

胡平, 向雪莲, 黄子健, 谭敏, 余世孝, 杨琼. 外来与乡土红树植物群落生物量动态[J]. 应用与环境生物学报, 2024, 30 (5): 929-934

Hu P, Xiang XL, Huang ZJ, Tan M, Yu SX, Yang Q. Biomass dynamics in exotic and native mangrove species [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2024, 30 (5): 929-934

外来与乡土红树植物群落生物量动态

胡平¹ 向雪莲² 黄子健² 谭敏² 余世孝² 杨琼¹✉¹广东内伶仃福田国家级自然保护区管理局 深圳 518040²中山大学生命科学院/广州市城市景观生态演变重点实验室 广州 510275

摘要 为探究红树植物组成与群落碳储能力的关系,采用胸径和木材密度参数,通过异速生长模型分别估算植物地上和地下生物量,比较福田红树林外来与乡土植物群落生物量差异及年际动态,并分析林龄对外来红树植物群落生物量的影响。结果显示,2017-2023年间乡土植物白骨壤*Avicennia marina*、秋茄*Kandelia obovata*、木榄*Bruguiera gymnorhiza*群落单位地表面积生物量增长不显著,但外来植物无瓣海桑*Sonneratia apetala*(17年及23年)生物量增长显著。随着林龄增加,无瓣海桑群落的单位地表面积生物量逐渐超过乡土植物秋茄群落,在2023年,几乎所有林龄的无瓣海桑群落均与秋茄群落单位地表面积生物量差异显著。另一方面,无瓣海桑的增长速率随林龄增加逐渐放缓,生物量逐渐达到饱和并趋于稳定。研究表明,深圳福田的乡土红树植物群落已经达到顶极群落生物量的稳定期甚至个别开始衰退,而外来植物无瓣海桑与海桑*S. caseolaris*群落则保持继续增长,特别是无瓣海桑群落的增长速率最大。不同林龄无瓣海桑的生物量年增长速率基本符合随林龄增加而减小的趋势。未来研究应当从外来植物与乡土植物的碳固存能力、外来植物对乡土红树植物生长及分布的影响等角度,比较与权衡外来植物对红树林碳储碳汇及植被演替方面的影响。(图3 表5 参40)

关键词 福田红树林; 无瓣海桑; 外来物种; 乡土物种; 生物量; 林龄

Biomass dynamics in exotic and native mangrove species

HU Ping¹, XIANG Xuelian², HUANG Zijian², TAN Min², YU Shixiao² & YANG Qiong¹✉¹Guangdong Neilingding-Futian National Nature Reserve, Shenzhen 518040, China²School of Life Sciences/Guangzhou Key Laboratory of Urban Landscape Dynamics, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China

Abstract Using diameter at breast height and wood density, we estimated the above- and below-ground tree biomass by means of an allometric growth model to explore growth differences between exotic and native mangrove species in the Futian mangrove in Shenzhen Bay. Subsequently, we compared the difference in biomass per unit area and the interannual changes in exotic and native plant communities. Although native species showed non-significant annual growth trends, the biomass of 17 and 23 year-old *Sonneratia apetala* trees increased significantly. Further, biomass per unit area of the *S. apetala* community increased significantly more than that of the native species community with increasing forest age. In 2023, nearly all *S. apetala* communities exhibited higher biomass per unit area than the community dominated by *Kandelia obovata*. The growth rate of *S. apetala* decreased with increasing forest age, and its biomass gradually reached a peak followed by a stable phase. Overall, the mangrove community of native species in Futian reached a community biomass-stability period, whereas exotic species continued to grow, especially the *S. apetala* community, which showed the highest growth rate. However, the annual growth rate of this species showed decreasing trend with age, and biomass gradually reached a maximum and tended to stabilize. Future studies should consider the contribution of exotic plants to mangrove carbon storage and sinks from a perspective of carbon sequestration capacity by exotic and native mangrove species, as well as the influence of exotic plants on growth and distribution of native mangrove species.

Keywords Futian mangrove; *Sonneratia apetala*; exotic species; native species; biomass; tree age

红树林由生长在热带和亚热带海陆交汇处的乔木和灌木组成,2020年在全球分布面积达到 $1.450\ 68 \times 10^7\ \text{hm}^2$ ^[1]。红树林虽分布面积相对较小,但却是全球有机碳储量最大的

生态系统,具有强大的固碳能力,在固碳方面发挥着巨大作用^[2-3]。此外,红树林生态系统也具有许多重要的生态系统服务和功能,例如木材与食品供给,防风消浪与海岸线保护等^[4-5]。

收稿日期 Received: 2023-12-06 接受日期 Accepted: 2024-04-15

国家自然科学基金项目(31770513)和深圳市城市管理局科研项目(201801)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31770513) and Project of Shenzhen Urban Management Bureau (201801)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: 446808542@qq.com)

然而, 海岸开发和城市发展导致全球红树林严重退化^[6-7]. 近年来随着人们对红树林生态服务重要性和保护的意识日益提高, 越来越多国家和地区选择通过植树造林的方式恢复和提升红树林的生态系统功能和服务.

人工造林是森林建设与保护修复的常用手段, 我国最早在1882年从东南亚引入红树林幼苗至福建龙海市种植^[8], 之后也陆续引进了多种红树植物. 无瓣海桑 (*Sonneratia apetala*) 是近年来我国沿海红树林中引入种植的主要造林树种, 其造林面积达到了3 804.86 hm²^[9]. 红树林中的外来植物可能会阻碍乡土红树植物的生长与群落构建、改变现有植被组成, 进而影响生态系统功能^[10]. 因此, 关于无瓣海桑的大范围分布对我国沿海红树林生态系统是利是弊的问题, 近年来引发了广泛的讨论^[11-12].

