

黄河口滨岸潮滩不同生境下翅碱蓬生物量 空间分形特征与磷营养动态

牟晓杰^{1,2,3}, 孙志高^{2*}, 刘兴士¹

(1. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林 长春 130012; 2. 中国科学院海岸带环境过程重点实验室 山东省海岸带环境过程重点实验室 中国科学院烟台海岸带研究所, 山东 烟台 264003; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 2008 年 5—11 月, 对黄河口滨岸潮滩不同生境下翅碱蓬的生物量空间分形特征及磷(P)营养动态进行了研究。结果表明, 中潮滩翅碱蓬(JP1)和低潮滩翅碱蓬(JP2)地上生物量与株高的对数值线性相关($P < 0.01$), 分形维数(D)分别为 1.692~3.839 和 2.260~3.955, 二者地上生物量的动态积累具有自相似性, 分别遵从 $D=2.012$ 和 $D=2.366$ 幂函数增长的分形生长过程; JP1、JP2 根、茎的全磷(TP)含量变化较为一致, 整体呈递减趋势, 而叶的 TP 含量波动变化明显且差异较大。二者不同器官的 P 累积量和累积速率季节变化明显, 前者不同器官的 P 累积量一般明显高于后者; JP1、JP2 不同器官的 P 分配比在各时期差异较大, 但整体以叶的分配比占优, 茎次之, 根最低; JP1、JP2 不同器官 N/P 变化具有明显的时间性, 前者为 $9.87 \pm 3.47 < 14$, 其生长受 N 限制, 而后者为 $15.73 \pm 5.00 < 16$, 其生长同时受 N、P 限制, 但更多受 P 限制。研究发现, JP1、JP2 生物量、TP 含量、累积量、累积速率、分配比和养分限制状况的差异主要与其生态学特性和所处生境的水盐状况有关。

关键词: 生物量; 空间分形特征; 磷; 翅碱蓬; 黄河口

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1004-5759(2012)03-0045-09

* 生物量空间分形特征是种群数量结构研究的基础和重要组成部分, 对其进行研究不仅可深入了解种群的生物生态学特性, 而且还可进一步揭示第一性生产力的形成过程。湿地营养元素循环是现代湿地生态学研究的热点^[1,2]之一, 磷(P)是湿地植物光合作用和初级生产过程中非常重要的营养元素, 对其累积与分配特征进行研究是循环研究的重要基础, 对深入了解湿地生态系统的生态过程和生态功能极为重要^[3,4]。目前, 国外学者已在湿地植物 P 累积特征^[5,6]、器官分布^[5-8]、P 养分利用率^[6-9]以及 N、P 交互作用的影响^[8]等方面开展了大量研究。国内主要在湿地植物 P 累积特征^[10-12]、器官分布^[10-14]、养分利用^[14-16]以及 P 生物循环特征^[17,18]等方面取得了较多成果。尽管国内外已对湿地植被 P 的累积与分配特征进行了较多研究, 但这些研究大多针对同一生境条件下某种植物或不同生境条件下多种植物 P 累积与分配特征的相关研究, 而关于不同生境条件下同种湿地植被 P 累积与分配特征的对比研究还不多见。

黄河三角洲由黄河携带大量泥沙填充渤海淤积而成, 是中国暖温带保存最完整、最广阔和最年轻的湿地生态系统, 也是东北亚内陆和环西太平洋鸟类迁徙的重要中转站、越冬栖息地和繁殖地。翅碱蓬(*Suaeda salsa*)是黄河三角洲重要的盐生植被之一, 而作为该区湿地系统演替先锋阶段的翅碱蓬盐沼, 是黄河三角洲丹顶鹤、白鹭、鹤形目鸟类等的主要栖息地, 同时还起着维持湿地系统正常演替, 防风固堤, 调节气候等多种重要功能。翅碱蓬常分布于海陆交互作用的潮滩地带, 大面积翅碱蓬在潮滩分布形成奇特壮丽的“红地毯”景观。潮汐作用是影响潮滩湿地变化的重要驱动力, 在海陆相互作用下, 潮滩地带的各种环境因素变化剧烈、频繁, 湿地的稳定性、干扰程度及频率也不断变换, 湿地面貌和结构始终处于变化之中。在翅碱蓬生长区内, 由于潮滩不同位置环境条件特别是水盐条件的差异, 分别在中潮滩和低潮滩形成了 2 种不同表现型的翅碱蓬群落, 其对盐分变化极为敏感^[19]。

* 收稿日期: 2011-03-18; 改回日期: 2011-06-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(41171424, 40803023), 山东省自然科学基金重点项目(ZR2010DZ001), 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05030404), 国家重大科学研究计划项目(2012CD956100), 中国科学院青年创新促进会人才培养基金和中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-223)资助。

