

DOI: 10.5846/stxb201905301134

崔林林, 李国胜, 欧阳宁雷, 陈吉龙, 廖华军, 赵耕乐. 滨海盐沼湿地植被净初级生产力变化对土壤因子的响应. 生态学报, 2020, 40(19): 7018-7029.

Cui L L, Li G S, Ouyang N L, Chen J L, Liao H J, Zhao G L. Response of variation of net primary productivity to edaphic factors in the coastal salt marshes. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(19): 7018-7029.

滨海盐沼湿地植被净初级生产力变化对土壤因子的响应

崔林林^{1,2}, 李国胜^{2,3,*}, 欧阳宁雷², 陈吉龙⁴, 廖华军², 赵耕乐¹

1 成都信息工程大学资源环境学院, 成都 610225

2 中国科学院地理科学与资源研究所陆地表层格局与模拟院重点实验室, 北京 100101

3 中国地质调查局滨海湿地生物地质重点实验室, 青岛 266071

4 中国科学院重庆绿色智能技术研究院, 重庆 400714

摘要:以辽河三角洲滨海盐沼湿地为研究区, 基于遥感数据、气象数据、野外调查和实验室分析数据, 采用 CASA 模型模拟并分析该区域植被净初级生产力 (Net Primary Productivity, NPP) 的变化特征, 利用统计分析方法定量分析土壤因子对植被 NPP 的影响。结果表明: (1) 研究区植被 NPP 空间分异显著, 区域变异系数为 43.71%, 且同种植被类型内部 NPP 也变化显著; (2) N、P 和 K 对芦苇 NPP 的限制形式是协同限制, 且随土壤电导率的增加呈抛物线形式, 因子敏感性从大到小依次为 K、P 和 N; 营养限制程度从大到小依次为 K、N 和 P; (3) 土壤水盐对芦苇 NPP 的影响也基本符合抛物线模式, 芦苇 NPP 对土壤电导率的敏感性和土壤电导率对芦苇 NPP 的影响程度都大于土壤含水量, 且土壤含水量越高, 芦苇 NPP 对土壤电导率的敏感性越低。本文最终得出只有各土壤因子达到组合最优时, 芦苇 NPP 才最大, 这对滨海盐沼湿地植被的管理和保护具有重要意义。

关键词: 盐沼湿地; 净初级生产力; 土壤因子; 空间分异; 辽河三角洲

Response of variation of net primary productivity to edaphic factors in the coastal salt marshes

CUI Linlin^{1,2}, LI Guosheng^{2,3,*}, OUYANG Ninglei², CHEN Jilong⁴, LIAO Huajun², ZHAO Gengle¹

1 College of Resources and Environment, Chengdu University of Information Technology, Chengdu 610225, China

2 Key Laboratory of Land Surface Pattern and Simulation, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 Key Laboratory of Coastal Wetland Biogeosciences, China Geologic Survey, Qingdao 266071, China

4 Chongqing Institute of Green and Intelligent Technology, Chongqing 400714, China

Abstract: Net primary productivity (NPP) in the coastal salt marshes of the Liaohe River Delta was estimated using Carnegie-Ames-Stanford Approach (CASA) model with remote sensing, the meteorological and field observation data. The spatial difference of NPP and its causes were analyzed. The results showed the following: (1) the spatial differentiation of NPP in the study area was significant with the variation coefficient 43.71%. The NPP within the same vegetation type also changed significantly. (2) N, P, and K limitation of NPP occurred in the form of co-limitation, and it took the form of a parabola with the increase of soil conductivity. The sensitivity was in the order of K > P > N, while the degree of nutrient limitation was K > N > P. (3) The influence of soil moisture and salinity on NPP also had the form of a parabola.

基金项目:国家重点研发计划项目 (2018YFC0407502); 中国博士后科学基金 (2019M660780); 四川省科技计划项目 (2020YFS0441)

收稿日期:2019-05-30; **网络出版日期:**2020-07-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ligs@igsnr.ac.cn

Compared with soil moisture, the sensitivity of NPP to soil conductivity and influence degree of soil conductivity on NPP were greater. Meanwhile, the higher soil moisture, the lower sensitivity of NPP to soil conductivity. Our findings highlight the importance of the optimal combination of edaphic factors, which is significance of the management and conservation of wetland vegetation.

Key Words: salt marshes; NPP; edaphic factors; spatial difference; Liaohe River Delta

植被净初级生产力(Net Primary Productivity, NPP)是指植物通过光合作用在单位面积、单位时间所同化的碳总量中扣除自养呼吸后的剩余部分,它是生态系统中其他生物生存和繁衍的物质基础,是碳循环的重要环节,直接反映植物固碳的效率^[1]。与农业生态系统、草地生态系统和森林生态系统(包括热带雨林生态系统)相比,滨海盐沼湿地具有更高的生产力,在全球碳循环中具有重要作用^[2]。滨海盐沼湿地 NPP 是植物生命活动的结果,受到植物种类、气候、水文、土壤性质等因子的影响,并且这些因子之间也相互作用、相互制约,共同决定植被 NPP 的大小^[3-5]。因此,研究这些因子对滨海盐沼湿地 NPP 的影响对于理解它们之间相互作用机理,更好地进行湿地管理和保护具有重要意义。

气候因子(如太阳辐射、CO₂浓度、气温等)通过影响植被的光合作用效率和物候、土壤养分的有效性和微生物活动等来影响植被 NPP^[6-10]。对于一个空间尺度相对较小的区域,在气候变化尺度上,长期气候变化是决定植被 NPP 长期演变的主导因素之一;在年变化尺度上,温度、水分等气候要素的年内变化,虽然影响植被 NPP 的逐月分布状态,但气候因子可能由于其空间差异性较小,而不是导致植被 NPP 空间分异的主导因素。植被类型和土壤因子可能是较小空间尺度植被 NPP 空间分异的决定因素,而同种植被类型内部 NPP 空间分异的主导因素可能是土壤因子。

滨海盐沼湿地是陆地生态系统的一种重要类型,也是受营养限制的生态系统^[11]。营养限制的研究由单营养限制向多营养联合限制发展^[12]。氮(N)被认为是影响陆地生态系统植被生产力的关键因素^[13-15]。目前,已有许多研究对生态系统中 N、磷(P)及其组合对植被生长的限制作用进行了研究,结果表明植被生产力受 N 和 P 限制,且两者具有协同作用^[16-17]。Fay 等通过人为控制实验研究了 N、P、钾(K)及其组合对植被生产力的影响,除佐证了 N、P 的协同作用外,还指出了 K 和微量元素限制的重要性^[18]。在草地或其他植被生长中,追施营养也受到了越来越多的关注^[19]。无论如何,滨海盐沼湿地植被生产力的营养多重限制,特别是在不同水盐条件下营养物质的共同限制潜力的研究还较少^[12,18,20],这就意味着需要进一步研究滨海盐沼湿地植被 NPP 的营养限制大小和程度。

