

不同生长阶段毛苔草 (*Carex lasiocarpa*) 克隆繁殖对水文情势的响应

王 丽^{1,2}, 宋长春^{1,*}, 胡金明³, 廖玉静^{1,2}

(1. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039;

3. 云南大学亚洲国际河流中心, 昆明 650091)

摘要:毛苔草为三江平原沼泽湿地分布区典型沼生植物。通过幼苗移植水位控制试验, 研究不同生长期毛苔草克隆繁殖对水文情势的响应。结果表明, 干湿交替条件下, 毛苔草分蘖能力最强; 苗期处理对后期分蘖有显著影响, 后期水分增多明显促进分蘖, 但不同经历的毛苔草分蘖对水分条件改变的响应速度不同。-5cm 水位条件下, 毛苔草根茎长度最大, 而持续淹水 15cm 条件下, 毛苔草根茎后期伸展最快。稳定水文条件的改变, 抑制根茎生长, 从波动水文情势转到稳定的水文环境中, 根茎生长得到促进。-5cm 水位条件下, 毛苔草根茎生物量占总生物量的比重最大; 而且水文情势改变后, 无论苗期还是生长季末期, 仍以经历 -5cm 水位处理的毛苔草根茎生物量比重较大。淹没对毛苔草的克隆繁殖具有明显的抑制作用。为实现湿地植被重建的目标, 应综合考虑植物在不同环境中繁殖策略的差别, 以及不同阶段水文需求的差别。

关键词:水文情势; 根茎繁殖; 毛苔草; 沼泽湿地; 三江平原

文章编号: 1000-0933 (2009) 05-2231-08 中图分类号: Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

Responses of *Carex lasiocarpa* clonal reproduction to water regimes at different growth stages

WANG Li^{1,2}, SONG Chang-Chun^{1,*}, HU Jin-Ming³, LIAO Yu-Jing^{1,2}

¹ Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, CAS, Changchun 130012, China

² Graduate School, CAS, Beijing 100039, China

³ Asian International River Centre of Yunnan University, Kunming 650091, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2231 ~ 2238.

Abstract: Responses of *C. lasiocarpa* clonal reproduction to water regimes, at different growth stages, was studied by seeding culture under controlled water regimes. Results showed that tillering ability of *C. lasiocarpa*, increased by sufficient water at later stage, was highest under alternate drying-wetting treatment, and influences of seeding stage water conditions on the ability embodied greatly in the later season. And *C. lasiocarpa* undergoing different water regimes had varied sensitivities to water level conversion. Rhizome was longest at -5cm water level, however, it stretched fastest under 15cm water level in the later season. Changes of stable water regimes inhibited rhizome growth, and changes from fluctuating regime to stable ones promoted its growth. Rhizomatic biomass percent was highest under -5cm water level, and after the change of the water regimes through the growing season, *C. lasiocarpa* undergoing -5cm water level treatment at beginning or the later growing season, had higher biomass percent. Submergence significantly inhibited the clonal reproduction of *C. lasiocarpa*. To reconstruct the vegetation in wetlands, plants reproduction strategies in varied environments and water requirements at each growing stage must be considered.

基金项目:国家重点基础研究发展计划资助项目(2009CB421103); 中国科学院“东北振兴”资助项目(DBZX-2-024)

收稿日期: 2008-01-10; 修订日期: 2008-05-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: songcc@mail.neigae.ac.cn

Key Words: water regime; rhizome reproduction; *Carex lasiocarpa*; marsh wetland; Sanjiang Plain

湿地水文过程决定其它过程的运行^[1]。水文条件的改变是湿地生态系统功能减退的主要原因。在湿地恢复过程中,水文条件的恢复也是湿地恢复的关键问题^[2]。湿地植被是湿地生态系统健康状况最直接的指示,是反映湿地水文情势改变的最敏感指标^[3]。湿地植被对水文情势的响应机理研究,一直是湿地研究的焦点之一。

以往关于湿地植物对水文情势的响应研究,多集中于洪水效应研究,发现湿地植物通过发展通气组织、叶片变薄、茎拉伸等措施适应湿地多水环境^[4,5]。而目前湿生植物对干旱的响应研究逐渐增加,其原因不仅在于湿地退化多起因于水位下降^[6],同时还在于重建阶段多需浅水或无淹水环境^[7,8]。此外,由于湿地植被重建阶段的水文需求限制植物成株阶段的分布^[9,10],近几年植被重建阶段的水文需求研究逐渐受到重视。而在自然管理中,包含重建阶段植物的水文需求也将更有利于管理目标的实现^[11]。