作者简介: 牟晓杰(1982-), 女, 山东栖霞人, 在读博士。E-mail: xjmou@163.com

* 通讯作者。E-mail: zgsun@yic.ac.cn

目前,国内关于不同水盐梯度带上不同翅碱蓬群落生物量空间分形特征与 P 营养动态的对比研究还未见报道。为此,本研究以位于中潮滩和低潮滩上的 2 种表现型翅碱蓬群落为对象,探讨其生物量空间分形特征、P 累积与分配特征、N 和 P 养分限制状况及其对盐分指示敏感程度的差异,以为 2 种翅碱蓬湿地营养物质循环和能量流动等研究提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验于 2008 年 5—11 月在山东省黄河三角洲国家级自然保护区(东营)现黄河入海口滨岸潮滩进行。黄河三角洲国家级自然保护区(37°40′~38°10′ N, 118°41′~119°16′ E)于 1992 年经国家林业局批准建立,是全国最大的河口三角洲自然保护区,在世界范围河口湿地生态系统中具有较强的代表性,主要保护黄河口新生湿地生态系统和珍稀濒危鸟类。保护区总面积 15.3 万 hm^2 ,其中核心区面积 5.8 万 hm^2 ,缓冲区面积 1.3 万 hm^2 ,试验区面积 8.2 万 hm^2 。保护区属暖温带季风气候区,具有明显的大陆性季风气候特点,雨热同期,四季分明,冷热干湿界限极为明显。春季干旱多风,常有春旱,夏季炎热多雨,高温高湿,时有台风侵袭。该区年平均气温 12.1℃,无霜期 196 d, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的年积温约 4 300℃,年均蒸发量 1 962 mm,年均降水量为 551.6 mm,70% 的降水集中于 7 和 8 月。保护区的土壤类型主要为隐域性潮土和盐土,主要植被类型为芦苇(*Phragmites australis*)群落、芦苇—荻(*Triarrhena sacchariflora*)群落、穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)群落、柽柳(*Tamarix chinensis*)群落、翅碱蓬群落及补血草(*Limonium sinense*)群落等,其中芦苇群落、柽柳群落及翅碱蓬群落分布较广。

1.2 研究方法

1.2.1 植物样品采集与测定 翅碱蓬种子一般于 4 月末萌发,7 月初开花,10 月末成熟,11 月末死亡。本试验于 2008 年 5—11 月,采用定位研究方法,按照“典型性、代表性、一致性”的原则,在现黄河入海口滨岸潮滩翅碱蓬分布区内,选择中潮滩翅碱蓬群落(37°45′57.0″ N, 119°09′40.7″ E, JP1)和低潮滩翅碱蓬群落(37°46′38.9″ N, 119°09′41.4″ E, JP2)为研究对象,分别设置 30 m×30 m 的样地,测定不同表现型翅碱蓬的地上、地下生物量。地上生物量采用收获法,即在典型样地按植物生长特点每 20 d 左右采样 1 次。采样时,随机选取 4~5 个 50 cm×50 cm 的样方,用剪刀沿地面剪下植物地上部分,带回实验室,并将其分离为茎、叶。由于成熟期翅碱蓬的果实与小叶紧密相连,难以准确区分,所以实际为叶+果实。地下生物量采用挖掘法,并在地上生物量测定小区内进行测定。采样时,将样方内 0~40 cm 的根全部挖出,放在细纱网袋中将泥土冲洗干净至无。生物量测定的同时,随机在每个样地内设置 2~3 个 50 cm×50 cm 的样方,用剪刀沿地面将植物的地上部分逐株剪下,带回实验室,在分别测定植物单株株高后,将其装入信封中。将采集的所有植物样品置于烘箱中先于 105℃ 下杀青,后于 80℃ 下烘干至恒重。称量后,计算 2 种翅碱蓬的地上、地下生物量,并将每个测定时期所得到的单株株高与株重数据建立数据库。同时,将植物样品粉碎,过 0.25 mm 筛后备用。全磷(TP)含量测定采用 $\text{H}_2\text{SO}_4-\text{H}_2\text{O}_2$ 消煮,钼锑抗比色法,全氮(TN)含量测定采用半微量凯氏法^[20]。

1.2.2 环境因子测定 试验进行的同时,采用常规方法定期测定生长季内不同翅碱蓬群落的环境因子,如不同深度地温、电导率、pH 和土壤含水量等。另外,采集不同层次土壤样品,将采集的土样及时带回实验室自然风干后,捡去残根等杂物,用球磨机磨碎,过 0.149 mm 筛后测定其有机质、全氮、铵态氮和硝态氮含量。其中,全氮含量采用凯氏法测定,有机质含量采用重铬酸钾容量法测定^[20]。铵态氮和硝态氮含量在用 2 mol/L 的 KCl 浸提后通过连续流动分析仪(Bran-Lubee AAA3)测定。

1.2.3 计算方法 1)空间分形维数^[21]:

$$\ln B = \ln C + D \ln H$$

式中, B 为单株株重, H 为单株株高, D 为斜率, C 为常数。计算时,分别从每次测定所建立的数据库中随机选取 45~55 株翅碱蓬个体地上生物量与株高数据,在双对数坐标下对 B 和 H 的一系列对数值进行线性回归,所得拟合直线斜率即为翅碱蓬地上生物量空间结构静态分形维数。再分别从每次测定的数据库中随机选取 15 株植物个体地上生物量与株高数据,计算整个生长期翅碱蓬种群地上生物量空间结构动态分形关系的 D 值。

2)植物 P 累积速率(V_p , $\text{g}/\text{m}^2 \cdot \text{d}$)^[12]:

$$V_p = \frac{dP}{dt} \quad V_p = \frac{P_{i+1} - P_i}{t_{i+1} - t_i}$$

式中, P_i 、 P_{i+1} 分别为 t_i 、 t_{i+1} 时刻的 P 累积量 (g/m^2)。

1.3 数据处理

运用 Origin 8.0 软件进行作图、计算和数学模拟, 运用 SPSS 16.0 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 生物量空间分形特征

