

水盐环境梯度下翅碱蓬 (*Suaeda salsa*) 的生态阈值

崔保山, 贺 强, 赵欣胜

(北京师范大学环境学院 环境模拟与污染控制国家重点联合实验室, 北京 100875)

摘要:在对翅碱蓬(*Suaeda salsa*)生物量、密度、株高、盖度、多度相关性分析的基础上选取了生物量作为翅碱蓬生物指标,利用高斯模型分析了黄河三角洲翅碱蓬种群沿水深、土壤盐分的生态阈值,翅碱蓬最适水深为 -0.42m ,水深生态阈值区间为 $[-0.92, 0.08]\text{(m)}$,水深最适生态阈值区间为 $[-0.67, -0.17]\text{(m)}$;最适土壤盐分为 12.71 g/kg 左右,其盐分生态阈值区间为 $[5.17, 20.25]\text{(g/kg)}$,盐分最适生态阈值区间为 $[8.94, 16.48]\text{(g/kg)}$ 。通过分析不同实验区的水盐关系及其交互作用,探讨了水盐交互作用对翅碱蓬生长的影响。最后,通过离差平方和聚类分析,将 3 个实验区 69 个样地划分为 7 类。随着水深和盐分的梯度变化,7 类样地的翅碱蓬群落呈现明显的演替。

关键词:翅碱蓬;生态阈值;高斯模型;黄河三角洲;湿地

文章编号:1000-0933(2008)04-1408-11 中图分类号:Q941.2, Q948.11 文献标识码:A

Researches on the ecological thresholds of *Suaeda salsa* to the environmental gradients of water table depth and soil salinity

CUI Bao-Shan, HE Qiang, ZHAO Xin-Sheng

State Key Joint Laboratory of Environmental Simulation and Pollution Control, School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China
Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1408 ~ 1418.

Abstract: Ecological water requirement is a hotspot in recent years. A lot of researches have been done to calculate the quantity of ecological water needed and to elucidate the mechanism why and how ecological water is required. Little has been done on the thresholds of ecological water requirement. Ecological thresholds of wetland plant species to the environmental gradients is one of the key issues to ascertain the thresholds of wetland ecological water requirement.

Yellow River Delta, located in the middle of East-Asian Continent, is one of the three main estuarine wetlands in China. *Suaeda salsa* salt marsh, covered most forelands in the Yellow River Delta, is an important habitat for the birds from East-Asia and from East-Asia to Australia. It is also important to keep the natural succession of the wetland eco-system. In recent decades, with the exploitation of wetland resources and the rush of environmental problems, this habitat suitable to *Suaeda salsa* is degrading. The present paper was composed to answer the question what a water table depth degree and what a soil salinity degree is suitable for *Suaeda salsa*.

Based on a extensive investigation on the habitation of *Suaeda salsa* in the Yellow River Delta, we contrived three

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40571149);国家重点基础研究发展计划资助项目(2006CB403303)

收稿日期:2007-01-16; **修订日期:**2007-07-02

作者简介:崔保山(1967~),男,河北涪源人,博士,教授,主要从事湿地生态及生态需水研究. E-mail: cuibbs@bnu.edu.cn

致谢:感谢黄河三角洲国家级自然保护区管理局吕卷章主任、刘月良总工、大汶流管理站路峰副站长以及冯光海同志在野外实验过程中给予的大力帮助。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40571149), National Basic Research Program of China (No. 2006CB403303)

Received date: 2007-01-16; **Accepted date:** 2007-07-02

Biography: CUI Bao-Shan, Ph. D., Professor, mainly engaged in ecological processes in wetlands and their environmental responses. E-mail: cuibbs@bnu.edu.cn

districts (A、B、C) to do our research. District A was located in the very estuary of the Yellow River, and *Suaeda salsa* was the only dominant species and had a great coverage in the district. District B was set in the region where the wetland restoration project has been carried out, and since this region was irrigated with fresh water from the Yellow River every year, it formed freshwater vegetation with reed and other hydrophytes, and *Suaeda salsa* can seldom be found. District C was set in a saline badlands with rare plant species and a low coverage of vegetation. *Suaeda salsa* in District C distributed only in a few small patches. We investigated 69 sampling sites in the three districts all together and obtained detailed data on the vegetation and the growth of *Suaeda salsa* in every sampling site.

Based on the correlation analysis of biomass, density, height, coverage, abundance of *Suaeda salsa*, we chose biomass as the biological index for further analysis. And the ecological thresholds of *Suaeda salsa* to the environmental gradients of water table depth and soil salinity in the Yellow River Delta were analyzed using the Gaussian Model. The results indicated, the optimum water table depth to the growth of *Suaeda salsa* was about -0.42m , and the ecological thresholds zone was $[-0.92, 0.08] (\text{m})$, and the optimum ecological thresholds zone was $[-0.67, -0.17] (\text{m})$. To the soil salinity gradient, the optimum was about 12.71 g/kg , and the ecological thresholds zone was $[5.17, 20.25] (\text{g/kg})$, and the optimum ecological thresholds zone was $[8.94, 16.48] (\text{g/kg})$. Furthermore, the effect of water-salinity interaction to the growth of *Suaeda salsa* was discussed through analyzing the relationship between water table depth and soil salinity and their interactions. By Ward cluster analysis using Gamma distances, 7 different kinds of clustered sampling sites were found. With the changing of the water table depth and soil salinity, obvious succession of the plant communities was discovered.

Key Words: *Suaeda salsa*; ecological threshold; Gaussian model; Yellow River Delta; wetland

生态阈值(ecological threshold),是目前生态学界的研究热点和前沿领域之一^[1~9]。生态阈值的研究不仅有助于人们认识生物对于诸如生境破碎化、基因多样性遗失、植物入侵等危险胁迫的敏感性,还能够帮助人们理解和权衡生态保护和生产发展之间的平衡,此外生态阈值的原理对于生物的生存环境保护和恢复也具有十分重要的意义^[10]。

随着湿地生态环境需水研究的不断深入,湿地生态需水机理的探讨逐渐展开^[11~15]。湿地生态需水存在一个阈值问题。湿地植物对环境梯度的生态阈值是确定湿地生态需水阈值的关键问题之一。

河口型湿地的主要环境梯度是水深、土壤水分和盐分,河口型湿地植物群落对水深、土壤水分和盐分梯度的响应也是近年来国内外湿地研究的热点之一^[16~24]。但这些研究目前还局限于定性地给出随着水深、土壤水分和盐分的变化植被生物生态特征的变化趋势,很少能从生态阈值的角度将其定量化。