已有关于湿地植被重建阶段的研究,多为植物种子生产、萌发及幼苗生长的研究^[12,13],而湿地植物适应多水环境,主要以根茎、匍匐茎等构件的克隆繁殖方式实现种群增长及扩展^[16]。因此,为退化湿地的重建、管理工作服务,进行湿地植物克隆繁殖的水文需求研究具有重要意义。

毛茛草(*Carex lasiocarpa*)为莎草科苔草属植物,是三江平原沼泽湿地典型沼生植物,通过对沼生环境的长期适应,每年6月下旬种子生产基本完成,在自然环境中主要以根茎克隆繁殖为主^[14~16]。根茎是其主要的繁殖器官。何池全等^[17]曾对毛茛草各生态过程进行过初步研究。本研究以毛茛草为对象,研究不同水文情势下毛茛草的克隆繁殖能力,并比较不同生长阶段水文情势的影响,增加对毛茛草繁殖策略的了解,为毛茛草沼泽重建阶段的管理以及其它沼生植被的恢复提供理论依据。

1 试验材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

取三江平原沼泽湿地典型湿地土壤(有机质含量为23.21g/kg,速效氮为36.17mg/kg,速效磷为27.32mg/kg),充分混匀,装入内径30cm,高28cm的试验桶内,土层厚度约为20cm;采集形态较为一致的毛茛草幼苗(株高为 (32.28 ± 3.92) cm,地下部分清除不定根,保留根茎长度为 (2.87 ± 0.74) cm),移植到试验土壤中,每桶12株(野外调查 (513 ± 25) 株/m²,每桶应平均35株,考虑移植后根茎繁殖,所以定为每桶12株),维持与野外相似的水分条件,使其成活。试验针对毛茛草自然分布特征,设4个水分处理:(1)干旱处理(Drought, D),水位面位于土壤表面以下5cm处;(2)干湿交替处理(Interactive, I),水位在土壤表面以下5cm和以上5cm之间以10d为周期进行波动;(3)持续淹水处理(Control, C),水位面位于土壤表面以上15cm;(4)淹没处理(Submergence, S);各处理皆设12个重复,共48桶。试验桶打孔维持设计水位,深淹水处理(C、S)通过将试验桶置于水池一定深度来实现。

试验第62天,植物生长旺盛期,停止淹没处理,其它3个处理各保留3个重复继续维持干旱(DD, drought-drought)、干湿交替(II)、持续淹水(CC)。为比较苗期及生长季后期水文情势的影响,对其余样品进行水文情势的转换。方法为:各处理任意选3个重复改为干旱处理,分别标记为ID(Interactive-Drought)、CD、SD;另各选3个重复,改为干湿交替,标记为DI(Drought-Interactive)、CI、SI;剩余3个重复改为持续淹水,标记为DC(Drought-Control)、IC、SC,试验继续维持53d。

1.2 试验方法

试验于2007年5月25日开始,同年9月15日结束。试验过程中每10d(共8次)或15d(共2次)进行毛茛草密度、单株分蘖数的统计,每次各处理均取3桶,每桶调查10株,即每次30个重复;并于试验开始第62天(7月25日)和第114天(9月15日)进行破坏性取样,调查毛茛草根茎长度(每处理15个重复)及生物量特征(每处理3个重复)。

毛茛草繁殖对水文情势响应的显著程度分析通过SPSS11.5的单因素方差分析进行,处理间比较通过

Duncan 多重比较法完成;作图软件为 origin7.5,图中误差线均为标准差。

2 结果与分析

2.1 不同水文情势下毛茛草分蘖数

对生长旺盛期调查结果进行方差分析,发现不同水文情势下,毛茛草分蘖数差异极显著($F = 67.952, P < 0.001$);且多重分析显示,各处理之间均存在显著差异。由图 1 可见,毛茛草分蘖数,干湿交替处理 > 干旱处理 > 持续淹水处理 > 淹没处理,生长季内逐渐增加;分蘖增长速率,各处理均呈波动变化态势,干湿交替条件下波动幅度最大,其次是持续淹水处理,干旱处理和淹没处理变化较平缓。淹没处理,7 月 25 日分蘖数仅为 (0.79 ± 0.48) 株/株($n = 30$),增长速率在 0 上下波动,在各处理中分蘖能力最低。

