

DOI: 10.5846/stxb201409101796

李亚芳, 陈心胜, 项文化, 谢永宏. 不同高程短尖苔草对水位变化的生长及繁殖响应. 生态学报, 2016, 36(7): - .

Li Y F, Chen X S, Xiang W H, Xie Y H. Effects of water levels on the growth and reproductive characteristics of *Carex brevicuspis* growing on sites with different elevations. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(7): - .

不同高程短尖苔草对水位变化的生长及繁殖响应

李亚芳^{1,2}, 陈心胜², 项文化¹, 谢永宏^{2,*}

1 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 长沙 410004

2 中国科学院亚热带农业生态研究所, 洞庭湖湿地生态系统观测研究站, 长沙 410125

摘要:在淡水湿地生态系统中,水位通常是制约植被生长和繁殖动态的关键因素,进而对物种组成、群落演替和植被分布格局产生决定性影响。无性繁殖是洞庭湖湿地克隆植物适应环境胁迫的重要策略之一,本文以洞庭湖湿地典型克隆植物-短尖苔草(*Carex brevicuspis* C. B. Clarke)为对象,研究了不同分布高程(23.7 m 和 25.8 m)的植物对水位变化(0 cm, -15 cm, -30 cm)的生长和繁殖特征响应。结果表明:水位变化对不同分布高程分布短尖苔草的生长和克隆繁殖特征均产生显著影响($P < 0.05$)。对高程区的短尖苔草而言,克隆繁殖特征如分株数、分株总生物量、芽数和芽生物量随水位的降低而增加,而对生长特征(株高及总生物量)无显著影响($P > 0.05$),表明适当干旱有利于高程区苔草的克隆繁殖。对于低程区分布短尖苔草而言,水位变化对其生长特征有显著影响($P < 0.05$),如株高和总生物量随着水位的降低而增加;分株数和总芽生物量等克隆繁殖特征则随水位的降低而减少,而水位对低程区短尖苔草的分株总生物量和总芽数影响不显著($P > 0.05$)。因此,短尖苔草的克隆繁殖特征除受到水位的影响外,还受其分布高程的影响。可见,同一种短尖苔草因长期适应于不同生境而对相同的环境胁迫表现出了不同的生长繁殖策略。

关键词:水位;克隆繁殖;湿地植物;洞庭湖

Effects of water levels on the growth and reproductive characteristics of *Carex brevicuspis* growing on sites with different elevations

LI Yafang^{1,2}, CHEN Xinsheng², XIANG Wenhua¹, XIE Yonghong^{2,*}

1 College of Life Science and Technology, Central South Forestry University, Changsha 410004, China

2 Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Institute of Subtropical Agriculture, The Chinese Academy Sciences, Changsha 410125, China

Abstract: In freshwater wetland ecosystems, water level is the key factor constraining the growth and reproduction of macrophytes, and consequently influences species composition, community succession, and vegetation distribution. Reproduction is the fundamental behavior and the key life process affecting plant population persistence. Many clonal plants possess the capacity for both sexual reproduction through seeds and clonal propagation (asexual reproduction) through bud banks. In clonal plants, the trade-offs between sexual and asexual reproduction are influenced by biotic variables, such as plant size and population age, and abiotic factors, such as resource levels and successional status. In perennial-dominated ecosystems, such as grasslands and wetlands, clonal reproduction predominates over sexual reproduction. Asexual reproduction is one of the key strategies that the clonal plants in Dongting Lake wetlands use to adapt to environmental stresses. In this study, we investigated the effects of water levels (0 cm, -15 cm, and -30 cm) on the growth and reproductive characteristics of a typical clonal plant- *Carex brevicuspis*, which is distributed across different elevational zones (23.7 m and 25.8 m asl.) at Dongting Lake wetlands. The results showed that water level has a significant impact on the

基金项目:国家科技支撑计划项目(2014BAC09B03);国家基础性工作调查专项(2013FY111802);国家自然科学基金(31170342)

收稿日期:2014-09-10; **网络出版日期:**2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xyh@isa.ac.cn