2.1.1 空间结构静态分形 JP1、JP2 的 $\ln B$ 和 $\ln H$ 均具有良好线性关系(表 1), 二者相关系数分别为 0.546~0.811 和 0.612~0.865, 且均达到 1% 的极显著水平。相应的, 不同测定时期的 D 值分别为 1.692~3.839 和 2.260~3.955, 总体呈先增加后降低趋势。从不同时期地上生物量与株高的良好关系可知, 二者植物体均具有自相似性, 其空间结构具有明显分形特征, 不同时期的地上生物量均是以株高的幂函数形式积累。一般而言, D 值越大, 表明其生物量空间积累越多, 占据空间越大, 反之则表明生物量空间积累越少, 占据空间也越小。对比研究发现, 除 7 和 9 月中旬 JP2 的 D 值低于 JP1 外, 其他时期均明显高于 JP1(表 1), 说明 JP2 单株生物量的空间积累及空间占据能力整体大于 JP1。方差分析表明, 二者 D 值在生长季内尽管差异较大, 但并未达到显著水平 ($P > 0.05$)。

表 1 地上生物量空间结构分形模型参数

Table 1 Fractal model parameters of spatial structure of aboveground biomass

日期 Date (月-日 Month-day)	JP1					JP2				
	$\ln C$	D	R	$d.f$	P	$\ln C$	D	R	$d.f$	P
5-17	-8.183	1.954	0.811	50	<0.001	-8.196	2.260	0.636	46	<0.001
6-1	-8.849	2.327	0.787	48	<0.001	-8.730	2.592	0.865	47	<0.001
7-11	-14.999	3.839	0.749	44	<0.001	-9.486	2.741	0.794	47	<0.001
8-9	-11.772	2.973	0.762	49	<0.001	-13.394	3.955	0.702	47	<0.001
8-31	-9.713	2.429	0.789	49	<0.001	-10.573	3.188	0.896	47	<0.001
9-20	-10.001	3.082	0.738	50	<0.001	-11.681	2.882	0.656	50	<0.001
10-19	-8.129	1.908	0.682	48	<0.001	-11.849	3.638	0.612	48	<0.001
11-15	-6.803	1.692	0.546	45	<0.001	-10.900	3.422	0.803	50	<0.001

2.1.2 空间结构动态分形 JP1、JP2 地上生物量与株高的对数值均存在显著线性关系 ($P < 0.01$) (图 1), 相关系数分别为 0.834 和 0.876, D 值分别为 2.012 和 2.366, 表明生长季内 JP1、JP2 地上生物量增长与株高的关系具有自相似性, 分别遵从 $D = 2.012$ 和 $D = 2.366$ 的幂函数规律增长。另外, 二者动态条件下地上生物量与株高自相似特征的存在还表明, 较高植株是较矮植株地上生物量积累的放大形式。从统计意义上讲, 二者的较大植株均可以看作是由其较小植株经过生长过程放大得到, 而表征其放大过程的度量值即为 D 值, 反映出二者均是一种分形生长过程。

2.2 磷营养结构动态

JP1、JP2 不同器官因生长阶段和自身组织结构的不同, 其 TP 含量均具有明显季节变化(图 2)。二者

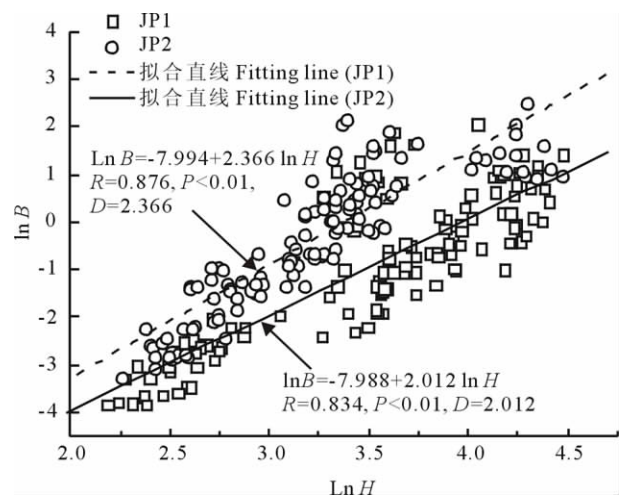


图 1 植物株重与株高的动态分形关系

Fig. 1 Dynamics of fractal relationships between plant biomass (B) and height (H)

根、茎的 TP 含量变化模式较为一致,其在生长初期均较高,之后整体呈下降趋势,并于 11 月中旬达到最低值。与之相比,二者叶的 TP 含量波动明显且变化模式差异较大。具体来说,JP1 叶的 TP 含量在 8 月末之前呈较缓波动变化,9—11 月则呈倒“V”型变化。而 JP2 叶的 TP 含量在生长阶段整体呈“V”型变化,并分别于 7 月中旬和 11 月中旬达到最低值和最高值。二者叶中 TP 含量在 8 月末前的变化可能主要与此间叶生物量增加产生的“稀释效应”差异有关,之后则与成熟期果实发育期间根、茎中的 P 营养向叶和果实的转移机制与转移程度有关,而这也是导致茎和根中 TP 含量降低的一个重要原因。就 P 分布而言,二者不同器官的 TP 含量在大多时期均表现为叶>茎>根,说明叶是 P 的主要累积器官。对比研究发现,JP1 不同器官(根、茎、叶)的 P 含量一般均明显高于 JP2 的相应器官,前者分别为后者的(1.98±0.64),(1.41±0.46),(1.98±0.93)倍($n=8$),说明 JP2 生长所受 P 养分的限制程度可能大于 JP1。经方差分析,二者根中 TP 含量变化差异显著($P<0.05$),而茎和叶中 TP 含量变化的差异不显著($P>0.05$)。

