

DOI: 10.5846/stxb201803260600

焦德志, 于欣宇, 王昱深, 潘林, 杨允菲. 扎龙湿地芦苇分株生态可塑性及其对土壤因子响应. 生态学报, 2019, 39(11): - .

Jiao D Z, Yu X Y, Wang Y S, Pan L, Yang Y F. The ecological plasticity and its responses to soil factors of ramets of *Phragmites australis* in Zhalong wetland. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): - .

## 扎龙湿地芦苇分株生态可塑性及其对土壤因子响应

焦德志<sup>1,\*</sup>, 于欣宇<sup>1</sup>, 王昱深<sup>1</sup>, 潘林<sup>1</sup>, 杨允菲<sup>2</sup>

1 齐齐哈尔大学 生命科学与农林学院, 抗性基因工程与寒地生物多样性保护黑龙江省重点实验室, 黑龙江齐齐哈尔 161006

2 东北师范大学 草地科学研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024

**摘要:**扎龙湿地的芦苇既可形成大面积的单优群落,也可形成不同群落斑块。采用大样本抽样调查与统计分析方法,对湿地内水生生境、湿生生境、旱生生境和盐碱生境芦苇种群分株高度和生物量进行比较。结果表明,6—10月份,4个生境芦苇种群分株高度及生物量均以水生生境最高,盐碱生境最低,水生生境株高为盐碱生境的1.5—2.3倍,分株生物量为2.0—5.1倍,生境间的差异性以及差异序位均相对稳定。4个生境株高生境间变异系数(19.45%—31.56%)均高于生境内变异系数(8.07%—17.61%),分株高度在生境间的可塑性更大;分株生物量中水生生境、湿生生境和盐碱生境3个生境间的变异系数(33.43%—55.61%)均低于生境内变异系数(44.85%—79.82%),分株生物量在生境内的可塑性更大。不同生境条件下芦苇种群分株,在生长和生产上均存在较大的生态可塑性,表现出明显的环境效应,其中土壤含水量是该地区芦苇分株生态可塑性变异的主要驱动因子( $R>0.80$ ),为正向驱动。

**关键词:**扎龙湿地;芦苇;分株;生态可塑性;变异系数

## The ecological plasticity and its responses to soil factors of ramets of *Phragmites australis* in Zhalong wetland

JIAO Dezhi<sup>1,\*</sup>, YU Xinyu<sup>1</sup>, WANG Yushen<sup>1</sup>, PAN Lin<sup>1</sup>, YANG Yunfei<sup>2</sup>

1 Key Laboratory of Resistance Gene Engineering and Preservation of Biodiversity in Cold Areas in Heilongjiang Province, College of Life Science and Agriculture, Forestry, Qiqihar University, Qiqihar 161006, China

2 Key Laboratory of Vegetation of Education Ministry, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

**Abstract:** *Phragmites australis* in the Zhalong wetlands can not only form large areas of mono-dominant communities, but also form different community patches. By using large sample sizes and statistical analysis, a comparative study was performed on the height and biomass of ramets of *P. australis* populations in aquatic, wet, xeric, and saline-alkali habitats in wetlands. The results showed that in these four habitats, from June to October, the height and biomass of ramets of *P. australis* population were the highest in the aquatic habitat, and the lowest in the saline-alkali habitat; the height of ramets in the aquatic habitat was 1.5—2.3 times higher than that in the saline-alkali habitat; and the biomass of ramets in the aquatic habitat was 2.0—5.1 times larger than that in the saline-alkali habitat, while the difference and different orders among habitats were relatively stable. In the four habitats, the coefficients of variance in ramet height (19.45%—31.56%) among habitats were higher than those within habitats (8.07%—17.61%). The ramet height had a greater plasticity among habitats, while the coefficients of variance in ramet biomass (33.43%—55.61%) among the aquatic, wet, and saline-alkali habitats were lower than those within the habitats (44.85%—79.82%). Additionally, the ramet biomass had a greater plasticity within habitats. The ramets of *P. australis* populations in different habitats had great morphological plasticity in

基金项目:国家自然科学基金项目(31472134,31672471);黑龙江省省属高等学校基本科研业务费科研项目(135309484,YSTSXK201880)

收稿日期:2018-03-26; 网络出版日期:2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jdz\_13909@163.com

growth and production, showing obvious environmental effects, in which the soil moisture was the main positive driving factor ( $R > 0.80$ ) of plasticity variation.

**Key Words:** Zhalong wetland; *Phragmites australis*; ramet; ecological plasticity; coefficient of variance

植物性状是物种长期进化过程中适应不同环境的结果,能够客观表达植物对环境的响应和适应<sup>[1]</sup>。植物性状可分为遗传型和表现型。遗传型是由遗传因素决定的内在特性,表现型是遗传因素在特定环境条件下的可见性状,即生态可塑性。植物个体生长发育的气候条件,还是群落条件,总是要产生或大或小的差异,这些差异不仅影响到各自在整个生育期的生长发育过程,而且最终都要表现在大小、多少等数量性状上<sup>[2]</sup>。