growth and clonal characteristics of the *C. brevicuspis* found at both elevations ($P < 0.05$). The number of ramets and buds, and the biomass of *C. brevicuspis* found in the high-elevation zone increased as the water level decreased, whereas the growth characteristics (height and total biomass) did not change significantly ($P > 0.05$). Therefore, a moderate drought improves the clonal propagation of *C. brevicuspis* in the high-elevation zone. Water level has a significant impact on the growth characteristics ($P < 0.05$) of *C. brevicuspis* growing in the low-elevation zone because height and total biomass increased as the water level decreased. The number of ramets and bud biomass decreased as the water level declined, while the number of buds and the ramet biomass were not significantly affected by water level ($P > 0.05$). Both the plant height and total biomass of *C. brevicuspis* growing in the low-elevation zone increased as the water level declined, whereas the number of ramets decreased. Therefore, the clonal characteristics of *C. brevicuspis* were affected not only by the water level, but also by the elevation that the plant occupies. Our results also suggested that *C. brevicuspis* could access resources in patchy habitats through plasticity in morphological traits and biomass allocation. *C. brevicuspis* distributed in the high-elevation zone could adapt to a nutrient-rich environment by allocating more resources to the belowground parts and fewer resources to the aboveground shoots. In contrast, *C. brevicuspis* growing in the high-elevation zone could adapt to the low level of available resources or stressful environments by allocating more resources to the aboveground shoots and fewer resources to the belowground parts. Nevertheless, *C. brevicuspis* growing in the low-elevation zone did not respond significantly to changes in resource levels through biomass allocation plasticity, which suggests that *C. brevicuspis* found in the low-elevation zone may not acclimate as quickly to the changes in wetland habitats as the plants growing in the high-elevation zone. These results indicated that *C. brevicuspis* can deploy different growth and reproductive strategies in response to water stress because of long-term adaptation to particular habitats.

Key Words: water level; clonal propagation; wetland plants; Dongting Lake

在湿地生态系统中,水位往往是制约植被生长和繁殖动态的关键因素,进而对植被演替、物种丰富度、分布格局和植被组成产生决定性影响^[1-2]。周期性水位波动是湿地系统的最基本特征,导致植物遭受洪水和旱季干旱的双重胁迫。由于长期受此影响,湿地植物往往以克隆植物为主,并形成特有的对水沙环境变化的响应,如短尖苔草(*Carex brevicuspis*)为适应泥沙淤积,其生长方式由密集型转变为游击型^[3]。有关水位变化对克隆植物生长和繁殖的研究多集中于洪水对植物生长的影响,而对枯水季的低水位研究相对薄弱。事实上,已有许多学者研究了季节性干旱对植物的生长和繁殖的影响,发现干旱有时对植被分布和生长发育的影响更为重要,甚至具有决定性作用^[4-7]。如 Brant 等^[5]认为干旱能通过减少植物的叶面积、降低蒸腾来影响其生理反应;Casper^[4]研究表明:干旱导致多年生草本植物死亡率增加、开花率降低、植株的平均大小降低等现象发生。当前,大多数研究主要集中在水位变化对多个物种或一个物种产生的影响^[5,8-10]。虽 Lenssen 等^[11]研究了不同生境下的松叶毛茛(*Ranunculus reptans* L.)对小范围洪水的生理响应,但长期适应于不同生境的同一物种,水位对其生长、繁殖及生物量分配的影响研究甚少。

洞庭湖为我国第二大淡水湖,受大幅度水位周期变动的影 响,具有“夏季湖相,冬季河相”的景观特征,洪水期和枯水期在一年中各占一半。三峡工程运行后,由于江湖关系改变,水文情势发生了巨大变化,平均水位下降,枯水期延长,植被格局变化明显^[1,12-14],表现为湿地植被带整体下移,林地侵占芦苇的生存空间,芦苇侵占苔草的空间,而苔草侵占泥滩地^[15]。同时,在东洞庭湖,苔草的分布面积由 2005 年的 340 km²下降为 2010 年的 160 km²,退化极其明显^[16-18]。对分布于低程区的短尖苔草植被带而言,枯水季节的生长繁殖表现可能更能说明植被带变化的原因以及植被对三峡工程的响应。基于此,本研究以枯水季水位为关键因子,通过研究分布于不同高程区短尖苔草对水位变化的生长繁殖及生物量分配特征的响应,阐明苔草植被带变化的原因并为苔草植被恢复提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

短尖苔草 (*Carex brevicuspis* C. B. Clarke) 为多年生草本植物, 主要分布在中国大陆东部和台湾。短尖苔草根状茎短粗, 秆高 20—55 cm, 在洞庭湖湿地以克隆繁殖为主, 通过地下根茎产生分株^[3]。根茎有长根茎和短根茎两种形式, 长根茎长度在 2—25 cm 之间, 形成游击型分蘖, 短根茎一般长于母株基部, 通常小于 1 cm, 形成密集型分蘖^[3,19]。洪水季节(5—10 月), 短尖苔草地上部分全部被淹, 洪水退后, 短尖苔草迅速萌发并快速生长, 于 12 月份完成第一个生长季; 随后 1—2 月由于低温, 短尖苔草地上部分枯黄, 植株进入相对休眠状态, 3 月份随着气温上升苔草萌发新的无性系植株并快速生长, 于 4—5 月开花抽穗, 在洪水前完成第二个生长季^[20]。