水盐是滨海盐沼湿地形成的重要因子,影响着植被分布格局,造成植被 NPP 的空间差异。很多研究表明滨海盐沼湿地植被分布受土壤水分和盐度的双重影响,有各自的生态阈值^[21]。土壤水盐的变化能够改变植被群落的分布格局、植被的形态结构来影响生产力;湿地水盐梯度的变化决定着湿地植被群落的分布格局^[22-23];水位深度的变化能够改变湿地植物的形态结构来影响生产力^[24]。但目前,水盐对植被生产力的影响还缺乏定量的认识,需要进一步的深入研究。

综上所述,对于空间尺度较小的区域,影响滨海盐沼湿地植被 NPP 空间分异的因子主要是土壤因子。这些因子单独或以不同组合形式对滨海盐沼湿地植被 NPP 的影响大小、程度及其组合的限制形式都还不甚清楚。因此,本文以辽河三角洲滨海盐沼湿地为研究对象,采用遥感和地面调查相结合方法,研究土壤因子对盐沼湿地植被 NPP 空间分异的影响。该研究结果将有助于湿地植被的保护和修复,以期为该领域的进一步研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究区介绍

辽河三角洲滨海湿地位于辽宁省西南部辽河平原南端,是我国重要的河口湿地之一,由来自辽河、双台子

河、大凌河、小凌河和大清河等冲积而成,行政区划上包括盘锦市和营口市全部区域,及锦州部分地区。本文研究区如图 1 所示,位于 121 °10′—122 °30′ E, 北纬 40 °30′ —41 °30′ N 之间,面积约 6000 km²。该区域地貌属于冲海积平原,地势平坦,气候为暖温带大陆性半湿润季风气候,四季分明、雨热同期:年平均温度 8.6 ℃、年平均降雨量约为 612 mm、年平均蒸发量为 1670 mm。受海洋、河流和陆地交互、淡咸水交互的影响,研究区发育了以芦苇 (*Phragmites australis*)、翅碱蓬 (*Suaeda pterantha*)、怪柳 (*Tamarix chinensis* Lour.)、獐毛 (*Aeluropus sinensis*)、香蒲 (*Typha orientalis Presl*) 等作为建群种的湿地植物群落,其中芦苇沼泽面积达到 756 km²,是该区域分布最广、面积最大的植物群落^[21],也是亚洲第一大芦苇湿地^[25]。

1.2 数据收集及预处理

1.2.1 遥感数据

本文所用遥感数据包括 2011 年的 MODIS (Moderate – resolution Imaging Spectroradiometer) 数据、2011 年 6 月 19 日和 2009 年 7 月 15 日的 Landsat-5 TM 数据、DEM (Digital Elevation Model) 数据,具体数据选择如表 1 所示。MODIS 数据利用 MRT (MODIS Reprojection Tool) 软件完成重投影、格式转换和重采样等预处理,制成分辨率为 1000 m、投影坐标系为横轴墨卡托投影,椭球体为 WGS84 的 MODIS 数据集;基于 TM 的 4 级数据和 DEM 数据,对于 TM 的 1 级数据进行的预处理工作包括几何校正、辐射定标、大气校正、图像镶嵌和剪切。其中,大气校正是定量遥感研究的关键步骤,研究表明改进的基于图像的暗目标减法能较好地应用于海岸带遥感数据^[26],本研究选用该方法对遥感影像进行大气校正。

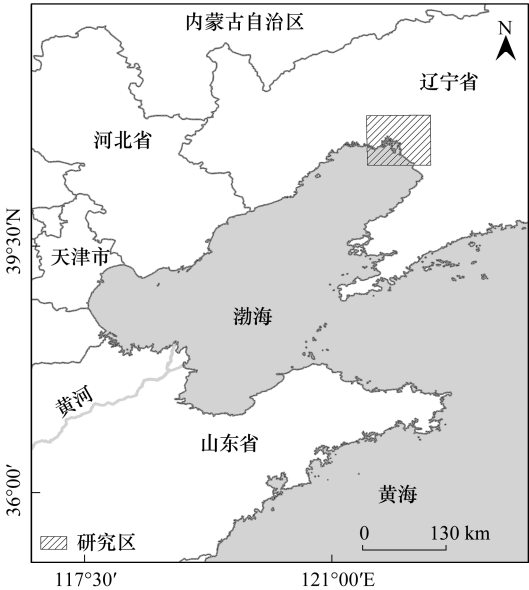


图 1 研究区示意图

Fig.1 Location and extent of research area

表 1 本研究所用遥感数据

Table 1 Remote sensing data used in this study

传感器 Sensor	数据集名称 Dataset	数据名称 Parameter	空间分辨率 Spatial resolution/m	时间分辨率 Temporal resolution	数据等级 Level	数据年份 Year	来源 Source
中分辨率成像	MOD13Q1	植被指数	250	16 天合成	Level3	2011	http://reverb.echo.nasa.gov/reverb/
光谱仪 MODIS	MCD43A3	地表返照率	500	16 天合成	Level3		
	MOD11A1	地表温度	1000	天数据	Level3		
	MOD09GA	反射率	500/1000	天数据	Level2		
	MOD17A3	NPP	1000	月数据	Level4		http://www.utsg.umd.edu/
专题制图仪 TM	—	多光谱影像	30	—	Level1	2011	http://reverb.echo.nasa.gov/reverb/
					Level4	2009	http://ids.ceode.ac.cn/
航天飞机雷达 地形测绘 SRTM	—	DEM	30	—	—	—	http://reverb.echo.nasa.gov/reverb/

,—为无解释单元格;空间分辨率是指遥感数据像元所代表的的地面范围的大小

1.2.2 气象数据

研究区内有 3 个气象站:锦州、大洼和营口,数据来自中国气象科学数据共享服务网(<http://cdc.cma.gov.cn/>)。数据包括日照时数、风速、相对湿度、气温、蒸散发和太阳辐射数据等。太阳总辐射用 Ångström-Prescott 模型来估算,其他气象数据利用高度订正的反距离权重法进行空间插值。

1.2.3 土地利用数据

土地利用数据是基于 2011 年的 Landsat-5 TM 数据,利用目视解译方法提取,共分为 20 类(图 2)。景观类型主要包括天然湿地(浅海水域、浅水沙洲、滩涂、河流、滩地、草甸、苇田)、人工湿地(水田、水库、水池、盐池、养殖水体)、非湿地(旱地、林地、灌丛、城乡居民点、工矿、道路、防护堤和裸地)。