对生态可塑性的认识,更多来自于植物响应变化的环境条件个体基因型所产生的表型的范围<sup>[3]</sup>。在异质生境中,为了最大限度地获取和利用生长与繁殖的资源,植物会表现出丰富的可塑性调节<sup>[4]</sup>。长叶碱毛茛(*Halerpestes ruthenica*)在低养分情况下,分株总数及生物量均显著减小,而节间长、匍匐茎平均节间长均显著增加<sup>[5]</sup>。随着养分的增加,1年生分蘖草本黍(*Panicum miliaceum*)的基株水平、生物量、分蘖数和种子数均增大<sup>[6]</sup>;匍匐茎草本蛇莓(*Duchesnea indica*)间隔子长度、分枝角度下降,分枝强度则增加<sup>[7]</sup>。湿地植物往往具有更加广阔的地理分布范围,也占据了多样的生境<sup>[8]</sup>,喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)在不同水分条件的异质生境中,均可形成密集的单优群落<sup>[9]</sup>。

周期性水位变化是湿地生态系统的最基本特征<sup>[10]</sup>,不仅直接影响湿地植物的生长、繁殖、时空分布、多样性等个体和群落特征,而且间接改变湿地生态系统结构和功能<sup>[11]</sup>。湿地植物因其独特的进化过程、生活史特征和生理适应、多样化的繁殖模式以及在浅水湖泊中的关键建构功能而引起越来越多国际学者的关注<sup>[12]</sup>,湿地植物的株高和株重对不同水分梯度的响应,可以明确不同的湿地水文条件下植物的响应及分布规律<sup>[13]</sup>,可以为研究当前环境条件下湿地生态系统功能奠定基础,为预测未来全球变化对湿地生态系统的影响提供方法和依据。

芦苇(*Phragmites australis*)是湿地植物中全球性广布物种,在资源分布、生态型、生理生态、种群遗传结构、生态系统功能方面开展了大量研究<sup>[14-19]</sup>。在扎龙湿地,芦苇既可在常年积水和季节性积水的区域形成大面积单优势种群落,也可在短时积水和无积水的区域形成单优势种群落斑块或居群,对于维持湿地生态系统的稳定和功能具有重要作用,也是珍稀濒危物种丹顶鹤的重要繁殖场所。近年来,扎龙湿地出现严重的生境破碎化现象,芦苇群落由原来的集中分布退化为被更多的旱地所分割,湿地内形成了不同植物组成比例,以及土壤条件异质的芦苇群落斑块<sup>[20-21]</sup>。以扎龙湿地芦苇为研究对象,开展水分异质生境系列分株高度和生物量的比较分析,揭示芦苇分株生长和物质生产等可塑性变异及其主要驱动因子,对于预测湿地水文条件的改变对植物的生长、繁殖以及分布等的影响至关重要,更好地解释湿地植物在水文变化过程中的适应机制,对进一步阐释广布种植物的趋异适应具有重要的理论价值,对扎龙湿地实施长效补水机制的实施和湿地健康可持续发展管理具有实践指导意义。

## 1 研究地区和研究方法

### 1.1 研究区概况

本研究是在扎龙国家级自然保护区(齐齐哈尔东南 23 km)核心区进行(图 1)。地理坐标 46°52′—47°32′N, 123°47′—124°37′E,属于中温带大陆性季风气候,年均气温为 3.2℃,最冷月平均气温-19.4℃,最热月平均气温 22.9℃,年日照时数 2700—3000 h,年辐射总量是 2052—2140 J/cm<sup>2</sup>,积温 2600—3000℃,平均地温 4.9℃,无霜期 128 d<sup>[22]</sup>。

### 1.2 样地设置

根据科学问题阐述和说明的需要,以土壤水分条件,从水生、湿生、旱生及盐碱化土壤,共设置 4 个生境样

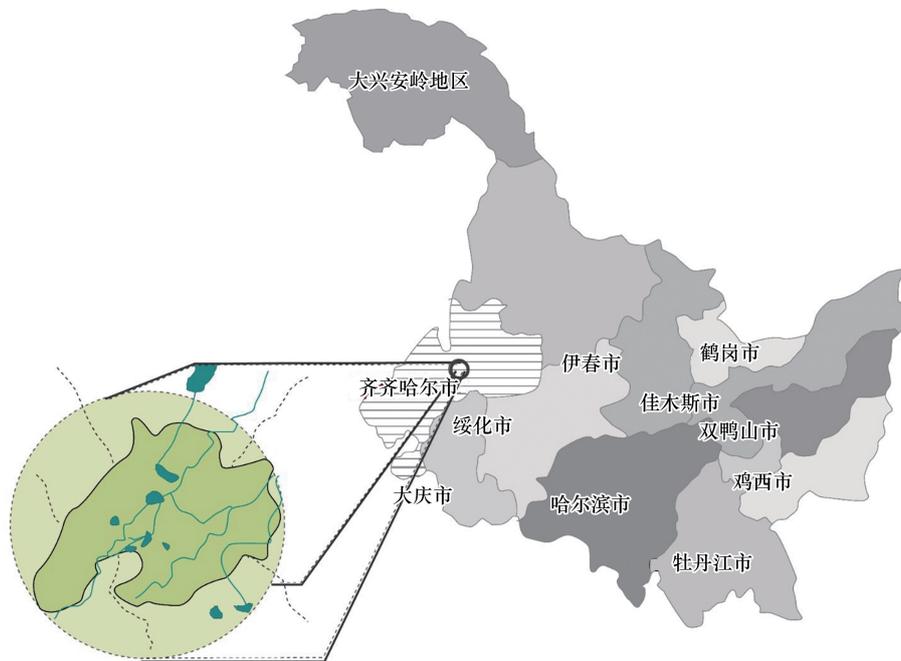


图 1 扎龙湿地位置图

Fig.1 The Location of Zhalong wetland

地(图 2):