黄河三角洲湿地是我国三大河口型湿地之一,作为黄河三角洲湿地生态系统演替先锋阶段的翅碱蓬(*Suaeda salsa*)盐沼,是黄河三角洲丹顶鹤、白鹭、鸬形目鸟类等的主要栖息地,同时还起着维持湿地生态系统正常演替,防风固堤,调节气候等多重重要功能,大面积翅碱蓬在海滩分布所形成的奇特壮丽的“红地毯”景观也是黄河三角洲湿地旅游开发的重要资源。近年来,随着黄河三角洲湿地资源开发的不断深入,以及黄河断流、湿地污染、海平面上升、海岸线蚀退等一系列环境问题的涌现,翅碱蓬生境不断退化,面临着严峻挑战。

黄河三角洲湿地的主要环境梯度也是水深、土壤水分和盐分^[22],本文利用高斯模型定量求解了黄河三角洲翅碱蓬种群沿水深、土壤盐分的生态阈值,并结合不同实验区的水盐关系探讨了水盐交互作用对翅碱蓬生长的影响,最后利用利差平方和聚类分析将69个样地划分为7类,分析了沿着水盐环境梯度翅碱蓬群落结构的演替。研究结论首次利用生态阈值理论揭示了湿地生态需水机理,可以为确定湿地生态需水阈值和构建黄河三角洲湿地生态环境需水量提供科学依据。此外,研究结论还为黄河三角洲保护和恢复翅碱蓬生境,合理开发“红地毯”旅游资源提供了参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

黄河三角洲国家级自然保护区($\text{N}37^{\circ}40' \sim 38^{\circ}10'$, $\text{E}118^{\circ}41' \sim 119^{\circ}16'$)地处我国山东省东营市黄河入海

口,总面积 153000hm²,是以保护黄河口新生湿地生态系统和珍稀濒危鸟类为主体的自然保护区。属暖温带季风性气候区,具有明显的大陆性季风气候特点。四季分明,冷热干湿界限极明显。年平均气温 12.1℃,无霜期 196d,年平均降水量 551.6mm,年均蒸发量 1962mm。主要植被类型为沼生芦苇(*Phragmites australis*)群落、沼生芦苇-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,其中沼生芦苇群落、柽柳群落及翅碱蓬群落分布较广^[22]。

1.2 实验方案与数据收集

1.2.1 实验区与采样系统设计

本研究野外调查于 2006 年 8~9 月开展。共设实验区 3 个,均位于黄河三角洲国家级自然保护区核心区。实验区 A 位于黄河入海口北岸,濒临渤海湾,分布大面积翅碱蓬,伴生少量芦苇或柽柳,形成典型的滨海湿地红地毯景观。实验区 B、C 均位于大汶流管理站南侧。实验区 B 为湿地引水恢复工程实施后的芦苇沼泽,主要伴生种为香蒲(*Typha orientalis*)、柽柳、穗状狐尾藻,偶见翅碱蓬伴生。实验区 C 为未引水恢复的翅碱蓬柽柳盐沼,主要伴生种为补血草、青蒿(*Artemisia carvifolia*)、芦苇、碱蓬(*Suaeda glauca*)等。

在实验区 A,由海滨向黄河北岸共设置样带 10 条,在距海岸线 500m 处布设第一条样带,样带间隔 400m,每条样带每隔 400m 设置 5m×5m 样地 2~5 个(A00~A92)。在实验区 B 和实验区 C 各随机设置 5m×5m 样地 12 个(B1~12, C1~C12)。对上述每个样地取 50cm×50cm 调查样方 5 个。

1.2.2 翅碱蓬生物指标采集与测量

对上述采样系统中的每个调查样方,用标尺测定翅碱蓬的株高,用计数法测定密度,目测估计盖度和多度,并分别采集其地上生物量和地下生物量。于 80℃ 鼓风干燥箱中烘干至恒重后称其生物量干重(后文简称“生物量”)。取 5 个样方上述指标的平均值作为该样地翅碱蓬生物指标的计算参数。

对于 A、B、C 三个实验区设置的每个样地,同时记录该样地除翅碱蓬之外的优势种的种类、多度和盖度。

1.2.3 土样采集与水土指标测量

在每个样地内随机设置 5 个采样点,于 0~20cm 土层处采集表层土样。将同一样地的 5 份土样混合均匀,用于土壤指标的测量。

用标尺测量水深(以土壤表面为基准,高于土壤表面为水深,低于土壤表面为水埋深;本文中统一用“水深(water table depth)”表示,水深为正值,表示水面于土壤表面以上,水深为负值,表示水面于土壤表面以下)。土壤盐分的测定采用水土比 5:1 土壤浸出液,用便携式盐度测定仪测定浸出液盐度,并转换为土壤盐分(g/kg)。

1.3 数据处理与分析方法

植物种和环境间的关系一般都符合高斯模型^[25]。用 12 个种对 DCA 的第一排序轴进行高斯回归,结果显示,12 个种都表现为单峰值变化趋势,这进一步证明了高斯回归在描述种类-环境关系上的合理性^[25]。王芳,梁瑞驹等在研究干旱荒漠区典型非地带性植物群落与地下水埋深的关系时采用高斯模型同样取得了很好的效果^[26]。高斯模型方程为

$$y = c \exp \left[-\frac{1}{2} (x - u)^2 / t^2 \right]$$

式中, y 为能够代表植物种生物生态特征的一个指标(下文简称“生物指标”, biological indexes),可以是多度、盖度、密度、生物量等; c 为对应指标的最大值; u 为植物种对某种环境因子的最适值,即相应的生物指标达到最大值时所对应的环境因子值; t 为该植物种的耐受度,是描述植物种生态阈值的一个指标。一般,一个植物种的生态阈值区间为 $[u - 2t, u + 2t]$,最适生态阈值区间为 $[u - t, u + t]$ 。黄河三角洲翅碱蓬沿水盐环境梯度生态阈值的求解关键在于求解出 u 值和 t 值。