1.2.4 野外调查和实验室分析数据

2011 年 10 月进行了野外调查。由于湿地可进入条件的限制,野外生物量测量样点基本沿道路布设,共设样点 30 个(15 个用于模拟最大光能转化率,另外 15 个用于模型验证)。野外生物量调查采用五点交叉采样法:大样地面积设置为 30 m×30 m,每个样地的四角和中心各设置一个 2m×2 m 小样方,按收获法进行生物量调查。测定样方地上总鲜重包括茎、叶和凋落物,每一样方取 300—500 g 左右的样品,用于测定干物质比率。样品带回实验室利用烘箱在 80 ℃ 下烘至恒重,计算样品的干物质比率,再根据样方鲜重计算样方内地上生物量总干重,利用同一样地 5 个样方的均值代表样地单位面积地上生物量。由于芦苇的根冠比较大,所以本研究采用邵成等^[27]的研究结论和野外采样点根冠比的均值(1.722)计算样地单位面积总生物量。生物量转换为碳含量还需要“碳转换系数”,研究表明木质、草和叶成分的碳转换系数分别为 0.5、0.45 和 0.45^[28-29]。由于芦苇是草本植物,所以设定转换系数为 0.45。

研究区湿地盐度呈明显的水平变化规律,由内陆向滨海地区递增^[30]。在对研究区考查的基础上,结合土地利用图、NPP 空间分布和水盐梯度情况,在芦苇沼泽区域,大致与河口海岸垂直的方向上,从滨海向内陆设置了 52 个土壤采样点(图 3)。利用土壤取样器,钻取 50 cm 深的土壤样品,按 10 cm 间隔取样,利用梅特勒-托利多国际股份有限公司生产的便携式 PH 计和英国 Delta-T 公司生产的 W.E.T 土壤三参数仪现场获得土壤的 PH 值、温度(ST)、含水量(SW)、溶氧量(SO)和电导率(体积电导率 ECb、孔隙电导率 ECp)。

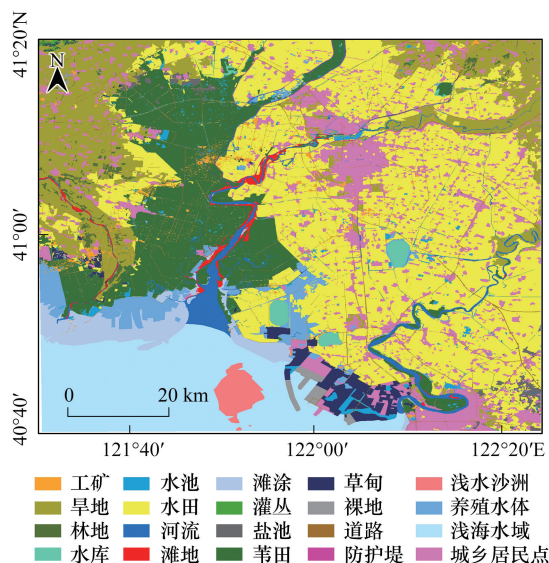


图 2 2011 年土地利用图

Fig.2 Land use map in 2011

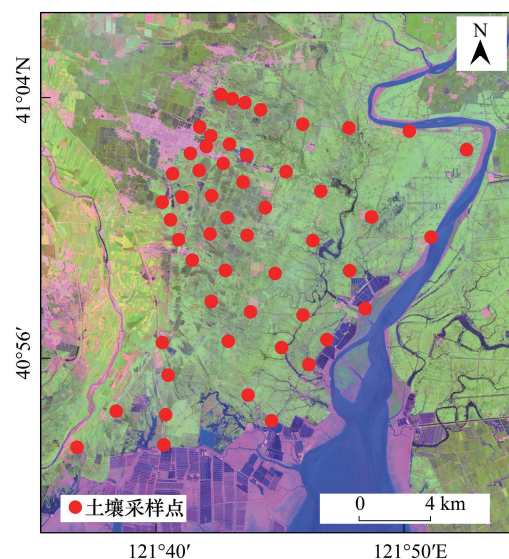


图 3 土壤样点设置

Fig.3 Setting of soil sampling points

土壤样品被放入塑料盒,置于室内风干,用镊子剔除动植物残体和其他杂质(石块等)。然后,利用球磨机将风干土样研细,过 100 目筛子,将样品充分混合用于全碳(TC)、全氮(TN)、碳氮比(CN)、速效磷(AP)和速效钾(AK)等理化性质测定。利用德国 Elementar Vario Max CN 碳氮元素分析仪测定的全碳、全氮、碳氮比;利用美国 Perkin Elmer 公司的 Optima 5300DV 电感耦合等离子体—原子发射光谱仪测定的速效磷和速效钾。

2 研究方法

2.1 生产力估算方法

CASA (Carnegie-Ames-Stanford approach) 模型是 Potter 于 1993 年提出的基于光能利用率的生产力估算模型^[31]。原始的 CASA 模型主要采用遥感数据、气象数据和土壤质地数据进行生产力反演,其表达式如下:

$$NPP = PAR \times FPAR \times \varepsilon \quad (1)$$

$$\varepsilon = Tg_1 \times Tg_2 \times Wg \times \varepsilon_{\max} \quad (2)$$

式中, NPP 为净初级生产力, PAR 为入射的光合有效辐射, FPAR 为植被冠层对光合有效辐射的吸收分量, ε 为实际光能利用率, Tg_1 和 Tg_2 为温度胁迫系数, Wg 为水分胁迫系数, $\varepsilon_{\max}$ 为最大光能利用率。本研究利用 SEBAL (Surface Energy Balance Algorithm for Land) 模型^[32] 和 FAO56-PM 公式代替土壤水分子模型和 Thornthwaite 方法计算土壤水分胁迫系数。

2.2 因子敏感性分析方法

偏最小二乘方法是 1983 年由 S. Wold 和 C. Albano 等人提出的一种具有广泛适用性的多元统计分析方法^[33]。在偏最小二乘分析中变量投影重要性 (variable importance in projection, VIP) 指标可以说明变量 X 在解释 Y 时作用的重要性, 公式如下:

$$VIP_j = \sqrt{\frac{P}{Rd(Y; t_1, \dots, t_m)} \sum_{h=1}^m [Rd(Y; t_h) w_{hj}^2]} \quad (3)$$

式中, VIP_j 是变量 x_j 对解释 Y 的重要性; w_{hj} 是轴 w_h 的第 j 个分量, 被用于测量 x_j 对构造 t_h 成分的边际贡献。基本思想是 x_j 对 Y 的解释是通过 t_h 来传递的, 如果 t_h 对 Y 的解释能力很强, 而 x_j 在构造 t_h 时又起到了重要的作用, 则 x_j 对 Y 的解释能力就被视为很大。

2.3 影响因素分析方法

(1) 本文拟通过把 NPP 和土壤因子的空间分布进行差异化分组, 分析土壤因子对 NPP 空间分异的影响。因此, 需要先对样点数据进行空间化处理。经过试验发现 BP 神经网络隐含层和输出层分别设为 tansig、logsig 和 purelin, 隐含层节点数设为 3—30, 输入数据包括植被指数、距河流的距离、距海水的距离和高程数据, 对土壤理化性质进行空间化结果较好。