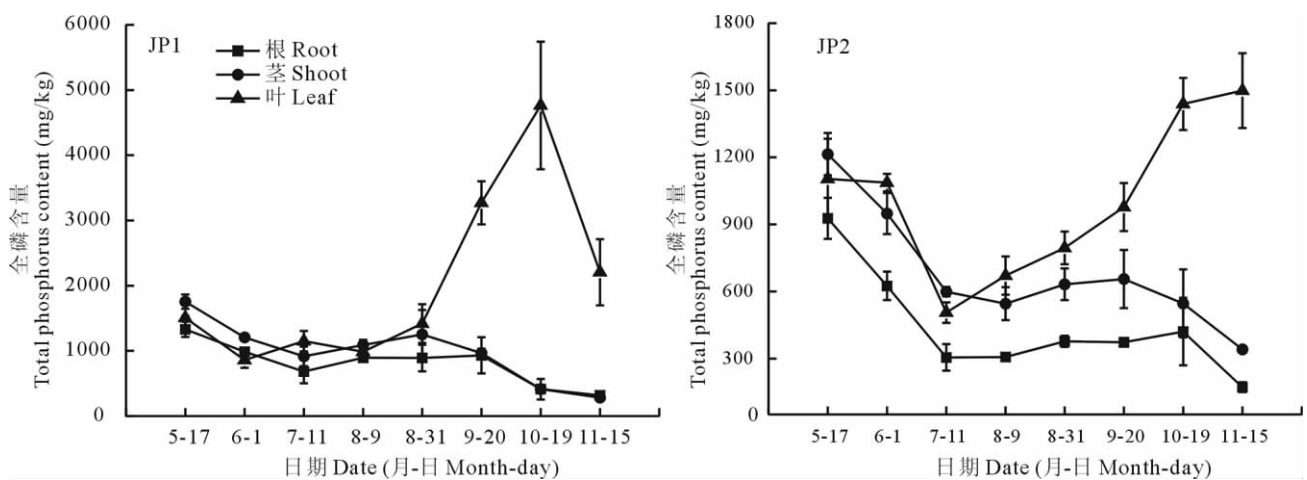


图2 不同器官全磷含量变化

Fig. 2 Changes of total phosphorus content in different organs

2.3 磷营养累积动态

2.3.1 磷累积量动态 生长季内 JP1、JP2 地上器官的 P 累积量分别为 0.062~1.671 和 0.035~0.201 g/m², 地下部分分别为 0.023~0.145 和 0.002~0.012 g/m²(表 2)。除 11 月中旬外,JP1 地上器官(茎、叶)的 P 累积量均明显高于 JP2,分别为 JP2 的 1.87~15.18 和 1.61~9.10 倍,而根在生长季内均表现为 JP1>JP2,为 JP2 的 3.32~20.07 倍。以上结果说明,JP2 不同器官较低的 P 累积量可能主要与其生长所受 P 养分限制状况有关。具体而言,JP1、JP2 地上器官的 P 累积量自 5 月中旬开始逐渐增加,并于生长旺期或成熟期达到最大值,之后随地上器官枯萎而不断降低。与之相比,JP1 根的 P 累积量整体呈“增加—降低”变化,而 JP2 则呈明显波动变化。比较而言,JP1 不同器官 P 累积量在成熟期以前表现为茎>叶>根,之后为叶>茎>根,而 JP2 不同器官 P 累积量生长季整体表现为叶>茎>根。比较而言,JP1、JP2 各器官 P 储量在不同时期所占比例差异较大,但整体以叶所占比例为优,茎次之,而根最低(表 3)。另外,二者植物的 P 累积总量也差异较大,除 11 月中旬外,JP1 植物 P 累积总量均明显高于 JP2,为 JP2 的 1.95~11.90 倍。

2.3.2 磷累积速率动态 JP1 地上器官的 V_P 整体呈“增加—降低”变化(表 2),除 6 月初和 11 月中旬为负值外,其他时期均为正值。7—8 月,由于植物处于生长旺期,对 P 的需求量很大,而叶又是 P 的重要储库,由此导致此间叶的 V_P 为正值且相对较高。9—10 月,植物处于果实成熟期,P 在果实中大量累积,由此导致此间叶+果实的 V_P 出现较大峰值。11 月之后,植物不断枯萎,此间的 P 也开始不断转移,由此导致叶+果实的 V_P 呈较大负值。JP1 茎的 V_P 在 8 月上旬达到最大正值,而于 10 月中旬取得最大负值,且其在此间的变化与叶大致呈相反变化,反映了叶与茎在 P 养分累积方面的密切联系。与之相比,JP2 地上及不同器官 V_P 的波动变化更为明显,其中

叶+果实的 V_P 除 7 月中旬和 11 月中旬为负值外,其他时期均为正值,原因可能主要与 JP1、JP2 的植物生态学特性及所处水盐状况的差异有关。茎的 V_P 分别在 6 月初和 8 月末出现 2 次峰值,而于 9 月中旬达到最大负值,原因可能与 8 月末之后茎逐渐衰老,其中的 P 开始向叶+果实的转移机制和转移程度有关。比较而言,JP1 地上部分 V_P 的变化在 8 月末前与茎较为相似,之后则与叶较为一致,而 JP2 地上部分 V_P 的变化在生长季内整体均与叶+果实基本一致。与地上及不同器官的 V_P 变化相比,二者地下部分 V_P 的变化一直较为平缓。