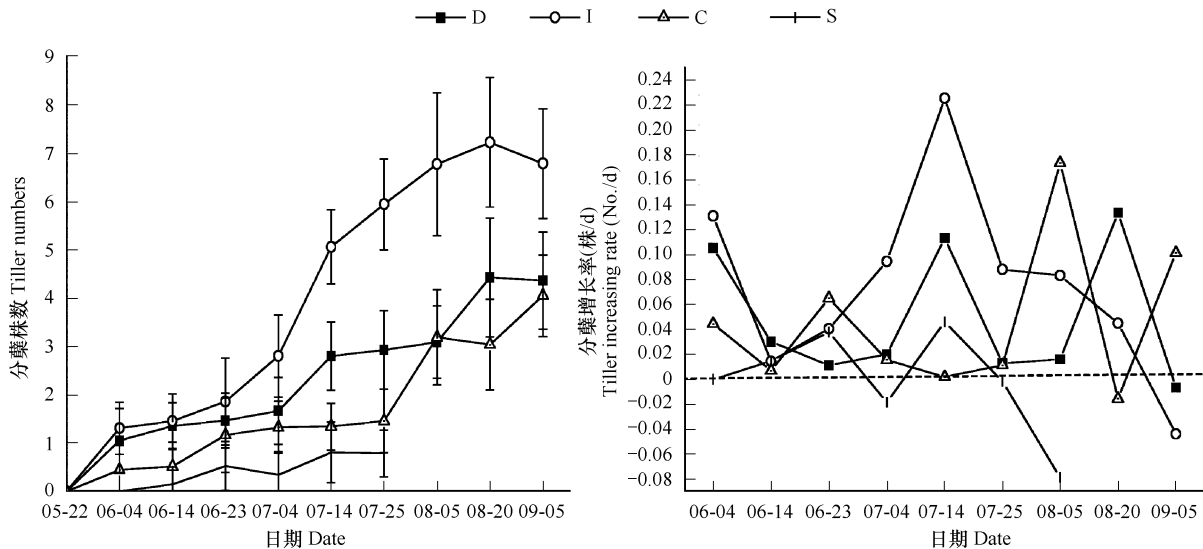


图 1 不同水文情势下毛茛草分蘖数季节动态

Fig. 1 *C. lasiocarpa* tiller numbers dynamics under different water regimes

D: 干旱处理 Drought treatment; I: 干湿交替处理, Alternate drying-wetting treatment; C: 持续淹水处理, Constant flooding treatment; S: 淹没处理 Submergence treatment; 下同 the same below

通过旺盛生长期对水文情势的转换,发现苗期水分处理,对毛茛草后期分蘖仍有极显著影响(8 月 5 日: $F = 14.896, P < 0.001$; 8 月 20 日: $F = 14.354, P < 0.001$; 9 月 5 日: $F = 9.344, P < 0.001$),处理间依然是,苗期干湿交替处理的 > 苗期干旱处理的 > 苗期持续淹水处理的 > 苗期淹没处理的。

对于苗期干旱处理的毛茛草,水分的增加不同程度的提高了其分蘖能力。而干湿交替条件下的毛茛草在水文条件恒定之后,分蘖数持续增长,但均低于一直处于干湿交替条件下的(II)。持续淹水的毛茛草,水文情势改变后,分蘖数均有所增加;25d 时,明显高于持续淹水(CC)的,但 40d 后,转为交替处理(CI)的毛茛草分蘖能力显著高于其它两个处理的,而持续淹水(CC)的毛茛草,分蘖数经过一段迅速增长期,与转为干旱处理(CD)的毛茛草的分蘖能力已无显著差别。苗期淹没处理的毛茛草,水文情势改变后,则水分越少分蘖越多,转为干旱(SD)和交替(SI)的毛茛草分蘖显著高于转为持续淹水(SC)的(表 1)。

此外,经历不同水分处理的毛茛草,对水文情势改变的响应速度不同。前 11d,水文情势改变,对干旱及持续淹水的毛茛草无显著影响,使长期处于交替环境中的毛茛草分蘖能力显著下降,而长期处于淹没环境中的毛茛草分蘖能力显著提高;25d 时,干湿交替的环境,使苗期干旱(DI)和持续淹水(CI)的毛茛草的萌蘖能力显著提高(表 1)。

2.2 不同水文情势下毛茛草根茎长度

两个生长阶段,水文情势对毛茛草根茎长度均有显著影响(7 月 25 日: $F = 30.879, P < 0.001$; 9 月 15 日: $F = 30.879, P < 0.001$)。旺盛期根茎长度随着水分的增加而变小;后期持续淹水处理的根茎长度增长较快,

末期超过交替处理的,但两者均小于干旱处理的。此外,从试验开始至7月25日,淹没处理根茎长度平均仅增加0.08cm,基本无变化(图2)。

总体来说,苗期干旱处理的毛茛草绝对根茎长度依然最大,持续淹水处理根茎长度增长最快。水文情势的改变,使苗期干旱处理的毛茛草根茎长度变小,DD > DI > DC;交替处理的根茎长度增加,II < ID < IC;持续淹水的根茎长度变小,CC > CI > CD,而且,水量变化越大,根茎差异越大(图3)。

表1 不同水文经历毛茛草分蘖数

Table 1 Tiller numbers of *C. lasiocarpa* undergoing different water regimes (means $\pm$ SD)