利用 SPSS 13.0 进行翅碱蓬生物指标之间的相关分析;利用 R 语言绘制不同实验区翅碱蓬生物量及水盐

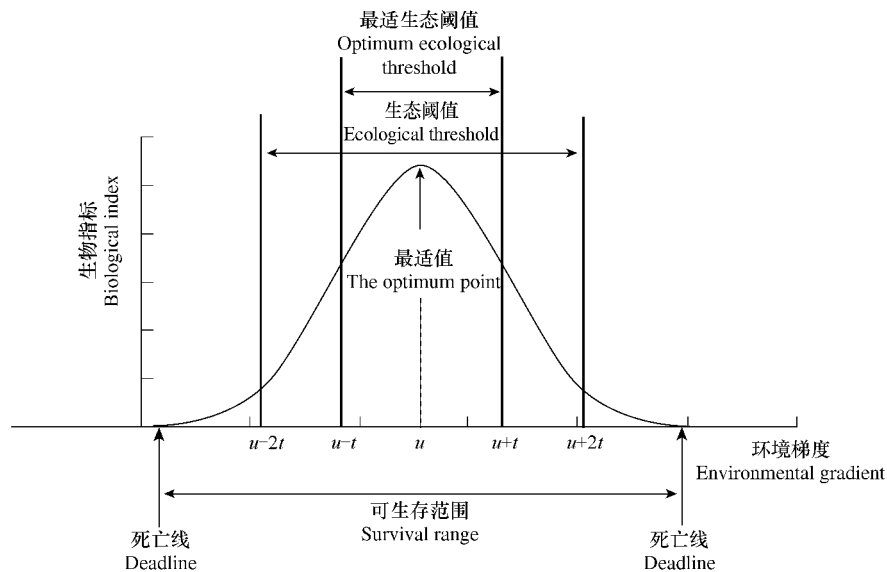


图 1 高斯模型及生态阈值图解

Fig. 1 The Gaussian Model and the ecological threshold

环境因子分布箱型图;利用 Microsoft Excel 2003 进行曲线拟合和散点图的绘制;使用 SYSTAT V11 进行离差平方和聚类分析。

2 结果与讨论

2.1 翅碱蓬生物指标间的相关性分析

实验中共获取了翅碱蓬的生物量(*BM*)、株高(*H*)、密度(*D*)、盖度(*C*)、多度(*M*)等 5 项生物指标,从表 1 可见,这 5 项生物指标呈现为极显著的线性相关关系。故下文分析翅碱蓬沿水深、土壤盐分环境梯度的生态阈值时,只以生物量为例进行。国内外类似研究中也较多采用生物量进行分析^[34~36]。

2.2 不同实验区翅碱蓬生物量及水盐环境梯度的比较

本研究共设 3 个实验区,各区概况已在实验区和采样系统设计中说明。3 个区生物量、水深和盐分数据见表 3。图 2 是对 3 个区的生物量、水深、土壤盐分数据绘制的箱型图。从图 2 可以看出,3 个实验区翅碱蓬生物量、水深、土壤盐分差异十分明显。

翅碱蓬生物量最大值为 $1066.46\text{g}/\text{m}^2$,出现在实验区 A,最小值为 0,出现在实验区 B,3 个区的均值 $C > A > B$ 。水深最大值为 0.67m ,出现在 B 区,最小值为 -1.22m ,出现在 C 区,3 个区的平均水深 $B > A > C$ 。土壤盐分最大值达 $25.50\text{g}/\text{kg}$,出现在 C 区,最小值为 $0.50\text{g}/\text{kg}$,出现在 B 区,土壤盐分平均值 $C > A > B$,但注意 C 区均值远高于 A、B 两区。

综合以上分析,B 区是芦苇湿地引水恢复区,以高水深、低盐分为其主要特点,反映了翅碱蓬生境的一个极端,C 区为未引水恢复的盐碱荒地,以低水深、高盐分为主要特点,反映了翅碱蓬生境的另一个极端,A 区则处于 B 区和 C 区之间。

2.3 水深环境梯度下翅碱蓬的生态阈值

将翅碱蓬生物量取自然对数后与水深进行一元二次曲线拟合,所得到的一元二次曲线方程符合高斯模型^[31],如图 3 所示。拟合曲线的相关系数 $R^2 = 0.72$, $P < 0.01$,相关关系达到了十分显著的程度,说明翅碱蓬

表 1 翅碱蓬生物指标之间的相关性

Table 1 The relativity between biological factors of <i>Suaeda salsa</i>					
	<i>BM</i>	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>C</i>	<i>M</i>
<i>BM</i>	1.00				
<i>D</i>	0.88 **	1.00			
<i>H</i>	0.55 **	0.52 **	1.00		
<i>C</i>	0.90 **	0.84 **	0.65 **	1.00	
<i>M</i>	0.86 **	0.82 **	0.61 **	0.82 **	1.00

** $P < 0.01$

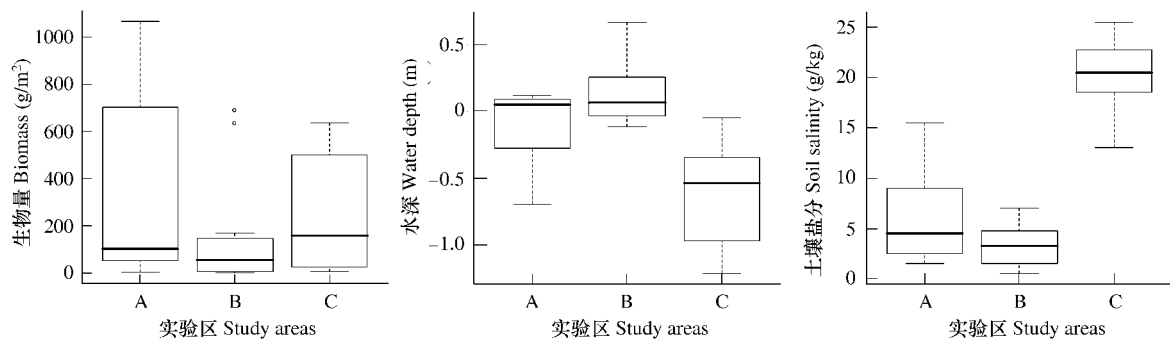


图2 不同实验区翅碱蓬生物量、水深、土壤盐分箱式分布图

Fig. 2 Describing statistic boxes of biomass, water table depth and soil salinity in different study areas

生物量确实与水深间存在着高斯关系。水深过高或过低,都不利于翅碱蓬的生长。

根据拟合的一元二次曲线与高斯模型之间的转换关系,可以解出高斯回归方程为:

$$y = 460.45 \exp \left[-\frac{1}{2} (x + 0.42)^2 / 0.25^2 \right]$$

式中,翅碱蓬对水深的最适值 u 为 -0.42m ,其生态阈值区间为 $[-0.92, 0.08]\text{m}$,最适生态阈值区间为 $[-0.67, -0.17]\text{m}$ 。最低水深不能低于 -0.92m ,最高水深不能高于 0.08m ,否则翅碱蓬生长明显受限。图4对比了上述模型计算出的生物量与实际生物量,不难看出由模型计算出的阈值确实能够较好的反应翅碱蓬生长的适宜水深。

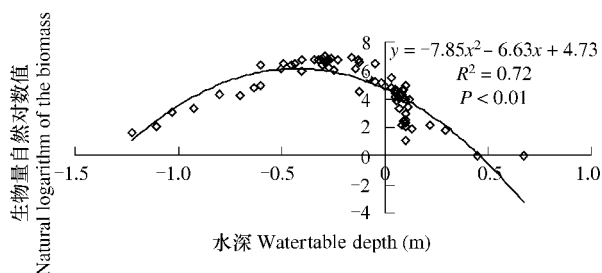


图3 水深与生物量基于高斯模型的二次非线性回归

Fig. 3 Quadratic nonlinear regression of water table depth and biomass, based on the Gaussian Model

