广西植物 Guihaia Sept. 2025, 45(9): 1553-1562 http://www.guihaia-journal.com

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202404007

许丙岩, 李键, 洪滔, 2025. 秋茄新生小枝生长性状季节动态规律研究 [J]. 广西植物, 45(9): 1553-1562.
XU BY, LI J, HONG T, 2025. Seasonal dynamics in growth traits of newly emerged twigs of *Kandelia obovata* [J]. Guihaia, 45(9): 1553-1562.

秋茄新生小枝生长性状季节动态规律研究

许丙岩, 李 键, 洪 滔*

(福建农林大学 林学院, 福州 350002)

摘 要: 新生小枝是植物分支系统中最活跃的部分,对光照、温度等生境变化的响应最为敏感,分析植物新生小枝茎叶性状差异和评价其生长状况,对于理解植物的生长生存策略和适应性机制极为关键。秋茄作为常绿阔叶小乔木,其冠层在一年内不同季节都会产生一定数量的新生小枝。为深入了解秋茄新生小枝的生长状况和季节动态规律,探究以秋茄为代表的红树植物生长生存策略,该研究通过对秋茄新生小枝茎叶生长性状的调查和测定,结合方差分析、多重比较和主成分分析(PCA)等统计方法,综合评价不同季节秋茄新生小枝的生长表现。结果表明:(1)表征秋茄新生小枝生长状况的 14 个性状指标具有较大变异,变异系数范围为 13.856%~56.469%,平均变异系数为 35.627%,并且指标间具有较强的相关性。(2)秋茄新生小枝生长性状在不同季节存在显著性差异($P<0.05$),总体表现为 7 月>5 月>3 月>10 月。(3)秋茄新生小枝生长性状重要性排序为叶性状(55.050%)>生物量(35.480%)>茎构型(9.470%),叶密度、叶茎生物量比、叶数量、叶生物量、大叶面积、茎长和叶面积比 7 个性状指标总权重占比为 87.146%,是表征秋茄新生小枝生长状况的关键指标。综上认为,秋茄新生小枝生长状况反映了树体对资源水平的适应策略,外因(光照和温度)及内因(生长策略)共同影响着新生小枝的生长状况。该研究结果揭示了秋茄新生小枝对不同生长季节环境变化的响应,为秋茄的种群保护和可持续发展提供了参考依据。

关键词: 生长性状, 主成分分析, 生长策略, 红树植物, 植物生态

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2025)09-1553-10

Seasonal dynamics in growth traits of newly emerged twigs of *Kandelia obovata*

XU Bingyan, LI Jian, HONG Tao*

(*College of Forestry*, *Fujian Agriculture and Forestry University*, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Newly emerged twigs are the most active part of plant branch systems and are most sensitive to changes in habitat such as light and temperature. Analyzing the differences in stem and leaf traits of new twigs and evaluating their growth status is crucial for understanding the growth and survival strategies of plants and their adaptability mechanisms. As an evergreen broad-leaved small tree, the crown of *Kandelia obovata* produces a certain number of new

收稿日期: 2024-05-30 **接受日期:** 2025-07-17

基金项目: 国家自然科学基金(31400533); 福州市生态城市建设及社会发展综合项目(榕科[2022]253 号)。

第一作者: 许丙岩(1999—),硕士研究生,研究方向为森林资源评价,(E-mail)xubingyan369@163.com。

*通信作者: 洪滔,博士,副教授,研究方向为海岸带森林与环境,(E-mail)henrihong@163.com。

twigs in different seasons within a year. To gain a deeper understanding of the growth status and seasonal dynamics of new twigs of *K. obovata*, this study investigated the growth traits of the stems and leaves of new twigs. Statistical methods such as analysis of variance, multiple comparisons, and principal component analysis (PCA) were used to comprehensively evaluate the growth performance of the twigs in different seasons and to explore the growth and survival strategies of mangrove plants, represented by *K. obovata*. The results were as follows: (1) The 14 trait indicators characterizing the growth status of the twigs showed significant variation, with a coefficient of variation ranging from 13.856% to 56.469%, and a strong correlation between the indicators. (2) The growth traits of the twigs varied significantly in different seasons ($P<0.05$), with the overall performance being July>May>March>October. Additionally, the importance of the growth traits was ranked as leaf traits > biomass > stem configuration. (3) The importance of growth traits was ranked as leaf traits (55.050%)>biomass (35.480%)>stem configuration (9.470%). The total weight proportion of the seven trait indicators such as leaf density, leaf and stem biomass ratio, leaf number, leaf biomass, big leaf area, stem length, and leaf area ratio was 87.146%, which were the key indicators characterizing the growth status of the twigs of *K. obovata*. In conclusion, the growth status of the twigs reflects the adaptation strategy of the tree to resource levels, influenced by external factors such as light and temperature, as well as internal factors such as growth strategies. These research results provide insight into the response of the twigs to environmental changes in different seasons and offer a reference basis for the protection and sustainable development of *K. obovata* population.

Key words: growth traits, principal component analysis (PCA), growth strategies, mangrove plants, plant ecology

新生小枝是木本植物从枝条末端到第一个生长节间的枝条,是植物分枝系统中最活跃的部分,在新生小枝产生过程中,茎和叶会尽可能地在空间上权衡分布,增加同化和吸收表面,以充分利用外界有利资源达到提高自身营养物质储存的目的,从而在适应外界环境的同时,强大自身的繁殖能力(孙蒙柯等,2018; Chen et al., 2021; Brunetti et al., 2022)。新生小枝对环境变化的响应十分敏感,环境因子(土壤养分、空气温度和湿度等)的异质性直接或间接引起茎叶性状的变化,并反映在枝叶性状的权衡关系上(Wang et al., 2021; 孔翠翠等, 2022)。因此,新生小枝的生长发育状况能够反映树体因环境变化而形成的内在生理及外在形态方面的适应对策及其对资源的利用能力(Sun et al., 2006; 马蕊等,2022; Brazee et al., 2023; 张建玲等, 2024);分析植物新生小枝茎叶性状差异和评价其生长状况,对于了解植物的生长生存策略和适应性机制极为关键(Guo et al., 2018)。