处理 Treatments	月-日 Month-day		
	08-05	08-20	09-05
DD	3.09 $\pm$ 0.75 a	4.43 $\pm$ 1.23 a	4.36 $\pm$ 1.00 a
DI	3.25 $\pm$ 0.84 a	6.50 $\pm$ 2.30 b	6.20 $\pm$ 1.63 b
DC	3.50 $\pm$ 1.29 a	4.16 $\pm$ 1.22 a	4.72 $\pm$ 1.58 a
II	6.78 $\pm$ 1.48 b	7.23 $\pm$ 1.34 b	6.79 $\pm$ 1.13 b
ID	5.57 $\pm$ 1.21 c	5.81 $\pm$ 1.47 c	6.21 $\pm$ 1.44 b
IC	4.69 $\pm$ 1.44 d	5.84 $\pm$ 1.73 c	6.41 $\pm$ 1.62 b
CC	3.19 $\pm$ 0.98 a	3.04 $\pm$ 0.94 d	4.05 $\pm$ 0.85 a
CD	2.71 $\pm$ 0.69 a	5.43 $\pm$ 1.47 c	4.63 $\pm$ 1.64 a
CI	2.33 $\pm$ 0.92 ae	5.14 $\pm$ 1.87 c	6.50 $\pm$ 1.74 b
SD	1.93 $\pm$ 0.94 ef	2.97 $\pm$ 1.42 d	4.17 $\pm$ 1.56 a
SI	1.81 $\pm$ 0.90 ef	2.92 $\pm$ 0.72 d	4.15 $\pm$ 1.59 a
SC	1.32 $\pm$ 0.54 f	1.55 $\pm$ 0.68 e	2.40 $\pm$ 0.52 c

DD、DI、DC 代表苗期处于干旱处理,后期分别为干旱处理、交替处理、持续淹水;II、ID、IC 代表苗期交替处理,后期分别为交替、干旱、持续淹水;CC、CD、CI 代表苗期持续淹水,后期分别持续淹水、干旱、交替;SD、SI、SC 代表苗期淹没,后期分别干旱、交替、持续淹水;相同字母表示0.05水平上,处理之间差异不显著;下同 DD, DI, DC stand for Drought at beginning, and undergo drought, alternate drying-wetting, constant flooding individually the following stage; II, ID, IC stand for alternate drying-wetting at beginning, undergo alternate drying-wetting, drought, constant flooding individually the following stage; CC, CD, CI stand for constant flooding at beginning, undergo constant flooding, drought, alternate drying-wetting individually the following stage; SD, SI, SC stand for submergence at beginning, undergo drought, alternate drying-wetting, constant flooding individually the following stage; Same letters represents not significant at 0.05 level; the same below

对于苗期淹没处理的毛茛草,水文情势改变后,经过53d的生长,水分依然较多的SC处理中,其根茎长度平均仅增加0.17cm,而转为干旱(SD)和干湿交替(SI)的毛茛草根茎长度分别平均增加13.27cm、9.57cm,水文条件对3个处理(SD、SI、SC)后期的根茎长度有极显著影响($P < 0.001$)。

2.3 不同水文情势下毛茛草根茎生物量比重

毛茛草生物量的分配(图4),旺盛期,干旱处理和交替处理的毛茛草根茎生物量占总生物量的百分比明显高于持续淹水和淹没处理的(鲜重百分比: $F = 27.055$, $P < 0.001$;干重百分比: $F = 36.725$, $P < 0.001$);后期则干旱处理明显大于交替处理和持续淹水处理的(鲜重百分比: $F = 17.191$, $P < 0.01$;干重百分比: $F = 32.290$, $P < 0.01$)。

水文情势的改变对根茎在总生物量中所占的比重也有显著影响(图5)。总体趋势,不同水文经历毛茛草的根茎鲜重百分比:DD > IC > CD > ID > SD > CC > SI > DI > CI > II > DC ($F = 10.946$, $P < 0.001$);干重百分

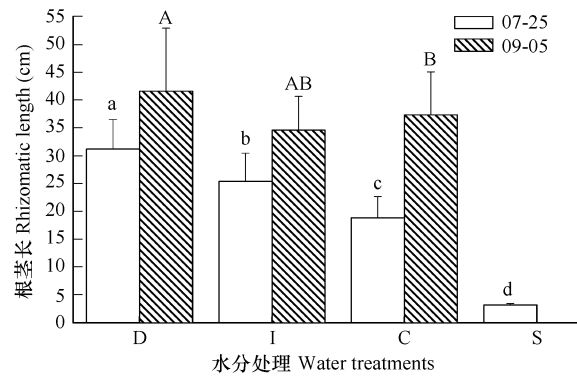


图2 不同水文情势下毛茛草的根茎长度比较

Fig. 2 Comparison of *C. lasiocarpa* rhizomatic length under different water regimes