表 2 不同器官 P 累积量(A)与累积速率(V_P)Table 2 Changes of phosphorus accumulation amount (A) and accumulation rate (V_P) in different organs

类型 Type	日期 Date (月-日 Month-day)	根 Root		茎 Stem		叶 Leaf		总计 Sum	
		A (g/m ²)	V_P ($\times 10^{-3}$ g/m ² · d)	A (g/m ²)	V_P ($\times 10^{-3}$ g/m ² · d)	A (g/m ²)	V_P ($\times 10^{-3}$ g/m ² · d)	A (g/m ²)	V_P^* ($\times 10^{-3}$ g/m ² · d)
JP1	5-17	0.038	1.41	0.050	1.85	0.082	3.04	0.170	4.89
	6-1	0.040	0.14	0.058	0.57	0.068	-1.00	0.166	-0.43
	7-11	0.089	1.23	0.196	3.45	0.142	1.85	0.427	5.30
	8-9	0.145	1.93	0.791	20.52	0.242	3.45	1.178	23.97
	8-31	0.122	-1.05	0.918	5.77	0.402	7.27	1.442	13.05
	9-20	0.139	0.85	0.747	-8.55	0.844	22.10	1.730	13.55
	10-19	0.048	-3.03	0.218	-17.63	1.453	20.30	1.719	2.67
	11-15	0.023	-0.89	0.012	-7.36	0.050	-50.11	0.085	-57.46
JP2	5-17	0.007	0.26	0.014	0.52	0.021	0.78	0.042	1.30
	6-1	0.012	0.36	0.031	1.21	0.042	1.50	0.085	2.71
	7-11	0.006	-0.15	0.039	0.20	0.028	-0.35	0.073	-0.15
	8-9	0.007	0.03	0.052	0.45	0.040	0.41	0.099	0.86
	8-31	0.010	0.14	0.083	1.41	0.118	3.55	0.211	4.95
	9-20	0.008	-0.10	0.059	-1.20	0.140	1.10	0.207	-0.10
	10-19	0.010	0.07	0.037	-0.73	0.160	0.67	0.207	-0.07
	11-15	0.002	-0.29	0.028	-0.32	0.104	-2.00	0.134	-2.32

* 地上部分 Aboveground part.

表 3 不同器官 P 储量比例

Table 3 Proportions of phosphorus storage in different organs

器官 Organ	类型 Type	日期 Date (月-日 Month-day)								均值 Mean (\pm SD)
		5-17	6-1	7-11	8-9	8-31	9-20	10-19	11-15	
根 Root	JP1	22.35	24.10	20.84	12.31	8.46	8.03	2.79	27.06	15.74 \pm 8.94
	JP2	16.67	14.12	8.22	7.07	4.74	3.86	4.83	1.49	7.63 \pm 5.25
茎 Stem	JP1	29.41	34.94	45.90	67.15	63.66	43.18	12.68	14.12	38.88 \pm 20.30
	JP2	33.33	36.47	53.42	52.53	39.34	28.50	17.87	20.90	35.30 \pm 13.12
叶 Leaf	JP1	48.24	40.96	33.26	20.54	27.88	48.79	84.53	58.82	45.38 \pm 20.08
	JP2	50.00	49.41	38.36	40.40	55.92	67.63	77.29	77.61	57.08 \pm 15.49

2.4 湿地植物 N/P 动态

N、P 是生态系统中非常重要的元素,其供给状况对于植物的初级生产具有重要影响。N/P 可作为氮饱和的诊断指标,对植物生长限制元素有着重要指示意义^[22,23]。已有研究表明^[24],当湿地植物 N/P<14 时,植物生长

受 N 限制;N/P 为 14~16,则同时受 N、P 限制;N/P>16,则受 P 限制。利用该关系来探讨黄河口滨岸潮滩湿地植物的 N、P 养分限制状况可知,JP1 植物的 N/P 为 $9.87 \pm 3.47 < 14$ (表 4),说明其生长受 N 限制,这与章文龙等^[15]对闽江河口湿地植物、肖蓉等^[25]对二百方子湿地植物、Pezeshki 和 Delaune^[26]对盐滩植物限制元素的结论一致。与之相比,JP2 的 N/P 为 $14 < 15.73 \pm 5.00 < 16$ (表 4),说明其生长同时受 N、P 限制,但更多受 P 限制。这一结果正好与前述 P 是 JP2 植物生长重要限制元素的推测相一致。另外,通过对不同时期、不同器官 N/P 的研究发现,JP1、JP2 不同器官 N/P 高低及其变化具有明显的时间性,而这种时间性又主要与不同时期各器官对 N、P 的吸收利用状况以及土壤中有有效 N、P 养分的供给状况有关。