红树林是生长在沿海潮间带的木本植物群落,是陆海生态过渡带特有的湿地生态系统,在维持海湾河口生态系统的稳定和平衡中起着不可替代的作用,具有重要的生态服务功能和生态特性,在保障沿海生态安全和生物多样性保护等方面具有重要作用(袁柳娇等,2016; 来洪运等,2021)。近年来,由于受人为干扰和全球气候变化的影响,红树林正面临着生境破碎化、过度开发、环境污染和外来物种入侵等不同程度的威胁(Hamilton & Casey, 2016),红树林呈现出逐渐衰退甚至消失的趋势(Bhowmik et al., 2022),因此保护和恢复红树林刻不容缓(Arifanti et al., 2022; Nuryawan et al., 2023; 吕晓波等, 2023)。秋茄(*Kandelia obovata*)作为分布最广且最具典型的红树植物,生长在海岸潮间带,生境条件较为恶劣,长期面临海水浸泡与根系土壤盐碱化的问题(Chen et al., 2020; Chen et al., 2023; 詹定举等,2023)。由于其养分供给主要通过树冠进行,因此冠层新生小枝的形态、结构和生长策略直接影响了其养分供给与能量流转(莫丹等,2020; 郑熊等,2023; 张嘉琪等,2023)。秋茄作为常绿阔叶小乔木,其冠层在一年内不同季节都会产生一定数量的新生小枝,其新生小枝的生长状况能够有效反映树体的生长和健康,对其资源保护与可持续发展具有重要意义。

本研究以秋茄新生小枝为研究对象,从茎构型、叶性状和生物量 3 个方面,调查记录了不同生长季节 14 个表征秋茄新生小枝生长状况的性状指标,采用方差分析、多重比较和主成分分析等统计方法,分析了秋茄新生小枝的生长状况和季节动态规律,以期进一步探明秋茄的生长生存策略,为红树林资源科学保护与可持续发展提供理论参

考。本研究拟探讨：(1)秋茄新生小枝不同性状生长间是否存在较大差异；(2)新生小枝生长季节的动态规律；(3)表征新生小枝生长表现的关键指标。

1　材料与方法

1.1 研究区概况

闽江河口国家湿地公园(119°05′36″—119°41′05″ E，25°50′43″—26°09′42″ N)是位于中国南亚热带和中亚热带过渡区典型的入海口湿地，研究区气候暖热湿润，雨热同期，年平均气温为19.3 ℃，最高温出现在7—8月，年降水日为153 d，年均降水量为1 380 mm，主要集中在3—9月，季风明显(林立婷，2023)。研究区位于闽江河口国家湿地公园鳝鱼滩湿地，该区域秋茄分布较为集中且具有代表性，秋茄大多约为2005年人工栽种，干扰相对较少，并且受病虫害影响也较小，呈较明显的簇状分布，植株高度为2~4 m。

1.2 研究方法

1.2.1 *植物样品采集与功能性状测定*　2022年3月，在研究区与主河道岸线直线距离在100~150 m之间，沿海岸线设置4个20 m × 20 m的样地，样地与主河道岸线直线距离在100~150 m之间，涨潮时水淹深度在0.5 m左右，4个样地内秋茄株数分别为19、21、24、18，平均树高为2.3 m，树冠平均直径为2.8 m，平均地径为11.6 cm。

秋茄作为常绿阔叶小乔木，冠层在一年内不同季节都会产生一定数量的新生小枝，3—10月为新生小枝的主要生长季节。基于此，在2022年分别于3月、5月、7月和10月不同生长季节，随机选取一定数量的无遮阴、生长良好、叶片无损伤的新生小枝，用枝剪剪下放入自封塑料袋中，测量前在冰箱保鲜层中保存。其中，新生小枝取样量3月为256份、5月为142份、7月为90份、10月为178份。对取样的新生小枝进行编号，逐个测定，并记录茎节数、叶数量、叶面积(扫描仪扫描叶片后用Batch软件计算)、茎长(米尺测量)、茎宽(数显游标卡尺测量)、小枝茎鲜重(分析天平称量)、总叶鲜重(分析天平称量)。所有新鲜样品指标的测量在12 h内完成，之后立即用烘箱在80 ℃的温度下将茎、叶分别烘48 h以上至恒重后测定小枝茎和叶的生物量。

茎纤细率为小枝茎长与茎宽的比值；大叶面积为新生小枝面积最大的叶片面积；叶面积比为新生小枝上总叶面积与茎干质量的比值；叶茎生物量比由新生小枝上叶总生物量与茎生物量的比值(李俊慧等，2017)；叶密度为新生小枝上的叶数量与小枝茎长的比值(黄子宏等，2023)，比叶面积为小枝总叶面积与小枝叶总生物量的比值(石钰琛等，2022；张宁等，2023)。最后汇总得到666份新生小枝的14个茎叶性状指标：茎长(stem length，SL)、茎宽(stem width，SW)、茎纤细率(stem slender ratio，SSR)、茎体积(stem volume，SV)、叶数量(leaf number，LN)、叶总面积(total leaf area，TLA)、比叶面积(specific leaf area ，SLA)、大叶面积(big leaf area，BLA)、叶密度(leaf density，LD)、叶面积比(leaf area ratio，LAR)、叶生物量(leaf biomass，LB)、茎生物量(stem biomass，SB)、小枝生物量(twig biomass，TB)、叶茎生物量比(leaf and stem biomass ratio，LSBR)。

1.2.2 *数据分析*　利用R4.3.1对数据进行统计分析与绘图。采用单因素方差分析和Tukey多重比较分析秋茄新生小枝茎叶性状在不同生长季节的显著性差异($P<0.05$)；利用Pearson相关性分析探索秋茄新生小枝茎叶性状之间的关系，采用主成分分析评价不同生长季节秋茄新生小枝的生长状况。

