

DOI: 10.5846/stxb201807041465

董李勤, 杨文, 姚鹏举, 王洪军, 王妍方, 张昆. 若尔盖高原湿地木里苔草生理生态特征对水深梯度的响应. 生态学报, 2020, 40(2): 590-598.

Dong L Q, Yang W, Yao P J, Wang H J, Wang Y F, Zhang K. Responses of *Carex Muliensis* growth characteristics to water level gradient in Zoige Plateau wetland. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(2): 590-598.

若尔盖高原湿地木里苔草生理生态特征对水深梯度的响应

董李勤¹, 杨文¹, 姚鹏举^{1,2}, 王洪军³, 王妍方¹, 张昆^{1,4,*}

1 西南林业大学地理与生态旅游学院, 昆明 650224

2 玉溪师范学院地理与国土工程学院, 玉溪 653100

3 四川若尔盖湿地国家级自然保护区管理局, 阿坝 624000

4 西南林业大学国家高原湿地研究中心, 昆明 650224

摘要: 木里苔草作为一种典型的高原湿地植被景观, 其生理生态特征受到水深梯度变化的显著影响。选取若尔盖高原沼泽湿地典型植物木里苔草 (*Carex muliensis*) 作为研究对象, 通过模拟实验, 研究了其在 -5cm、-3.5cm、0cm、8cm 和 22cm 水深梯度下株高、叶长和叶宽的生长特征及增长量的变化规律, 以及叶绿素、叶氮和生物量的变化趋势。结果表明: 木里苔草在水深为 8cm 时呈现最大的株高、叶长和叶宽, 其中以株高对水深梯度的响应最为显著, 叶宽对水深梯度的响应并不明显, 适度干旱或淹水都对木里苔草生长起到促进作用。此外, 叶绿素、叶氮含量和生物量也都在 8cm 水位下达到最大。通过此实验, 可以阐明木里苔草生长对水深条件的响应, 为若尔盖湿地保护和恢复提供数据支撑与实践依据。

关键词: 木里苔草; 生理生态; 水深梯度; 若尔盖高原湿地

Responses of *Carex Muliensis* growth characteristics to water level gradient in Zoige Plateau wetland

DONG Liqin¹, YANG Wen¹, YAO Pengju^{1,2}, WANG Hongjun³, WANG Yanfang¹, ZHANG Kun^{1,4,*}

1 School of Geography and Tourism, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 College of Geography and Land Engineering, Yuxi Normal University, Yuxi 653100, China

3 Sichuan Zoige National Wetland Nature Reserve Administration, Aba 624000, China

4 National Plateau Wetlands Research Center, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: This paper investigated the growth characteristics including plant height, leaf length, leaf width, and their incremental pattern of *Carex Muliensis*, a typical grass in Zoige Plateau wetland under water level gradient of -5.0cm, -3.5cm, 0.0cm, 8.0cm, and 22.0cm. The results showed that the maximum plant height, leaf length, and leaf width of *Carex Muliensis* were found in the water depth of 8.0cm. The response of plant height to water depth gradient was the most significant, while the response of leaf width to water depth gradient was not obvious. The moderate drought or flooding can promote the growth of *Carex Muliensis*. In addition, chlorophyll, leaf nitrogen content, and biomass also reached the maximum under 8.0cm water level. Through this experiment, the response of the growth of *Carex Muliensis* to water depth conditions can be elucidated, which provides data support and practical basis for the protection and restoration of Zoige Wetland.

Key Words: *Carex muliensis*; eco-physiological; water level; Zoige Plateau wetland

基金项目: 云南省教育厅基金项目 (2019J0184, 2018JS346); 国家自然科学基金项目 (41461022); 西南林业大学科研启动基金项目 (111425)

收稿日期: 2018-07-04; 网络出版日期: 2019-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: angzhkun@163.com

1 研究背景

湿地生态系统是一个发育于水、陆过渡地带的复杂系统。水文过程在湿地的形成、发育、演替甚至消亡的全过程中都起着直接而重要的作用^[1]。湿地水文情势的改变是湿地退化的重要原因^[2],而在湿地的发育演化过程中,水文过程与生态过程的相互作用和相互影响,是其重要的基础和依存条件^[3],地表积水水深变化等都会直接影响湿地植物优势种群结构的演替^[4]。