1) 水生生境(H1):土壤为腐殖沼泽土,形成湿地内面积最大的芦苇群落,常年积水,水深变化为 10—100 cm,生长旺盛期群落盖度 95%以上,群落下层伴生狸藻(*Utricularia vulgaris*)、眼子菜(*Potamogeton octandrus*)、甜茅(*Glyceria acutiflora*)、小叶樟(*Calamagrostis angustifolia*)等<sup>[23,24]</sup>。

2) 湿生生境(H2):土壤为沼泽土,平时无积水或少量积水,7—8 月雨季来临以后逐渐积水,积水深度一般情况低于 30 cm,生长旺盛期群落盖度 95%以上,群落下层伴生西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)、针蔺、委陵菜(*Potentilla aiscolor*)、海乳草(*Glaux maritima*)等<sup>[23,24]</sup>。

3) 旱生生境(H3):土壤为草甸土,全年无积水或 7—8 月份雨季短时积水,经常形成羊草+芦苇群落,微地形中心也可形成面积不等的单优种芦苇群落斑块,生长旺盛期群落盖度 90%以上,群落下层伴生西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)、针蔺(*Eleocharis congesta*)、朝鲜碱茅(*Puccinellia chinampoensis*)、扁秆蔗草(*Scirpus planiculmis*)、委陵菜(*Potentilla aiscolor*)等<sup>[23,24]</sup>。

4) 盐碱生境(H4):土壤为盐碱土,全年无积水,土壤表层已完全丧失,具有明显盐碱斑,有的碱斑可形成单优势种芦苇居群,生长旺盛期群落盖度 50%以下,群落下层伴角碱蓬(*Suaeda corniculata*)、碱地肤(*Kochia sieveriana*)、野大麦(*Hordeum brevisubulatum*)、朝鲜碱茅等<sup>[23,24]</sup>。

### 1.3 研究方法

扎龙湿地的芦苇一般 5 月初返青,于 6 月 8 日,7 月 8 日,8 月 10 日,9 月 11 日,10 月 12 日在上述 4 个样地 3 次重复取样<sup>[22-24]</sup>。每个样方随机测量高矮不等的 30 株分株高度后齐地面剪下,从记录高度的 90 株分株中随机抽取 30 株置通风处风干,分别称重。芦苇根茎集中分布在 100 cm 以内土层,用土钻对每一生境样点土壤做 3 次重复取样,深度为 100 cm,每次重复取样土壤混匀后分别装袋带回实验室。采用烘干称重法测定土壤含水量,采用电位法测定 pH 值,采用重铬酸钾加热法测定有机质含量,采用碱解扩散法测定速效氮含量,采用钼锑抗比色法测定速效磷含量<sup>[23,24]</sup>。

4 个生境间距离均在 5 km 内,其中 H1 和 H2 样地与 H3 和 H4 样地相距 2 km,H1 和 H2 相距 500 m,H3 和 H4 相距 200 m,光照和温度等环境条件可视为一致。



图2 扎龙湿地4个芦苇生境的样地

Fig.2 The four experiment plots of *Phragmites australis* in Zhulong wetland

#### 1.4 数据处理

对各样地所测定的分株高度和分株生物量作统计分析,最大值(Max)和最小值(Min)反映观测样本的实际大小范围,平均值(M)反映样本的平均数量,标准差(SD)反映样本的绝对变异,变异系数(CV)反映样本的相对变异。利用SPSS 19.0对分株高度和生物量数据( $n=30$ )进行K-S检验, $P$ 值均大于0.05,样本均呈正态分布,不同生境间差异采用方差分析检验(One-way ANOVA,  $\alpha=0.05$ )。对取样获得的4个生境5个月份分株高度和生物量数据及同步取样的土壤因子数据间进行Pearson相关分析( $n=20$ )。

## 2 结果分析

### 2.1 异质生境芦苇分株高度的生态可塑性

分株高度是分株生长的重要量度之一<sup>[13]</sup>。4个生境芦苇种群分株高度的观测值统计如图3所示,6—10月份,株高最大值、最小值和平均值均以水生生境(H1)最大,依次为湿生生境(H2)、旱生生境(H3),均以盐碱生境(H4)最小。其中,4个生境株高平均值H1为88.5,174.1,233.7,242.4,240.2 cm;H2为84.9,159.9,186.1,203.9,201.1 cm;H3为65.8,123.5,189.6,202.8,199.3 cm;H4为58.7,83.0,99.9,109.7,107.6 cm。H1(最大值)是H4(最小值)的1.5—2.3倍,6月份的H1和H2间、H3和H4间,8—10月份的H2和H3间分株高度差异均未达到显著水平( $P>0.05$ )。因此,芦苇种群分株高度在生境间表现出较大的可塑性变异,生境间的差异序位又基本稳定。

6—10月份,芦苇株高在4个生境内的变异系数分别为9.32%—15.03%之间,10.59%—15.87%之间,8.07%—17.61%之间,8.51%—15.87%之间,10.13%—14.74%之间(图4),4个生境间的变异系数分别为

19.45%, 30.16%, 31.56%, 29.74%, 30.11%, 分株高在生境间的变异系数均高于生境内。表明芦苇株高在生境内的可塑性普遍较大,但生境间的可塑性更大。