2　结果与分析

2.1 秋茄新生小枝茎叶生长性状

对采集的秋茄新生小枝样品14个茎叶性状指标进行统计分析，结果如表1所示，秋茄新生小枝的生长性状存在不同程度的变异。总体而言，新生小枝茎叶生长性状变异系数范围为13.856%~56.469%，平均变异系数为35.627%。其中，叶生物量变异系数最高(56.469%，变异幅度为0.221~4.823 g)，小枝生物量和茎生物量变异系数次之(分别为53.335%和50.617%)；比叶面积和茎宽的变异系数较低且小于20%(分别为13.856%和14.465%)，表明这2个性状具有相对较高的稳定性。其他12个性状的变异系数均大于20%，表现出丰富的多样性和变异性。

由图1可知，秋茄新生小枝14个茎叶性状间存在不同程度的正相关或负相关，颜色越深代表

表 1 秋茄新生小枝的茎叶性状描述性统计

Table 1 Descriptive statistics of stem and leaf traits of new twigs of *Kandelia obovata*

分类 Category	指标 Index	平均值 Mean	标准差 S. D.	最小值 Min.	最大值 Max.	变异系数 *CV*
茎构型 Stem configuration	茎长 Stem length (cm)	11.912	3.114	5.600	25.600	26.144
	茎宽 Stem width (mm)	3.250	0.470	1.800	5.000	14.465
	茎纤细率 Stem slender ratio (%)	36.970	9.268	14.186	71.508	25.070
	茎体积 Stem volume (cm^3)	1.031	0.482	0.145	4.062	46.697
叶性状 Leaf trait	叶数量 Leaf number (No.)	5.652	1.568	3.000	12.000	27.746
	叶总面积 Total leaf area (cm^2)	76.885	38.835	14.905	297.212	50.511
	比叶面积 Specific leaf area ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	67.982	9.419	46.089	101.035	13.856
	大叶面积 Big leaf area (cm^2)	18.348	6.494	4.284	47.031	35.394
	叶密度 Leaf density (No. · cm^{-1})	0.506	0.166	0.208	1.695	32.750
	叶面积比 Leaf area ratio ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	202.542	66.681	83.889	486.790	32.922
生物量 Biomass	叶生物量 Leaf biomass (g)	1.177	0.665	0.221	4.823	56.469
	茎生物量 Stem biomass (g)	0.396	0.200	0.071	1.579	50.617
	小枝生物量 Twig biomass (g)	1.573	0.839	0.292	6.228	53.335
	叶茎生物量比 Leaf and stem biomass ratio (%)	3.008	0.987	1.177	7.995	32.807

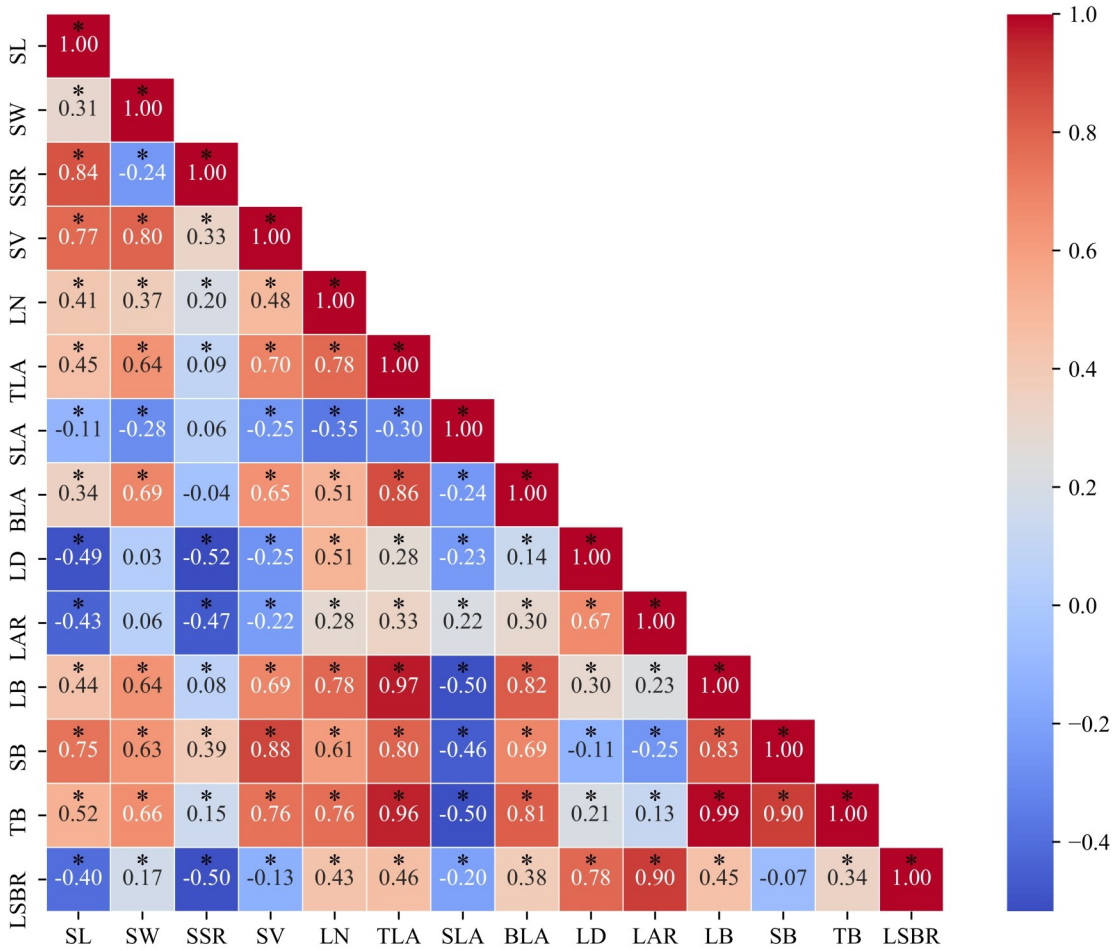
相关性越强。其中,性状间呈极显著相关的有 86 对($P<0.05$, 94.505%),相关性不显著的有 5 对($P>0.05$, 5.495%),表明秋茄新生小枝茎叶生长性状间具有较强的相关性。