表 4 不同器官的 N/P 动态

Table 4 Dynamics of N/P ratio of different organs

类型 Type	项目 Item	日期 Date (月-日 Month-day)								均值 Mean (\pm SD)
		5-17	6-1	7-11	8-9	8-31	9-20	10-19	11-15	
JP1	根 Root	9.13	7.31	8.74	5.71	5.66	5.28	8.86	15.05	8.22 \pm 3.17
	茎 Stem	11.07	7.89	11.78	5.03	4.68	4.96	11.68	16.54	9.20 \pm 4.27
	叶 Leaf	16.93	17.19	20.58	22.31	12.54	7.05	4.97	11.53	14.14 \pm 6.20
	植物 Plant	13.53	10.97	14.02	8.64	6.82	5.93	5.91	13.12	9.87 \pm 3.47
JP2	根 Root	10.58	15.57	26.50	15.99	12.27	12.89	9.87	21.35	14.84 \pm 4.25
	茎 Stem	13.05	12.94	23.05	18.67	13.71	14.15	12.96	16.93	15.68 \pm 3.64
	叶 Leaf	18.36	15.24	32.59	20.82	14.21	10.87	11.15	11.93	16.90 \pm 7.25
	植物 Plant	15.31	14.56	26.50	19.30	13.89	11.72	11.39	13.17	15.73 \pm 5.00

3 讨论

3.1 生物量空间结构差异

生物量空间结构是反映湿地植物群落特征的重要参数。本研究表明,黄河口滨岸潮滩 JP1、JP2 的生物量均具有明显空间结构分形特征,其对空间的占据能力总体表现为 JP2>JP1。水盐梯度是黄河口滨岸潮滩湿地最具典型的环境因子,是决定植被分布与演替的关键因素^[27]。已有研究表明,水分、盐分条件可直接影响植物生物量空间分配的变化。王丽等^[28]的研究表明,水分梯度及水分梯度下土壤环境条件是影响三江平原典型小叶章(*Calamagrostis angustifolia*)生物量分异的主要原因。贺海波和李彦^[29]探讨了盐分胁迫对猪毛菜(*Salsola nitralia*)、盐生草(*Halogeton glomeratus*)2种盐生植物生长和生物量分配的影响。结果发现,盐分胁迫显著影响了2种盐生植物的生长和生物量空间分配。Rawat 和 Banerjee^[30]的研究也发现,盐分对印度黄檀(*Dalbergia sissoo*)幼苗的生物量空间分配具有重要影响。本研究中,JP1、JP2 主要受盐分胁迫和水分梯度2种环境因子的影响。相对于 JP1,JP2 由于经常受到海流、潮汐等海洋作用力的影响,不仅面临盐分胁迫,而且还同时受到海水渍涝等带来的综合逆境胁迫^[31]。假定 JP2 与 JP1 一样具有较高的株高,则生态系统很易受到逆境胁迫的破坏,进而使得系统将处于不稳定状态。在这种环境下,JP2 可能形成了一种区别于 JP1 的特殊适应对策,即通过降低株高、扩大植株茎和叶空间占据能力来适应综合逆境胁迫。另外,由于 N、P 是生态系统中非常重要的元素,其供给状况对植物的初级生产具有重要影响,所以 JP1、JP2 不同器官生物量空间分布及其差异亦受到其所处生境养分状况、地形和地貌等因素不同程度的影响。本研究表明,N 是 JP1 湿地植物净初级生产力的限制养分,而 N、P(主要是 P)同时为 JP2 植物初级生产力的限制养分。养分元素的受限及其限制程度必然影响植物生物量分配^[15]。由于 N 是蛋白质的主要成分,而蛋白质是植物细胞的主要组成部分(约占 50%以上)。P 在植物体内主要与其他有机物结合形成磷脂、核酸和辅酶等,其植物生理意义与 N 差异较大^[15]。而可能正是由于 N、P 在植物生理意义上的差异以及 JP1、JP2 湿地养分限制状况的差异使得二者的生物量空间分布在一定程度上产生较大分异。

3.2 植物 P 含量、累积量及分配比的变化及差异

本研究表明,黄河口滨岸潮滩 2 种表现型翅碱蓬不同器官的 P 含量、累积量、累积速率及分配比均具有明显季节变化,且其之间均存在不同程度差异。原因可能主要有两方面:1)与 2 种表现型翅碱蓬自身生态学特性的差异有关。由于 JP1、JP2 分别处在不同的水盐梯度带上,其所处生境的差异导致翅碱蓬群落形成了绿色和紫红色 2 种具有不同特性的表现型,而相关研究发现,二者叶片肉质化程度^[32]、叶片色素积累及光合特性^[31]、叶片抗氧化系统^[33-35]等均明显不同,内部组织结构的差异必然影响植物对营养元素的吸收状况,进而导致二者 P 累积与分配特征的差异。2)与二者所处环境条件的差异有关。生长季内黄河口滨岸低潮滩与中潮滩湿地的土壤理化性质、土壤温度、水分条件及养分条件等均存在明显差异^[19],而这些环境因素的差异均会对 2 种表现型翅碱蓬 P 的吸收、利用状况及其差异产生重要影响。一些相关研究也表明,湿地环境条件(如养分状况)对植物 P 的累积与分配具有重要影响。Xie 等^[14]的研究表明,环境养分供给状况(不同 N、P 养分处理)可明显影响 P 在水葫芦不同器官中的累积与分配率,且当养分含量增加后,植物体自身会适时调整生物量分配以达到对获得资源的最佳利用。Romero 等^[8]的研究则表明,环境养分供给状况虽然对芦苇的生长和 N、P 分配具有一定影响,但 P 对其产生的影响并不显著。黄河口滨岸潮滩湿地土壤的养分含量非常低^[19],说明 2 种表现型翅碱蓬对贫养分条件均具有较强的适应能力。另外,黄河口滨岸低潮滩湿地相对于中潮滩湿地经常受到海流、潮汐等海洋作用力的影响,盐度相对较高,盐碱化现象较为严重。而相关研究表明,盐分胁迫会对植物 P 的累积分配特征产生重要影响, Mashhdad 等^[36]研究了水分和盐分胁迫对小麦(*Triticum aestivum*)和黑小麦(*Triticale rimpau*)N、P 和氧化物累积特征的影响,结果发现,盐分和水分显著影响了植物的生长以及对 N、P 的吸收,随盐分增加,植物养分累积量逐渐减少,且高的水分条件可以增加植物对盐分的耐受限度。侯振安等^[37]的研究则表明,盐分胁迫对羊草(*Leymus chinensis*)N、P、K 的吸收具有很强的抑制作用。崔保山等^[38]的研究还发现,翅碱蓬的盐分生态阈值区间为 5.17~20.25 g/kg,盐分过高或过低都不利于翅碱蓬的生长及养分吸收。可见,盐分条件是导致 2 种表现型翅碱蓬 P 累积与分配特征差异的另一个主要原因。同时,潮滩湿地的热量条件、水分条件等大多直接影响湿地植物的生长节律和生态学特性而影响其对 P 的累积与分配。总之,黄河口滨岸潮滩湿地是一个复杂的生态系统,2 种表现型翅碱蓬对 P 的吸收、累积与分配特征的变化及差异在很大程度上取决于土壤、水体、潮汐、气候和植物自身生理等因素的综合影响。