青藏高原素称地球的“第三极”,其独特的“高”、“寒”自然条件决定了高原生态系统的脆弱性,环境微小波动也会在生态系统产生强烈响应^[5],导致高原生态系统的格局与过程发生改变^[6]。位于青藏高原东缘的若尔盖沼泽是世界上海拔最高的沼泽湿地,也是我国面积最大、分布最集中的沼泽湿地分布区^[7]。近年来,若尔盖高原沼泽湿地景观格局发生了显著变化,沼泽面积大幅减少,沼泽化草甸趋于破碎^[8]。这种沼泽湿地演变主要受到来自自然-人为双重作用下的气候与水文因素的共同影响。

木里苔草(*Carex muliensis*),为多年生莎草科苔草属植物,也是若尔盖高原湿地分布较广的典型的沼生植物,湿地植物对水深变化的响应,是湿地生态水文学的重要研究方向,目前已有的研究主要集中在小叶章、菖蒲、竹叶眼子菜和乌拉苔草以及灰化苔草等湿地植物的生长规律和形态学特征方面^[9-11],而针对木里苔草生理生态特征与水深关系的研究较少^[12]。本文选取若尔盖高原沼泽湿地为研究区,选择典型湿地植被木里苔草作为研究对象,重点围绕植被株高、叶长和叶宽等生态指标,叶绿素含量和叶氮变化等生理指标对水深的响应进行研究,揭示湿地植被生理生态特征对水深条件的响应,为若尔盖湿地保护和恢复提供理论与实践依据。

2 实验设计及研究方法

2.1 研究区概况

若尔盖县位于四川省西北部,地处青藏高原东北部的若尔盖高原上,地理位置介于东经 102°08′—103°39′,北纬 32°56′—34°19′范围内。在行政上与玛曲县、碌曲县、若尔盖县、阿坝县和红原县相邻(图 1)。

实验地点位于四川阿坝若尔盖县湿地国家级自然保护区管理局内,以若尔盖高原湿地典型湿地植物木里苔草为研究对象,在发育完好的木里苔草群落里选取木里苔草为取样对象,为满足试验要求,需要对若尔盖木里苔草进行取样地选择,考虑到在自然条件下苔草生长高度不一,需对木里苔草进行统一高度的修剪,高度统一为 5cm,达到试验要求。

2.2 实验设计方法

实验在植物生长季节(7 月份到 10 月份)进行,整个实验持续 91 天。在实验地点以试验处理单元规格为 200cm×200cm,总控制试验占地 100m²考虑到木里苔草的生长特征,水深梯度设置为-5cm、-3.5cm、0cm、8cm 和 22cm 五个处理,分别以 H-5、H-3.5、H0、H8、H22 来表示,在实验地点设置 50cm×50cm 样方,重复样方 3 个。每个处理单元均由生态木箱和生态防渗膜构成(图 2)。