2.2 秋茄不同生长季节新生小枝茎叶生长性状比较

对秋茄不同生长季节新生小枝茎叶生长性状均值进行多重比较($P<0.05$,表 2)。由表 2 可知,在茎构型中,茎长为 11.602~12.471 cm,在不同生长季节无显著性差异;茎宽在 7 月较大(3.711 mm),3 月较小(2.996 mm),不同生长季节差异显著;茎纤细率在 3 月和 10 月较大(分别为 38.727% 和 38.560%),5 月和 7 月较小(均为 33.811%);茎体积在 7 月和 5 月较大(分别为 1.391 cm^3 和 1.212 cm^3),3 月和 10 月较小(分别为 0.857 cm^3 和 0.957 cm^3)。在叶性状中,叶数量、叶总面积和大叶面积在不同生长季节存在显著性差异,均表现为 7 月>5 月>3 月>10 月;比叶面积表现为 10 月>7 月>3 月>5 月;叶密度在 7 月较大(0.604 No. · cm^{-1})、10 月较小(0.423 No. · cm^{-1});叶面积比表现为 7 月较大(255.931 $cm^2 \cdot g^{-1}$)、3 月和 10 月较小(分别为 187.570 $cm^2 \cdot g^{-1}$ 和 191.267 $cm^2 \cdot g^{-1}$)。在生物量中,叶生物量、小枝生物量和叶茎生物量比在不同生长季节存在显著性差异,表现为 7 月>5 月>3 月>10 月;茎生物量表现为 5 月和 7 月较大(分别为 0.477 g 和 0.533 g),10 月较小(0.291 g)。

2.3 秋茄不同生长季节新生小枝茎叶生长性状综合评价

对不同生长季节秋茄新生小枝茎叶生长性状进行主成分分析,样本数据通过 KMO 和 Bartlett 球形检验,结果(图 2:A)显示,前 3 个主成分的特征



＊ 表示不同性状之间相关性显著（$P<0.05$）。

＊ indicates a significant correlation for different traits ($P<0.05$).

图 1　秋茄新生小枝茎叶性状的相关性

Fig. 1　Correlation of stem and leaf traits of new twigs of *Kandelia obovata*

根大于 1，并且累积贡献率达 85.094%，因而选用前 3 个主成分对秋茄新生小枝茎叶生长状况进行综合评价。其中，第一主成分的方差贡献率为 49.284%，载荷值较高的性状是叶生物量、茎生物量和小枝生物量，表征生物量的特点，可以将第一主成分作为近似反映新生小枝生物量状况的综合评价；第二主成分的方差贡献率为 27.205%，载荷值较高的性状是叶密度和叶面积比，反映出叶性状的特点，可以将第二主成分作为近似反映新生小枝叶生长状况的综合评价；第三主成分的方差贡献率为 8.604%，载荷值较高的性状是茎宽和茎纤细率，反映出茎构型的特点，可以将第三主成分作为近似反映新生小枝茎生长状况的综合评价。

如图 2：B 所示，基于主成分分析计算各性状权重排序为叶密度（23.106%）>叶茎生物量比（15.924%）>叶数量（13.880%）>叶生物量（12.193%）>大叶面积（7.595%）>茎长（7.410%）>叶面积比（7.038%）>小枝生物量（6.197%）>总叶面积（3.382%）>茎宽（1.874%）>茎生物量（1.166%）>茎纤细率（0.185%）>比叶面积（0.049%）>茎体积（0.001%）。其中，叶密度、叶茎生物量比、叶数量、叶生物量、大叶面积、茎长和叶面积比 7 个指标权重占比为 87.146%，是表征秋茄新生小枝生长状况的重要指标。各性状权重大小分析结果显示，秋茄新生小枝茎叶生长状况的重要性排序为叶性状（55.050%）>生物量（35.480%）>

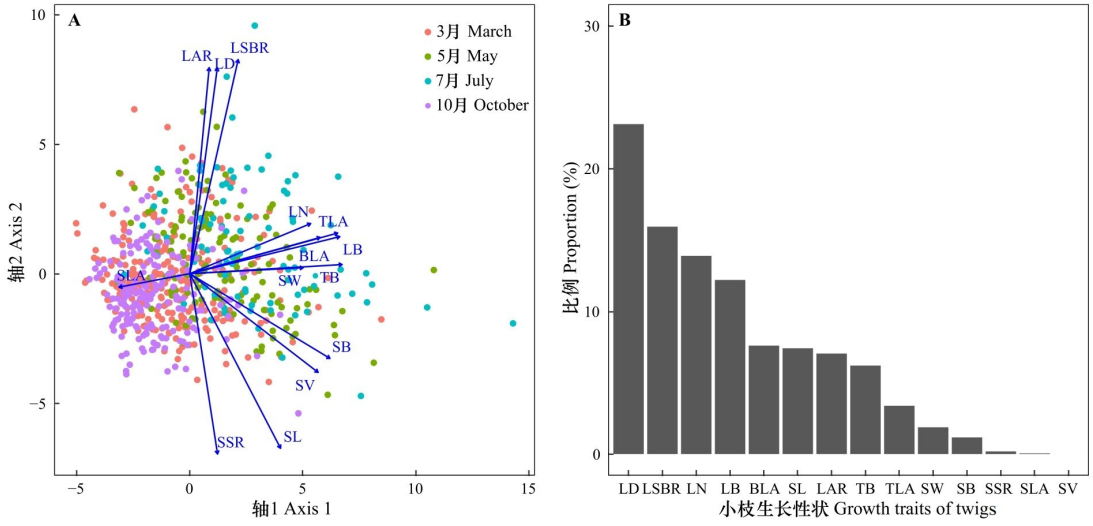
表 2 不同生长季节秋茄新生小枝茎叶性状的差异性分析

Table 2 Differences of stem and leaf traits of new twigs of *Kandelia obovata* in different growing seasons