无瓣海桑原产于孟加拉国、印度和斯里兰卡, 具有速生、喜光和较强的环境适应能力等特征, 因此被广泛用作红树林造林先锋树种. 我国在1985年将无瓣海桑从孟加拉国引种至海南东寨港红树林国家级自然保护区, 并自1993年从东寨港引种到位于深圳福田的红树林^[12]. 无瓣海桑能显著提高沉积物中的总碳、总磷和总硫含量, 改变红树林沉积物中的氮营养群落, 并改善沉积物中的生物固氮速率^[13]. Fazlioglu等 (2020) 的荟萃分析表明, 无瓣海桑表现出比乡土红树植物更高的性状可塑性, 具有更大的竞争优势^[14]. Zhu等 (2022) 的混合种植实验也表明无瓣海桑幼苗的相对生长速率显著高于乡土红树植物^[15].

另一方面, 林龄是影响植物生物量的重要因子. 在生物群落尺度上, 林龄是净生态系统生产力的驱动因素^[16], 但植物群落的地上生物量在植物生长至一定林龄后会出现饱和并逐渐稳定. Poorter等 (2016) 对热带次生林的荟萃分析表明, 在20年间的次生演替中, 林龄与地上生物量呈饱和关系^[17]. 2001-2200年基线情景下中国森林、人工林、天然林总生物量随时间变化也呈现相似的规律^[18]. 在红树林生态系统中, 林龄为5-15时, 红树林的干物质生物量会显著增加^[19]. 而用逻辑斯蒂曲线拟合天然更新和恢复红树林地上生物量与林龄的关系时, R^2 分别为0.40和0.84^[20].

尽管已有许多研究发现无瓣海桑相对于乡土植物的生长优势, 但目前从群落尺度探究无瓣海桑与乡土红树植物生物量动态的研究相对较少. 为此, 本论文拟解决以下科学问题:

(1) 包括外来与乡土的不同优势红树植物群落的生物量变化有何区别? (2) 不同林龄无瓣海桑群落的生物量变化有何区别? 本研究旨在探究红树植物群落生物量的动态变化, 为深圳福田红树林恢复及造林提供数据参考.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于广东省内伶仃-福田国家级自然保护区中的福田红树林 (北纬22°31', 东经114°05'). 该区属亚热带海洋性季风气候, 年平均气温为22.5 °C, 年平均降水量1 794 mm, 其中5-9月为雨季, 潮水特征为不规则半日潮, 平均潮差1.9 m^[24]. 乡土优势红树物种有白骨壤 (*Avicennia marina*)、秋茄 (*Kandelia obovata*) 和木榄 (*Bruguiera gymnorhiza*), 并引种了无瓣海桑和海桑 (*S. caseolaris*). 上述物种在保护区中生长良好, 胡柳柳等 (2024) 基于地面调查利用超高分辨率遥感影像反演各植被群落的分布位置, 结果显示上述物种在保护区内形成了大面积的群落^[22], 具体面积如下: 白骨壤、秋茄、木榄、无瓣海桑、海桑群落面积分别为49.96、26.23、

0.50、6.52、8.90 hm².

1.2 样地设置与调查

为了比较不同优势红树群落的生长差异, 我们根据《重要湿地监测指标体系》(GB/T27648-2011) 及《红树林生态监测技术规程》(HY/T081-2005) 的规范, 选择成熟的优势红树物种群落并建立多个样方 (表1), 包括秋茄 (84年)、白骨壤 (84年)、木榄 (18年)、海桑 (23年) 和无瓣海桑4个林龄的群落, 分别为无瓣海桑 (17年) 于2006年种植, 分布于2号鱼塘和观鸟屋; 无瓣海桑 (18年) 于2005年种植, 分布于3号鱼塘; 无瓣海桑 (23年) 于2000年种植, 分布于石碑和1号鱼塘; 无瓣海桑 (27年) 于1996年种植, 分布于观鸟屋. 我们在2017年对样方中胸径大于1 cm个体挂牌, 并于同年开始每年测量并记录样方内所有挂牌植物的胸径和树高, 以及样方林木的死亡、更新情况. 本研究使用2017、2020和2023年的样方调查数据.

表1 优势群落的样方设置

Table 1 The quadrat setting in each mangrove community

植物群落 Plant community	样方规格 Size (A/m ²)	样方个数 Quadrat counts
白骨壤 <i>Avicennia marina</i> (84 a)	10 × 10	2
秋茄 <i>Kandelia obovata</i> (84 a)	10 × 10	2
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i> (18 a)	25 × 35	1
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (17 a)	10 × 10	12
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (18 a)	10 × 10	6
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (23 a)	10 × 10	16
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (27 a)	10 × 10	6
海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i> (23 a)	10 × 10	2

1.3 数据处理

样方中植物的生物量由物种特异的异速生长方程估算得到, 具体分为以下3步. 首先, 以样方内每一棵植物的胸径以及该物种的木材密度作为参数, 通过异速生长方程估算得到植物个体的地上和地下生物量并加和作为该植物个体的总生物量. 然后, 再把样方内所有个体的总生物量加和, 由此得到该样方的生物量总量. 最后, 用样方生物量总量除以样方地表面积, 得到单位地表面积生物量. 本研究以各样方地表面积生物量为单位, 比较各群落的生物量. 本研究所使用的各物种异速生长方程及木材密度见表2和表3.