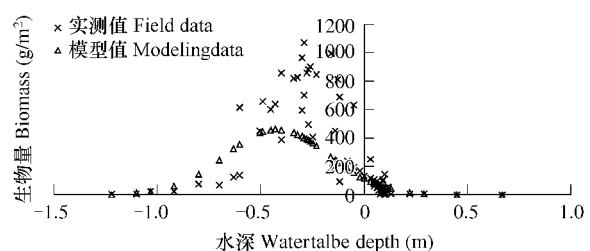


图4 水深梯度下生物量高斯模型值与实测值的比较

Fig. 4 Matching patterns of the Gaussian Model's data with Field data for biomass to water table depth gradient

翅碱蓬的水深生态阈值很好地解释了A、B、C三个试验区翅碱蓬的生长情况。在实验区A,距海越近,平均水深越高,在平均水深高于 0.10m 的滨海滩涂地区,只有少数植株矮小的翅碱蓬生长。过高的水深致使翅碱蓬经常处于水淹状况下,影响了翅碱蓬呼吸作用及光合作用的正常进行,海水中的大量盐分也对植物体起着一定的毒害作用。随着距海距离的增加,平均水深降低,翅碱蓬淹水时间缩短,长势愈发良好,生物量逐渐增大。在很少被海水侵袭的高潮滩地区,平均水深已降至地面以下,一般在 $-0.30 \sim -0.90\text{m}$ 之间,由于地下水较浅,地下水深十分适宜翅碱蓬的生长,而该地区又基本不受海水淹没、海潮侵袭等影响,翅碱蓬便在此地区大量密集生长。B区平均水深相对其他两区为高,最大水深可达 0.67m 以上,翅碱蓬只发现在部分枯水地区及浅水地区有稀疏生长,水深超过 0.10m 的地区基本上不存在翅碱蓬。C区平均水深在 -0.50m 以下,尤其是部分地区水深在 -1.00m 以下,不适宜翅碱蓬的生长,翅碱蓬生物量较低。

研究表明^[22],黄河三角洲湿地芦苇种群的密度、盖度对水深环境梯度的响应也表现出单峰变化。这就说明,芦苇种群的密度、盖度等生物生态特征对水深环境梯度的响应也可以用高斯模型来模拟,并得出芦苇种群对水深环境梯度的生态阈值。王芳,梁瑞驹等在研究干旱荒漠区典型非地带性植物群落与地下水埋深的关系

时,同样采用了高斯模型来求解芦苇、胡杨、怪柳等植物种适宜的地下水埋深区间^[26]。这就说明本文利用高斯模型来研究翅碱蓬对水深环境梯度的生态阈值是具有其合理性和普适性的。

2.4 土壤盐分环境梯度下翅碱蓬的生态阈值

图5是将生物量取自然对数之后与土壤盐分所作的一元二次曲线拟合,得到的一元二次方程同样符合高斯模型。拟合曲线的相关系数和显著性概率表明曲线拟合较好,翅碱蓬生物量与土壤盐分之间的关系与高斯模型吻合度较高。土壤盐分过高或过低都不利于翅碱蓬的生长。

同样根据拟合的一元二次曲线与高斯模型之间的转换关系,可以解出高斯回归方程为:

$$y = 1087.59 \exp \left[-\frac{1}{2} (x - 12.71)^2 / 3.77^2 \right]$$

根据以上高斯模型,可以得出翅碱蓬盐分最适值为 12.71g/kg 左右,其盐分生态阈值区间为[5.17, 20.25] (g/kg),盐分最适生态阈值区间为[8.94, 16.48] (g/kg)。土壤盐分最大不能超过 20.25g/kg,最小不宜小于 5.17g/kg,否则翅碱蓬的生长则明显受限。图6对比了上述模型计算出的生物量与实际生物量,模型计算出的阈值与实际翅碱蓬生长的适宜土壤盐分范围十分吻合。

翅碱蓬生物量与土壤盐分相关关系的高斯模型也能够较好地解释 A、B、C 三个实验区翅碱蓬的生长状况。在实验区 B,由于引黄河淡水对盐碱地进行人工冲盐洗盐,且大多数样地淹水较深,B 区土壤盐分表现出极低值,最低为 0.50g/kg,土壤盐分一般均低于翅碱蓬生态阈值区间的下限,翅碱蓬长势不佳或不能生长。在实验区 C,由于地下咸水水埋深较浅,地表覆被差,在强烈的蒸腾作用下,咸水中的盐分随着水分的蒸发而上升至地表,盐分在土壤表层积聚,该区土壤盐分普遍较高,平均值为 18.08g/kg,最高可达 25.50g/kg,一般均高于翅碱蓬盐分适宜生态阈值,翅碱蓬生长不佳。而实验区 A 土壤盐分则处于 B 区和 C 区之间,除近海地区由于受到黄河入海口淡水的冲淡稀释而导致盐分偏低外,土壤盐分一般在 10.00 ~ 15.50g/kg 之间,翅碱蓬在该地区大面积密集分布。

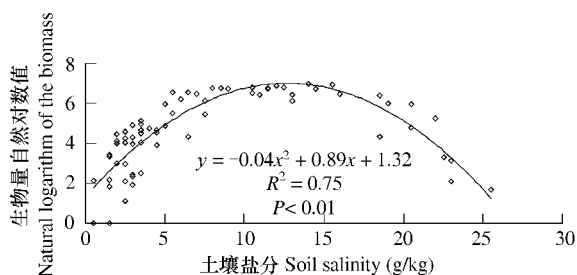


图5 土壤盐分与生物量基于高斯模型的二次非线性回归

Fig. 5 Quadratic nonlinear regression of soil salinity and the biomass, based on the Gaussian Model

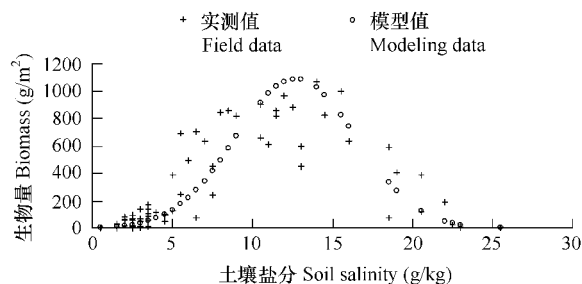


图6 土壤盐分梯度下生物量高斯模型值与实测值的比较

Fig. 6 Matching patterns of the Gaussian Model's data for biomass with field data to soil salinity gradient