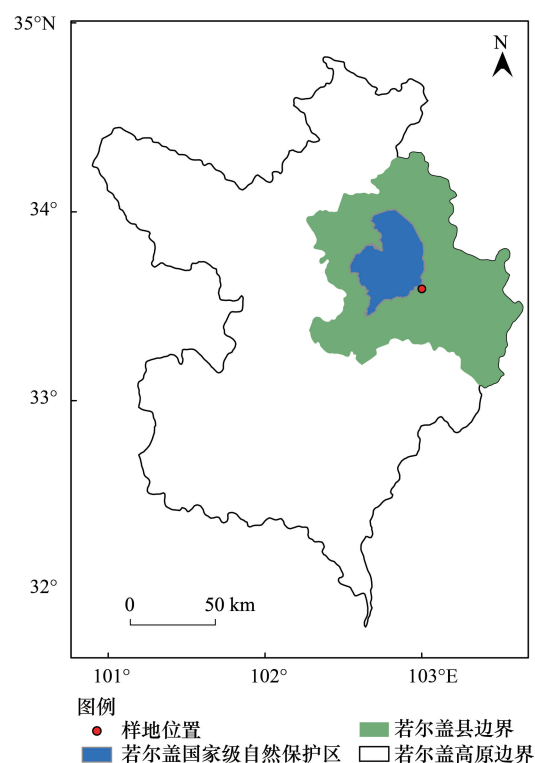


图 1 若尔盖湿地示意图

Fig.1 Location of Zoige plateau wetland

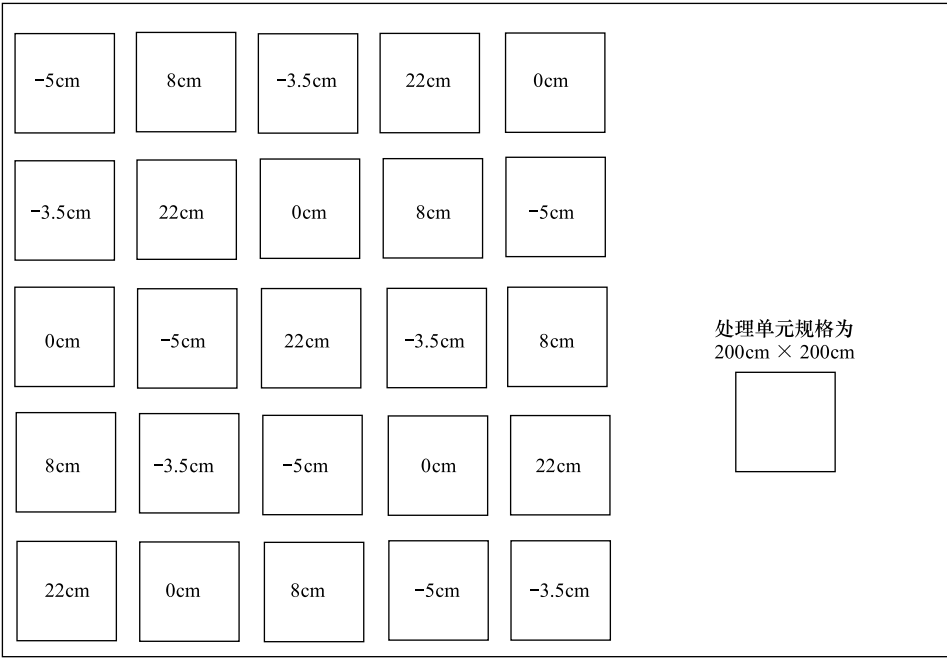


图 2 木里苔草对水位变化响应机制及生态适应控制实验方案设置

Fig.2 *Carex muliensis* response mechanism and ecological adaptive control to water level change experimental project Settings

2.3 数据处理方法

在每个样方中选取木里苔草植株长势较好的叶片,每个处理组分别随机选取 6 个叶片用直尺测量株高和叶长,游标卡尺测量叶宽,每一周(7d)测一次;同时,使用养分测速仪测量叶绿素含量和叶氮含量,共测量了 13 周(W1—W13)由于 A5 的木里苔草在生长季节初期位于水下不利于测量,且在第 11 周植物基本停止生长,所以最终选择 W1—W10 这一时间段内的株高、叶长、叶宽、叶绿素和叶氮数据进行分析。

数据用 SPSS 24.0 软件的单因素分析方法分析(one way ANOVA)进行分析,处理间采用 Duncan 多重比较法进行比较,显著水平为 0.05,作图软件为 Sigmaplot 12.5。

3 木里苔草生理生态特征对水深梯度的响应

3.1 株高对水深梯度的响应

由图 3 可以看出,8cm 水深处理的株高显著高于其他处理,但增长趋势基本和 22cm 水深处理保持一致,且越到后期差异越明显。初期生长阶段,22cm 水深处理的株高最小,为 22cm<0cm<-5cm<-3.5cm<8cm,但很快超过了 0cm、-3.5cm 和-5cm 的处理,并与 8cm 水深处理的株高生长趋势保持一致。且在木里苔草生长过程中,8cm 水深的株高生长与 0cm、-3.5cm 和-5cm 的处理存在极显著的差异($P<0.001$),0cm 水深与 22cm 水深处理下的株高生长差异达到显著水平,其余水深条件下木里苔草株高生长差异不显著(表 1)。

表 1 不同水深梯度下木里苔草株高多重比较
Table 1 Comparison of plant height under different water level of *Carex muliensis*