(2) 为了分析土壤因子对 NPP 空间分异的影响, 根据灰度直方图, 将 NPP 数据和土壤因子空间化数据分成 10 个组; 基于分组数据, 将土壤全氮、速效磷和速效钾的第一类 (含量最低) 赋予 1, 其他类赋予 2, 将赋值后的图层进行叠加处理, 各分组如表 2 所示。营养限制的存在和大小不仅和气候、土壤发育或肥力有关, 还与其他一个或多个营养限制有关, 且 NPP 的多营养限制形式称为联合限制, 包括协同限制、可加性限制和次可加性限制^[18]。协同限制——多营养限制大于单营养限制之和;

可加性限制——多营养限制等于单营养限制之和; 次可加性限制——多营养限制小于单营养限制之和。

(3) 利用处理响应比的自然对数计算各氮、磷、钾处理影响的大小, 公式如下^[18]:

$$LRR = \ln(NPP_{\text{处理组}} / NPP_{\text{对照组}}) \quad (4)$$

3 结果分析

3.1 NPP 反演结果分析

由图 4 可知, 估计值和实测值的相关性较好, 相关系数为 0.89, 拟合优度 R^2 为 0.78 ($P < 0.01$)。这说明

表 2 分组结果

Table 2 The grouped result

组类别 Tpye	类别属性 Table
对照组 Control group	全氮 = 速效磷 = 速效钾 = 1
处理组 Treatment group	氮处理组 全氮 = 2, 速效磷 = 速效钾 = 1
	磷处理组 全氮 = 速效钾 = 1, 速效磷 = 2
	钾处理组 全氮 = 速效磷 = 1, 速效钾 = 2
	氮磷处理组 全氮 = 速效磷 = 2, 速效钾 = 1
	氮钾处理组 全氮 = 速效钾 = 2, 速效磷 = 1
	磷钾处理组 全氮 = 1, 速效磷 = 速效钾 = 2
	氮磷钾处理组 全氮 = 速效磷 = 速效钾 = 2

CASA 模型能被用于本研究区的 NPP 反演。

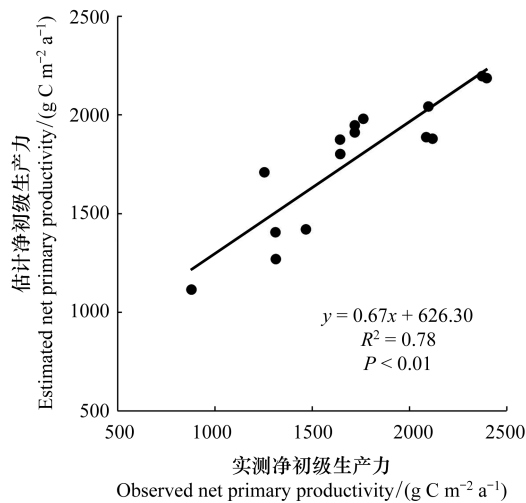


图 4 实测 NPP 与模型估计 NPP 的比较
Fig.4 Comparison of the estimated and observed NPP

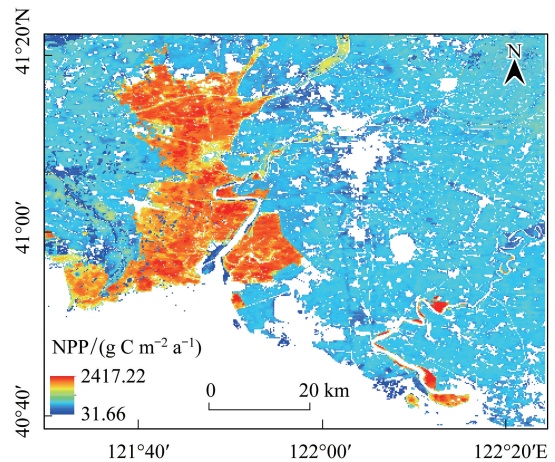


图 5 2011 年 NPP 空间分布图
Fig.5 Spatial variation of net primary productivity

图 5 是 2011 年研究区 NPP 的空间分布图。由图 2 和图 5 可知,研究区 NPP 的取值范围为 31.66—2417.22 gCm⁻²a⁻¹,且变异系数为 43.71%,空间分异明显;NPP 空间分布大致呈现出以湿地核心区芦苇沼泽为中心向外围降低的环形空间分布格局,且区域 NPP 和植被分布格局具有较好的一致性。生产力最高的是中部的芦苇沼泽,然后是外围的水田和旱地,最后是林地和草甸。不同植被景观交界处 NPP 呈阶梯式急剧下降,空白区为非植被景观点缀其中。这说明区域尺度上植被类型分布整体上决定了区域 NPP 的空间分异,但同种植被类型内部也具有较为明显的区域分异特征,如芦苇沼泽、水田和旱地的 NPP 变异系数分别为 24.06%、15.08%和 18.65%。因此,本文就以芦苇沼泽为例,研究土壤因子对芦苇沼泽 NPP 空间分异的影响。

3.2 NPP 空间分异的影响因素

3.2.1 因子敏感性分析

以芦苇沼泽为例,将 NPP 作为自变量,土壤因子(TC、TN、AP、AK、CN、PH、SO、ST、SW、ECb、ECp)和 DEM 数据作为因变量构建偏最小二乘回归模型,获得变量投影重要性数值(表 3)。由表 3 可知,土壤因子和地形因子对芦苇沼泽 NPP 的敏感性从大到小排序为:AK>TC>TN>AP>ST>DEM>SW>CN>ECb>SO>PH>ECp。由表 4 可知,各因子间存在很强的相关性。为简化分析过程和阐述的简洁性,依据敏感性分析结果和各因子之间的相关性,本文选择 ECb、SW、TN、AP 和 AK 等 5 个敏感性因子,分析各因子及其组合对湿地生态系统生产力的影响。

表 3 变量投影重要性(芦苇沼泽)

Table 3 Variable importance in projection (*Phragmites australis*)

因子 Factor	变量投影重要性 variable importance in projection	因子 Factor	变量投影重要性 variable importance in projection
速效钾 (AK) Available potassium	1.68	速效磷 (AP) Available phosphorus	1.23
全碳 (TC) Total carbon	1.57	土壤温度 (ST) Soil temperature	1.19
全氮 (TN) Total nitrogen	1.50	高程 (DEM) Elevation	0.96
土壤含水量 (SW) Soil moisture	0.75	土壤溶氧量 (SO) Dissolved oxygen in soil	0.11
碳氮比 (CN) C/N ratio	0.19	土壤酸碱度 (PH) Potential of hydrogen	0.08
体积电导率 (ECb) Bulk conductivity	0.12	孔隙电导率 (ECp) Conductivity of pore	0.02