翅碱蓬是典型的耐盐植物。与非耐盐植物不同,耐盐植物可能在适中的盐分浓度下表现出最佳的生长状态。Crain 等^[34]研究指出,在自然环境中,盐生植物生物生态特征对盐分梯度的响应往往存在一个适宜阈值区间,在低盐分的淡水环境中,由于受到淡水植物的竞争抑制而生物量较小,在高盐分环境中,则受到了盐分的抑制而生物量较小。Naidoo 和 Kift 在研究盐沼环境中的植物 *Juncus kraussii* 对水涝和盐分的响应时,也发现随着盐分由低至高的梯度变化,地上生物量与地下生物量之比也发生变化,而在中等盐分时地上生物量与地下生物量之比达到最大值^[31]。本文中翅碱蓬对土壤盐分梯度的高斯变化则进一步说明了用高斯模型来解释耐盐植物对盐分梯度响应规律的合理性。

2.5 不同实验区水盐交互作用及翅碱蓬生境适宜性的解释

河口型湿地水与盐往往是交互作用的^[23, 27~29]。上面分别讨论了翅碱蓬在水盐环境梯度下的生态阈值和

在盐分环境梯度下的生态阈值,实际上,翅碱蓬的生物生态特征是水和盐交互作用影响的结果。不同条件下的水盐交互作用是翅碱蓬生物生态特征沿水盐梯度变化的主要原因。

图 7 是 3 个实验区的水深和土壤盐分线性回归。从 3 个区的整体情况来看,水深与土壤盐分具有十分显著的线性负相关关系,相关系数 $R^2 = 0.63$, $P < 0.01$ 。水深越高,土壤盐分越低;水深越低,土壤盐分越高。不同地区的水深以及其所导致的土壤盐分同时影响着翅碱蓬的生长。

实验区 B 非枯水期,一般地面水深约 0.30 ~ 1.00m,人工引水进行洗盐冲盐,使该地区土壤盐分逐年降低^[30]。该地区土壤盐分一般在 3.00g/kg 左右,最高不超过 8.00g/kg。过高的水深及其所导致的低盐分基本上破坏了翅碱蓬适宜的生境。实验区 C 濒临莱州湾,地下水受海水顶托作用明显,矿化度高,且该地区地表覆被差,蒸发作用强烈,浅层地下咸水中的大量盐分伴随着水分的蒸发而大量积聚在土壤表层,导致土壤盐分超高,一般在 20.00g/kg 以上,最高可达 25.50g/kg。过高的盐分含量使本身耐盐的翅碱蓬也难以生长。其

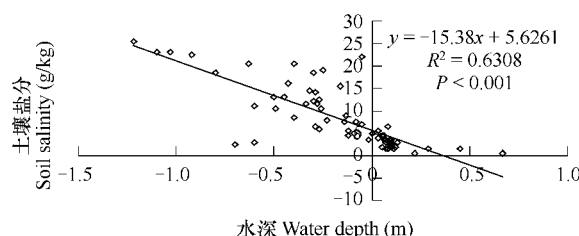


图 7 实验区水深与土壤盐分的线性回归

Fig. 7 Linear regression of water depth and soil salinity in the study areas

中可能的原因是盐分过高限制了翅碱蓬种子的萌发,光合作用的进行以及生物量的积累等^[31~32]。另外,低水深所带来的干旱也有可能加剧过量盐分对翅碱蓬的危害作用^[33]。实验区 A 水深和土壤盐分受到了海洋咸水和黄河淡水的共同作用。距海岸线较近的滩涂地区,水深在地面 -0.10 ~ 0.10m 范围内,翅碱蓬由于受到水淹、潮水侵袭等影响而生长不良;在距海岸较远的高潮滩,地下水深在 -0.30 ~ -0.90m 之间,土壤盐分一般在 4.50 ~ 15.50g/kg,水盐条件都十分适宜翅碱蓬的生长,由此形成了黄河三角洲滨海湿地十分典型的红地毯景观。

2.6 水盐环境梯度下翅碱蓬的群落结构与演替

随着水深、盐分的梯度变化,不仅翅碱蓬种群的生物量、密度、盖度、多度等生物生态特征发生变化,翅碱蓬生境的群落结构也沿水盐环境梯度的变化而发生着变化。根据翅碱蓬生物量、株高、密度、盖度、多度,样地水深、土壤盐分等信息作为参数,运用离差平方和聚类对 3 个实验区共计 69 个样地进行聚类分析,得到图 8 的结果。根据 Gamma 距离指数 ($\text{distances} = 0.095$) 将 69 个样地分为 7 类(表 2)。

从表 2 可以看出,随着水深、土壤盐分的梯度变化,翅碱蓬的群落结构发生显著的变化。在平均水深小于 -1.16m,土壤盐分大于 24.25g/kg 时,群落组成以旱生盐碱地植物为主,主要优势种为怪柳、补血草、碱蓬、翅碱蓬、青蒿等,怪柳优势度最大,在各个样地中均有大面积散布,补血草、碱蓬、翅碱蓬、青蒿主要以小型斑块分布于怪柳林之中。当水深在 -1.16 ~ -0.34m,土壤盐分在 24.25 ~ 12.60g/kg 之间时,绝大多数样地以翅碱蓬、怪柳为优势种,开始有对盐分有一定抗逆性的芦苇、白茅、荻等物种出现。水深进一步提高至 -0.34 ~ -0.12m,土壤盐分进一步下降至 12.60 ~ 8.06g/kg 之间时,芦苇在各样地中出现的频度和优势度进一步提高,部分样地翅碱蓬和芦苇以斑块状交错分布。随着水深进一步提高至地面以上,土壤盐分下降至 2.00 ~ 8.06g/kg,芦苇已基本取代翅碱蓬成为绝大多数样地的建群种,翅碱蓬在芦苇斑块间稀疏分布。当地面水深超过 0.12m,土壤盐分低于 2.00g/kg 时,各样地中已基本不存在翅碱蓬,群落组成以芦苇、香蒲、穗状狐尾藻等水生植物为主,以芦苇在各样地中分布最为广泛,香蒲主要分布在芦苇群落的边缘地区,穗状狐尾藻则主要分布在水深较深的明水面,形成狐尾藻单优势种群,有时可见伴生少量菹草(*Potamogeton crispus*)。

随着水分、盐分的梯度变化,翅碱蓬不仅在生物量、密度、盖度等生物指标方面发生梯度变化,其群落中优势种的变化也反映了翅碱蓬的竞争能力随水盐环境梯度的变化。Crain 等^[34]研究指出,淡水植物被移植到盐沼环境中后不论是否存在其他植物种与其进行竞争,都生长较差或者死亡,且随着盐分的增加,淡水植物的生长情况更趋恶劣;盐生植物如果被移植到淡水沼泽中,在没有淡水植物与其竞争时,可以生长的很好,但如果