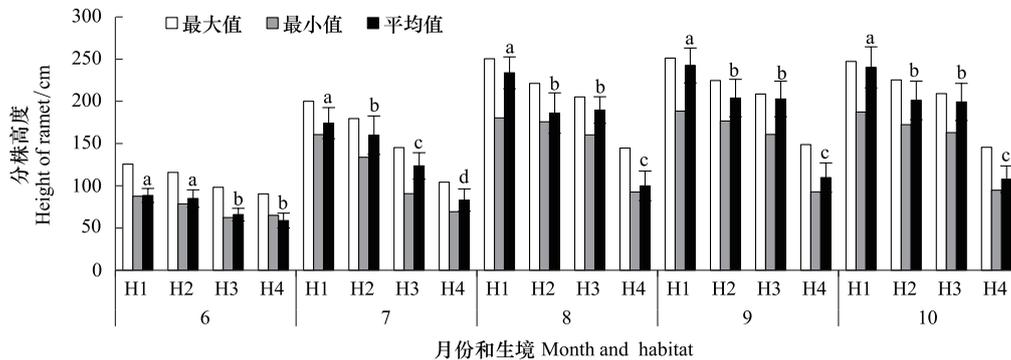


图3 不同生境芦苇种群分株高度 (cm) 观测值统计

Fig.3 Statistic values of observation data for ramet height (cm) of *Phragmites australis* population in heterogeneous habitats

H1: 水生生境 Aquatic habitats; H2: 湿生生境 Wet habitats; H3: 旱生生境 Xeric habitats; H4: 盐碱生境 Saline-alkali habitats; 不同小写字母表示相同月份不同生境间差异显著 ( $P < 0.05$ )

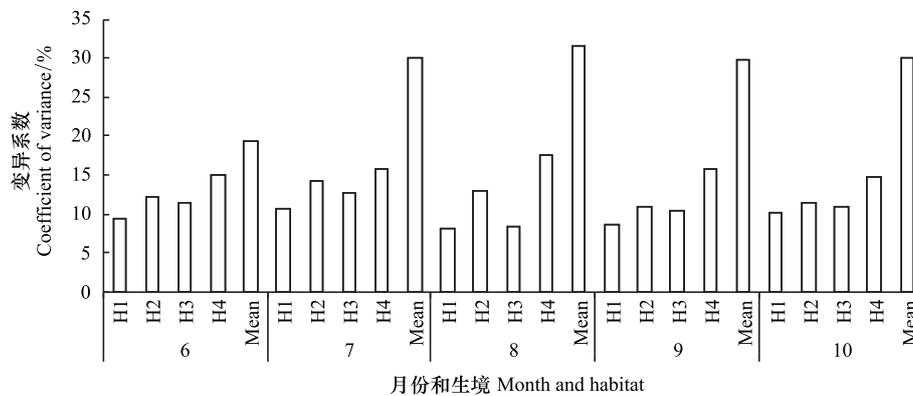


图4 不同生境芦苇种群分株高度变异系数

Fig.4 The coefficient of variation of ramet height of *Phragmites australis* population in heterogeneous habitats

## 2.2 异质生境芦苇分株生物量的生态可塑性

分株生物量是分株生产的重要量度之一<sup>[13]</sup>。4个生境芦苇种群分株生物量的观测值统计如图5所示,6—10月份,分株生物量最大值、最小值和平均值也均以水生生境(H1)最大,依次为是湿生生境(H2)、旱生生境(H3),均以盐碱生境(H4)最小。其中4个生境分株生物量平均值H1为3.01, 9.32, 11.55, 16.33, 14.51 g; H2为1.79, 6.60, 8.55, 14.45, 12.21 g; H3为1.74, 3.97, 6.08, 9.24, 7.84 g; H4为1.52, 2.28, 3.72, 4.42, 2.86 g。H1(最大值)是H4(最小值)的2.0—5.1倍,6月份的H2、H3和H4间分株生物量差异未达到显著水平( $P > 0.05$ ),由此反映了芦苇种群分株生物量在生境间的差异性及其差异序位均稳定,生境间分株生物量的差异均大于分株高度差异。

6—10月份,芦苇分株生物量在生境内的变异系数分别为28.16%—58.63%之间,49.37%—79.82%之间,40.95%—58.06%之间,24.92%—60.86%之间,29.08%—67.13%之间(图6),4个生境间的变异系数分别为33.43%, 55.61%, 46.92%, 48.31%, 54.93%,其中,H1, H2和H4生境内的变异系数均高于生境间。由此表明,分株生物量在生境间的可塑性变异普遍较大,但生境内的可塑性变异更大。分株在高度和生物量数量性状上表现出不同的可塑性变异,分株生物量的可塑性普遍高于分株高度的可塑性(图4、图6)。

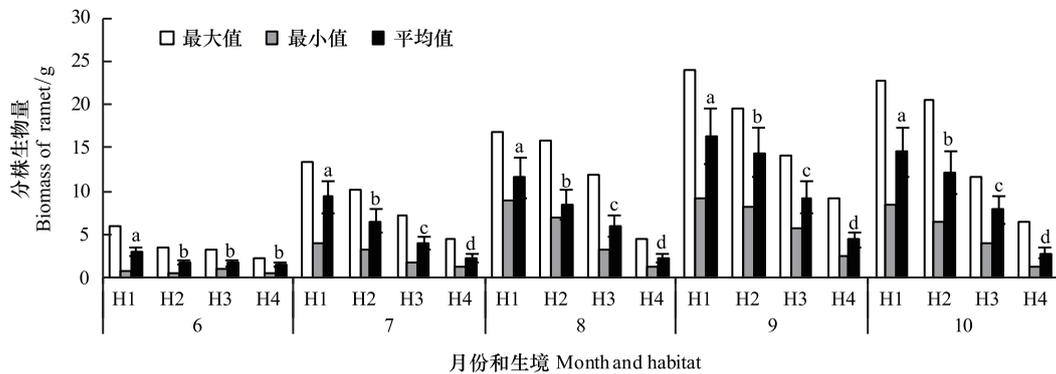


图5 不同生境芦苇种群分株生物量(g)观测值统计

Fig.5 Statistic values of observation data for ramet biomass (g) of *Phragmites australis* population in heterogeneous habitats