	H-5	H-3.5	H0	H8	H22
H-5					
H-3.5	0.478				
H0	0.627	0.999			
H8	0.000 **	0.003 **	0.001 **		
H22	0.001 **	0.067	0.040 *	0.939	

* 表示在 0.05 水平上显著相关; ** 表示在 0.01 水平上极显著相关;H-5: -5cm 水位;H-3.5: -3.5cm 水位;H0: 0cm 水位;H8: 8cm 水位;H22: 22cm 水位

此外,在各个水深条件下木里苔草的株高增长量随着生长季节的延续逐渐变慢,其中 0cm 水深的株高增长量较均匀缓慢,而 8cm 水深的株高增长速度和枯萎速度都较快。-5cm、-3.5cm 和 0cm 水深下的木里苔草前期生长较平稳,其中, -5cm 水深和 0cm 水深下的木里苔草生长从第七周开始枯萎, -3.5cm 水深和 8cm 水深下的木里苔草生长从第 9 周开始枯萎,而 22cm 水深下的木里苔草株高增长量比较平稳,且枯萎较晚(图 4)。对不同时期的木里苔草在不同水深梯度下的株高增长量分析可知,在整个生长季,木里苔草在深水深(8cm 和 22cm)一直保持较好的增长趋势,在 0cm 和 -3.5cm 水深下生长情况区别不大,生长情况最差的是 -5cm 水位。可见,水深对木里苔草株高的生长影响较大,且深水位下株高最高。

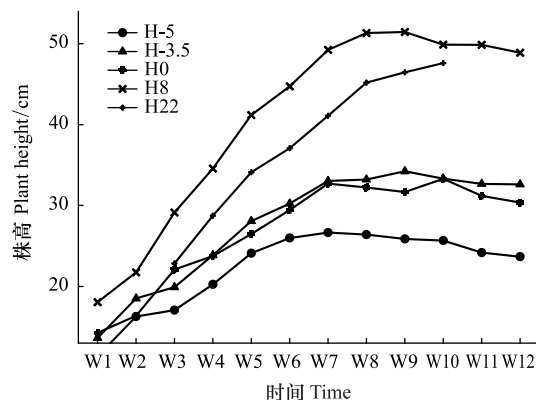


图 3 不同水深梯度下木里苔草株高变化

Fig.3 Plant height change of *Carex muliensis* under different water levels

H-5: -5cm 水位; H-3.5: -3.5cm 水位; H0: 0cm 水位; H8: 8cm 水位; H22: 22cm 水位; W1—W12 表示第一周到第十二周