表 4 各因子间的相关系数

Table 4 The correlations between various factors

因子 Factor	环境因子 Environment variables										
	ST	SW	PH	SO	ECb	ECP	TN	TC	CN	AK	AP
环境因子 Environment variables	SW	-0.25									
	PH	0.32 *	-0.10								
	SO	0.42 **	-0.21	0.39 **							
	ECb	-0.02	-0.38 **	-0.15	-0.01						
	ECP	0.02	-0.61 **	-0.10	-0.03	0.68 **					
	TN	-0.46 **	0.22	-0.27	-0.15	-0.12	-0.32 *				
	TC	-0.44 **	0.29 *	-0.33 *	-0.26	-0.04	-0.30 *	0.85 **			
	CN	0.03	0.05	-0.11	-0.16	0.21	0.19	-0.40 **	0.09		
	AK	-0.31 *	0.33 *	-0.10	-0.25	0.27	-0.09	0.54 **	0.61 **	0.05	
	AP	-0.01	-0.00	0.17	-0.01	-0.09	-0.14	0.29 *	0.20	-0.25	0.46 **
	DEM	0.41 **	-0.27	0.11	0.56 **	-0.25	-0.09	-0.19	-0.30 **	-0.17	-0.55 **
											-0.10

速效钾 (AK)、全碳 (TC)、全氮 (TN)、土壤含水量 (SW)、碳氮比 (CN)、体积电导率 (ECb)、速效磷 (AP)、土壤温度 (ST)、高程 (DEM)、土壤溶氧量 (SO)、土壤酸碱度 (PH) 和孔隙电导率 (ECP); ** . Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed); * . Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed).

3.2.2 营养因子对生产力的影响

由图 6 可知,N 处理组、P 处理组和 K 处理组的平均 NPP 分别比对照组大 7.25% (LRR = 0.07)、4.71% (LRR = 0.05) 和 1.22% (LRR = 0.01); NP 处理组、NK 处理组和 PK 处理组的平均 NPP 分别比对照组大 13.64% (LRR = 0.13)、13.43% (LRR = 0.13) 和 6.63% (LRR = 0.06); NPK 处理组的平均 NPP 比对照组大 15.96% (LRR = 0.15)。单个营养限制随着其他单个营养限制的增加而增加,营养限制随着第三个营养限制的增加而增加。这说明 N、P 和 K 对芦苇 NPP 的限制形式是协同限制。滨海盐沼湿地相对于其他生态系统而言,水盐的重要性更强且两者具有较强的相关性(表 4),所以在研究 NPP 营养限制时需要考虑盐分的作用。如图 7 所示,芦苇 NPP 的 N、P 和 K 限制随着土壤电导率的增加呈抛物线形式——先增加后较少,但在电导率影响下,各营养限制的敏感性、最大值及其位置存在差异。从抛物线的开口大小可以表明芦苇 NPP 在电导率变化条件下对各营养限制的敏感性,开口越小(0.041>0.011>0.008)说明营养限制越敏感。由此可知,K 营养限制的敏感性最大,N 营养限制最小,P 营养限制居中。从抛物线顶点的横坐标位置说明营养限制最大时的位置,N、P 和 K 营养限制达到最大值时的电导率值分别为 4.50、4.36、7.98 ms/cm,可知 K 限制耐盐性更强,其次是 N 和 P 限制。从抛物线顶点的纵坐标位置说明营养限制的程度,N、P 和 K 营养限制的最大值分别为 0.15、0.03、0.34,可知营养限制程度的大小排序依次为 K、N 和 P。

3.2.3 土壤水盐对生产力的影响

土壤水盐对芦苇生长的影响也基本符合抛物线模式(图 8),芦苇 NPP 随着电导率或土壤含水量的增加呈先增加后减少的模式。从图 8 可以看出,研究区芦苇 NPP 对土壤含水量的敏感性小于土壤电导率(9.78>0.26),且土壤电导率对芦苇 NPP 的影响程度也大于土壤含水量(最大值 1508.52>1493.18 gCm⁻²a⁻¹);最适的土壤含水量和土壤电导率分别为 49.46% 和 3.96 ms/cm。滨海盐沼湿地土壤水盐呈极显著负相关,相关系数

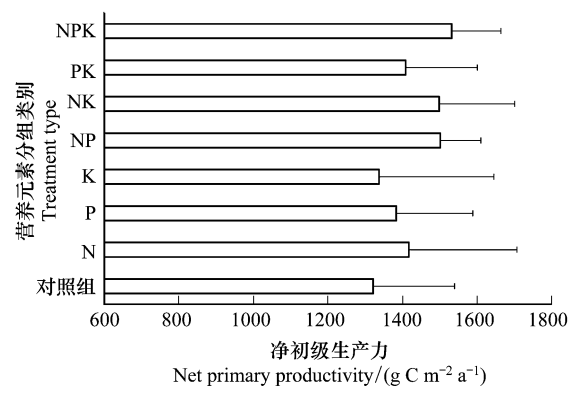


图 6 各分组平均净初级生产力

Fig.6 The mean net primary productivity with total nitrogen (N), available phosphorus (P), and available Potassium (K) additions