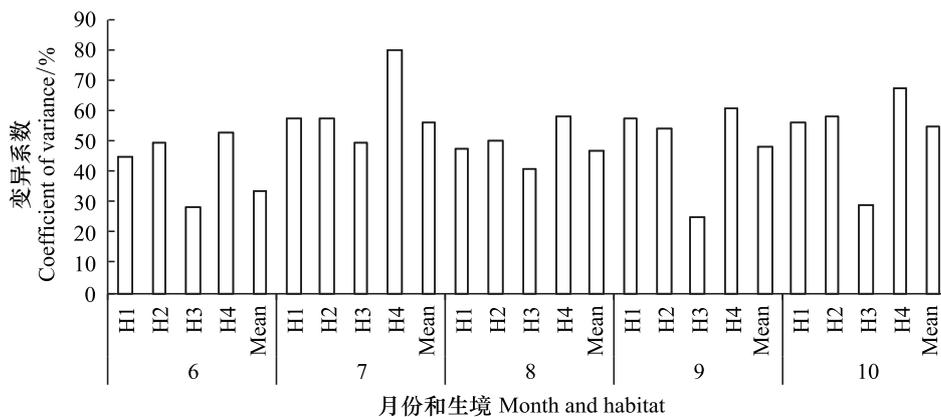


图6 不同生境芦苇种群分株生物量变异系数

Fig.6 The coefficient of variation of ramet biomass of *Phragmites australis* population in heterogeneous habitats

### 2.3 异质生境芦苇分株生态可塑性的潜在机制

6—10月份,4个生境土壤理化特性如表1所示,水生生境(H1)土壤含水量为饱和状态,其他3个生境以湿生生境(H2),其次是旱生生境(H3),均以盐碱生境(H4)最低;pH均以H1最低,H4最高;有机质和速效氮含量均以H1最高,H4最低;速效磷含量均以H4最高,H3最低,pH在7月份H2和H3间,8、9月份H1和H2间差异未达到显著水平( $P>0.05$ ),不同生境各土壤因子差异均显著( $P<0.05$ )。土壤的含水量、pH、有机质、速效氮和速效磷含量既表现出一定的季节波动性,同时,在生境间又存在比较稳定的空间差异。

对4个生境芦苇分株高度和生物量与土壤因子进行相关性分析。结果如表2所示,土壤含水量与分株高度和生物量呈极显著( $P<0.01$ )的正相关,土壤pH与分株高度和生物量呈极显著的负相关,土壤有机质和速效氮含量与分株高度和生物量呈正相关,但均未达到显著水平( $P>0.05$ ),土壤速效磷含量与分株高度和生物量呈极显著负相关。由此表明土壤含水量是扎龙湿地芦苇分株高度和生物量产生可塑性变异的主要驱动因子( $R>0.80$ )。

## 3 讨论

### 3.1 植物的生态可塑性

植物的生态可塑性不仅能够体现植物对环境的适应情况,也能够体现植物生长和物质分配等调节的功能和意义<sup>[25]</sup>。在资源和空间相对充足的理想化状态下,植物对环境因子的响应应该符合高斯分布<sup>[26]</sup>,但真实的自然环境中,植物的生长发育很难处于最适的环境条件。植物通过生态可塑性可以最大限度地获取和利用

环境资源,植物的生态可塑性主要表现为分株构型、资源吸收器官形态特征和生物量分配等方面的变化,是植物适应异质生境的重要策略<sup>[12]</sup>。植物高度的生态可塑性变化,可以大大增加对环境的综合适应能力<sup>[2]</sup>。