性状 Trait	3 月 March	5 月 May	7 月 July	10 月 October
茎长 Stem length (cm)	11.602±2.919a	11.909±3.408a	12.471±3.607a	12.077±2.836a
茎宽 Stem width (mm)	2.996±0.386d	3.537±0.437b	3.711±0.436a	3.152±0.302c
茎纤细率 Stem slender ratio (%)	38.727±8.378a	33.811±9.292b	33.811±9.370b	38.560±9.412a
茎体积 Stem volume (cm^3)	0.857±0.379c	1.212±0.526b	1.391±0.633a	0.957±0.318c
叶数量 Leaf number (No.)	5.398±1.518c	6.092±1.265b	7.067±1.620a	4.949±1.250d
叶总面积 Total leaf area (cm^2)	67.070±30.479c	93.047±33.064b	124.684±43.396a	53.938±21.677d
比叶面积 Specific leaf area ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	64.773±7.295c	62.002±6.869d	68.218±9.776b	77.249±6.407a
大叶面积 Big leaf area (cm^2)	16.486±4.950c	21.566±5.697b	25.752±7.365a	14.715±3.943d
叶密度 Leaf density (No. $\cdot cm^{-1}$)	0.511±0.166b	0.539±0.144b	0.604±0.203a	0.423±0.116c
叶面积比 Leaf area ratio ($cm^2 \cdot g^{-1}$)	187.570±61.489c	209.831±60.474b	255.931±79.054a	191.267±57.081c
叶生物量 Leaf biomass (g)	1.061±0.533c	1.525±0.597b	1.880±0.746a	0.709±0.312d
茎生物量 Stem biomass (g)	0.375±0.169b	0.477±0.216a	0.533±0.259a	0.291±0.110c
小枝生物量 Twig biomass (g)	1.436±0.676c	2.002±0.780b	2.414±0.972a	1.000±0.400d
叶茎生物量比 Leaf and stem biomass ratio (%)	2.899±0.903c	3.397±0.943b	3.755±1.055a	2.476±0.713d

注：同行不同小写字母表示不同月份之间存在显著性差异($P<0.05$)。

Note: In the same row, different lowercase letters indicate significant differences between different months ($P<0.05$).



A. 主成分分析排序；**B**. 茎叶性状指标权重排序。

A. Principal component analysis sorting chart; **B**. Weight ranking chart of stem and leaf trait indicators.

图 2 秋茄新生小枝茎叶性状的主成分分析

Fig. 2 Principal component analysis of stem and leaf traits of new twigs of *Kandelia obovata*

茎构型(9.470%)。此外,秋茄不同生长季节新生小枝茎叶生长状况综合评价为 7 月>5 月>3 月>10 月(图 3)。

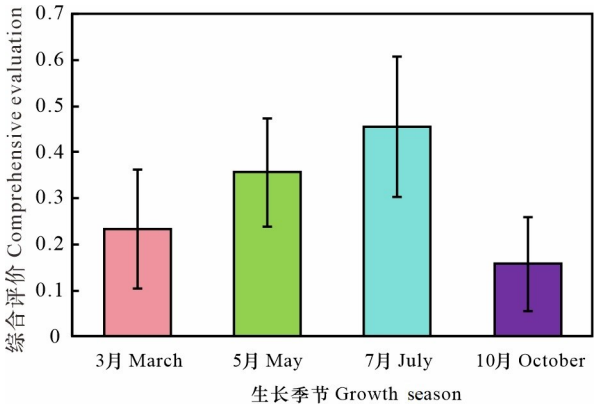


图 3　不同生长季节秋茄新生小枝生长状况的综合评价

Fig. 3　Comprehensive evaluation on the growth status of new twigs of *Kandelia obovata* in different growth seasons

3　讨论

3.1 秋茄新生小枝的茎叶生长性状变异

新生小枝的数量、形态及结构直接影响树体的生长发育、养分供给、能量流动。本研究结果表明,研究区秋茄新生小枝的茎叶性状差异较大,选取的 14 个表征秋茄新生小枝生长状况的性状指标显示,性状指标的平均变异系数为 35.627%,总体变异幅度较大;此外,仅有 2 个性状指标(比叶面积和茎宽)的变异系数小于 20%,其余 12 个性状指标的变异系数均大于 20%,与郑雄等(2023)和金赟等(2022)关于其他种类亚热带木本植物枝茎的研究结果接近,但变异幅度较大,这可能是由于秋茄多生长于滩涂湿地,气候、土壤及涨潮时水淹深度等复杂多样的环境影响,加之新生小枝因本身比较脆弱敏感而造成性状差异较大。综上得出,秋茄新生小枝茎叶表型及性状差异是植物个体适应多样环境变化的结果。

3.2 秋茄新生小枝茎叶生长性状的季节动态规律

研究区秋茄由于生境适宜在一年内不断生长,体现在新生小枝上就是各时间段都有分生出新的新生小枝。本研究结果表明,秋茄新生小枝的生长性状指标在不同生长季节差异显著,不同生长季节新生小枝茎叶生长状况综合评价为 7 月>5 月>3 月>10 月,这 4 个时间节点均匀分布于当地秋茄生长相对旺盛的 2—11 月,新生小枝生长状况的差异可能与研究区不同季节气候变化规律有关。林立婷(2023)研究表明闽江口气温年波动在 7 月前不断增高至最大,光照时数在 3—7 月间也是不断增加至全年最高,全年降水呈典型的双波峰分布,较高的梅雨季波峰出现在 6 月,台风季波峰出现在 8 月,雨热同期,这段时期的生境变化更适宜植物生长。秋茄在研究区内均生长于浅滩上,全年受到典型的正规半日潮影响,每天均有一段时间潮水淹没树冠以下部位,由于可利用的水资源较丰富,因此降水对其生长的影响不大。秋茄作为一年内都会产生新生小枝的常绿阔叶植物,在 3—7 月间新生小枝生长状况和研究区的温度、光照时间变化趋势一致,表明研究区光照时间和温度是影响秋茄新生小枝生长状况的主要因素。此外,本研究结果还表明,10 月的光照和温度明显高于 3 月,但 10 月的新生小枝生长状况却显著低于 3 月,这主要是 8—12 月是秋茄的果实生长期,由于果实发育需求导致茎叶中养分及生物量转移和再分配,因此 10 月新生小枝的生长状况显著低于 3 月。可见,秋茄新生小枝生长状况反映了秋茄树体对资源水平的适应策略,外因(光照和温度)及内因(生长策略)共同影响着秋茄不同生长季节新生小枝的生长状况。