1.2 实验方法

1.2.1 实验处理

2013 年 5 月上旬将采自中国科学院洞庭湖湿地生态系统观测研究站综合样地(112°47'29"E, 29°27'46"N)不同高程区(低高程区 29°29'14.3"N, 112°47'11.6"E, 23.7 m 和高高程区 29°27'16.02"N, 112°47'53.88"E, 25.8 m)的短尖苔草幼苗, 高高程区苔草记为 A 型, 低高程区苔草记为 B 型(下同), 在中国科学院洞庭湖湿地生态系统观测研究站控制试验场内培养, 土壤来自于洞庭湖湿地苔草群落。在确保所有植株处于相同的光照、温度等条件下, 进行除草、浇水等常规管理。实验设计采用随机区组方案, 待长出的新幼苗至株高 30—40 cm, 于 7 月 12 日随机选取大小一致的不同高程区的短尖苔草各 30 株(6—7 叶, 约 0.57 g/株)分别移植于内径 11 cm, 高 15 cm、30 cm 和 45 cm 的 PVC 管, 在每个 PVC 管中都填满来自于苔草群落的土壤, 其中 30 cm 和 45 cm 的 PVC 管距离底部 15 cm 处均匀打 6 孔进水(孔径约 1 cm), 分别放置于试验场内的水箱内(长 87 cm, 高 66 cm, 宽 62 cm)。在淡水湿地和洪泛区, 营养可能不是植物生长的限制因子^[19,21]。同时, 95% 以上的短尖苔草根系都分布在 0—10 cm 土层内。因此, 本实验采用了最少 15 cm 的土壤厚度, 以确保土壤厚度对植物生长繁殖不产生明显影响。将每个水箱内水位控制在 15 cm, 即构建了 3 个不同水位梯度(-30 cm, -15 cm, 0 cm, 相对于水表面)。每个水箱放置 18 个 PVC 管(每个高程区每个水位处理的植株 3 株), 共使用了 5 个水箱(即每个处理重复 5 次), 90 个 PVC 管。实验期间, 及时进行水位管理确保水位稳定, 且 7 天更换一次自来水^[22]。在实验处理的同时, 选取 5 株与实验一致的植物进行称重, 作为初始生物量。实验于 2013 年 12 月 12 日结束, 持续 180 天。

1.2.2 取样及测量

于实验开始处理的第 30、60、90、120 和 150 天分别在每个水箱的每个高程区和每个处理取样 1 株。收获时将 PVC 管中的植株连土取出, 小心清洗干净, 以免破坏地下部分, 随后将植株分离成各个部分并分别记录生长(株高、母株生物量)和繁殖特征(总芽数、总分株数、芽总生物量、分株总生物量等)。最后, 将各个部分进行分装, 于 80 °C 烘箱里烘 48 h 至恒重后用电子天平(0.01 g)称重。

我们把实验开始时的初始植株定义为母株。分株是母株经无性繁殖获得的完全独立的植株, 植株总生物量为母株、分株和芽生物量总和。分株总生物量=分株地上部分+分株地下部分生物量。生物量分配比的计算如下: 叶生物量分配比=叶生物量/植株总生物量; 根生物量分配比=根生物量/植株总生物量; 繁殖体分配比=(分株总生物量+芽生物量)/植株总生物量。

1.2.3 数据分析

实验所有数据采用 SPSS21.0 软件进行分析。首先对株高和总生物量的重复测量做 Repeated measure ANOVA 检验, 接着采用 Two-way ANOVA 分析不同分布高程和水位对短尖苔草生长和繁殖特征的影响及两者的互作效应, 随后, 采用 Tukey 多重比较方法对总芽数、总分株数、总芽生物量、总分株生物量及克隆繁殖分配比进行显著性检验, 显著度为 0.05。因为 12 月份时植物已经进入生长末期, 生长受低温影响, 因此我们选

取 11 月份数据(处理后 150 天)进行株高、植株总生物量、总芽数、总分株数、总芽生物量、分株总生物量及生物量分配等相关性分析。

2 结果与分析

2.1 生长特征

2.1.1 株高

由图 1 可以看出,不同高程区短尖苔草的株高随着水位变化的趋势基本相同,均呈先增后减的单峰曲线。Repeated measure ANOVA 结果表明:时间和水位对株高影响显著(表 2)。表现为:株高在开始时保持平稳增长,到了顶峰后迅速下降,11 月份达到最大值,之后因气温急剧下降短尖苔草开始枯黄死亡。

双因素方差分析表明:A 型 B 型短尖苔草株高受水位的影响均不显著($P > 0.05$),受高程的影响显著($P < 0.05$,表 1)。多重比较分析结果表明,-15 cm 处理下的 A 型短尖苔草株高显著大于 B 型苔草株高($P < 0.05$,图 1B),在 0 cm 和-30 cm 水位间,A 型短尖苔草株高与 B 型苔草株高无显著差异($P > 0.05$,图 1B)。