参考文献:

- [1] Mistch W J, Gosselin J G. Wetlands[M]. New York: Van Nostrand Reinhold Company Inc., 2000: 89-125.
- [2] 章家恩, 徐琪. 现代生态学研究的几大热点问题透视[J]. 地理科学进展, 1997, 16(3): 29-37.
- [3] Woodmansee R G, Duncan D A. Nitrogen and phosphorus dynamics and budgets in annual grasslands[J]. Ecology, 1980, 6: 893-904.
- [4] 郭彦军, 倪郁, 韩建国. 农牧交错带人工种草对土壤磷素有效性的影响[J]. 草业学报, 2010, 19(2): 169-174.
- [5] Greenway M, Woolley A. Constructed wetlands in Queensland: Performance efficiency and nutrient bioaccumulation[J]. Ecological Engineering, 1999, 12: 39-55.
- [6] Davis S M. Growth, decomposition, and nutrient retention of *Cladium jamaicense* Crantz and *Typha domingensis* Pers. in the Florida Everglades[J]. Aquatic Botany, 1991, 40(3): 203-224.
- [7] Garver E G, Dubbe D R, Pratt D C. Seasonal patterns in accumulation and partitioning of biomass and macronutrients in *Typha* spp. [J]. Aquatic Botany, 1988, 32(1-2): 115-127.
- [8] Romero J A, Brix H, Comín F A. Interactive effects of N and P on growth, nutrient allocation and NH₄ uptake kinetics by *Phragmites australis* [J]. Aquatic Botany, 1999, 64: 369-380.
- [9] Lorenzen B, Brix H, Mendelssohn I A. Growth, biomass allocation and nutrient use efficiency in *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis* as affected by phosphorus and oxygen availability[J]. Aquatic Botany, 2001, 70: 117-133.
- [10] 郭长城, 胡洪营, 李锋民, 等. 湿地植物香蒲体内氮、磷含量的季节变化及适宜收割期[J]. 生态环境学报, 2009, 18(3):

1020-1025.