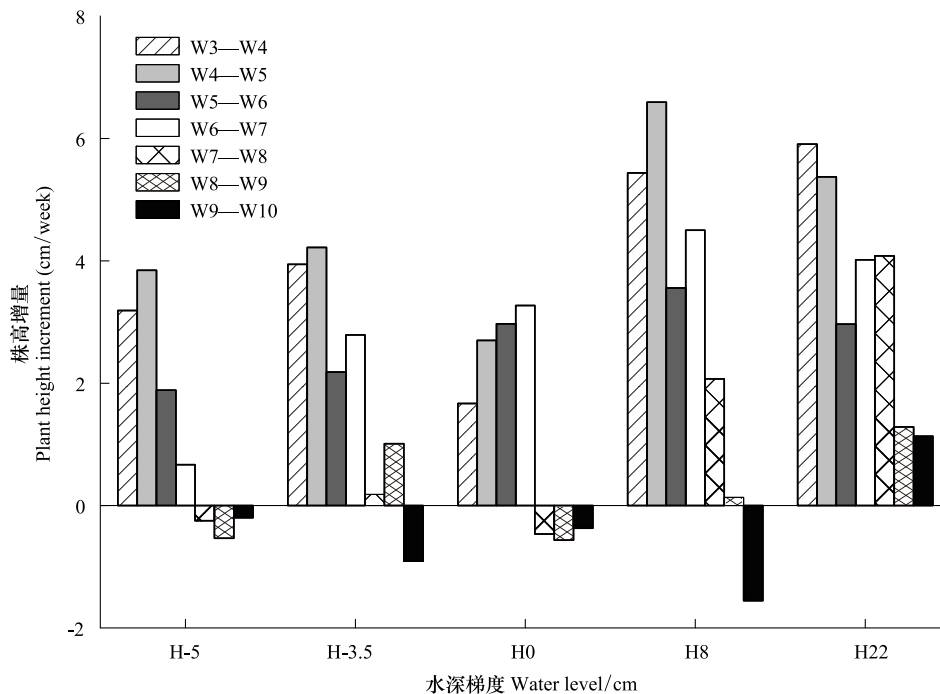


图 4 不同水深梯度下木里苔草株高增量变化

Fig.4 Plant height growth of *Carex muliensis* under different water levels

3.2 叶长对水深梯度的响应

由图 5 可以看出, 8cm 水深处理的叶长显著高于其他处理, 但增长趋势基本和其他水深处理保持一致。初期生长阶段, 22cm 水深处理的叶长最小, 为 $22\text{cm} < 8\text{cm} < -3.5\text{cm} < 0\text{cm} < -5\text{cm}$, 但从第三周开始, 生长加快, 逐渐超过其他水深下叶长的增长速度。而在生长前期, 以 -5cm 和 -3.5cm 水深下平均叶长较长, 叶片也最先枯萎, 22cm 下的木里苔草枯萎最晚, 而 0cm 水深下的木里苔草生长最为缓慢(图 6)。

3.3 叶宽对水深梯度的响应

由图 7 可以看出, 木里苔草叶宽对水深梯度的变化并不敏感, 且 22cm 水深下植物在初期生长缓慢, 从第四周起生长速度才加快, 逐渐超过 -5cm 和 -3.5cm 水深下的叶宽。而 -5cm、-3.5cm、0cm 和 8cm 水深下木里

苔草叶宽生长速度均较为平缓,且叶片在不同水深下的总体宽度呈 $8\text{cm} > 0\text{cm} > -5\text{cm} > -3.5\text{cm}$ 生长趋势。

而且,木里苔草的叶宽增长量在各个水深梯度下不均匀,其中, -5cm 水深、 -3.5cm 水深、 0cm 水深和 8cm 水深下的木里苔草生长从第七周开始枯萎,而 22cm 水深下的木里苔草叶宽增长量比较平稳,且枯萎较晚(图 8)。

3.4 叶绿素对水深梯度的响应

在整个生长季,木里苔草叶绿素平均含量为 $22\text{cm} < -3.5\text{cm} < 0\text{cm} < -5\text{cm} < 8\text{cm}$,其中以 8cm 水位下叶绿素含量变化最大,且平均叶绿素含量最高,为 16.46SPAD ;不同水位梯度下的不同时期,其叶绿素含量出现了不同的变化特征,其中 0cm 水位叶绿素含量在整个生长季变化幅度最小(图 9);此外,生长初期, 0cm 水位木里苔草叶绿素含量最高,而 8cm 水位下含量偏小, 22cm 水位叶绿素含量由于在初期植物叶片在水面下而未能测得数据;在生长中期(W6),各个水位叶绿素含量水平趋于一致,在 14.31SPAD 左右;生长末期, 8cm 水位下叶绿素含量逐渐达到最高(图 10)。