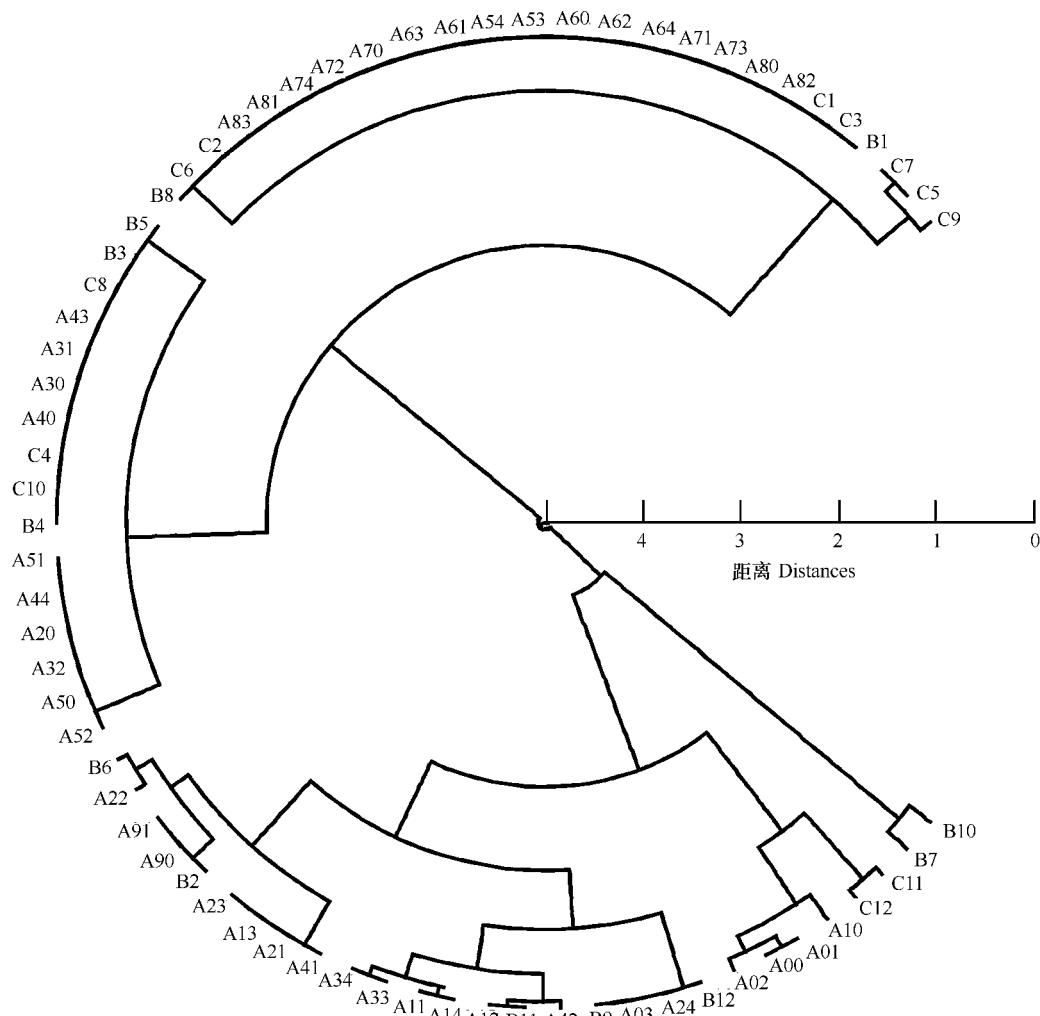


图8 69个样地离差平方和聚类分析结果

Fig.8 The result of Ward cluster analysis (Gamma distances)

存在其他淡水生植物与其产生竞争,则其生长往往被压制而生长不良。

翅碱蓬群落往往以翅碱蓬为单优势种,群落结构简单。随着水深和土壤盐分的梯度变化,群落结构由以柽柳、补血草、碱蓬、翅碱蓬、青蒿等对盐碱具有更强抗逆性的盐生植物群落,逐渐演替为以翅碱蓬、芦苇为共优势种的群落,随着水深的进一步提高,盐分的进一步下降,群落组成最终被以芦苇、香蒲、穗状狐尾藻为代表的水生植物群落所代替。翅碱蓬生境的群落结构随水盐梯度变化十分明显。

3 结论与展望

本文研究了翅碱蓬对水深、土壤盐分梯度的响应关系,利用高斯模型定量确定了黄河三角洲翅碱蓬对水深、土壤盐分梯度的生态阈值。翅碱蓬的最适水深为 -0.42m ,生态阈值区间为 $[-0.92, 0.08]$ (m),最适生态阈值区间 $[-0.67, -0.17]$ (m)。最低水深不能低于 -0.92m ,最高水深不能高于 0.08m ,否则翅碱蓬生长明显受限。翅碱蓬的最适土壤盐分为 12.71g/kg 左右,其盐分生态阈值区间为 $[5.17, 20.25]$ (g/kg),盐分最适生态阈值区间为 $[8.94, 16.48]$ (g/kg)。土壤盐分最大不能超过 20.25g/kg ,最小不宜小于 5.17g/kg ,否则翅碱蓬的生长则明显受限。

黄河三角洲水深与土壤盐分呈显著负相关关系,水深越低,土壤盐分越高;水深越高,土壤盐分越低。不同条件下的水盐交互作用是翅碱蓬生物生态特征沿水盐梯度变化的主要原因。另外,随着水深的升高,土壤

盐分的降低,翅碱蓬生境的植物群落结构由以柽柳、补血草、碱蓬、翅碱蓬、青蒿等为主盐生植物群落,逐渐演替为以翅碱蓬、芦苇为共优势种的群落,随着水深的进一步提高,盐分的进一步下降,群落组成最终被以芦苇、香蒲、穗状狐尾藻为代表的水生植物群落所代替。翅碱蓬生境的群落结构随水盐梯度变化也十分明显。