根据小枝在各季节不同茎叶性状变化的区别,探究出秋茄的茎叶生长策略。第一,新生小枝的茎长是 14 个小枝茎叶性状中唯一没有显著季节差异的,由此可知小枝茎在分枝生枝生长中枝干结构的相对稳定策略,即在不同适宜程度的气候环境和不同生长速度下,小枝茎都会在生长到差不多的长度时发生分枝。第二,对比 3 月和 7 月的小枝叶片性状可以发现,叶片数量的变化幅度远小于总叶面积的变化,说明在更适宜的环境中调整叶片的大小来提高光合效率,相应的小枝大叶面积也在 7 月明显增大,但增大的幅度不如平均叶面积,这说明 7 月新生小枝上着生的新生叶片更加接近成熟的大小,即此时小枝上的叶片也成熟得更快。第三,叶片的比叶面积在 3—7 月的变化相对不明显,说明不同时期生长出质量相对稳定的叶片是秋茄调整新生小枝生长策略的基础。综上可知,秋茄新生小枝有优先保障小枝茎

特别是茎长稳定发育的生长策略,而叶片发育投入的资源受到环境的影响更大,同时小枝在优先发育茎长的过程中对叶片发育的放缓更多是通过抑制小枝在萌发后进一步伸展过程实现的,叶片萌发受到的抑制相对不明显,这可能是导致李俊慧(2017)研究中叶片在不利环境下生长出更小叶片的内在因素。秋茄这样的生长策略有利于小枝的机械强度,响应了海岸多风易摧折枝条的环境,更好地提高光合作用效率,维持光合碳获取的"收益—成本"平衡,从而适应海岸的生态环境。

3.3 秋茄新生小枝茎叶生长状况的综合评价

秋茄新生小枝生长状况综合评价的重要性排序为叶性状(55.050%)>生物量(35.480%)>茎构型(9.470%),表明叶性状相较于茎构型和生物量对秋茄新生小枝生长状况综合评价的贡献更大,主要原因是叶片作为植物与外界环境接触面积最大的光合器官,具有较强表型可塑性,其性状及表型随着光照、水分和温度等环境因素的变化而调控其适应性。在蒙检等(2022)的研究中,观光木可以通过叶片性状组合的调整和平衡来响应环境变化,并且坡度和平均气温均对植株功能性状有显著影响,坡度的影响主要是通过光照时长的改变来实现,对于生长在滩涂湿地及海岸带多变环境下的秋茄而言,坡度很少成为主要影响因素,光照和温度均随季节和纬度而变化,其新生小枝主要通过调整叶片大小和叶数量等表型或性状来配置其有限资源以适应异质生境,本研究涉及的 6 个叶性状指标变异系数均值为 32.197%,较大的叶性状差异也佐证了这一现象。新生小枝的生物量和茎构型较叶性状则变异较小且相对稳定,李锦隆等(2021)对江西 69 种阔叶小枝植物生物量与出叶强度的研究也发现,在郁闭度较高的林地中,较多植株为了能获得较好采光的位置会优先保障枝条发育,使得茎构型相对稳定,这与本研究的结果一样证实新生小枝生物量的变异高于茎构型。潘云龙等(2017)关于秋茄人工林和天然林差异的研究表明,天然林中秋茄树常为簇状分布且郁闭度较高,本次研究选择的人工林中秋茄同样多为簇状分布,并且由于异龄叶片存在时间更久更需要新生小枝茎生长获得更好的采光位置。Fan 等(2017)研究发现,多种榕树生物量分配到叶片上与茎的大小无关,单位茎质量的叶片数,与叶片和茎的大小呈负相关。秋茄新生小枝的叶片生长对于生物量分配也有类似的谨慎策略,因而叶片发育程度能够更有效反映小枝是否获得了更多生物量投入。

叶密度、叶茎生物量比、叶数量、叶生物量、大叶面积、茎长和叶面积比 7 个指标总权重占比为 87.146%,是表征秋茄新生小枝生长状况的关键指标。一般而言,叶数量、大叶面积、叶面积比、叶密度与植物对环境养分的获取能力密切相关,其数值越大表明新生小枝具有越强的光捕获效率和越快的光合效率,生活力也越强。叶生物量和叶茎生物量比可以反映植物对环境养分的保持能力与叶片的组织构建程度,数值越大意味着新生小枝具有越强的环境风险抵御能力和越高的资源利用效率。此外,从植物枝茎机械力学来看,枝条作为支撑组织,需要承受枝条本身和其上附属物的质量压力。在鲁进等(2024)和李佳慧等(2022)的研究中,同为阔叶小叶植物的国槐和丁香均表现出小枝展叶效率随茎长度增加而逐渐降低,细长枝条相对短粗枝条具有更低的展叶效率,反映出植物枝叶的权衡策略,并且这一现象在多种植物中均已证实。可见,叶密度、叶茎生物量比、叶数量、叶生物量、大叶面积、茎长和叶面积比 7 个新生小枝茎叶性状指标具有较大的变异范围以及不同生长季节差异显著、总体评价中贡献较高,在秋茄新生小枝生长状况调查及评价中应重点关注。

4 结论

目前,对红树植物新生小枝生长状况评价及季节动态规律的研究鲜见报道,本研究以秋茄新生小枝为研究对象,从茎构型、叶性状和生物量 3 个方面,调查记录了不同生长季节秋茄新生小枝的 14 个茎叶生长性状指标,深入分析新生小枝茎叶性状变异和季节动态规律,并综合评价秋茄新生小枝的生长状况,研究结果表明秋茄新生小枝生长状况反映了树体对资源水平的适应策略,外因(光照和温度)及内因(生长策略)共同影响新生小枝的生长状况,揭示了秋茄新生小枝对不同生长季节环境变化的响应规律,研究发现小枝具有为保障采光位置优势及机械强度优先保障枝茎发育稳定的生长策略,同时对不同小枝性状在小枝生长综合评价中的重要程度进行排序。未来的研究,应从生理生态方面进一步探讨以秋茄为代

表的红树植物在海岸潮间带复杂多变环境下的适生机制及生存策略。

参考文献：

ARIFANTI VB, SIDIK F, MULYANTO B, et al., 2022. Challenges and strategies for sustainable mangrove management in Indonesia: A review [J]. Forests, 5(13): 695.