表 1 Two-way ANOVA 分析水位和分布高程对短尖苔草生长和繁殖特征的影响

Table 1 Two-way ANOVA analysis of the effects of distribution elevation and water level on the growth and reproductive characteristics of *Carex brevicuspis*

因变量 Dependent variable	高程 Elevation	水位 Water level	水位×高程 Elevation×Water level
株高 Height	5.012 *	0.204 ^{ns}	2.303 ^{ns}
植株总生物量 Total biomass	5.692 ^{ns}	1.712 *	0.789 ^{ns}
总芽数 Total bud number	2.745 ^{ns}	4.292 *	1.643 ^{ns}
总芽生物量 Bud biomass	11.504 **	3.886 *	1.917 ^{ns}
分株数 Ramet number	0.233 ^{ns}	2.504 ^{ns}	17.003 ***
分株总生物量 Ramet biomass	0.934 ^{ns}	3.170 ^{ns}	1.778 ^{ns}
叶分配 Shoot mass fraction	0.332 ^{ns}	5.502 **	4.105 *
根分配 Root mass fraction	0.358 ^{ns}	4.667 *	0.816 ^{ns}
繁殖体分配 Propagule mass	14.209 **	2.017 ^{ns}	0.747 ^{ns}
df	1	2	2

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, ^{ns} $P > 0.05$

2.1.2 生物量

Repeated measure ANOVA 结果表明:处理时间和水位对植株总生物量的影响极显著(表 2)。具体表现为:短尖苔草在 8—10 月进行快速生长,总生物量积累到 11 月份达最大,12 月份后由于温度下降,导致植株生物量降低。也就是说,随着实验处理时间的延长,植株总生物量总体上呈现先增后减的趋势,这与株高动态一致(图 2A)。

双因素方差分析显示:短尖苔草总生物量受水位影响显著($P < 0.05$),受分布高程影响不显著($P > 0.05$,表 1)。多重比较分析表明,A 型短尖苔草的总生物量在 0 cm,-15 cm 和-30 cm 间无显著差异($P > 0.05$,图 2B);B 型短尖苔草的总生物量在-30 cm 最高,达 5.06 g,0 cm 水位的最低,仅为 2.45 g($P < 0.05$),在-15 cm 与-30 cm 间无显著差异($P > 0.05$,图 2B)。同一水位下比较得出,A、B 型间的总生物量无显著差异($P > 0.05$)。

2.2 克隆繁殖特征

2.2.1 分株数及分株总生物量

随着水位的降低,A 型短尖苔草分株数总体上呈增大趋势,B 型苔草则呈减小趋势(图 3A)。从表 1 可以看出,A 型 B 型植株分株数受水位和海拔影响均不显著($P > 0.05$),但在二者交互作用下,A 型 B 型短尖苔草间的分株数差异显著($P < 0.05$)。多重比较得出:A 型植物分株数在-30 cm 水位显著大于-15 cm 和 0 cm($P <$

0.01,图 3B);就 B 型植物而言,分株数在-15 cm 显著大于-30 cm 水位($P<0.05$),其他两个水位没显著差异。同一水位梯度下,只有在-15cm 处,B 型苔草分株数显著大于 A 型苔草分株数($P<0.05$)。

表 2 Repeated-measure ANOVA 分析株高和总生物量随着时间的变化差异

Table 2 Repeated measure ANOVA analysis of the effects of time on height and all biomass of *Carex brevicuspis*

因变量 Dependent variable	高程 Elevation	水位 Water level	时间 Time	水位×高程 Elevation×Water level
株高 Height	0.601 ^{ns}	4.753 *	15.450 ***	5.595 *
植株总生物量 Total biomass	0.978 ^{ns}	9.583 **	4.775 **	0.546 ^{ns}
df	1	2	4	2

*** $P<0.001$, ** $P<0.01$, * $P<0.05$, ^{ns} $P>0.05$

随着水位的降低,A 型 B 型短尖苔草分株生物量总体上均呈增大趋势(图 3B)。植物分株生物量受水位和分布高程影响均不显著($P>0.05$,表 1)。多重比较 A 型植物分株生物量在-30 cm 处最大,0 cm 水位最低($P<0.05$),B 型分株生物量在各处理间均无显著差异($P>0.05$)(图 3B)。同一水位梯度下,A 型和 B 型间的分株生物量没有显著差异($P>0.05$)。说明分株生物量积累速率小于分株数增加速率。

