0.07 Ba	1.09±0.09 Ba	1.13±0.08 Aa
	0-10 cm	1.20±0.08 a	1.14±0.08 a	1.16±0.09 a
pH	0-5 cm	8.59±0.05 Aa	8.45±0.07 Ab	8.48±0.13 Aab
	5-10 cm	8.71±0.06 Ba	8.63±0.03 Bb	8.89±0.05 Bc
	0-10 cm	8.65±0.08 ab	8.54±0.11 a	8.68±0.23 b
孔隙水盐度 (ppt)	0-5 cm	33.65±4.66 Aa	45.16±8.23 Aab	55.96±13.33 Ab
	5-10 cm	21.17±1.07 Ba	24.04±1.39 Bb	21.58±2.03 Ba

	0-10 cm	27.41±7.23 a	34.60±12.31 a	38.77±20.00 a
总碳(TC) (g/kg)	0-5 cm	60.72±19.47 Aa	60.32±25.06 Aa	67.25±20.90 Aa
	5-10 cm	67.37±17.54 Aa	70.51±22.22 Aa	71.45±18.52 Aa
	0-10 cm	64.04±18.23 a	65.42±23.48 a	69.35±19.20 a
总氮(TN) (g/kg)	0-5 cm	2.8±1.32 Aa	3.03±1.51 Aa	3.42±1.37 Aa
	5-10 cm	3.33±1.33 Aa	3.82±1.45 Aa	3.95±1.34 Aa
	0-10 cm	3.07±1.31 a	3.43±1.49 a	3.68±1.34 a

大写字母显示相同土壤理化因子在相同研究区内 0-5 cm 和 5-10 cm 土层的独立样本 t 检验比较结果（纵向），小写字母显示土壤理化因子在不同研究区相同土层深度的 Tukey HSD 多重比较结果（横向），含有相同大写（或小写）字母表示无显著性差异，反之则有，显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。

S2. 项目照片



附图 1 种子低温沙藏层积处理（暗处理）



附图 2 种子萌发培养



附图 3 萌发的海三棱藨草实生苗



附图 4 崇明东滩自然盐沼萌发的海三棱藨草幼苗



附图 5 蟹类控制实验样地



附图 6 蟹类控制实验-添加土芯



附图 7 蟹类控制实验-回收土芯