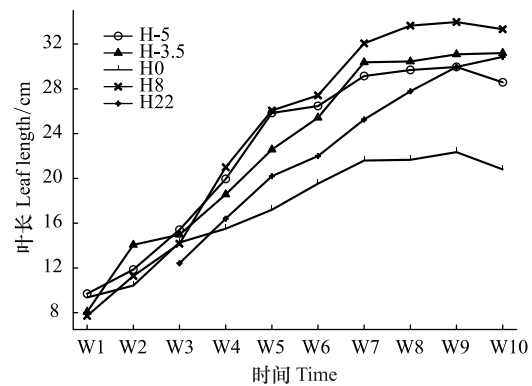


图 5 不同水深梯度下木里苔草叶长变化

Fig. 5 Leaf length change of *Carex muliensis* under different water levels

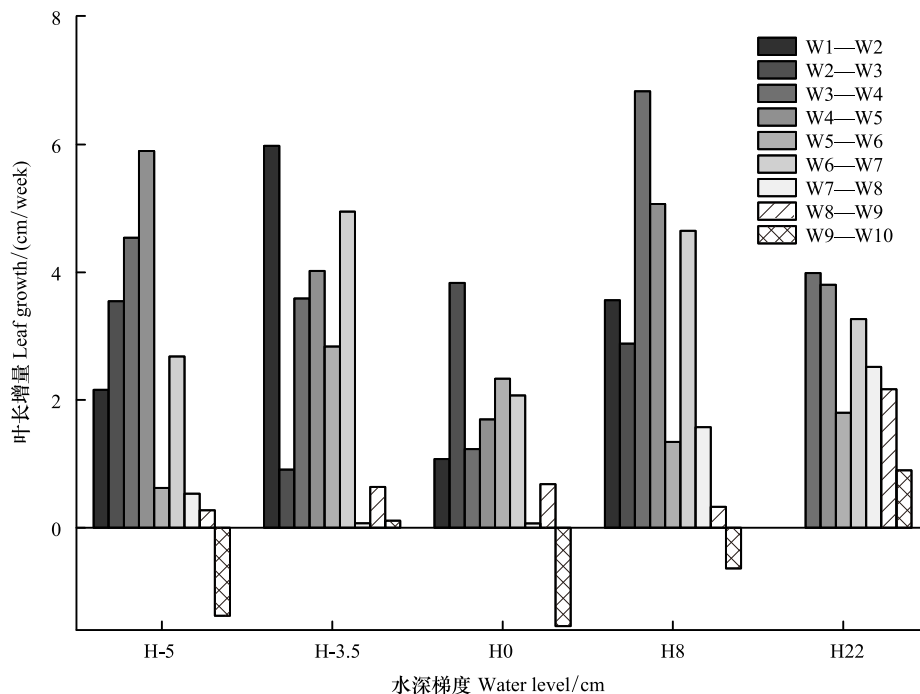


图 6 不同水深梯度下木里苔草叶长增长量变化

Fig. 6 Leaf growth variation of *Carex muliensis* under different water levels

3.5 叶氮对水深梯度的响应

作为植物生长的必需元素之一,氮的有效性对植物生长能力的限制较强,同时也是植物生长和光合代谢的关键。木里苔草在整个生长季不同水位梯度下的不同时期,其叶氮含量出现了不同的变化特征,平均含量为 $22\text{cm} < -3.5\text{cm} < -5\text{cm} < 0\text{cm} < 8\text{cm}$,其中以 8cm 水位下叶氮含量变化幅度最大,且平均叶氮含量最高,为 1.18mg/g (图 11);在生长初期,以 0cm 水位木里苔草叶氮含量最高,随着植物生长进入中期,各个水位叶氮含量水平趋于一致,到了生长末期, 8cm 水位下叶绿素含量最高(图 12)。

3.6 生物量对水深梯度的响应

通过对不同水深梯度处理下木里苔草的鲜重、干重和干鲜比进行方差分析,结果表明:木里苔草的鲜重、干重和干鲜比收到不同水深梯度处理的影响,8cm 水深下的鲜重、干重和干鲜比都明显高于其他水深,0cm 水位下的木里苔草鲜重、干重都最低,-3.5cm 水深下的干鲜比最低(图 13,14)。