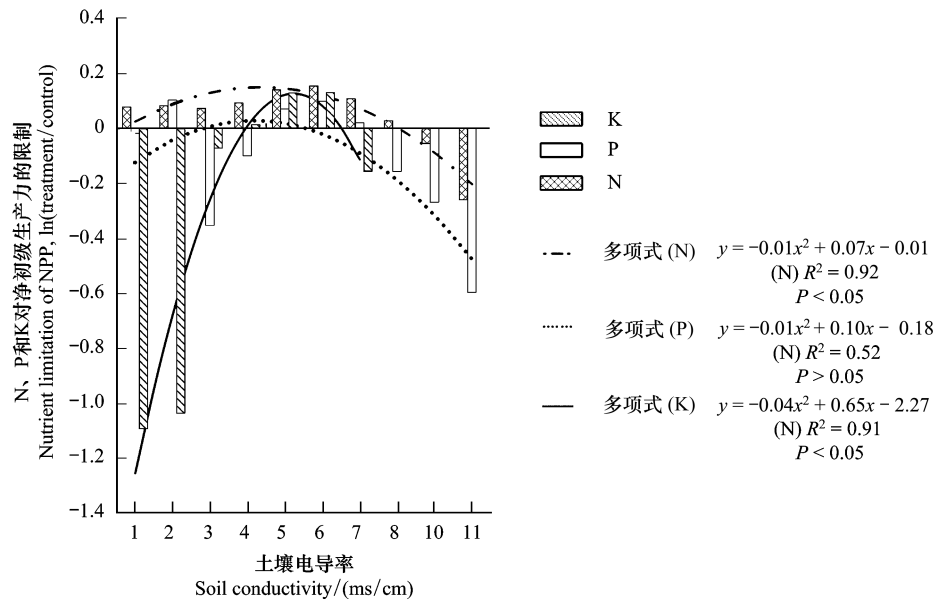


图 7 电导率对 N、P 和 K 限制的影响

Fig.7 The effect of conductivity on N, P and K limitation

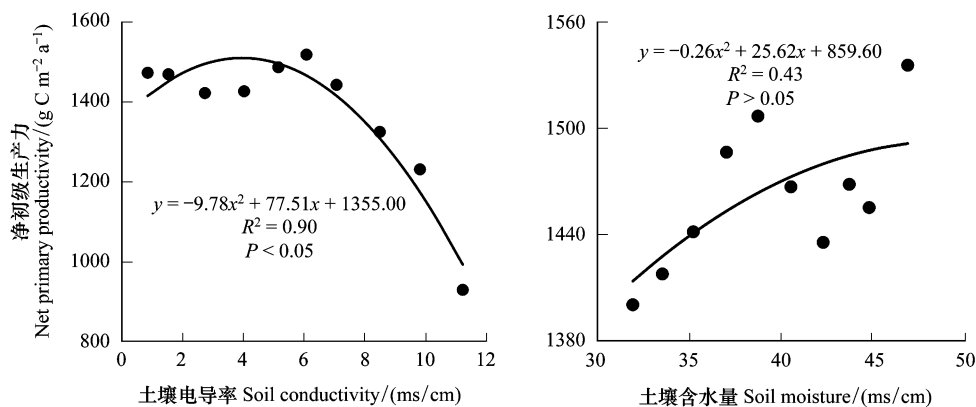


图 8 电导率和土壤含水量与芦苇净初级生产力的关系

Fig.8 The correlation between conductivity, soil moisture and net primary productivity of *Phragmites australis*

达到-0.38(表4)。不同土壤含水量条件下,土壤电导率对芦苇 NPP 的影响也呈近似抛物线模式(图9)。土壤含水量越高,芦苇生长对土壤电导率的敏感性越低;土壤含水量 34.20%、38.25%和 43.40%对应的抛物线二次方系数的绝对值分别为 16.35、11.90 和 6.70,而二次方系数绝对值越大抛物线开口越小,即是相同电导率变化情况下 NPP 的变化越大。土壤含水量 34.20%、38.25%和 43.40%对应的最适土壤电导率大小分别为 4.28、5.05、2.14 ms/cm,可知并不是土壤含水量越高,最适电导率越大。3 种土壤含水量对应最适电导率条件下芦苇 NPP 的最大值分别为 1523.69、1494.53、1480.79 g C m⁻² a⁻¹。

4 讨论与结论

4.1 讨论

4.1.1 盐沼植被的营养限制

研究表明 N、P、K 的单独添加能增加芦苇 NPP(图6),且 NP、NK、PK 和 NPK 对 NPP 都存在交互效应。

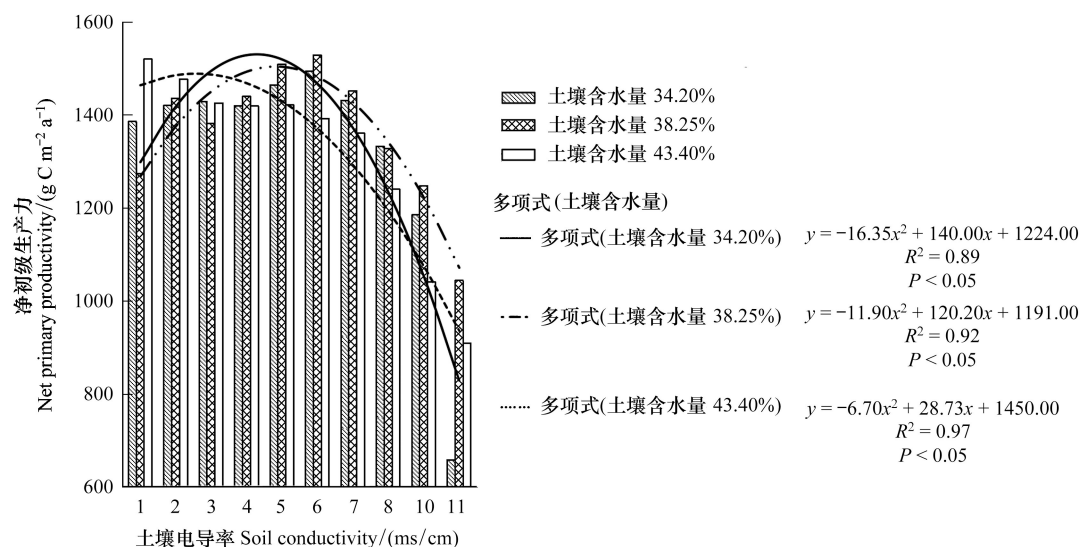


图 9 不同土壤含水量情况下,电导率对芦苇沼泽净初级生产力的关系

Fig.9 The correlation between conductivity and net primary productivity of *Phragmites australis* under different soil moisture

单个营养限制随着其他单个营养限制的增加而增加,营养限制随着第三个营养限制的增加而增加,表明这 3 种营养元素对区域芦苇 NPP 具有协同限制效应。Fay 等对横跨五大洲的 42 个草地监测站点进行养分添加实验,也表明有 31 个站点存在营养限制,29 个站点存在 N、P、K 配对组合的协同限制^[18]。N、P、K 对 NPP 的平均影响分别是 7.25%、4.71%和 1.22%,说明 N 和 P 是芦苇 NPP 的主要限制因子,K 是次要限制因子。学者很早就开始了盐沼植被营养限制的研究^[34-35],许多研究得出了盐沼植被生产力受 N 和 P 及 NP 协同限制的影响^[35-38]。本研究也佐证了这一点:对芦苇沼泽而言,除 N 和 P 外,K 也是一种限制元素。K 限制也被发现存在于泥炭地^[39]、沼泽^[40]、草地^[18]和热带雨林^[41]。不管怎样,K 限制在一定程度上被忽视了,应在以后的研究中获得更多的关注。

前人研究也表明芦苇对 K 的需求量最大,其次为 N 和 P,土壤 N、P、K 比例约为 13.8:1:8.3 时,有利于芦苇生长发育;芦苇 NPP 较高时,N、P、K 被芦苇植株吸收的比例约为 4.6:1:5.3^[42]。本研究野外采样点 N、P、K 的平均比例约为 11.1:1:51.7,芦苇 NPP 受到 K 过高的限制。这也表明芦苇的高产不但对营养元素含量有要求,也会受到营养配比的限制^[43]。另外,土壤水盐对植物的营养限制也起一定的作用。本研究也佐证了这一结论,同时也进一步得出了 N、P、K 的限制随土壤电导率的增加可能呈抛物线形式(图 7)。因此,当研究盐沼植被的营养限制时,需要考虑土壤水盐影响下的多要素限制。