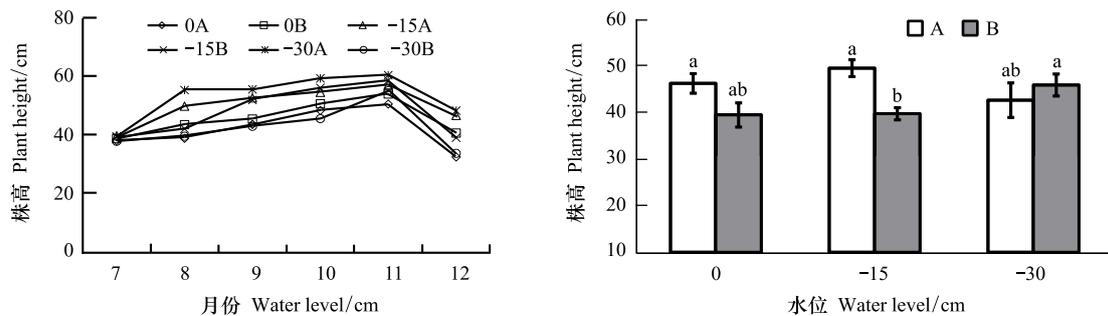


图 1 不同处理间苔草株高动态(1)与 11 月份苔草株高的差异比较(2)

Fig. 1 Plant height of *Carex brevicuspis* growing in three water levels in different month (A) and comparison of plant height growing in three water levels in November (B)

柱状图代表平均值 ±标准误;不同字母表示水位间的差异显著

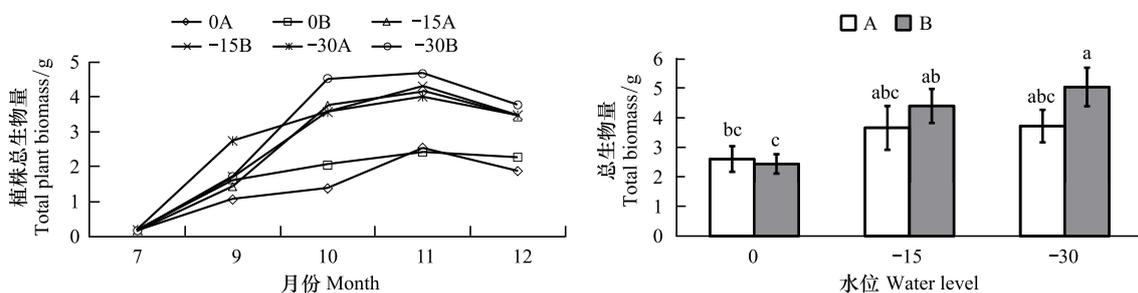


图 2 不同处理间苔草总生物量变化动态(A)与 11 月份水位对苔草总生物量的差异比较(B)

Fig. 2 Total biomass of *Carex brevicuspis* growing in three water levels in different month(A) and total biomass between the water levels in November(B)

柱状图代表平均值 ±标准误;不同字母表示水位间的差异显著

2.2.2 总芽数及总芽生物量

水位和高程的变化明显影响了短尖苔草芽生物量,芽数仅受水位显著影响(表 1)。多重比较结果表明,A 型短尖苔草芽数在-30 cm 水位显著高于-15、0 cm 水位,但在芽生物量上表现不显著(图 4);水位对 B 型短尖苔草芽数及芽生物量影响均不显著。同一水位下比较得出,-15 cm 处,B 型短尖苔草的芽数和芽生物量均显著大于 A 型短尖苔草;-30 cm 处,B 型短尖苔草的芽生物量显著大于 A 型短尖苔草;0 cm 水位两者没有显

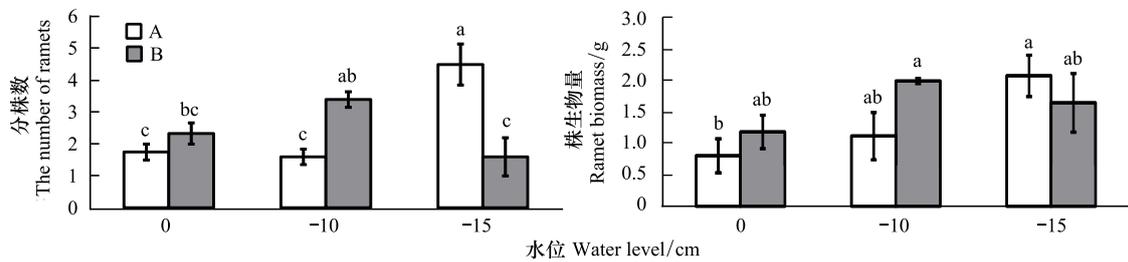


图3 11月份不同水位梯度处理间单株分株数及生物量的差异比较

Fig. 3 The number of ramets per plant (A) and biomass of *Carex brevicuspis* between different water treatments in November (B)