通过比较外来和乡土植物群落在2017、2020及2023年的现存生物量差异及年际变化, 获取外来和乡土植物群落之间的生物量动态变化差异, 并探究不同林龄无瓣海桑植物群落生物量的年际变化差异.

1.4 统计分析

样方调查数据在录入数据库后, 用R语言 (3.6.3) 进行数据整理和异常值筛选, 使用Student *t* 检验比较群落之间的生物量差异, 用“lmerTest”包^[25]构建各群落生物量动态的混合线性模型.

2 结果与分析

2.1 不同优势群落单位地表面积生物量差异

2017年各优势群落之间的单位地表面积生物量没有显著差异, 但随着年份的增加, 与乡土红树植物白骨壤群落的单位地表面积生物量具有显著差异的无瓣海桑群落逐渐增多 (图1). 其中, 无瓣海桑 (27年) 群落的单位地表面积生物量显著高于白骨壤 (84年) 群落, 无瓣海桑 (17、18、23年) 群落则

表2 红树林物种的异速生长模型
Table 2 Species-specific allometric model used in biomass estimation

物种 Species	公式 Equation	参考文献 References
白骨壤 <i>Avicennia marina</i>	$W_{AGB} = 0.1848 * D^{2.3524}$ $W_{BGB} = 0.1682 * D^{1.7939}$	[34]
秋茄 <i>Kandelia obovata</i>	$W_{AGB} = 0.251 * \rho * D^{2.46}$ $W_{BGB} = 0.199 * \rho^{0.899} * D^{2.22}$	[35] [36]
木榄 <i>Bruguiera gymnorrhiza</i>	$W_{AGB} = 0.0754 * \rho * D^{2.505} + 0.0679 * D^{1.4914}$ $W_{BGB} = 0.470 * D^{1.554}$	[37] [38]
海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i>	$W_{AGB} = 0.251 * \rho * D^{2.46}$ $W_{BGB} = 0.199 * \rho^{0.899} * D^{2.22}$	[35] [36]
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i>	$W_{AGB} = \rho^{2.098} * D^{2.187}$ $W_{BGB} = \rho^{3.380} * D^{1.963}$	[39] [39]

W_{AGB} 为地上生物量(kg), W_{BGB} 为地下生物量(kg), D 为胸径(cm), ρ 为木材密度(g/cm^3)。
 W_{AGB} is the aboveground biomass (kg), W_{BGB} is the belowground biomass (kg), D is the breast diameter (cm), and ρ is the wood density (g/cm^3).

表3 红树林物种的木材密度
Table 3 Species-specific wood density used in biomass estimation

物种 Species	木材密度 Wood density (g/cm^3)	参考文献 References
秋茄 <i>Kandelia obovata</i>	0.527	[40]
木榄 <i>Bruguiera gymnorrhiza</i>	0.784	[40]
海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i>	0.534	[40]
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i>	0.478	[39]

与白骨壤(84年)群落生物量无显著差异(图1b); 而到2023年, 无瓣海桑(18、23、27年)群落单位地表面积生物量均显著高于白骨壤(84年)群落(图1c)。此外, 秋茄(84年)群落的单位地表面积生物量在2017年时显著高于其他群落, 但在2020年时已显著低于无瓣海桑(18年)群落的单位地表面积

生物量, 而2023年时几乎所有林龄的无瓣海桑的单位地表面积生物量均显著高于秋茄(84年)群落的单位地表面积生物量(图1)。在2020年, 海桑(23年)与秋茄(84年)群落的单位地表面积生物量之间具有显著差异(图1b), 但到2023年时, 由于海桑(23年)生物量的提高, 这一差异已不显著(图1c)。

2.2 不同优势群落单位地表面积生物量变化趋势

2017-2023年间, 海桑(23年)和各林龄无瓣海桑群落生物量基本呈逐年增加, 但乡土红树植物白骨壤(84年)群落的单位地表面积生物量逐年减少, 而秋茄(84年)和木榄(18年)群落则表现为先增后减的变化过程(图2)。混合线性模型拟合结果表明, 乡土红树植物木榄(18年)、白骨壤(84年)以及秋茄(84年)群落的单位地表面积生物量年增长速率均为负, 而海桑(23年)和各林龄无瓣海桑的单位地表面积生物量增长速率为正。不同林龄无瓣海桑群落的单位地表面积生物量年增长速率在11.62-23.32 t/hm², 基本呈现出随林龄增加, 生物量年增长速率减小的趋势(表4)。双因素方差分析表明, 年份对无瓣海桑群落单位地表面积生物量具有显著影响($P < 0.01$), 而林龄、年份及林龄的交互作用对无瓣海桑群落单位地表面积生物量的影响不显著(表5)。

3 讨论

3.1 无瓣海桑与乡土红树植物群落生物量增长差异

在本研究中, 海桑(23年)群落的单位地表面积生物量年增长速率为正, 但增长速率低于同林龄无瓣海桑(23年)及林龄更小的无瓣海桑(17、18年)的生物量增长速率, 但与高龄林龄无瓣海桑(27年)群落生物量的增长速率接近(表4), 表明无瓣海桑具有的生长优势最大, 这与之前的研究结果^[13, 15]相符合。过去已有不少研究指出外来植物无瓣海桑具有比乡土红树植物更高的相对生长速率及树高、更高的光合能量利用效率以及更低的叶片构建成本^[14, 24-25], 这些特性共同构成无瓣