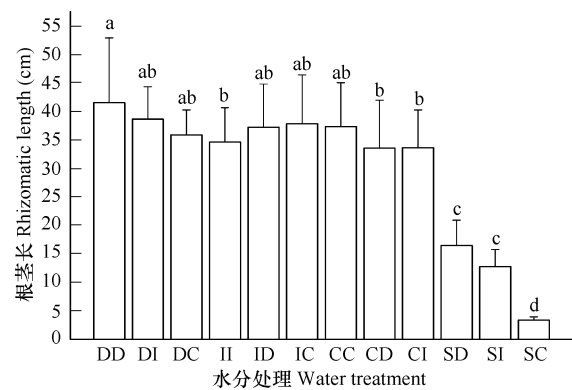


图3 不同水文经历毛茛草根茎长度比较

Fig. 3 Comparison of *C. lasiocarpa* rhizomatic length undergoing different water regimes

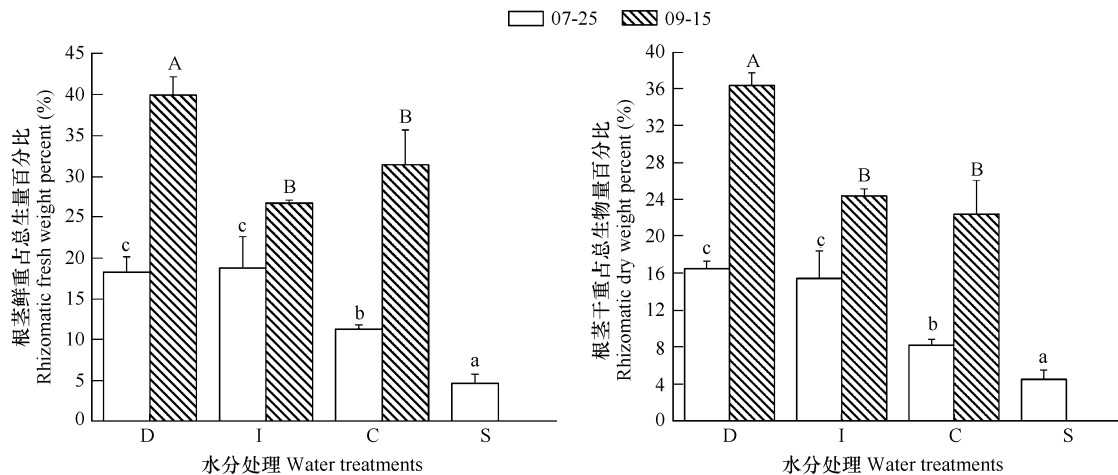


图4 不同水文情势下毛茛草根茎占总生物量百分比

Fig. 4 *C. lasiocarpa* rhizomatic biomass percent under different water regimes

比: $DD > DC > CD > ID > DI > II > CI > CC > SD > IC > SI$ ($F = 10.353, P < 0.001$), 仍以经历干旱处理的毛茛草的根茎占总生物量的百分比较大(图5)。

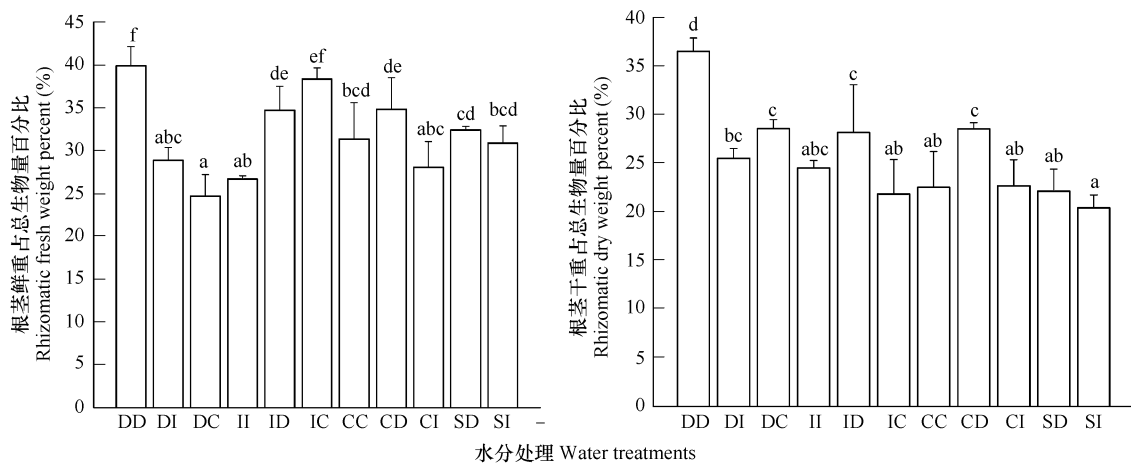


图5 不同水文经历毛茛草根茎占总生物量的百分比

Fig. 5 *C. lasiocarpa* rhizomatic biomass percent undergoing different water regimes