表 1 4 个生境土壤理化特性

Table 1 Soil physical and chemical characteristics in four habitats

月份 Month	生境 Habitat	含水量 Moisture/%	pH	有机质 Organic matter/ (g/kg)	速效氮 Available nitrogen/ (mg/kg)	速效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)
6 月 June	H1	—	7.46±0.24d	92.47±7.17a	344.65±19.28a	6.36±0.58b
	H2	19.7±2.1a	7.86±0.29c	81.56±6.22b	253.74±12.81b	5.19±0.47c
	H3	10.6±1.0b	8.12±0.31b	72.43±5.19c	181.56±9.69c	3.24±0.28d
	H4	8.5±0.9c	9.91±0.36a	33.25±3.81d	101.63±8.75d	8.96±0.92a
7 月 July	H1	—	7.43±0.24c	81.12±6.47a	286.43±15.66a	6.21±0.67b
	H2	30.1±3.3a	7.76±0.28b	70.23±5.12b	205.67±14.21b	4.96±0.43c
	H3	16.8±1.5b	7.87±0.26b	62.47±4.56c	136.42±8.45c	2.97±0.28d
	H4	12.2±1.1c	9.65±0.29a	27.59±3.17d	81.48±6.13d	7.12±0.58a
8 月 August	H1	—	7.43±0.27c	69.34±5.05a	222.17±19.54a	5.01±0.57b
	H2	44.9±4.2a	7.48±0.25c	62.98±5.66b	165.87±15.57b	4.02±0.37c
	H3	26.2±1.6b	7.72±0.21b	50.33±4.24c	104.62±7.39c	2.24±0.26d
	H4	18.9±1.8c	9.24±0.24a	20.56±3.06d	64.57±5.62d	6.13±0.49a
9 月 September	H1	—	7.41±0.23c	66.37±7.02a	175.86±16.21a	4.11±0.39b
	H2	48.3±5.1a	7.57±0.24c	57.65±6.09b	116.38±13.25b	3.01±0.28c
	H3	29.6±2.5b	8.06±0.13b	40.11±4.10c	87.47±6.76c	1.78±0.16d
	H4	19.6±2.9c	9.13±0.42a	16.14±1.28d	59.89±4.34d	5.07±0.47a
10 月 October	H1	—	7.44±0.18d	58.67±5.97a	153.37±12.62a	3.56±0.28b
	H2	36.8±3.3a	7.86±0.23c	43.38±4.25b	106.25±10.41b	2.21±0.19c
	H3	19.7±2.2b	8.47±0.24b	36.73±5.61c	67.26±4.98c	1.42±0.14d
	H4	14.6±1.4c	10.06±0.56a	15.51±1.26d	55.66±5.13d	4.63±0.52a

H1: 水生生境 Aquatic habitats; H2: 湿生生境 Wet habitats; H3: 旱生生境 Xeric habitats; H4: 盐碱生境 Saline-alkali habitats; 不同小写字母表示相同月份不同生境间差异显著 ( $P < 0.05$ )

表 2 芦苇种群分株高度和生物量与土壤因子间的相关系数 ( $n = 20$ )Table 2 Correlation between height and biomass of ramets of *Phragmites australis* population and soil factors ( $n = 20$ )

类别 Variation	含水量 Moisture/%	pH	有机质 Organic matter/ (g/kg)	速效氮 Available nitrogen/ (mg/kg)	速效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)
分株高度 Height of ramet/cm	0.810 **	-0.628 **	0.183	0.001	-0.585 **
	Sig.	0.000	0.003	0.440	0.996
分株生物量 Biomass of ramet/(g/株)	0.895 **	-0.609 **	0.215	0.044	-0.450 **
	Sig.	0.000	0.004	0.362	0.855

\*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$

研究表明,芦苇分株高度生境间的变异系数均高于生境内,不同生境间的土壤理化特性对分株高度影响更大,而生境内的生长条件则影响相对较小。芦苇分株为了获取更多的  $O_2$ 、 $CO_2$  及光资源,均将较多的物质分配给茎的伸长生长,以提高个体对空间和资源的利用。调查样地中,水生、湿生和盐碱生境分株生物量生境内的变异系数均高于生境间,不同生境内的生长条件对分株生物量的影响更大。分株生物量的可塑性普遍高于株高的可塑性,土壤理化特性对分株物质生产的饰变更大,分株生物量不仅与株高有关,而且还与茎秆粗细、叶片大小等因素有关,引起物质生产发生变异的因素更多、更复杂。

### 3.2 植物的生态可塑性与适应

植物的生态可塑性使其具有更宽的生态幅和更高的耐受能力,能够占据更广阔的地理范围和更加多变化的环境,成为生态位理论中的广幅种<sup>[27]</sup>。可塑性赋予植物适应上的更大灵活性,资源充足的情况下通过“表现最大化”来增加总体适合度;资源受限、存在胁迫的条件下通过“表现维持”确保一定的适合度<sup>[28]</sup>。华芥苧(*Mosla chinensis*)通过不同器官生物量的分配和形态结构调整对不同土壤水分产生可塑性响应,并通过提高生殖比率的策略来适应干旱胁迫<sup>[28]</sup>。苦瓜(*Momordica charantia*)在异质生境中可以通过生长和物质生产可塑性的改变而将分株置放在资源优越的生境中<sup>[29]</sup>,草本蛇莓无性系分株间能够互相传输物质和信息,斑块中的资源状况和生态条件不仅可能对该斑块的分株,也可能对不同斑块分株产生重要的影响<sup>[30]</sup>。

在扎龙湿地,芦苇既能在常年积水和季节性积水的生境形成大面积单优势种群落,也能在临时积水或不积水生境呈斑块集群分布。整个生育期,水生生境分株高度是盐碱生境的 1.5—2.3 倍,分株生物量是盐碱生境的 2.0—5.1 倍,生境间的差异性以及差异序位基本稳定,这种稳定差异在一定程度上反映芦苇分株生长和生产力及环境条件的优劣,同时也蕴涵了芦苇对生存环境的广泛适应。随着水位的上升,湿生植物会将更多的光合作用产物向地上器官分配,使茎干伸长,利于增强对 O<sub>2</sub>、CO<sub>2</sub> 及光资源的利用,同时减小根部生物量而减少呼吸消耗<sup>[31]</sup>。同样,随着水位的增加,眼子菜(*Potamogeton distinctus*)地下生物量分配比例减少,使得茎的生物量分配比例、株高均增加<sup>[32]</sup>。土壤含水量降低的环境压力下,短尖苔草(*Carex brevicuspis*)分株密度和生物量会降低,较高的可塑性可以使物种占据更多样的生境,使其分布更加广泛<sup>[33]</sup>。另外,短尖苔草克隆繁殖和有性繁殖在环境因子作用下的权衡,改变了资源分配模式,繁殖方式也发生了相应的改变<sup>[34]</sup>。