4.1.2 土壤水盐对盐沼植被 NPP 的影响

土壤水盐是滨海盐沼湿地形成的重要因子,也是影响盐沼植被分布格局和生长的重要环境因素。本研究表明芦苇 NPP 随电导率的增加呈先增加后减少的趋势,基本符合抛物线模式(图 8)。这与邱天等进行的芦苇水培实验所得研究结论一致^[44]。肖燕等的研究也表明随着盐度的升高芦苇植株高度和分蘖数下降,高盐抑制了芦苇的生长,而淡水和中盐度条件下芦苇生长较好^[45]。Rabie 等的研究也表明当土壤盐度小于等于 0.3%时,植被的干物质量随着土壤盐度的增加而增加;当土壤盐度介于 0.3%与 0.9%时,植被的干物质量随着土壤盐度的增加而减少,即干物质量随土壤盐度增加呈先增加后减少趋势^[46]。这可能是由于植被都有各自的耐盐阈值^[47],适当盐分含量对植被的生长具有促进作用,这也从侧面佐证了本文的研究结论。

土壤含水量对芦苇 NPP 的影响也呈近似抛物线模式(图 8)。这可能的原因是:土壤含水量低一方面会产生气孔限制或降低芦苇光系统 II(PSII)活性,进而降低芦苇叶片光合速率,抑制芦苇生长^[48];另一方面会使芦苇新叶减少,落叶增加、叶片平均大小变小,CO₂同化作用和气孔导度降低,从而导致叶面积和叶生物量

减少,最终影响芦苇 NPP^[49];随着土壤含水量的增加,芦苇的净光合速率、蒸腾速率、叶片瞬时光能利用效率逐渐增加,最终使芦苇 NPP 增加^[50]。同时,土壤水分也是影响植被营养元素吸收的重要因子^[46]。这说明,在研究盐沼植被生长的限制因子时,也需考虑土壤水盐环境的影响。

综上所述,研究区芦苇 NPP 受土壤水盐和养分的共同影响,不单单是传统意义上理解的土壤水分含量越高、盐分越低、养分越充足,芦苇生长就越好,而可能需要影响芦苇生长的各个土壤因子达到一种组合最优,才能更好的促进芦苇生长。

4.2 主要结论

本文以遥感数据、气象数据和野外采样数据为基础,通过模型模拟和统计分析,探究滨海盐沼湿地土壤因子对植被 NPP 的影响,主要得到以下主要结论:

(1)研究区 NPP 空间分异明显,变异系数为 43.71%,植被类型分布整体上决定了区域 NPP 的空间分异,同时,同种植被类型内部也具有较为明显的区域分异特征。

(2)土壤理化因子和地形因子对芦苇 NPP 影响的敏感性从大到小排序为:AK>TC>TN>AP>ST>DEM>SW>CN>ECb>SO>PH>ECp。

(3)N、P 和 K 对芦苇 NPP 的限制形式是协同限制,且该限制随土壤电导率的增加呈抛物线形式——先增加后较少;在电导率影响下,各限制的敏感性存在差异:K 营养限制的敏感性最大,N 营养限制最小,P 营养限制居中;营养限制程度从大到小排序依次为 K、N 和 P。

(4)土壤水盐对芦苇 NPP 的影响也基本符合抛物线模式:芦苇 NPP 随电导率或土壤含水量的增加呈先增加后减少的趋势。同时,芦苇 NPP 对土壤电导率的敏感性和土壤电导率对芦苇 NPP 的影响程度都大于土壤含水量,且土壤含水量越高,芦苇 NPP 对土壤电导率的敏感性越低。

(5)只有各土壤因子达到组合最优时,芦苇 NPP 才最大。

致谢:感谢国家科技基础条件平台-国家地球系统科学数据中心(<http://www.geodata.cn>)和中国气象数据网(<http://data.cma.cn>)提供数据支撑。

参考文献(References):

- [1] Collier C J, Ow Y X, Langlois L, Uthicke S, Johansson C L, O'Brien K R, Hrebien V, Adams M P. Optimum temperatures for net primary productivity of three tropical seagrass species. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1446.
- [2] Deegan L A, Johnson D S, Warren R S, Peterson B J, Fleeger J W, Fagherazzi S, Wollheim W M. Coastal eutrophication as a driver of salt marsh loss. *Nature*, 2012, 490(7420): 388-392.
- [3] Motew M M, Kucharik C J. Climate-induced changes in biome distribution, NPP, and hydrology in the Upper Midwest U.S.: a case study for potential vegetation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2013, 118(1): 248-264.
- [4] Potter C. Microclimate influences on vegetation water availability and net primary production in coastal ecosystems of Central California. *Landscape Ecology*, 2014, 29(4): 677-687.
- [5] de Deyn G B, Raaijmakers C E, van der Putten W H. Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *Journal of Ecology*, 2004, 92(5): 824-834.
- [6] Li X, Xiao J F, He B B. Higher absorbed solar radiation partly offset the negative effects of water stress on the photosynthesis of Amazon forests during the 2015 drought. *Environmental Research Letters*, 2018, 13(4): 044005.
- [7] 阿里穆斯, 于贵瑞. 植物光合作用模型参数的温度依存性研究进展. *应用生态学报*, 2013, 24(12): 3588-3594.
- [8] Liu Q, Fu Y H, Zeng Z Z, Huang M T, Li X R, Piao S L. Temperature, precipitation, and insolation effects on autumn vegetation phenology in temperate China. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 644-655.
- [9] 王连喜, 陈怀亮, 李琪, 余卫东. 植物物候与气候研究进展. *生态学报*, 2010, 20(2): 447-454.
- [10] 同小娟, 陶波, 曹明奎. 陆地生态系统土壤呼吸、氮矿化对气候变暖的响应. *地理科学进展*, 2005, 24(4): 84-96.
- [11] Chapin III F S, Matson P A, Vitousek P M. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer, 2011.
- [12] Harpole W S, Ngai J T, Cleland E E, Seabloom E W, Borer E T, Bracken M E S, Elser J J, Gruner D S, Hillebrand H, Shurin J B, Smith J E.

- Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 852-862.
- [13] Alvarez-Clare S, Mack M C, Brooks M. A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest. *Ecology*, 2013, 94(7): 1540-1551.
- [14] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [15] Thomas R Q, Brookshire E N J, Gerber S. Nitrogen limitation on land: how can it occur in Earth system models? *Global Change Biology*, 2015, 21(5): 1777-1793.
- [16] Hedwall P O, Bergh J, Brunet J. Phosphorus and nitrogen co-limitation of forest ground vegetation under elevated anthropogenic nitrogen deposition. *Oecologia*, 2017, 185(2): 317-326.
- [17] Ford H, Roberts A, Jones L. Nitrogen and phosphorus co-limitation and grazing moderate nitrogen impacts on plant growth and nutrient cycling in sand dune grassland. *Science of the Total Environment*, 2016, 542(JAN.15PT.A): 203-209.
- [18] Fay P A, Prober S M, Harpole W S, Knops J M H, Bakker J D, Borer E T, Lind E M, MacDougall A S, Seabloom E W, Wragg P D, Adler P B, Blumenthal D M, Buckley Y M, Chu C J, Cleland E E, Collins S L, Davies K F, Du G Z, Feng X H, Firn J, Gruner D S, Hagenah N, Hautier Y, Heckman R W, Jin V L, Kirkman K P, Klein J, Ladwig L M, Li Q, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Morgan J W, Risch A C, Schütz M, Stevens C J, Wedin D A, Yang L H. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 2015, 1(7): 15080.
- [19] Leishman M R, Thomson V P. Experimental evidence for the effects of additional water, nutrients and physical disturbance on invasive plants in low fertility Hawkesbury Sandstone soils, Sydney, Australia. *Journal of Ecology*, 2005, 93(1): 38-49.
- [20] Fisher J B, Badgley G, Blyth E. Global nutrient limitation in terrestrial vegetation. *Global Biogeochemical Cycles*, 2012, 26(3): GB3007.
- [21] 董厚德, 全奎国, 邵成, 陈中林. 辽河口湿地自然保护区植物群落生态的研究. *应用生态学报*, 1995, 6(2): 190-195.
- [22] Cui L L, Li G S, Liao H J, Ouyang N L, Zhang Y. Integrated approach based on a regional habitat succession model to assess wetland landscape ecological degradation. *Wetlands*, 2015, 35(2): 281-289.
- [23] Cui L L, Li G S, Ouyang N L, Mu F Y, Zhang T Y, Huang X Y. Analyzing coastal wetland degradation and its key restoration technologies in the coastal area of Jiangsu, China. *Wetlands*, 2018, 38(3): 525-537.
- [24] Todd M J, Muneeppeerakul R, Pumo D, Azaele S, Miralles-Wilhelm F, Rinaldo A, Rodriguez-Iturbe I. Hydrological drivers of wetland vegetation community distribution within Everglades National Park, Florida. *Advances in Water Resources*, 2010, 33(10): 1279-1289.
- [25] 王西琴, 李力. 辽河三角洲湿地退化及其保护对策. *生态环境*, 2006, 15(3): 650-653.
- [26] Cui L L, Li G S, Ren H R, He L, Liao H J, Ouyang N L, Zhang Y. Assessment of atmospheric correction methods for historical Landsat TM images in the coastal zone: a case study in Jiangsu, China. *European Journal of Remote Sensing*, 2014, 47(1): 701-716.
- [27] 邵成, 陈中林, 董厚德. 辽河口湿地芦苇的生长及生物量研究. *辽宁大学学报: 自然科学版*, 1995, 22(1): 89-94.
- [28] Raich J W, Rastetter E B, Melillo J M, Kicklighter D W, Steudler P A, Peterson B J, Grace A L, Moore III B, Vorosmarty C J. Potential net primary productivity in South America: application of a Global Model. *Ecological Applications*, 1991, 1(4): 399-429.
- [29] Scurlock J M O, Cramer W, Olson R J, Parton W J, Prince S D. Terrestrial NPP: toward a consistent data set for global model evaluation. *Ecological Applications*, 1999, 9(3): 913-919.
- [30] 辽宁省地质局第二水文地质大队. 辽宁省下辽河平原区域水文地质普查报告(1:20 万). 大连: 辽宁省地质局第二水文地质大队, 1979.
- [31] Potter C S, Randerson J T, Field C B, Matson P A, Vitousek P M, Mooney H A, Klooster S A. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, 7(4): 811-841.
- [32] Bastiaanssen W G M, Pelgrum H, Wang J, Ma Y, Moreno J F, Roerink G J, van der Wal T. A remote sensing surface energy balance algorithm for land (SEBAL).: Part 2: validation. *Journal of Hydrology*, 1998, 212(1/4): 213-229.
- [33] 王惠文. 偏最小二乘回归方法及其应用. 北京: 国防工业出版社, 1999.
- [34] Valiela I, Teal J M. Nutrient limitation in salt marsh vegetation//Reimold R J, Queen W H, eds. *Ecology of Halophytes*. New York: Academic Press, 1974.
- [35] Cargill S M, Jefferies R L. Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic Salt Marsh. *Journal of Applied Ecology*, 1984, 21(2): 657-668.
- [36] Hargreaves S K, Horrigan E J, Jefferies R L. Seasonal partitioning of resource use and constraints on the growth of soil microbes and a forage grass in a grazed Arctic salt-marsh. *Plant and Soil*, 2009, 322(1/2): 279-291.
- [37] van Wijnen H J, Bakker J P. Nitrogen and phosphorus limitation in a coastal barrier salt marsh: The implications for vegetation succession. *Journal of Ecology*, 1999, 87(2): 265-272.
- [38] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global

- analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10 (12): 1135-1142.
- [39] Wang M, Larmola T, Murphy M T, Moore T R, Bubier J L. Stoichiometric response of shrubs and mosses to long-term nutrient (N, P and K) addition in an ombrotrophic peatland. *Plant and Soil*, 2016, 400(1/2): 403-416.
- [40] Venterink H O, Kardel I, Kotowski W, Peeters W, Wassen M J. Long-term effects of drainage and hay-removal on nutrient dynamics and limitation in the Biebrza mires, Poland. *Biogeochemistry*, 2009, 93(3): 235-252.
- [41] Santiago L S, Wright S J, Harms K E, Yavitt J B, Korine C, Garcia M N, Turner B L. Tropical tree seedling growth responses to nitrogen, phosphorus and potassium addition. *Journal of Ecology*, 2012, 100(2): 309-316.
- [42] 崔林林. 中国典型滨海湿地系统退化机理与修复[D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [43] Dijkstra F A, Cheng W X. Increased soil moisture content increases plant N uptake and the abundance of ^{15}N in plant biomass. *Plant and Soil*, 2008, 302(1/2): 263-271.
- [44] 邱天, 鞠森, 徐嘉吟, 杨允菲. 芦苇生长与物质生产对盐碱胁迫的可塑性响应. *东北师大学报: 自然科学版*, 2013, 45(1): 108-112.
- [45] 肖燕, 汤俊兵, 安树青. 芦苇、互花米草的生长和繁殖对盐分胁迫的响应. *生态学杂志*, 2011, 30(2): 267-272.
- [46] Rabie R K, Matter M K, Khamis A E M A, Mostafa M M. Effect of salinity and moisture content of soil on growth, nutrient uptake and yield of wheat plant. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1985, 31(4): 537-545.
- [47] 廖岩, 彭友贵, 陈桂珠. 植物耐盐性机理研究进展. *生态学报*, 2007, 27(5): 2077-2089.
- [48] 邓春暖, 章光新, 潘响亮. 干旱胁迫对莫莫格湿地芦苇叶片光合生理生态的影响机理研究. *湿地科学*, 2012, 10(2): 136-141.
- [49] Pagter M, Bragato C, Brix H. Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany*, 2005, 81(4): 285-299.
- [50] 谢涛, 杨志峰. 水分胁迫对黄河三角洲河口湿地芦苇光合参数的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(3): 562-568.