3 讨论

3.1 毛茛草克隆繁殖对不同水文情势的响应比较

毛茛草最适宜的生境为地表常年积水,水深一般10~30cm,最深可达50~80cm^[16]。而研究发现,在干旱或干湿交替处理中,表征毛茛草克隆繁殖能力的分蘖数、根茎长度以及根茎生物量分配比3个指标,均优于在持续淹水或淹没条件下的;同时,在淹没条件下,经过60d的培养,毛茛草的平均分蘖数仍低于1,根茎亦无明显伸展。这些结果均符合无论成株阶段适合何种环境,植物在其萌发阶段均需要一段浅水或无淹水的时间,使其能够成功萌发,幼苗能够成活,并最终实现成功定居的结论^[6],说明了植物在重建阶段存在不同于成株阶段的水文需求^[18]。

毛茛草的克隆繁殖策略,兼具以基株为中心的密集型繁殖扩散和沿根茎伸展形成的游击型繁殖扩散。干湿交替条件下毛茛草的密集分蘖能力比干旱处理下的强,而根茎长度以及根茎生物量分配比,总体为干旱处理的大于干湿交替条件下的,说明干湿交替环境中,毛茛草的密集型克隆繁殖策略要强于在干旱处理下的,而游击型繁殖策略在干旱处理下所占的比重大于在干湿交替环境中的。而在试验过程中,毛茛草种群密度始终

是干湿交替环境中的高于干旱处理的(图6),说明毛茛草的克隆生长以密集繁殖型策略为主。然而,大量研究表明游击型繁殖方式在植物风险分摊及生理整合方面有重要作用^[19,20]。因此,在微环境复杂的沼泽湿地中,通过根茎伸展实现的游击型繁殖策略,对毛茛草种群的重建是至关重要的。

目前关于湿地植物对干旱胁迫的适应假说认为,湿生植物能够忍受干旱环境,但在这种环境中竞争力不强^[11]。本研究中,在无种间竞争的情况下,毛茛草在干旱处理下具有较高的克隆繁殖能力,特别是作为主要繁殖器官的根茎的生物量分配比均高于其他水文条件下的;但在研究区的自然条件下, -5cm 水位带的植被类型主要为小叶章(*Calamagrostis angustifolia*)湿草甸,优势种小叶章的种群密度平均为 748 ~ 1180 株/m²,毛茛草在该植被类型中的种群密度平均仅到 156 ~ 260 株/m²,而在毛茛草沼泽中,毛茛草种群密度为 400 ~ 600 株/m²,种群优势明显高于 -5cm 水位带的。毛茛草在试验中的响应特征以及自然分布规律,体现了该假说关于湿地植物对干旱的响应机理的解释。此外,在各培养处理中,持续淹水处理与其它处理有明显差别。在其它处理的毛茛草停止分蘖或分蘖数减少时,持续淹水条件下毛茛草却以或快或慢的速度维持相关过程。这一结果充分体现了,水分较少的环境中,植物对各生活史阶段出现时间的调整^[24]。

3.2 不同生长期毛茛草对不同水文情势的响应

植物在不同生长期具有不同的水分需求,虽然特定时期的水文影响未必具有决定作用^[21],但是研究证实植物生长、分布对各生长期的水文影响具有不同的敏感性^[22,23]。本研究通过生长旺盛期对水文处理的调整,分析比较了苗期及生长季后期毛茛草对水文情势的响应特征,发现干湿交替环境中毛茛草基株分蘖能力最强。苗期处于干湿交替环境中,后期处于干旱和持续淹水条件下的毛茛草分蘖数仍在 6 以上,充分说明了苗期水文经历的重要性;苗期不同水文经历的毛茛草,在后期经历干湿交替后,分蘖数迅速增长,平均也在 6 以上,尤其是苗期经历淹没处理基本无分蘖的毛茛草,在解除淹没抑制后,分蘖数也迅速增加,反过来也说明了生长季后期的水文情势对苗期生长状况不能完全决定后期毛茛草的萌蘖能力。这些结果表明,在湿地恢复及管理过程中,要达到较高的种群大小的要求,需要综合考虑植物在不同阶段的水文需求。