### 3.3 植物生态可塑性对土壤因子的响应

在较小尺度上,影响植物生长的主要因素为土壤因子。天然群落即使在极小范围的样地中,表观植被组成与分布虽大体一致,但土壤质地的均匀性、不同植株返青的时间等也都存在差异。植物在异质环境内存在生态可塑性,在相对同质的环境内也存在可塑性<sup>[35]</sup>。在不同生境中,植物具有较大的可塑性,并在种群和分株等水平上进行检测<sup>[36]</sup>。不同环境因子对植物生长的影响存在差异,分析植物对不同土壤因子的适应变化,不仅能够反映植物对环境的适应能力,也能够反映环境条件对植物的影响和饰变程度<sup>[37]</sup>。

研究发现,土壤含水量是该地区芦苇分株生态可塑性的主要驱动因子。近年来,扎龙湿地严重缺水,湿地面积萎缩,湿地水位下降,大面积的芦苇群落被更多的旱地所分割,湿地盐碱化程度也逐渐加剧。2009 年以来,黑龙江省政府建立“扎龙湿地长效补水机制”,目前为止,已对扎龙湿地累积补水  $3 \times 10^9 \text{ m}^3$ ,有效缓解了湿地的严重缺水现象,同时也降低湿地土壤的 pH,在一定程度上促进芦苇的生长和繁殖,加速了湿地的正向演替进程,长效补水机制对退化湿地生态系统的恢复和重建具有重要意义。因此,研究结果为扎龙湿地的科学管理提供重要理论支持。

以往的研究也表明土壤环境因子也会影响湿地植物的生长。对三棱藨草(*Scirpus maritimus*)的实验研究也表明,湿地植物的株高等随着水深增加而升高<sup>[38]</sup>;土壤含水量是影响银川平原芦苇生态特征的最关键因子,其次是 pH 和全盐含量,而有机养分的影响较小<sup>[39]</sup>;土壤水分、水解氮等与芦苇地上生物量有较大的关联度,是吉林白城芦苇地上生物量的主要影响因子<sup>[40]</sup>;莫莫格湿地浅水或干旱环境中芦苇株高明显低于深水(1 m)或者湿润环境<sup>[41]</sup>。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 孟婷婷,倪健,王国宏.植物功能性状与环境 and 生态系统功能.植物生态学报,2007,31(1):150-165.
- [ 2 ] 杨允菲,李建东.东北草原羊草种群单穗数量性状的生态可塑性.生态学报,2001,21(5):752-758.
- [ 3 ] Dingkuhn M, Luquet D, Quilot B, de Reffye P. Environmental and genetic control of morphogenesis in crops: towards models simulating phenotypic plasticity. Australian Journal of Agricultural Research, 2005, 56(11): 1289-1302.
- [ 4 ] Wang Z W, Li Y H, During H J, Li L H. Do clonal plants show greater division of labour morphologically and physiologically at higher patch contrasts? PLoS One, 2011, 6(9): e25401.
- [ 5 ] Yu F H, Dong M, Zhang C Y, Zhang S M. Phenotypic plasticity in response to salinity gradient in a stoloniferous herb *Halorpestes Ruthenica*. Acta