BHOWMIK AK, PANDMANABAN R, CABRAL P, et al., 2022. Global mangrove deforestation and its interacting social-ecological drivers: A systematic review and synthesis [J]. Sustainability, 8(14): 4433.

BRAZEE NJ, MUNCK IA, MCLAUGHLIN K, 2023. Diplodia twig canker (*Diplodia gallae*) of northern red oak (*Quercus* rubra) in the northeastern United States [J]. Forest Pathology, 53(4): 12822.

BRUNETTI A, MATERE A, LUMIA V, et al., 2022. *Neofusicoccum mediterraneum* is involved in a twig and branch dieback of olive trees observed in Salento (Apulia, Italy) [J]. Pathogens, 11(1): 53.

CHEN JH, CHEN GH, GU YT, et al., 2020. Fate of leaf litter in restored *Kandelia obovata* (S. L.) mangrove forests with different ages in Jiulong River Estuary, China [J]. Restoration Ecology, 28(2): 369-377.

CHEN JH, QIAN JH, GAO M, et al., 2023. Decomposition and elemental release of leaf litter in *Kandelia obovata* mangrove forests under different sea level rise scenarios [J]. Journal of Sea Research, 194(8): 102392.

CHEN YJ, CHOAT B, STERCK F, et al., 2021. Hydraulic prediction of drought-induced plant dieback and top-kill depends on leaf habit and growth form [J]. Ecology Letters, 24(11): 2350-2363.

FAN ZX, STERCK F, ZHANG SB, et al., 2017. Tradeoff between stem hydraulic efficiency and mechanical strength affects leaf-stem allometry in 28 *Ficus* tree species [J]. Frontiers in Plant Science, 20(8): 1619.

GUO WY, VAN KLEUNEN M, WINTER M, et al., 2018. The role of adaptive strategies in plant naturalization [J]. Ecology Letters, 9(21): 1380-1389.

HAMILTON SE, CASEY D, 2016. Creation of a high spatio-temporal resolution global database of continuous mangrove forest cover for the 21st century (CGMFC - 21) [J]. Global Ecology and Biogeography, 6(25): 729-738.

HUANG ZH, YAN SJ, YU Q, et al., 2023. Effect of current twig stem structure on leaf spreading efficiency of different oriental cherry cultivars [J]. Bulletin of Botanical Research, 43(6): 900-909. [黄子宏, 闫淑君, 于强, 等, 2023. 不同樱花品种当年生小枝茎结构对展叶效率的影响 [J]. 植物研究, 43(6): 900-909.]

JIN Y, ZHU LQ, ZHAO LJ, et al., 2022. Seasonal changes of leaf physiological characteristics of *Ipomoea pes-caprae* in coastal sand [J]. Guihaia, 42(8): 1284-1293. [金赟, 朱栗琼, 招礼军, 等, 2022. 滨海沙地植物厚藤叶片生理特征的季节变化 [J]. 广西植物, 42(8): 1284-1293.]

KONG CC, ELHAMJAN ANWAR, MA LG, et al., 2022. Response of twig-leaf size relationships *Populus euphratica* with heteromorphic leaves to drought stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 58(12): 42-51. [孔翠翠, 伊力哈穆江·艾尼弯, 马利刚, 等, 2022. 胡杨异形叶枝叶大小关系对干旱胁迫的响应 [J]. 林业科学, 58(12): 42-51.]

LAI HY, WANG YX, ZHANG YH, et al., 2021. Study on the early growth characteristics of *Kandelia candel* plantation in Yanpu Bay, Cangnan, Zhejiang Province [J]. Forest Research, 34(4): 156-165. [来洪运, 王咏雪, 章翊涵, 等, 2021. 浙江苍南沿浦湾秋茄人工林早期生长特征研究 [J]. 林业科学研究, 34(4): 156-165.]

LI JH, PENG ZD, LIU Y, 2022. Phenotypic difference and comprehensive evaluation of *Sophora japonica* in Beijing urban area [J]. Journal of Beijing Forestry University, 44(6): 23-33. [李佳慧, 彭祚登, 刘勇, 2022. 北京市区国槐表型差异及综合评价研究 [J]. 北京林业大学学报, 44(6): 23-33.]

LI JL, WANG MT, LI SH, et al., 2021. Effects of canopy height on the relationship between individual leaf mass and leafing intensity of 69 broad leaved trees in Jiangxi Province [J]. Scientia Silvae Sinicae, 57(2): 62-71. [李锦隆, 王满堂, 李涵诗, 等, 2021. 冠层高度对江西 69 种阔叶树小枝单叶生物量与出叶强度关系的影响 [J]. 林业科学, 57(2): 62-71.]

LI JH, PENG GQ, YANG DM, 2017. Effect of stem length to stem slender ratio of current-year twigs on the leaf display efficiency in evergreen and deciduous broadleaved trees [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 41(6): 650-660. [李俊慧, 彭国全, 杨冬梅, 2017. 常绿和落叶阔叶物种当年生小枝茎长度和茎纤细率对展叶效率的影响 [J]. 植物生态学报, 41(6): 650-660.]

LIN LT, 2023. Dynamic characteristics of trunk respiration in *Kandelia candel* mangrove forests in the Minjiang River estuary wetland [J]. Foresty Prospect and Design, 43(1): 14-16. [林立婷, 2023. 闽江河口湿地秋茄红树林树干呼吸动态特征 [J]. 林业勘察设计, 43(1): 14-16.]

LU J, LI Z, FENG Z, et al., 2024. Effects of stem architecture on leaf expansion efficiencies of twigs for different *Syringa* species in Xining City [J]. Chinese Journal of Ecology, 43(2): 424-432. [鲁进, 李峥, 冯真, 等, 2024. 西宁市丁香属植物小枝茎构型对展叶效率的影响 [J]. 生态学杂志, 43(2): 424-432.]