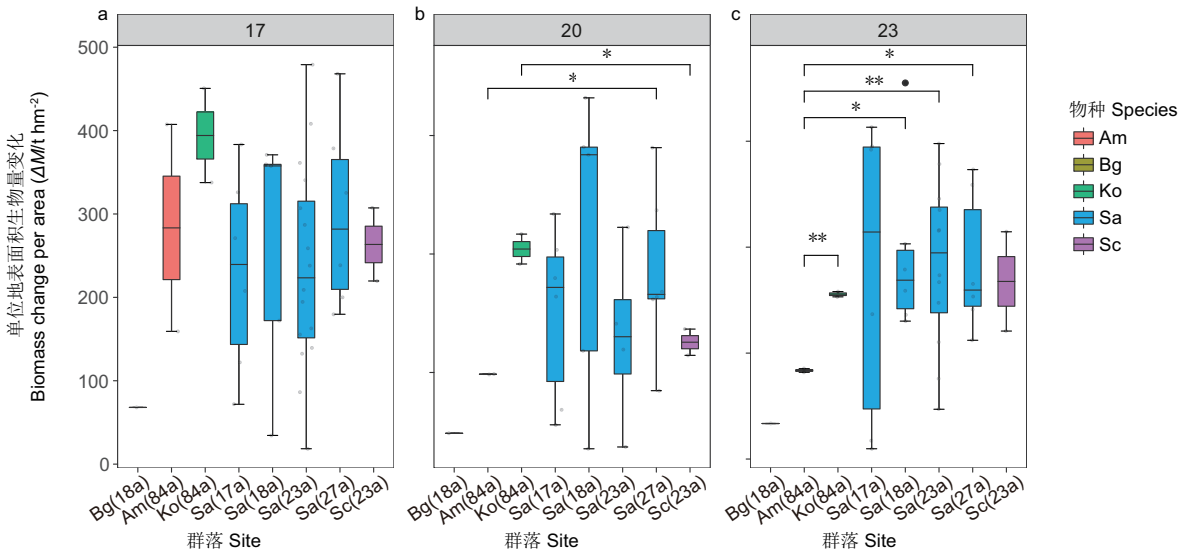


图1 不同样地优势群落2017(a)、2020(b)和2023(c)单位地表面积极现存生物量。红树植物优势群落: Bg(18a), 木榄(18年); Am(84a), 白骨壤(84年); Ko(84a), 秋茄(84年); Sa(17a), 无瓣海桑(17年); Sa(18a), 无瓣海桑(18年); Sa(23a), 无瓣海桑(23年); Sa(27年), 无瓣海桑(27年); Sc(23a), 海桑(23年)。图例中物种缩写分别代表白骨壤(Am)、木榄(Bg)、秋茄(Ko)、无瓣海桑(Sa)和海桑(Sc)。**和*分别表示 $P < 0.01$ 、 $P < 0.05$ 水平显著。木榄样地未划分样方而只以样地整体进行计算, 故不进行显著性差异比较。
Fig. 1 Total biomass per area of each mangrove community in 2017 (a), 2020 (b), and 2023 (c). The x-axis shows different dominant community, which are, *Bruguiera gymnorrhiza* aged 18, *Avicennia marina* aged 84, *Kandelia obovata* aged 84, *Sonneratia apetala* aged 17, aged 18, aged 23, and aged 27, and *Sonneratia caseolaris* aged 23. The y-axis denotes the biomass per area (t/hm^2). Dominant species of each site are represented in different colors. Species: Am, *Avicennia marina*; Bg, *Bruguiera gymnorrhiza*; Ko, *Kandelia obovata*; Sa, *Sonneratia apetala*; Sc, *Sonneratia caseolaris*. Significance: ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$. The difference between the site of *Bruguiera gymnorrhiza* (Bg site) and other sites were not tested.