- Phytoecologica Sinica, 2002, 26(2): 140-148.
- [ 6 ] 何维明, 董鸣. 分蘖型克隆植物黍分株和基株对异质养分环境的等级反应. 生态学报, 2002, 22(2): 169-175.
- [ 7 ] 罗学刚, 董鸣. 匍匐茎草本蛇莓克隆构型对土壤养分的可塑性反应. 生态学报, 2001, 21(12): 1957-1963.
- [ 8 ] Ganie A H, Reshi Z A, Wafai B A, Puijalon S. Phenotypic plasticity: cause of the successful spread of the genus *Potamogeton* in the Kashmir Himalaya. Aquatic Botany, 2015, 120: 283-289.
- [ 9 ] Geng Y P, Pan X Y, Xu C Y, Zhang W J, Li B, Chen J K, Lu B R, Song Z P. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. Biological Invasions, 2007, 9(3): 245-256.
- [ 10 ] 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): 1959-1966.
- [ 11 ] 徐金英, 陈海梅, 王晓龙. 水深对湿地植物生长和繁殖影响研究进展. 湿地科学, 2016, 14(5): 725-732.
- [ 12 ] 黎磊, 耿宇鹏, 兰志春, 陈家宽, 宋志平. 异质生境中水生植物表型可塑性的研究进展. 生物多样性, 2016, 24(2): 216-227.
- [ 13 ] Lou Y J, Pan Y W, Gao C Y, Jiang M, Lu X G, Xu Y J. Response of plant height, species richness and aboveground biomass to flooding gradient along vegetation zones in floodplain wetlands, northeast China. PLoS One, 2016, 11(4): e0153972.
- [ 14 ] Lambertini C, Gustafsson M H G, Frydenberg J, Speranza M, Brix H. Genetic diversity patterns in *Phragmites australis* at the population, regional and continental scales. Aquatic Botany, 2008, 88(2): 160-170.
- [ 15 ] Li M, Gong L, Tian Q, Hu L, Guo W, Kimatu J N, Wang D, Liu B. Clonal genetic diversity and populational genetic differentiation in *Phragmites australis* distributed in the Songnen Prairie in northeast China as revealed by amplified fragment length polymorphism and sequence-specific amplification polymorphism molecular markers. Annals of Applied Biology, 2009, 154(1): 43-55.
- [ 16 ] Kirk H, Paul J, Straka J, Freeland J R. Long-distance dispersal and high genetic diversity are implicated in the invasive spread of the common reed, *Phragmites australis* (Poaceae), in northeastern North America. American Journal of Botany, 2011, 98(7): 1180-1190.
- [ 17 ] Guo W H, Wang R Q, Zhou S L, Zhang S P, Zhang Z G. Genetic diversity and clonal structure of *Phragmites australis* in the Yellow River delta of China. Biochemical Systematics and Ecology, 2003, 31(10): 1093-1109.
- [ 18 ] Hansen D L, Lambertini C, Jampeetong A, Brix H. Clone-specific differences in *Phragmites australis*: effects of ploidy level and geographic origin. Aquatic Botany, 2007, 86(3): 269-279.
- [ 19 ] He R F, Kim M J, Nelson W, Balbuena T S, Kim R, Kramer R, Crow J A, May G D, Thelen J J, Soderlund C A, Gang D R. Next-generation sequencing-based transcriptomic and proteomic analysis of the common reed, *Phragmites australis* (Poaceae), reveals genes involved in invasiveness and rhizome specificity. American Journal of Botany, 2012, 99(2): 232-247.
- [ 20 ] 刘敏, 厉悦, 杨晓杰, 郭艳萃, 王蕾. 近 54a 扎龙自然保护区景观斑块面积变化特征. 生态与农村环境学报, 2010, 26(4): 313-317.
- [ 21 ] 张玉红, 苏立英, 于万辉, 张洪云. 扎龙湿地景观动态变化特征. 地理学报, 2015, 70(1): 131-142.
- [ 22 ] 焦德志, 么璐, 黄翌月, 杨允菲. 东北草地异质生境芦苇芽种群动态. 应用生态学报, 2015, 26(2): 404-410.
- [ 23 ] 焦德志, 黄翌月, 周婵, 杨允菲. 扎龙湿地异质生境芦苇种群根茎动态及年龄结构. 生态学杂志, 2016, 35(4): 888-895.
- [ 24 ] 焦德志, 荣子, 曹瑞, 闫秋月, 姜秋旭, 杨允菲. 扎龙湿地保护区异质生境芦苇种群分株构件的数量特征. 生态学报, 2017, 37(23): 7843-7853.
- [ 25 ] 田迅, 杨允菲. 西辽河平原不同生境草芦种群分株生长的可塑性. 草地学报, 2004, 12(1): 17-20, 30-30.
- [ 26 ] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [ 27 ] 耿宇鹏, 张文驹, 李博, 陈家宽. 表型可塑性与外来植物的入侵能力. 生物多样性, 2004, 12(4): 447-455.
- [ 28 ] 关保华, 葛滢, 樊梅英, 牛晓音, 卢毅军, 常杰. 华茅芋响应不同土壤水分的表型可塑性. 生态学报, 2003, 23(2): 259-263.
- [ 29 ] 陶建平, 钟章成. 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响. 应用生态学报, 2003, 14(3): 336-340.
- [ 30 ] 罗学刚, 董鸣. 匍匐茎草本蛇莓克隆构型对不同海拔的可塑性反应. 应用生态学报, 2002, 13(4): 399-402.
- [ 31 ] 罗文泊, 谢永宏, 宋凤斌. 洪水条件下湿地植物的生存策略. 生态学杂志, 2007, 26(9): 1478-1485.
- [ 32 ] Fu H, Yuan G X, Cao T, Ni L Y, Zhang M, Wang S R. An alternative mechanism for shade adaptation: implication of allometric responses of three submersed macrophytes to water depth. Ecological Research, 2012, 27(6): 1087-1094.
- [ 33 ] 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 brevicuspsis* along a small-scale elevation gradient in Dongting Lake Wetlands, China. Annales Botanici Fennici, 2013, 50(3): 151-159.
- [ 34 ] Chen X S, Li Y F, Xie Y H, Deng Z M, Li X, Li F, Hou Z Y. Trade-off between allocation to reproductive ramets and rhizome buds in *Carex brevicuspsis* populations along a small-scale elevational gradient. Scientific Reports, 2015, 5: 12688.
- [ 35 ] 杨允菲, 张宝田. 松嫩平原草甸生境甘草种群生殖构件表型可塑性及变化规律. 草业学报, 2006, 15(2): 14-20.
- [ 36 ] 钟章成, 曾波. 植物种群生态研究进展. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2001, 26(2): 230-236.
- [ 37 ] Arenas F, Viejo R M, Fernández C. Density-dependent regulation in an invasive seaweed: responses at plant and modular levels. Journal of Ecology, 2002, 90(5): 820-829.
- [ 38 ] Lieffers V J, Shay J M. The effects of water level on the growth and reproduction of *Scirpus maritimus* var. *paludosus*. Canadian Journal of Botany, 1981, 59(2): 118-121.
- [ 39 ] 夏贵菊, 何彤慧, 赵永全, 翟昊. 银川平原芦苇生态特征与土壤因子的关系. 土壤通报, 2015, 46(1): 99-104.
- [ 40 ] 盖平, 鲍智娟, 张结军, 秦永发. 环境因素对芦苇地上部生物量影响的灰色分析. 东北师大学报: 自然科学版, 2002, 34(3): 87-91.
- [ 41 ] 邓春暖, 章光新, 李红艳, 李然. 莫莫格湿地芦苇对水盐变化的生理生态响应. 生态学报, 2012, 32(13): 4146-4153.