LÜ XB, ZHONG CR, ZHANG MW, et al., 2023. Dynamic

change characteristics of population structure and quantity of *Kandelia obovata* in Dongzhai Harnor of Hainan [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 50(3): 39-48. [吕晓波, 钟才荣, 张孟文, 等, 2023. 海南东寨港秋茄种群结构与数量动态变化特征研究 [J]. 广东农业科学, 50(3): 39-48.]

MA R, LIU CY, HAN L, et al., 2022. Trade-off relationship between leaf number and leaf size on current-year twigs of *Populus euphratica* Oliv. in response to groundwater gradients in extreme arid area of northwestern China [J]. Plant Science Journal, 40(2): 240-249. [马蕊, 刘辰宇, 韩路, 等, 2022. 胡杨叶片大小与叶数量的权衡关系对地下水埋深的响应 [J]. 植物科学学报, 40(2): 240-249.]

MENG J, LUO YH, YU Y, et al., 2022. Latitudinal variation of branchlet biomass allocation and functional traits of endangered species *Michelia odora* and its influencing factors [J]. Guihaia, 42(3): 394-405. [蒙检, 罗应华, 于瀛, 等, 2022. 濒危种观光木小枝生物量分配与功能性状的纬度变异规律及其影响因素 [J]. 广西植物, 42(3): 394-405.]

MO D, WANG ZM, ZUO YL, et al., 2020. Trade-off between shooting and leaf developing of woody species saplings in subtropical evergreen broad-leaved forests [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 44(10): 995-1006. [莫丹, 王振孟, 左有璐, 等, 2020. 亚热带常绿阔叶林木本植物幼树阶段抽枝展叶的权衡关系 [J]. 植物生态学报, 44(10): 995-1006.]

NURYAWAN A, SYAHPUTRA RS, RISNASARI I, 2023. Physical properties of five species of twigs from mangrove forest [J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 1241(1): 012113.

PAN YL, ZHU QB, CHEN XF, et al., 2017. Comparison of foliar traits in uneven-aged leaves of *Kandelia candel* plantations and natural forests in eastern regions of Fujian [J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 38(4): 630-634. [潘云龙, 朱清波, 陈欣凡, 等, 2017. 闽东秋茄(*Kandelia candel*)人工林与天然林异龄叶性状比较 [J]. 热带作物学报, 38(4): 630-634.]

SHI YC, WANG JN, WU N, et al., 2022. Differences and correlations of leaf and current-year twig traits of different functional garden plants [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 28(5): 1109-1119. [石钰琛, 王金牛, 吴宁, 等, 2022. 不同功能型园林植物枝叶性状的差异与关联 [J]. 应用与环境生物学报, 28(5): 1109-1119.]

SUN MK, CHENG L, WANG MT, et al., 2018. Twig biomass allocation of woody species in evergreen broad-leaf forest, Wuyi Mountain [J]. Chinese Journal of Ecology, 37(6): 1815-1823. [孙蒙柯, 程林, 王满堂, 等, 2018. 武夷山常绿阔叶林木本植物小枝生物量分配 [J]. 生态学杂志, 37(6): 1815-1823.]

SUN SC, JIN DM, SHI PL, 2006. The leaf size-twig size spectrum of temperate woody species along an altitudinal gradient: an invariant allometric scaling relationship [J]. Annals of Botany, 1(97): 97-107.

WANG C, YU M, DING G, et al., 2021. Size- and leaf age-dependent effects on the photosynthetic and physiological responses of *Artemisia ordosica* to drought stress [J]. Journal of Arid Land, 13(7): 744-758.

YUAN LJ, DAI LY, YU RF, et al., 2016. Effect of sewage on anotomic features and morphological structure of leaves of *Aegiceras corniculatum* and *Kandelia candel* [J]. Protection Forest Science and Technology, 40(11): 4-7. [袁柳娇, 戴连英, 余如凤, 等, 2016. 生活污水对桐花树、秋茄叶片结构特征及生长的影响 [J]. 防护林科技, 40(11): 4-7.]

ZHAN DJ, WU B, TANG ZP, et al., 2023. The effects of different seedling substrates on the growth of *Kandelia candel* seedlings [J]. Tropical Forestry, 51(3): 42-45, 41. [詹定举, 吴兵, 唐昭鹏, 等, 2023. 不同育苗基质对秋茄苗木生长的影响 [J]. 热带林业, 51(3): 42-45, 41.]

ZHANG JQ, WANG H, CAI XX, et al., 2023. Effects of different media and water level treatments on the growth and development of the hypocotyl roots of *Kandelia obovata* [J]. Journal of Fudan University (Natural Science), 63(3): 316-323 [张嘉琪, 王华, 蔡星星, 等, 2023. 不同介质及水位处理对秋茄胚轴根部生长发育的影响 [J]. 复旦学报(自然科学版), 63(3): 316-323.]

ZHANG JL, YU MH, SUN HY, et al., 2024. Response of functional characters of *Artemisia ordosica* at different ages to drought in Mu Us Sandy Land [J]. Journal of Desert Research, 44(2): 90-98. [张建玲, 于明含, 孙慧媛, 等, 2024. 毛乌素沙地不同龄级黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)枝叶功能性状对干旱的响应 [J]. 中国沙漠, 44(2): 90-98.]

ZHANG N, WANG JN, SHI N, et al., 2023. Differentiation patterns of current-year twig traits and biomass allocation of two dominant coniferous trees along an altitudinal gradient on the eastern edge of the Tibetan Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 43(23): 9814-9826. [张宁, 王金牛, 石凝, 等, 2023. 岷江源区两种优势针叶树当年生小枝性状与生物量分配随海拔的分异规律 [J]. 生态学报, 43(23): 9814-9826.]

ZHENG X, YE WW, ZHAO CJ, et al., 2023. Comparison of photosynthetic physiological characteristics of two mangrove plants in dry and rainy seasons in Dongzhaigang, Hainan [J]. Guihaia, 43(4): 649-657. [郑熊, 叶文伟, 赵从举, 等, 2023. 海南东寨港两种红树植物旱季和雨季的光合生理特征比较 [J]. 广西植物, 43(4): 649-657.]

(责任编辑 蒋巧媛 王登惠)