表 2 7 类样地中水深、盐分及优势种

Table 2 Water depth, salinity, main dominant species in clustered sampling sites

序号 No.	样地 Sampling sites	参数(平均值) Parameters(average value)		主要优势种 Main dominant species
		水深(m) Water table depth	盐分(g/kg) Salinity	
1	C11、C12	< -1.16	> 24.25	柽柳 <i>Tamarix chinensis</i> , 补血草 <i>Limonium sinense</i> , 碱蓬 <i>Suaeda glauca</i> , 翅碱蓬 <i>Suaeda salsa</i> , 青蒿 <i>Artemisia</i> <i>canifolia</i>
2	A53、A54、A60、A61、A62、A63、 A64、A70、A71、A72、A73、A74、 A80、A81、A82、A83、B1、B8、C1、 C2、C3、C5、C6、C7、C9	-1.16 ~ -0.34	24.25 ~ 12.60	翅碱蓬 <i>Suaeda salsa</i> , 芦苇 <i>Phragmites australis</i> , 柽柳 <i>Tamarix chinensis</i> , 白茅 <i>Imperata cylindrica</i> (Linn.) Beauv., 荻 <i>Triarrhena sacchariflora</i>
3	A20、A30、A31、A32、A40、A43、 A44、A50、A51、A52、B3、B4、B5、 C4、C8、C10、	-0.34 ~ -0.12	12.60 ~ 8.06	翅碱蓬 <i>Suaeda salsa</i> , 芦苇 <i>Phragmites australis</i>
4	A13、A21、A22、A23、A41、A90、 A91、B2、B6、	-0.12 ~ -0.09	8.06 ~ 3.50	芦苇 <i>Phragmites australis</i> , 翅碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>
5	A00、A01、A02、A10、	-0.09 ~ 0.09	3.50 ~ 3.38	芦苇 <i>Phragmites australis</i> , 翅碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>
6	A03、A11、A12、A14、A24、A33、 A34、A42、B9、B11、B12	0.09 ~ 0.12	3.38 ~ 2.00	芦苇 <i>Phragmites australis</i> , 翅碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>
7	B7、B10	> 0.12	< 2.00	芦苇 <i>Phragmites australis</i> , 穗状狐尾藻 <i>Myriophyllum spicatum</i> , 香蒲 <i>Typha orientalis</i>

需要指出的是,虽然水盐条件是限制翅碱蓬生长和分布的两个关键因子,但翅碱蓬的生长和分布也必然受到了其他一些生物生态因素的影响,如植物竞争、土壤养分等。本文所得出的翅碱蓬的生态阈值仅是针对黄河三角洲湿地水深、土壤盐分两个主要环境梯度的,且其精度也必然会受到植物竞争、土壤养分等其他生物生态因素的影响。更为精准的室内植物培养实验和翅碱蓬对于水盐梯度的微观生理响应是值得进一步深入研究的课题。另外,对黄河三角洲湿地研究所得到的结论能否应用到其他地区,比如同样有翅碱蓬广泛分布的辽河三角洲和我国环渤海的其他地区,也是值得进一步广泛研究的。

表 3 各样地中的翅碱蓬生物量、水深和土壤盐分数据

Table 3 The biomass of *Suaeda salsa* water table depth and soil salinity in 69 sampling sites

样地 Sampling sites	生物量(g/m ²) The biomass	水深(m) Water table depth	土壤盐分(g/kg) Soil salinity	样地 Sampling sites	生物量(g/m ²) The biomass	水深(m) Water table depth	土壤盐分(g/kg) Soil salinity
A00	12.15	0.10	3.50	A71	821.04	-0.13	9.00
A01	10.37	0.10	3.00	A72	818.88	-0.34	11.50
A02	8.12	0.10	2.50	A73	900.72	-0.26	10.50
A03	3.07	0.10	2.50	A74	610.35	-0.60	11.00
A10	50.29	0.06	4.50	A80	826.48	-0.32	14.50
A11	91.06	0.06	3.50	A81	451.52	-0.50	13.00
A12	11.12	0.09	3.00	A82	962.88	-0.30	12.00
A13	85.44	0.05	2.00	A83	855.52	-0.40	8.50
A14	30.47	0.11	1.50	A90	69.60	-0.70	2.50

续表

样地 Sampling sites	生物量(g/m ²) The biomass	水深(m) Water table depth	土壤盐分(g/kg) Soil salinity	样地 Sampling sites	生物量(g/m ²) The biomass	水深(m) Water table depth	土壤盐分(g/kg) Soil salinity
A20	140.95	0.10	3.50	A91	137.84	-0.60	3.00
A21	98.08	0.09	2.50	B1	115.76	0.03	4.00
A22	19.20	0.10	2.50	B2	169.20	-0.02	3.50
A23	71.64	0.07	3.00	B3	689.36	-0.12	5.50
A24	8.77	0.08	1.50	B4	633.80	-0.05	7.00
A30	52.64	0.10	3.00	B5	128.91	0.00	5.00
A31	104.80	0.09	3.50	B6	6.67	0.13	3.00
A32	57.60	0.07	3.50	B7	0.00	0.45	1.50
A33	56.32	0.09	2.50	B8	93.04	-0.12	4.50
A34	54.44	0.12	2.00	B9	6.31	0.29	1.50
A40	75.72	0.08	6.50	B10	0.00	0.67	0.50
A41	62.00	0.05	2.00	B11	19.88	0.10	2.00
A42	28.51	0.07	1.50	B12	8.49	0.22	0.50
A43	248.80	0.03	5.50	C1	405.00	-0.25	19.00
A44	493.75	-0.27	6.00	C2	635.00	-0.43	16.00
A50	104.31	0.05	4.50	C3	593.24	-0.30	18.50
A51	452.08	-0.14	7.50	C4	27.18	-0.92	22.50
A52	384.73	-0.09	5.00	C5	388.42	-0.40	20.50
A53	841.85	-0.23	8.00	C6	599.60	-0.45	13.00
A54	702.80	-0.29	6.50	C7	122.92	-0.63	20.50
A60	657.49	-0.49	10.50	C8	193.60	-0.05	22.00
A61	238.10	-0.08	7.50	C9	22.48	-1.03	23.00
A62	857.65	-0.28	11.50	C10	77.60	-0.80	18.50
A63	996.30	-0.16	15.50	C11	5.32	-1.22	25.50
A64	1066.46	-0.29	14.00	C12	8.18	-1.10	23.00
A70	883.59	-0.27	12.50				

References:

- [1] Vandekerckhove L, Poesen J, Wijdenes D O, *et al.* Thresholds for gully initiation and sedimentation in Mediterranean Europe. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2000, 25: 1201—1220.
- [2] Muradian R. Ecological thresholds: a survey. *Ecological Economics*, 2001, 38: 7—24.
- [3] Bestelmeyer B T, Brown J R, Havstad K M, *et al.* Development and use of state-and-transition models for rangelands. *Journal of Range Management*, 2003, 56: 114—126.
- [4] Radford J Q, Bennett A F. Thresholds in landscape parameters: occurrence of the white-browed treecreeper *Climacteris affinis* in Victoria, Australia. *Biological Conservation*, 2004, 117: 375—391.
- [5] Hanski I, Moilanen A, Gyllenberg M. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, 1996, 147: 527—541.
- [6] With K A, King A W. Extinction thresholds for species in fractal landscapes. *Conservation Biology*, 1999, 13: 314—326.
- [7] Fahrig L. How much habitat is enough? *Biological Conservation*, 2001, 100: 65—74.
- [8] Fahrig L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*, 2002, 12: 346—353.
- [9] Toms J D, Lesperance M L. Piecewise regression: a tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, 2003, 84: 2034—2041.
- [10] Andrew J H. The concept and utility of ecological thresholds' in biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 2005, 124: 301—310.
- [11] Cui B S, Zhao X, Yang Z F. Eco-hydrology-based calculation of the minimum ecological water requirement for lakes. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(7): 1788—1795.
- [12] Cui B S, Yang Z F. Water consumption for eco-environmental aspect on wetlands. *Acta Scientiae Circum Stantiae*, 2002, 22(2): 219—224.
- [13] Cui B S, Yang Z F. The classification and case study on eco-environmental water requirement of wetlands. *Resources Science*, 2003, 25(1): 21—28.
- [14] Li Y H, Cui B S, Yang Z F. Influence of hydrological characteristic change of Baiyangdian on the ecological environment in wetland. *Journal of Natural Resources*, 2004, 19(1): 62—68.
- [15] Cui B S, Li Y H, Yang Z F. Management-oriented ecological water requirement for wetlands in the Yellow River Delta. *Acta Ecologica Sinica*,

2005, 25(3): 606—614.