柱状图代表平均值 ± 标准误; 不同字母表示水位间的差异显著

著差异(图4)。说明在小生境中,不同高程可能对苔草的繁殖特征影响较水位的大

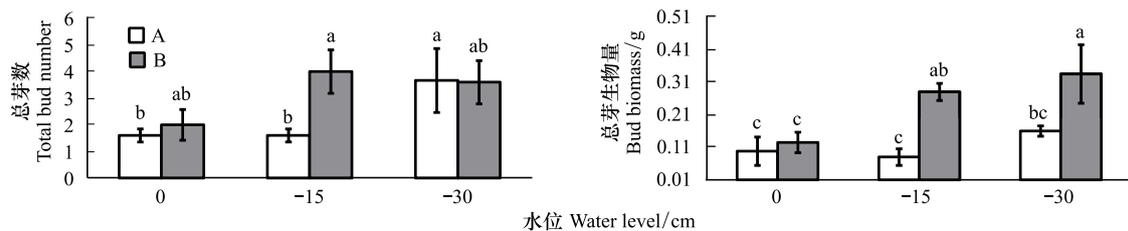


图4 11月份不同水位梯度处理间芽数及其生物量的差异比较

Fig. 4 The number of bud per plant (A) and biomass of *Carex brevicuspis* between different water levels in November (B)

柱状图代表平均值 ± 标准误; 不同字母表示水位间的差异显著

2.3 繁殖分配特征

由表1可见,生物量分配到营养器官的差异受水位影响极显著,分配到繁殖体的差异受水位影响不显著;多重比较结果表明:高程变化对短尖苔草繁殖体分配影响较显著,对分配到营养器官的影响不显著。于A型短尖苔草而言,分配到繁殖体的生物量在0、-30 cm水位最大,-15 cm水位最小;分配到根的在0 cm水位最大,而到叶的是-30 cm水位最大。对B型短尖苔草而言,水位对不同营养器官的生物量分配影响不明显。可见,不同高程区短尖苔草的生长对水位的适应性不同,同种植物的不同繁殖器官对水位的适应性也不尽相同。

3 讨论

3.1 水位与分布高程对苔草生长特征的影响

研究发现,水位对植物的影响因种而异,不同高程区短尖苔草对相似环境压力的适应对策也不尽相同。A型短尖苔草的生物量积累随着处理水位的降低有递增的趋势,旱季水位对B型短尖苔草的生长特征产生了直接作用,苔草株高随着处理水位的降低而增大,生物量积累也随之增加,以逃离水分过多对其生存的影响^[23];因为A型短尖苔草长期生活在相对干旱的环境下,在-30 cm、-15 cm水位相对于0 cm水位生长较好。B型短尖苔草因长时间处于波动水位下,生长对不稳定环境的变化较敏感,导致其生物量积累在-15 cm、-30 cm处比0 cm水位高,这可能是0 cm水位环境植株根系长时间缺氧,导致植物的生长滞缓和总生物量积累减少。多重比较分布高程对苔草生长特征的影响得出:-15 cm水位处,A型短尖苔草株高显著大于B型短尖苔草,但生物量积累差异不明显,说明B型短尖苔草的生物量积累速率小于自身株高增加速率。不难看出,适当干旱刺激了短尖苔草叶片延长生长以适应胁迫,表明植株生长性状在一定程度上具有可塑性,且与环境条件密切相关^[24],这与其他学者关于湿地克隆植物形态特征及生物量积累是对环境长期适应的结果相符^[25-27],并验证了适应假说理论,即克隆植物的形态可塑性是与生境的资源状况相适应的,并预测来自资源水平高且资源斑块稳定生境的克隆植物比来自资源水平低且资源斑块不稳定生境的具有更高的形态可塑性。

3.2 水位与分布高程对短尖苔草克隆繁殖特性的影响

水位是影响植物繁殖的关键因子,对比分析不同分布高程的苔草克隆繁殖特征在不同水位下的差异显示:不同水位下,A型短尖苔草在分株数、分株生物量、芽数、芽生物量等繁殖特征上存在显著差异,表现为随水位降低而逐渐增加,在-30 cm处达到最大。B型短尖苔草仅分株数存在显著差异,在-15 cm处达最大,但其他克隆繁殖特征则差异不显著。两种短尖苔草克隆繁殖特性的差异都符合觅食策略中的强度觅食行为^[28],即克隆植物在环境条件好的地区(或斑块),小范围内通过产生大量的分蘖来占领所处生境。A型与B型短尖苔草间克隆繁殖特征表现的不一致可能与其内在的遗传机制有关。此外,短尖苔草的克隆繁殖特征除受到水位的影响外,还受分布高程的影响。其中,在-15 cm水位下B型短尖苔草的分株数、分株生物量、芽数及芽生物量均显著大于A型苔草,推测在资源相对丰富的环境下,B型短尖苔草比A型短尖苔草有较大繁殖竞争能力。

3.3 水位与分布高程对苔草生物量分配的影响

生物量分配是植物对环境的适应性表现。在整个生长季节内,环境中植物可利用资源是变化的,植物通过调节生长和生殖之间的资源分配比率来提高适合度以适应这种变化。资源利用学说认为,植物繁殖分配比例的高低取决于生境中的可利用性资源,当资源不足时,植物会将更多的资源分配给营养结构以提高资源的获取能力^[29],因为有性繁殖和无性繁殖代表了该植株整个生活史的未来发展方向,而营养生长代表该植株现在的生长趋势^[9]。