- [11] 刘长娥, 杨永兴, 杨杨. 九段沙中沙湿地植物磷元素的分布累积与动态[J]. 同济大学学报(自然科学版), 2008, 36(11): 1537-1541.
- [12] 秦胜金, 刘景双, 孙志高. 三江平原湿地小叶章群落磷素积累动态与生物量动态分析[J]. 生态学杂志, 2006, 25(6): 646-651.
- [13] 孙志高, 刘景双, 王金达, 等. 三江平原不同群落小叶章种群生物量及氮、磷营养结构动态[J]. 应用生态学报, 2006, 17(2): 221-228.
- [14] Xie Y H, Wen M Z, Yu D. Growth and resource allocation of water hyacinth as affected by gradually increasing nutrient concentrations[J]. Aquatic Botany, 2004, 79: 257-266.
- [15] 章文龙, 曾从盛, 张林海, 等. 闽江河口湿地植物氮、磷吸收效率的季节变化[J]. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1317-1322.
- [16] 徐德福, 李映雪, 赵晓莉, 等. 重金属胁迫下湿地植物对磷的吸收能力变化研究[J]. 环境工程学报, 2009, 3(6): 1033-1036.
- [17] 刘长娥, 杨永兴. 九段沙芦苇湿地生态系统 N、P、K 的循环特征[J]. 生态学杂志, 2008, 27(3): 418-424.
- [18] 向万胜, 童成立, 吴金水, 等. 湿地农田土壤磷素的分布、形态与有效性及磷素循环[J]. 生态学报, 2001, 21(12): 2067-2073.
- [19] 牟晓杰, 孙志高, 王玲玲, 等. 黄河口滨岸潮滩不同表现型翅碱蓬 K、Ca、Mg 含量与累积的季节变化[J]. 草业学报, 2010, 19(3): 177-190.
- [20] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1999.
- [21] 马克明, 祖元刚. 羊草种群地上部生物量与株高的分形关系[J]. 应用生态学报, 1997, 8(4): 417-420.
- [22] Gusewell S, Koerselman W, Verhoeven J T A. Biomass N-P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wetlands[J]. Ecological Applications, 2003, 13: 372-384.
- [23] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation[J]. Journal of Applied Ecology, 2003, 40: 523-534.
- [24] Koerselman W, Meuleman A F M. Vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. Journal of Applied Ecology, 1996, 33: 1441-1450.
- [25] 肖蓉, 白军红, 高海峰, 等. 封闭性和开放性沼泽湿地土壤全磷的季节变化特征[J]. 草业学报, 2010, 19(3): 88-93.
- [26] Pezeshki S R, Delaune R D. Carbon assimilation in contrasting streamside and inland *Spartina alterniflora* salt marsh[J]. Vegetation, 1988, 76: 55-61.
- [27] 王海梅, 李政海, 宋国宝, 等. 黄河三角洲植被分布、土地利用类型与土壤理化性状关系的初步研究[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2006, 37(1): 69-75.
- [28] 王丽, 胡金明, 宋长春, 等. 水分梯度对三江平原典型湿地植物小叶章地上生物量的影响[J]. 草业学报, 2008, 17(4): 19-25.
- [29] 贺海波, 李彦. 干旱、盐胁迫条件下两种盐生植物生物量分配对策的研究[J]. 干旱区研究, 2008, 25(2): 242-247.
- [30] Rawat J S, Banerjee S P. The influence of salinity on growth, biomass production and photosynthesis of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. and *Dalbergia sissoo* Roxb. seedlings[J]. Plant and Soil, 1998, 205: 163-169.
- [31] 阮圆, 刘彧, 王宝山. 不同自然盐渍生境下盐地碱蓬叶片色素积累及光合特性的研究[J]. 山东师范大学学报(自然科学版), 2008, 23(1): 115-117.
- [32] 刘彧, 丁同楼, 王宝山. 不同自然盐渍生境下盐地碱蓬叶片肉质化研究[J]. 山东师范大学学报(自然科学版), 2006, 21(2): 102-104.
- [33] 王琳, 岳晓翔, 王宝山. 不同生境下两种表型盐地碱蓬叶片 POD 比较研究[J]. 山东师范大学学报(自然科学版), 2008, 23(4): 103-105.
- [34] 岳晓翔, 陈敏, 段迪, 等. 绿色和紫红色表型盐地碱蓬叶片抗氧化系统比较研究[J]. 山东师范大学学报(自然科学版), 2008, 23(1): 121-124.
- [35] 闫留华, 彭建云, 陈敏, 等. 潮间带生境下两种表型盐地碱蓬的抗氧化系统比较[J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(1): 109-111.
- [36] Mashhday A S, Sayed H I, Heakal M S. Effect of soil salinity and water stresses on growth and content of nitrogen, chloride

and phosphate of wheat and triticale[J]. *Plant and Soil*, 1982, 68: 207-216.

- [37] 侯振安, 李品芳, 龚元石. 盐渍土壤环境对羊草生长与养分吸收的效应[J]. *石河子大学学报(自然科学版)*, 2001, 5(1): 6-10.
- [38] 崔保山, 贺强, 赵欣胜. 水盐环境梯度下翅碱蓬 (*Suaeda salsa*) 的生态阈值[J]. *生态学报*, 2008, 28(4): 1408-1418.

Biomass spatial fractal characteristics and phosphorus nutrient dynamics of *Suaeda salsa* under different growth conditions of the intertidal zone in the Yellow River estuary

MOU Xiao-jie^{1,2,3}, SUN Zhi-gao², LIU Xing-tu¹

(1. Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012, China; 2. Key Laboratory of Coastal Zone Environmental Processes, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Shandong Provincial Key Laboratory of Coastal Zone Environmental Processes, Yantai 264003, China; 3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: From May to November 2008, biomass spatial fractal characteristics and phosphorus nutrient dynamics of *Suaeda salsa* under different growth conditions in the intertidal zone of the Yellow River estuary were studied. The logarithm values of aboveground biomass and plant height of *S. salsa* in middle (JP1) and low tidal flat (JP2) were linearly correlated, and the ranges of fractal dimensions (D) were 1.692–3.839 and 2.260–3.955, respectively. The dynamic accumulation of aboveground biomass of JP1 and JP2 had self-similarity, being a fractal growth process which fitted the increase rule of power function: D was 2.012 and 2.366, respectively. The changes of total phosphorus (TP) content in roots and stems of JP1 and JP2 were consistent, generally decreasing in the growing season, while TP content in leaves fluctuated greatly. The amount of P accumulation and rate of different organs of JP1 and JP2 showed significant seasonal changes, and the values in aboveground parts were generally higher than those in roots. The P allocation ratios were significantly different among different parts of JP1 and JP2 in different phases and were in the order leaf > stem > root, with values of (45.38 ± 20.08)%, (38.88 ± 20.30)%, (15.74 ± 8.94)% for JP1 and (57.08 ± 15.49)%, (35.30 ± 13.12)%, (7.63 ± 5.25)% for JP2 respectively. The N/P of JP1 plants (9.87 ± 3.47) was less than 14, implying that N might be the limiting nutrient. The N/P of JP2 plants (15.73 ± 5.00) was between 14 and 16 indicating that both might be limiting nutrients, but that the effect of P is greater. Further studies indicated that the differences between JP1 and JP2 in biomass, TP content, P accumulation amount and rate, P allocation ratio and nutrient limiting status were correlated to their ecological characteristics and water and salinity conditions of the habitat.

Key words: biomass; spatial fractal characteristics; phosphorus; *Suaeda salsa*; Yellow River estuary