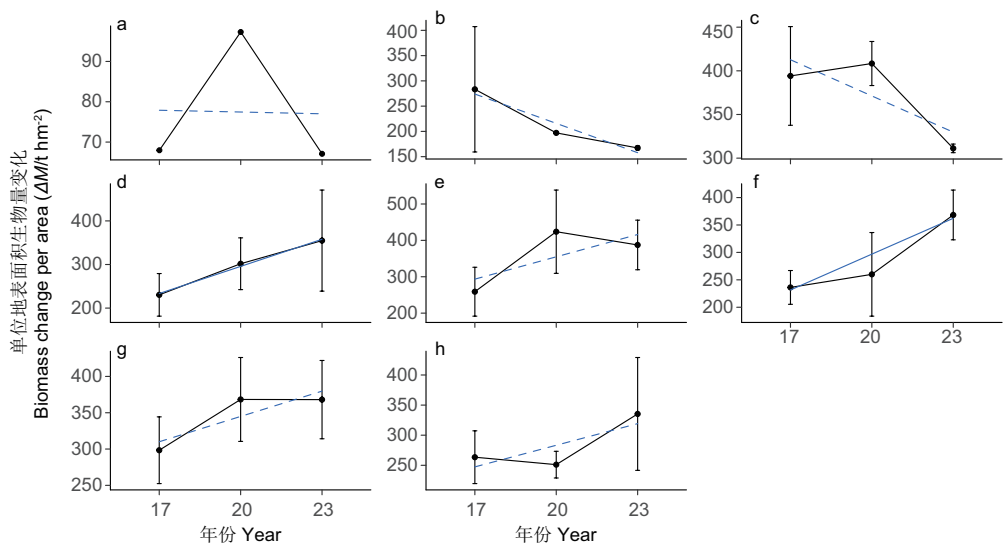


图2 不同样地优势群落的单位地表面积生物量随时间变化的折线及趋势图。图a-h分别代表木榄（18年）、白骨壤（84年）、秋茄（84年）、无瓣海桑（17年）、无瓣海桑（18年）、无瓣海桑（23年）、无瓣海桑（27年）以及海桑*Sonneratia caseolaris*（23年）的群落生物量年际变化曲线（均值±标准误差）。蓝色线表示该生物量变化趋势，其中实线表示趋势显著，虚线表示生物量的年际变化不显著。木榄样地未划分样方而只以样地整体进行计算，故无标准误。

Fig. 2 Temporal trend of biomass per unit surface area in dominant communities. Biomass change in the *Bruguiera gymnorhiza* site (a), *Avicennia marina* site (b), *Kandelia obovata* site (c), site of *Sonneratia apetala* planted in 2006 (d), in 2005 (e), in 2000 (f), in 1996 (g), and site of *Sonneratia caseolaris* planted in 2000 (h). Y-axes in all subplots denote the biomass per area (t/hm^2). Points and bars in black show the mean and the standard errors of biomass per area, and a solid black line links the black points in the sequence of year. Lines in blue display the temporal trend of biomass change, with a solid line denoting a significant trend while a dashed line non-significant. The *Bruguiera gymnorhiza* site had no standard error due to the limited number of plots. The *Bruguiera gymnorhiza* site had no standard error due to the limited number of plots.

海桑相较于乡土红树植物的生长竞争优势。

本研究表明，研究区内乡土红树植物群落已经达到顶极群落生物量的稳定期甚至出现衰退的迹象，而无瓣海桑与海桑群落则仍处于群落生物量的增长期（表4）。这主要缘于乡土红树植物群落中个体数量在逐年减少（图3），而林龄相对更低的无瓣海桑及海桑群落则保持较高的存活率和生长速

率，这与Ren等（2009）的研究^[26]相符。另一方面，受到病虫害和生物入侵及工业废水排放的压力，福田红树林属于亚健康状态^[27]，而乡土红树较外来种受虫害影响更为严重^[28]。各乡土红树物种如秋茄、白骨壤、桐花树等都受到不同程度的虫害^[29]，并以白骨壤危害最重，甚至出现整个白骨壤种群呈枯死状^[29-30]。这可能导致乡土红树物种群落的衰退，进一步提高了外来物种的生长优势。

3.2 红树群落林龄与单位地表面积生物量的关系

本研究发现林龄越大的无瓣海桑具有越高的群落单位地表面积生物量，但增长速率则逐渐降低（表4），这可能是群落生物量随时间发展渐趋稳定的体现。这一结果与Carnell等（2022）的研究结果类似，表明恢复后的红树林其碳汇能力会随着年龄的增长而增加，但一旦成熟就会趋于稳定^[31]。Ren等（2010）比较了不同林龄（4、5、8、10年）的无瓣海桑植物的各组织器官的生物量，指出无瓣海桑各部分生物量的增长速率会随着林龄增大逐渐放缓，并以地上部生物量的变化最为明显^[32]。陆地生态系统中，Deng等（2023）对杉木人工林的破坏性取样实验表明，杉木生物量会随林龄增加而增加，但是当杉木林龄大于36年时，生物量会出现降低^[33]。林龄在植物生长不同阶段的作用方向及强度不同，一定程度上解释了在本研究的

表4 优势群落的单位地表面积生物量增长速率
Table 4 Growth rate of biomass per unit surface area in each mangrove community

植物群落 Site	增长速率 Growth rate ($\Delta M/t \cdot hm^{-2}$)	显著度 P-value (F-test)
白骨壤 <i>Avicennia marina</i> (84 a)	-19.35	0.2690
秋茄 <i>Kandelia obovata</i> (84 a)	-13.83	0.2021
木榄 <i>Bruguiera gymnorhiza</i> (18 a)	-0.15	0.9840
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (17 a)	23.32	0.0416
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (18 a)	15.65	0.3240
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (23 a)	21.82	0.0127
无瓣海桑 <i>Sonneratia apetala</i> (27 a)	11.62	0.2460
海桑 <i>Sonneratia caseolaris</i> (23 a)	11.98	0.2700

加粗数字表示该群落的单位地表面积生物量随时间有显著变化 ($P < 0.05$)。Bold figures denote significant growth rate in biomass gain ($P < 0.05$)。

表5 无瓣海桑的年份和林龄双因素方差分析表
Table 5 Two-way ANOVA in year and age of *Sonneratia apetala* in biomass change

变量 Factor	平方和 Sum square	均方 Mean square	分子自由度 Numerator degree of freedom	分母自由度 Denominator degree of freedom	F统计量 F value	P值 P (> F)
年份Time	124603	124603	1	56.17	8.9155	0.0042
林龄Forest age	15251	5084	3	50.16	0.3637	0.7794
年份：林龄 Time：forest age	9150	3050	3	44.80	0.2182	0.8832

加粗数字表示该变量对无瓣海桑单位地表面积生物量具有显著影响 ($P < 0.05$)。Bold figures denote significant in biomass change ($P < 0.05$)。