Bakker 等人的研究认为,持续淹水比波动水位更有利于植物生长^[11]。本研究发现,稳定水位梯度的改变抑制了根茎的生长,而从波动水文情势到稳定水文情势的转变,使毛茛草的根茎生长得到促进,这与 Bakker 等人的研究结论相似。波动幅度是湿地水文情势的一个重要特征,对植物生长有重要影响^[24,25]。本研究中,苗期淹没条件下,毛茛草根茎无明显生长,而水文情势改变后,SD、SI、SC 3 种条件下毛茛草根茎均呈增长趋势,但 SC 条件下根茎伸展最慢,远低于 SD、SI 两个处理的根茎长度,体现了毛茛草根茎生长对水文波动幅度的差别响应。

已有研究认为,植物幼苗生长对淹没条件很敏感,幼苗成活率取决于淹没条件持续的时间^[26,27]。本研究淹没处理仅持续 61d,该处理终止时,幼苗已有死亡,同时有少数新分蘖产生,种群密度接近试验开始水平,试验过程中维持在较低状态。植物对淹没的耐受时限在湿地恢复及管理工作中具有重要意义,因此,关于毛茛草幼苗对淹没抑制的耐受时限研究值得进一步开展。

4 结论

(1) 干湿交替条件下,毛茛草分蘖能力最强;苗期处理对后期分蘖有显著影响,但不同经历的毛茛草分蘖

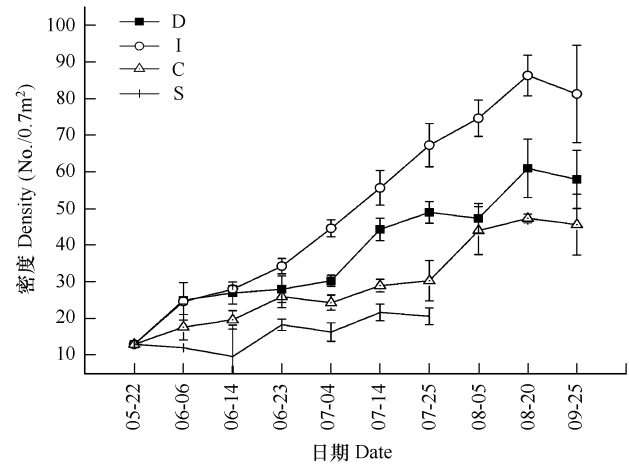


图6 不同水文情势下毛茛草种群密度时间变化

Fig.6 Temporal dynamics of *C. lasiocarpa* population density under different water regimes

对水分条件改变的响应速度不同。

(2) -5cm 水位条件下,毛茛草根茎长度最大,而持续淹水 15cm 条件下,毛茛草根茎后期伸展最快。稳定水文条件的改变,抑制根茎生长,从波动水文情势到稳定水文环境的转变则促进根茎的生长。

(3) -5cm 水位条件下,毛茛草根茎生物量占总生物量的比重最大。水分条件改变后,无论苗期还是生长季末期,仍以经历 -5cm 水位处理的毛茛草根茎生物量比重较大。

(4) 淹没对毛茛草的克隆繁殖具有明显的抑制作用。

References:

- [1] Niedermeier A, Robinson J S. Hydrological controls on soil redox dynamics in a peat-based, restored wetland. *Geoderma*,2007,137:318—326.
- [2] Lane C R, Brown M T. Diatoms as indicators of isolated herbaceous wetland condition in Florida, USA. *Ecological Indicators*, 2007,7(3):521—540.
- [3] Yamada S, Okubo S, Kitagawa Y, *et al.* Restoration of weed communities in abandoned rice paddy fields in the Tama Hills, central Japan. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2007,119:88—102.
- [4] Horsák M, Hájek M, Tichý L, *et al.* Plant indicator values as a tool for land mollusc autecology assessment. *Acta Oecologica*,2007,32:161—171.
- [5] Ye Y, Lu C Y, Tan F Y. Studies on differences in growth and physiological responses to waterlogging between *Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia candel.* *Acta Ecologica Sinica*,2001,21(10):1654—1661.
- [6] Song K Y, Zoh K D, Kang H. Release of phosphate in a wetland by changes in hydrological regime. *Science of the Total Environment*,2007,380:13—18.
- [7] Howard R J, Rafferty P S. Clonal variation in response to salinity and flooding stress in four marsh macrophytes of the northern gulf Mexico, USA. *Environmental and Experimental Botany*,2006,56:301—313.
- [8] Wang L, Song C C, Hu J M, *et al.* Effects of water level on the rhizomatic germination and growth of typical wetland plants in Sanjiang Plain. *Chinese Journal of Applied Ecology*,2007,18(11):2432—2437.
- [9] Liu G H, Liu Y P, Li W. Small-scale heterogeneity in seed bank of a freshwater marsh. *Acta Ecologica Sinica*,2006,26(8):2739—2743.
- [10] Cherry J A, Gough L. Temporal floatation island formation maintains wetland plant species richness: The role of the seed bank. *Aquatic Botany*, 2006,85:29—36.
- [11] Bakker C, van Bodegom P M, Nelissen H J M, *et al.* Preference of wet dune species for waterlogged conditions can be explained by adaptations and specific recruitment requirements. *Aquatic Botany*,2007,86:37—45.
- [12] Johnson S. Effects of water level and phosphorus enrichment on seedling emergence from marsh seed banks collected from northern Belize. *Aquatic Botany*,2004,79:311—323.
- [13] Kellogg C H, Bridgham S D, Leicht S A. Effects of water level, shade and time on germination and growth of freshwater marsh plants along a simulated successional gradient. *Journal of Ecology*,2003,91:274—282.
- [14] Mata D I, Moreno-Casasola P. Effect of in situ storage, light, and moisture on the germination of two wetland tropical trees. *Aquatic Botany*, 2005,83:206—218.
- [15] Chen L Z, Lin P, Wang W Q. Mechanisms of mangroves waterlogging resistance. *Acta Ecologica Sinica*,2006,26(2):586—593.
- [16] Editing committee of wetland vegetation in China. *Wetland vegetation in China*. Beijing: Science Press,1999. 26—29,123—124.
- [17] He C Q, Zhao K Y. Fractal relationship between aboveground biomass and plant length or sheath of *Carex lasiocarpa* population. *Chinese Journal of Applied Ecology*,2003,14(4):640—642.
- [18] Alvarez C M, Cirujano S. Multilevel responses of emergent vegetation to environmental factors in a semiarid floodplain. *Aquatic Botany*,2007,87:49—60.
- [19] Zhu Z H, Liu J X, Wang X A. Review of phenotypic plasticity and hierarchical selection in clonal plants. *Journal of Plant Ecology*,2007,31(4):588—598.
- [20] Zhu Z L, Li D Z, Wang X P, *et al.* Water physiology integration and its ecological effect of clonal plants. *Acta Botany Boreo-occidentalia Sinica*, 2006,26(12):2602—2614.
- [21] Mauchampa A, Blanch S, Grillas P. Effects of submergence on the growth of *Phragmites australis* seedlings. *Aquatic Botany*,2001,69:147—164.
- [22] Vretare V, Weisner S E B, Strand J A, *et al.* Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. *Aquatic Botany*, 2001,69:127—145.

- [23] Macek P, Rejma'nkova' E, Houdkova' K. The effect of long-term submergence on functional properties of *Eleocharis cellulosa* Torr. Aquatic Botany, 2006, 84:251—258.
- [24] Zhao W Z, Wang G X(trans.). Eco-hydrology — plants and water in terrestrial and aquatic environments. Beijing: Ocean Press, 2002. 91—97.
- [25] Boar R R. Responses of a fringing *Cyperus papyrus* L. swamp to changes in water level. Aquatic Botany, 2006, 84:85—92.
- [26] Ahna C, Mosera K F, Sparksb R E, et al. Developing a dynamic model to predict the recruitment and early survival of black willow (*Salix nigra*) in response to different hydrologic conditions. Ecological Modeling, 2007, 204:315—325.
- [27] Álvarez-Rogel J, Jiménez-Cárceles F J, Roca M J, et al. Changes in soils and vegetation in a Mediterranean coastal salt marsh impacted by human activities. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 2007, 7(3):510—526.

参考文献:

- [5] 叶勇, 卢昌义, 谭凤仪. 木榄和秋茄对水渍的生长与生理反应的比较研究. 生态学报, 2001, 21(10):1654~1661.
- [8] 王丽, 宋长春, 胡金明, 等. 水位梯度对三江平原典型湿地植物根茎萌发及生长的影响. 应用生态学报, 2007, 18(11):2432~2437.
- [9] 刘贵华, 刘幼平, 李伟. 淡水湿地种子库的小尺度空间格局. 生态学报, 2006, 26(8):2739~2743.
- [15] 陈鹭真, 林鹏, 王文卿. 红树植物淹水胁迫响应研究进展. 生态学报, 2006, 26(2):586~593.
- [16] 中国湿地植被编辑委员会. 中国湿地植被. 北京: 科学出版社, 1999. 26~29, 123~124.
- [17] 何池全, 赵魁义. 毛茛苔草种群地上生物量与株长或鞘高分型特征. 应用生态学报, 2003, 14(4):640~642.
- [19] 朱志红, 刘建秀, 王孝安. 克隆植物的表型可塑性与等级选择. 植物生态学报, 2007, 31(4):588~598.
- [20] 朱志玲, 李德志, 王绪平, 等. 克隆植物的水分生理整合及其生态效应. 西北植物学报, 2006, 26(12):2602~2614.
- [24] 赵文智, 王根绪译. 生态水文学——陆生环境和水生环境植物与水分关系. 北京: 海洋出版社, 2002. 91~97.