在异质环境中短尖苔草通过对营养器官和繁殖器官的生物量分配调整,优化各器官生物量投入以适应多样化环境。A型短尖苔草在-15 cm处,投入到繁殖体的资源较0 cm、-30 cm水位多,在-30 cm处,资源投入到叶和根的生物量呈相反的表现,这可能是由于-30 cm相对-15 cm水位而言,资源(水分)相对被限制,没有太多能量分配到克隆繁殖体,植株通过叶片延伸生长所合成的光合作用能量只能用于维持当下的生存。这种生长与繁殖的权衡与Liu等对小慈姑(*Sagittaria potamogetifolia* Merr.)的研究结果一致^[30]。B型短尖苔草的生物量分配受水位影响不明显。可见,A型短尖苔草与B型苔草在相似的环境胁迫下,表现出不同的生长繁殖策略,这与袁龙义等对刺苦草(*Vallisneria spirulosa* Yan.)研究中得出的结论一致^[31]。

克隆植物复杂而特殊的繁殖方式,及其在多样化生境系统中的可塑性,蕴涵着复杂多样的适应与进化信息。同一物种因长期生长在不同的生境下,最终形成不同的生长繁殖机制,更有利于该物种的延续及分化。研究不同高程区短尖苔草对水位变化的生长和繁殖响应对该物种的生态恢复具有指导意义。近年来,由于地下水位下降,加上人为干扰等原因,苔草分布面积大幅萎缩。当前,在西、南洞庭湖已难以见到大面积的苔草群落,在东洞庭湖其大面积分布也仅限于保护区范围内。苔草作为越冬候鸟的重要食源地、鱼类的重要产卵场等,其种群恢复对洞庭湖湿地保护有重要意义。苔草生长和繁殖策略除受水位影响外,还可能受土壤理化性质、气候条件、植物生理指标(可溶性糖和淀粉含量等)和干扰的影响,因此需要进一步研究,以建立系统的植物与环境及植株体内的生理权衡机制。

参考文献(References):

[1] 谢永宏,陈心胜.三峡工程对洞庭湖湿地植被演替的影响.农业现代化研究,2008,29(6):684-687.

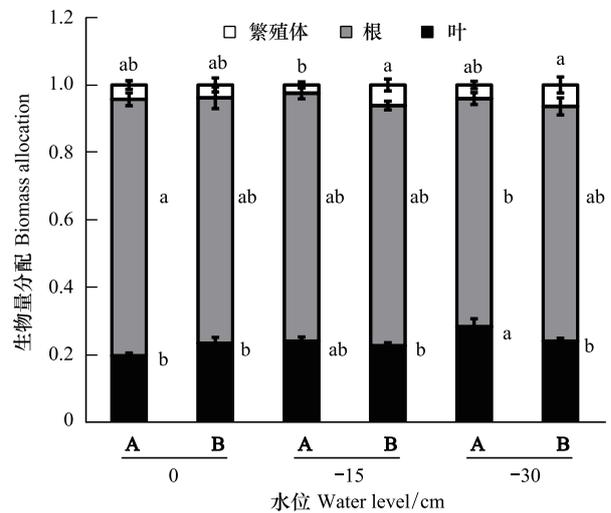


图5 11月份不同水位梯度处理间苔草生物量分配的差异性
Fig. 5 Biomass allocation of *Carex brevicuspis* among different water treatment in November