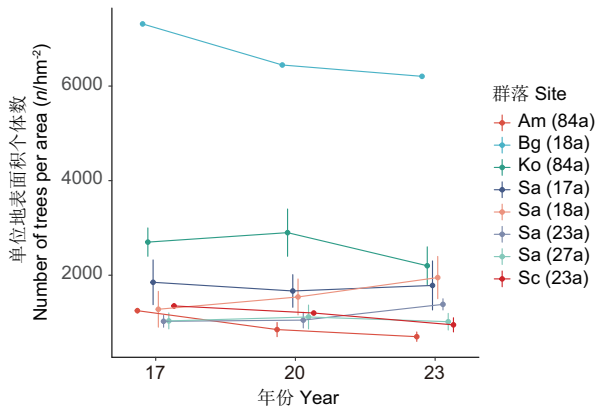


图3 不同样地优势群落单位地表面积的个体数(均值±标准误差)。红树植物优势群落: Bg (18a), 木榄 (18 a); Am (84a), 白骨壤 (84 a); Ko (84a), 秋茄 (84 a); Sa (17a), 无瓣海桑 (17 a); Sa (18a), 无瓣海桑 (18 a); Sa (23a), 无瓣海桑 (23 a); Sa (27a), 无瓣海桑 (27 a); Sc (23a), 海桑 *Sonneratia caseolaris* (23a)。木榄样地未划分样方而只以样地整体进行计算, 故无标准误差。

Fig. 3 The number of trees per unit surface area in mangrove community (mean ± SE). The legend shows different dominant communities, which are, *B. gymnorhiza* aged 18, *A. marina* aged 84, *K. obovata* aged 84, *S. apetala* aged 17, aged 18, aged 23, and aged 27, and *S. caseolaris* aged 23. The *B. gymnorhiza* site had no standard error due to the limited number of plots.

双因素方差分析中林龄对群落生物量没有显著影响(表5)。

本研究也发现, 在2017-2023年间, 随着无瓣海桑植物林

龄的增加, 其群落中单位地表面积生物量与乡土红树植物群落单位地表面积生物量之间的差异逐渐增大, 主要缘于低林龄群落中生物量的快速增长, 而乡土红树植物群落生物量则相对稳定(图1b、c)。同样地的其他研究也表明, 外来红树植物无瓣海桑与海桑群落的碳密度逐年增加, 但乡土红树植物群落碳密度则逐年下降, 仅木榄群落碳密度相对稳定^[22]。这都说明无瓣海桑群落单位地表面积的现存生物量将在其生长一定时期后超过乡土红树植物群落, 反映其具有更高的碳固存能力。基于本研究6年的调查数据与结果, 我们推测无瓣海桑群落生物量超越乡土红树植物群落的林龄临界值在15-23龄之间。

4 结论

在深圳福田红树林自然保护区, 多个林龄的无瓣海桑植物群落在2017-2023年的单位地表面积生物量均显著高于乡土红树优势群落的生物量, 且该差异与无瓣海桑的林龄相关。不同优势群落的年际变化表明乡土红树优势群落的生物量出现衰退迹象, 而无瓣海桑及海桑群落则保持增长, 且无瓣海桑群落生物量增长速率最大。总体来看, 无瓣海桑单位地表面积生物量会随林龄增长而显著高于乡土红树植物的群落生物量, 但其增长速率随林龄增加而逐渐减慢, 单位面积生物量逐渐达到饱和并趋于稳定状态。本研究结果对深圳福田红树林的造林具有参考意义, 为保护区的红树林恢复提供了数据参考。

参考文献 [References]