- [16] Zedler J B, Callaway J C, Desmond J S, *et al.* Californian salt marsh vegetation: an improved model of spatial pattern. *Ecosystems*, 1999, 2: 19—35.
- [17] A'lvarez Rogel J, Alcaraz Ariza F, Ortiz Silla R. Soil salinity and moisture gradients and plant zonation in Mediterranean salt marshes of Southeast Spain. *Wetlands*, 2000, 20: 357—372.
- [18] A'lvarez Rogel J, Ortiz Silla R, Alcaraz Ariza F. Edaphic characterization and soil ionic composition influencing plant zonation in a semiarid Mediterranean salt marsh. *Geoderma*, 2001, 99: 81—98.
- [19] Bouzillé J B, Kerne is E, Bonis A, *et al.* Vegetation and ecological gradients in abandoned salt pans in western France. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12: 269—278.
- [20] Denslow J S, Battaglia L L. Stand composition and structure across a changing hydrological gradient: Jean Lafitte National Park, Louisiana, USA. *Wetlands*, 2002, 22: 738—752.
- [21] Piernik A. Inland halophilous vegetation as indicator of soil salinity. *Basic and Applied Ecology*, 2003, 4: 525—536.
- [22] Cui B S, Zhao X S, Yang Z F, Tang N, Tan X J. The response of reed community to the environment gradient of water depth in the Yellow River Delta. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5): 1533—1541.
- [23] Zhang S P, Wang R Q, Zhang Z G, Guo W H, Liu J, Song B M. Study on morphological variation of *Phragmites australis* in the Yellow River downstream wetland. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(1): 78—85.
- [24] Wu Z F, Zhao S L, Zhang X L. Studies on interrelation between salt vegetation soil salinity in the Yellow River Delta. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(2): 184—193.
- [25] Zhang J T. *Quantitative Ecology*. Beijing, Science Press, 2004.
- [26] Wang F, Liang R J, Yang X L, Chen M J. A study of ecological water requirements in Northwest China I. theoretical analysis. *Journal of Natural Resources*, 2002, 17(1): 1—8.
- [27] Howard R J, Rofferty P S. Clonal variation in response to salinity and flooding stress in four marsh macrophytes of the northern gulf of Mexico, USA. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56: 301—313.
- [28] Touchette B W. Salt tolerance in a *Juncus roemerianus* brackish marsh: Spatial variations in plant water relations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2006, 337: 1—12.
- [29] Bush J K. The role of soil moisture, salinity, and oxygen on the growth of *Helianthus paradoxus* (Asteraceae) in an inland salt marsh of west Texas. *Journal of Arid Environments*, 2006, 64: 22—36.
- [30] Tang N, Cui B S, Zhao X S. The restoration of reed (*Phragmites australis*) wetland in the Yellow River Delta. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(8): 2617—2624.
- [31] Naidoo G, Kift J. Responses of the saltmarsh rush *Juncus kraussii* to salinity and waterlogging. *Aquatic Botany*, 2006, 84: 217—225.
- [32] Mauchamp A, Mésleard F. Salt tolerance in *Phragmites australis* populations from coastal Mediterranean marshes. *Aquatic Botany*, 2001, 70: 39—52.
- [33] Brown C E, Pezeshki S R, DeLaune R D. The effects of salinity and soil drying on nutrient uptake and growth of *Spartina alterniflora* in a simulated tidal system. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 58: 140—148.
- [34] Crain C M, Silliman B R, Bertness S L, *et al.* Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology*, 2004, 85(9): 2539—2549.
- [35] Dethier M N, Hacker S D. Physical factors vs. biotic resistance in controlling the invasion of an estuarine marsh grass. *Ecological Applications*, 2005, 15: 1273—1283.
- [36] Smart R M, Barko J W. Nitrogen nutrition and salinity tolerance of *Distichlis spicata* and *Spartina alterniflora*. *Ecology*, 1980, 61(3): 630—638.

参考文献:

- [11] 崔保山, 赵翔, 杨志峰. 基于生态水文学原理的湖泊最小生态需水量计算. *生态学报*, 2005, 25(7): 1788—1795.
- [12] 崔保山, 杨志峰. 湿地生态环境需水量研究. *环境科学学报*, 2002, 22(2): 219—224.
- [13] 崔保山, 杨志峰. 湿地生态环境需水量等级划分与实例分析. *资源科学*, 2003, 25(1): 21—28.
- [14] 李英华, 崔保山, 杨志峰. 白洋淀水文特征变化对湿地生态环境的影响. *自然资源学报*, 2004, 19(1): 62—68.
- [15] 崔保山, 李英华, 杨志峰. 基于管理目标的黄河三角洲湿地生态需水量. *生态学报*, 2005, 25(3): 606—614.
- [22] 崔保山, 赵欣胜, 杨志峰, 唐娜, 谭学界. 黄河三角洲芦苇种群特征对水深环境梯度的响应. *生态学报*, 2006, 26(5): 1533—1541.
- [23] 张淑萍, 王仁卿, 张治国, 郭卫华, 刘建, 宋百敏. 黄河下游湿地芦苇形态变异研究. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 78—85.
- [24] 吴志芬, 赵善伦, 张学雷. 黄河三角洲盐生植被与土壤盐分的相关性研究. *植物生态学报*, 1994, 18(2): 184—193.
- [25] 张金屯. *数量生态学*. 北京: 科学出版社, 2004.
- [26] 王芳, 梁瑞驹, 杨小柳, 陈敏建. 中国西北地区生态需水研究(1)——干旱半干旱地区生态需水理论分析. *自然资源学报*, 2002, 17(1): 1—8.
- [30] 唐娜, 崔保山, 赵欣胜. 黄河三角洲芦苇湿地的恢复. *生态学报*, 2006, 26(8): 2617—2624.