柱状图代表平均值±标准误;不同字母表示水位间的差异显著

- [2] Voisenek L A C J, Rijnders J H G M, Peeteers A J M, van de Steeg H M, de Kroon H. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology*, 2004, 85(1): 16-27.
- [3] Chen X S, Xie Y H, Deng Z M, Li F, Hou Z Y. A change from phalanx to guerrilla growth form is an effective strategy to acclimate to sedimentation in a wetland sedge species *Carex brevicuspis* (Cyperaceae). *Flora- Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2011, 206(4): 347-350.
- [4] Casper B B. Demographic consequences of drought in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*: Effects of density, associations with shrubs, and plant size. *Oecologia*, 1996, 106(2): 144-152.
- [5] Touchette B W, Iannacone G E, Frank A R. Drought to tolerance versus drought avoidance: a comparison of plant-water relations in herbaceous wetland plants subjected to water withdrawal and repletion. *Wetlands*, 2007, 27(3): 656-667.
- [6] Williams D G, Black R A. Drought response of a native and introduced Hawaiian grass. *Oecologia*, 2004, 97(4): 512-519.
- [7] Zhou W S, Wu N, Bao W K. Growth and potential reproduction of *Poa crymophila* in response to season precipitation shortage in the Eastern Tibetan plateau, China. *Russian Journal of Ecology*, 2010, 41(2): 147-152.
- [8] Song Y Y, Zhou C B, Zhang W H. Reproductive allocation patterns in different edaphic types Populations of *Haloxylon ammodendron* in Gurbantünggüt desert. *Russian Journal of Ecology*, 2011, 42(5): 395-399.
- [9] Liu F, Chen J M, Wang Q F. Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels. *Plant Systematics and Evolution*, 2009, 277: 61-65.
- [10] Arthaud F, Vallod D, Robin J, Bornette G. Eutrophication and drought disturbance shape functional diversity and life-history traits of aquatic plants in shallow lakes. *Aquatic Sciences*, 2012, 74(3): 471-481.
- [11] Lenssen J P M, Van Kleunen M, Fischer M, De Kroon H. Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology*, 2004, 92(4): 696-706.
- [12] 龙勇. 东洞庭湖湿地植被及其生物量研究与三峡工程影响分析[D]. 长沙: 湖南大学, 2013.
- [13] 袁敏. 基于遥感技术的三峡工程建设对洞庭湖水面面积的影响研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2013.
- [14] 代勇. 三峡水库运行后洞庭湖湿地生态系统服务功能价值研究[D]. 长沙: 湖南师范大学, 2012.
- [15] 彭也茹. 水量变化下洞庭湖生态水位及水情研究[D]. 长沙: 湖南大学, 2013.
- [16] 胡佳宇, 谢永宏, 李峰, 侯志勇. 东洞庭湖丁字堤苔草群落特征及其影响因子. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 745-751.
- [17] Xie Y H, Huang Q, Wang X L. Protection of major wetlands in the middle and lower reaches of Yangtze River. Wuhan: Yangtze Conservation and Development Report 2011, 2011: 144-168.
- [18] 杨利. 三峡工程对洞庭湖区湿地景观格局及生态健康的影响研究[D]. 长沙: 湖南师范大学, 2013.
- [19] Deng Z M, Chen X S, Xie Y H, Pan Y, Li F, Hou Z Y, Li X, Xie Y J. Plasticity of the clonal growth in the wetland sedge *Carex brevicuspis* along a small-scale elevation gradient in Dongting Lake wetlands, China. *Annales Botanici Fennici*, 2013, 50: 151-159.
- [20] 侯志勇, 谢永宏, 于晓英, 李峰. 洞庭湖青山坑退耕地不同水位土壤种子库特征. *应用生态学报*, 2009, 20(6): 1323-1328.
- [21] 李青雨. 不同土壤养分对蝴蝶花(*Iris japonica*)的克隆生长和有性繁殖的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2006.
- [22] Li F, Xie Y H, Zhang C, Chen X S, Song B B, Li Y Z, Tang Y, Hu J Y. Increased density facilitates plant acclimation to drought stress in the emergent macrophyte *Polygonum hydropiper*. *Ecological Engineering*, 2014, 71: 66-70.
- [23] Yang Y Q, Yu D, Li Y K, Xie Y H, Geng X H. Phenotypic plasticity of two submersed plants in response to flooding. *Journal of Freshwater Ecology*, 2004, 19(1): 69-76.
- [24] Rathcke B, Lacey E P. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16: 179-214.
- [25] Count R L, Lee P F. Patterns of variation in Ontario wild rice (*Zizania aquatica* L.) 4: influence of regional and local environmental factors on variation within and among field populations. *Aquatic Botany*, 1990, 36(2): 193-205.
- [26] Murphy K J, Rørslett B, Springel I. Strategy analysis of submerged lake macrophyte communities: an international example. *Aquatic Botany*, 1990, 36(4): 303-323.
- [27] 蒲高忠, 唐赛春, 潘玉梅, 韦春强, 岑艳喜. 入侵植物银胶菊在不同生境下表型可塑性和构件生物量. *广西植物*, 2010, 30(5): 641-645.
- [28] 汤俊兵, 肖燕, 安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展. *生态学报*, 2010, 30(11): 3028-3036.
- [29] Chen X S, Deng Z M, Xie Y H, Li F, Li X. Differential growth and vegetative reproduction of two co-occurring emergent macrophytes along a water table gradient. *Pakistan Journal of Botany*, 2014, 46(3): 881-886.
- [30] Liu F, Liao Y Y, Li W, Chen J M, Wang Q F, Mottey T J. The effect of pollination on resource allocation among sexual reproduction, clonal reproduction, and vegetative growth in *Sagittaria potamogetifolia* (Alismataceae). *Ecological Research*, 2010, 25(3): 495-499.
- [31] 袁龙义, 李守淳, 李伟, 邓光, 张昭. 水深对刺苦草生长和繁殖策略的影响研究. *江西师范大学学报: 自然科学版*, 2007, 31(2): 156-160.