- Jia MM, Wang ZM, Mao DH, Ren CY, Song KS, Zhao CP, Wang C, Xiao XM, Wang YQ. Mapping global distribution of mangrove forests at 10-m resolution [J]. *Sci Bull*, 2023, **68** (12): 1306-1316
- Donato DC, Kauffman JB, Murdiyarso D, Kurnianto S, Stidham M, Kanninen M. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics [J]. *Nat Geosci*, 2011, **4** (5): 293-297
- Alongi DM. Impacts of climate change on blue carbon stocks and fluxes in mangrove forests [J]. *Forests*, 2022, **13** (2): 149
- Friess DA, Yando ES, Alemu I JB, Wong LW, Soto SD, Bhatia N. Ecosystem services and disservices of mangrove forests and salt marshes [M]. New York: CRC Press, 2020: 107-141
- Menéndez P, Losada IJ, Torres-Ortega S, Narayan S, Beck MW. The global flood protection benefits of mangroves [J]. *Sci Rep*, 2020, **10** (1): 4404
- Friess DA, Krauss KW, Taillardat P, Adame MF, Yando ES, Cameron C, Sasmito SD, Sillanpää M. Mangrove blue carbon in the face of deforestation, climate change, and restoration [M]. *Hoboken*: Wiley, 2020: 427-456
- Adame MF, Santini NS, Torres-Talamante O, Rogers K. Mangrove sinkholes (cenotes) of the Yucatan Peninsula, a global hotspot of carbon sequestration [J]. *Biol Lett*, 2021, **17** (5): 37
- 薛志勇. 福建九龙江口红树林生存现状分析[J]. 福建林业科技, 2005, **32** (3): 190-3+7 [Xue ZY. Analysing the survival status of mangrove beside Jiulong Estuary, Fujian [J]. *J Fujian For Sci Technol*, 2005, **32** (3): 190-3+7]
- Zhang JL, Lin QL, Peng YS, Pan LH, Chen Y, Zhang Y, Chen LZ. Distributions of the non-native mangrove *Sonneratia apetala* in China: based on Google Earth imagery and field survey [J]. *Wetlands*, 2022, **42** (5): 35
- Biswas SR, Biswas PL, Limon SH, Yan ER, Xu MS, Khan MSI. Plant invasion in mangrove forests worldwide [J]. *For Ecol Manag*, 2018, **429**: 480-492
- Jayatissa LP, Dahdouh-Guebas F, Koedam N. A review of the floral composition and distribution of mangroves in Sri Lanka [J]. *Bot J Linn Soc*, 2002, **138** (1): 29-43
- Zan QJ, Wang BS, Wang YJ, Li MG. Ecological assessment on the introduced *Sonneratia caseolaris* and *S. apetala* at the mangrove forest of Shenzhen Bay, China [J]. *Acta Bot Sin*, 2003, **45** (5): 544-551
- Huang XF, Yang QS, Feng JX, Yang ZH, Yu CX, Zhang J, Ling J, Dong JD. Introduction of exotic species *Sonneratia apetala* alters diazotrophic community and stimulates nitrogen fixation in mangrove sediments [J]. *Ecol Indic*, 2022, **142**: 109179
- Fazlioglu F, Chen LZ. Introduced non-native mangroves express better growth performance than co-occurring native mangroves [J]. *Sci Rep*, 2020, **10** (1): 3854
- Zhu DH, Hui DF, Huang ZJ, Qiao XT, Tong S, Wang MQ, Yang Q, Yu SX. Comparative impact of light and neighbor effect on the growth of introduced species *Sonneratia apetala* and native mangrove species in China: implications for restoration [J]. *Restor Ecol*, 2022, **30** (3): 3522
- Pregitzer KS, Euskirchen ES. Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age [J]. *Glob Chang Biol*, 2004, **10** (12): 2052-2077
- Poorter L, Bongers F, Aide TM, Almeyda Zambrano AM, Balvanera P, Becknell JM, Boukili V, Brancalion PHS, Broadbent EN, Chazdon RL, Craven D, De Almeida-Cortez JS, Cabral GAL, De Jong BHJ, Denslow JS, Dent DH, Dewalt SJ, Dupuy JM, Durán SM, Espírito-Santo MM, Fandino MC, César RG, Hall JS, Hernandez-Stefanoni JL, Jakovac CC, Junqueira AB, Kennard D,

- Letcher SG, Licona JC, Lohbeck M, Marín-Spiotta E, Martínez-Ramos M, Massoca P, Meave JA, Mesquita R, Mora F, Muñoz R, Muscarella R, Nunes YRF, Ochoa-Gaona S, De Oliveira AA, Orihuela-Belmonte E, Peña-Claros M, Pérez-García EA, Piotto D, Powers JS, Rodríguez-Velázquez J, Romero-Pérez IE, Ruiz J, Saldarriaga JG, Sanchez-Azofeifa A, Schwartz NB, Steininger MK, Swenson NG, Toledo M, Uriarte M, Van Breugel M, Van Der Wal H, Veloso MDM, Vester HFM, Vicentini A, Vieira ICG, Bentos TV, Williamson GB, Rozendaal DMA. Biomass resilience of neotropical secondary forests [J]. *Nature*, 2016, **530** (7589): 211-214
- 18 刘迎春, 高显连, 付超, 于贵瑞, 刘兆英. 基于森林资源清查数据估算中国森林生物量固碳潜力[J]. *生态学报*, 2019, **39** (11): 4002-4010 [Liu YC, Gao XL, Fu C, Yu GR, Liu ZY. Estimation of carbon sequestration potential of forest biomass in China based on national forest resources inventory [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39** (11): 4002-4010]
 - 19 Waramit N, Romkaew J, Prathumyot W, Jantawong S. Effect of physiographic type and harvesting age on biomass yield, chemical composition, and carbon sequestration of mangrove plantations for biofuel feedstock production [J]. *Ind Crops Prod*, 2023, **200**: 116812
 - 20 Azman MS, Sharma S, Shaharudin MAM, Hamzah ML, Adibah SN, Zakaria RM, Mackenzie RA. Stand structure, biomass and dynamics of naturally regenerated and restored mangroves in Malaysia [J]. *For Ecol Manag*, 2021, **482**: 118852
 - 21 咎启杰, 王勇军, 王伯荪. 深圳福田红树林无瓣海桑与海桑群落的重金属累积和循环[J]. *环境科学*, 2002, (4): 81-88 [Zan QJ, Wang YJ, Wang BS. Accumulation and cycle of heavy metal in *Sonneratia apetala* and *S.caseolaris* mangrove community at Futian of Shenzhen, China [J]. *Environ Sci*, 2002, **23** (4): 81-88]
 - 22 胡柳柳, 谭敏, 罗琴, 黄子健, 向雪莲, 李步杭, 余世孝, 吴泽峰, 杨琼, 胡平. 基于WorldView-3遥感影像的福田红树林碳储量年际变化[J]. *广西植物*, 2024, **44** (8): 1403-1414 [Hu LL, Tan M, Luo Q, Huang ZJ, Xiang XL, Li BH, Yu SX, Wu ZF, Yang Q, Hu P. Interannual changes of carbon storage in mangrove forests in Futian based on WorldView-3 remote sensing images [J]. *Guihaia*, 2024, **44** (8): 1403-1414]
 - 23 Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB. lmerTest Package: tests in linear mixed effects models [J]. *J Stat Softw*, 2017, **82** (13)
 - 24 Li FL, Zan QJ, Hu ZY, Shin PKS, Cheung SG, Wong YS, Tam NFY, Lei AP. Are photosynthetic characteristics and energetic cost important invasive traits for alien *Sonneratia* Species in South China? [J]. *PLoS ONE*, 2016, **11** (6): e0157169
 - 25 Li FL, Yang L, Zan QJ, Shin PKS, Cheung SG, Wong YS, Tam NFY, Lei AP. Does energetic cost for leaf construction in *Sonneratia* change after introduce to another mangrove wetland and differ from native mangrove plants in South China? [J]. *Mar Pollut Bull*, 2017, **124** (2): 1071-1077
 - 26 Ren H, Lu HF, Shen WJ, Huang C, Guo QF, Li ZA, Jian SG. *Sonneratia apetala* Buch.Ham in the mangrove ecosystems of China: an invasive species or restoration species? [J]. *Ecol Eng*, 2009, **35** (8): 1243-1248
 - 27 张月琪, 张志, 江鲲鹏, 沈小雪, 李瑞利. 城市红树林生态系统健康评价与管理对策——以粤港澳大湾区为例[J]. *中国环境科学*, 2022, **42** (5): 2352-2369 [Zhang YQ, Zhang Z, Jiang BQ, Shen XX, Li RL. Ecosystem health assessment and management strategies of urban mangrove: a case study of Guangdong-Hong Kong-Macao Greater Bay area. [J]. *China Environ Sci*, 2022, **42** (5): 2352-2369]
 - 28 黄李丛, 苏宏河, 唐丰利. 钦州市引种无瓣海桑现状及发展对策分析[J]. *广东科技*, 2013, **22** (14): 188-189 [Huang LC, Su HH, Tang FL. Analysis on introduction status and development strategy of *Sonneratia apetala* in Qinzhou City [J]. *Guangdong Sci Technol*, 2013, **22** (14): 188-189]
 - 29 张志, 李瑞利. 基于WebGIS的红树林生态管理在线系统[J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2023, **59** (4): 602-608 [Zhang Z, Li RL. Mangrove ecological management online system based on WebGIS [J]. *Acta Sci Nat Univ Pekinensis*, 2023, **59** (4): 602-608]
 - 30 贾凤龙, 陈海东, 王勇军, 咎启杰, 陈振耀. 深圳福田红树林害虫及其发生原因[J]. *中山大学学报(自然科学版)*, 2001, **40** (3): 88-91 [Jia FL, Chen HD, Wang YJ, Zan QJ, Chen ZY. The pest insects and analysis of its outbreaks' cause in Futian mangorove Shenzhen [J]. *Acta Sci Nat Univ SUN*, 2001, **40** (3): 88-91]
 - 31 Carnell PE, Palacios MM, Waryszak P, Trevathan-Tackett SM, Masqué P, Macreadie PI. Blue carbon drawdown by restored mangrove forests improves with age [J]. *J Environ Manag*, 2022, **306**: 114301
 - 32 Ren H, Chen H, Li ZA, Han WD. Biomass accumulation and carbon storage of four different aged *Sonneratia apetala* plantations in southern China [J]. *Plant Soil*, 2010, **327** (1-2): 279-291
 - 33 Deng C, Ma FF, Xu XJ, Zhu BQ, Tao J, Li QF. Allocation patterns and temporal dynamics of Chinese Fir biomass in Hunan Province, China [J]. *Forests*, 2023, **14** (2): 286
 - 34 Dharmawan IWS, Siregar CA. Karbon tanah dan pendugaan karbon tegakan *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. di Ciasem, Purwakarta [J]. *J Penelitian Hutan Konservasi Alam*, 2008, **5** (4): 317-328 [Dharmawan IWS, Siregar CA. Soil carbon and carbon estimation of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. stand at Ciasem, Purwakarta [J]. *J Penelitian Hutan Konserv Alam*, 2008, **5** (4): 317-328]
 - 35 Komiya A, Pongpan S, Kato S. Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves [J]. *J Trop Ecology*, 2005, **21** (4): 471-477
 - 36 Komiya A, Ong JE, Pongpan S. Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: a review [J]. *Aquat Bot*, 2008, **89** (2): 128-137
 - 37 Kauffman JB, Cole TG. Micronesian mangrove forest structure and tree responses to a severe typhoon [J]. *Wetlands*, 2010, **30** (6): 1077-1084
 - 38 廖宝文, 郑德璋, 郑松发. 木榄林生物量和生产力的研究[J]. *林业科学研究*, 1991, **4** (1): 22-29 [Liao BW, Zheng DZ, Zheng SF. Biomass and productivity of *Bruguiera gymnorhiza* stand [J]. *Forest Res*, 1991, **4** (1): 22-29]
 - 39 Zhu DH, Hui DF, Wang MQ, Yang Q, Li Z, Huang ZJ, Yuan HM, Yu SX. Allometric growth and carbon storage in the mangrove *Sonneratia apetala* [J]. *Wetlands Ecol Manag*, 2021, **29** (1): 129-141
 - 40 ICRAF. Functional Attributes and Ecological Database [DB/OL]. 2022. <http://db.worldagroforestry.org/wd> Krainer U, Kastl E, Schlöter M, Bardgett RD, Arnoldi C, Bahn M, Dumont M, Poly F, Pommier T, Clément JC, Lavorell S. Contribution of above- and below-ground plant traits to the structure and function of grassland soil microbial communities [J]. *Ann Bot*, 2014, **114** (5): 1011-1021