4 结论与讨论

4.1 讨论

在湿地生态系统形成、维持、保护和恢复中,湿地水文是最关键的因素。水是湿地生态系统的基本生态因子和主要控制因子,地表积水水位变化等都会直接影响

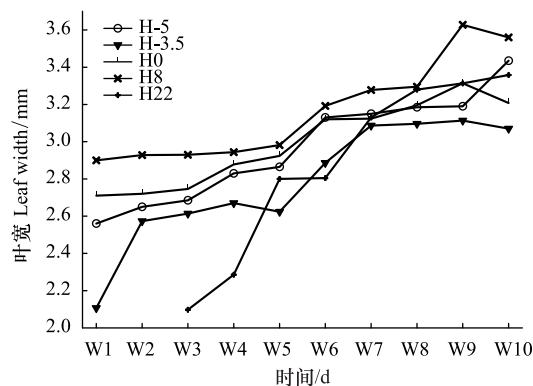


图 7 不同水深梯度下木里苔草叶宽变化

Fig. 7 Leaf width change of *Carex muliensis* under different water levels

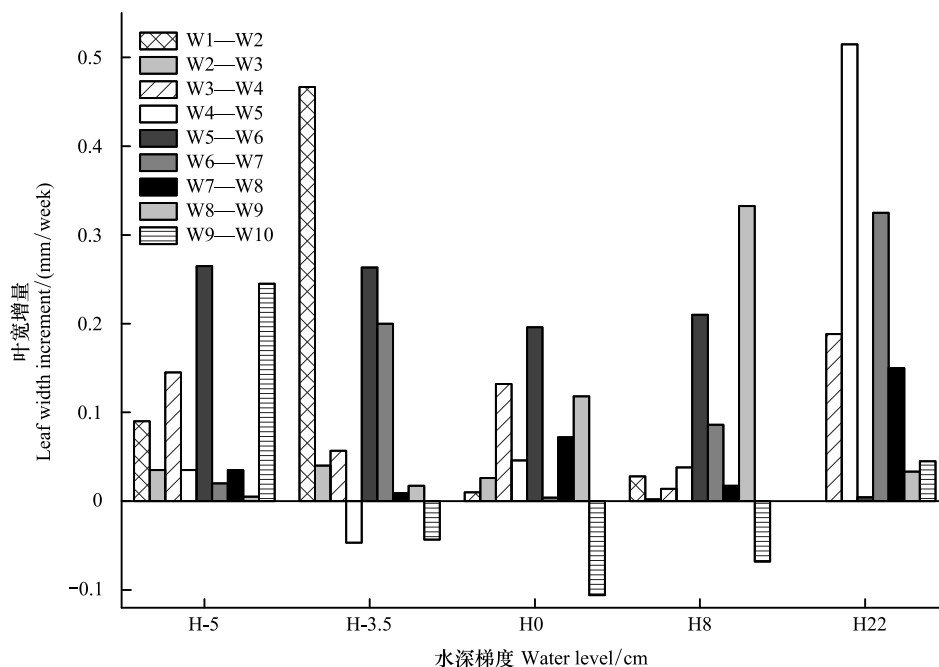


图 8 不同水深梯度下木里苔草叶宽增量变化

Fig. 8 Leaf width increment of *Carex muliensis* under different water levels

湿地植物优势种群结构的演替^[4]。同时,植物也可以对水位变化作出积极的响应,维持植株正常生长^[13]。因此,在木里苔草保护和恢复过程中,维持适合植物生长的水位条件,对木里苔草的良好生长和快速恢复都非常重要。在木里苔草生长初期,淹水深度过高会抑制其生长,在植物生长过程中,适当的干旱或者淹水都会促进植物生长,其中以 8cm 水位下植物生长状况最好。从不同水深梯度下木里苔草株高、叶长和叶宽的生长趋势可知,株高变化最为显著,规律性也最强,株高增长量在积水环境下(8cm 和 22cm)更加明显;而叶长的变化规律又有所不同,适当的干旱和淹水条件下其叶长增长量都显著高于 0cm 水位,且 22cm 深水位条件在生长初期会抑制叶片生长,在生长后期会延迟枯萎,8cm 水位下的叶长生长最好;此外,叶宽变化显著性最差,特别是叶宽增长量在不同时期的规律性不强,这与木里苔草在整个生长季株高变化较大,而叶宽变化较小有一定的关系,也与叶宽测量过程中易出现误差有关。

叶绿素含量作为衡量植物光合作用的重要指标,其含量多少能够直接衡量植物的光合作用强度^[14],水深

会直接影响叶绿素的变化,而积水环境对某些湿地植物的叶绿素含量起到增加的作用^[15];同样地,作为植物生长的必需元素之一,氮的有效性对植物生长能力的限制较强,同时也是植物生长和光合代谢的关键^[16]。植物叶绿素和叶氮在积水环境下,相比干旱胁迫都更利于其增加,因此,最高值均出现在 8cm 水位条件下。

生物量和干鲜比作为植物生长状况的重要指标,不仅可以表征植物物质积累的能力,还能反映水分条件对植物的影响。已有实验表明,淹水深度和干旱条件都会对生物量产生较大的影响^[17-19],长期的干旱环境会造成苔草叶片生理过程的损坏,降低苔草生物量^[20]。本研究表明,干旱和淹水条件下都会促进木里苔草的生长,而水分长期保持在 0cm 水位则会抑制其生长。

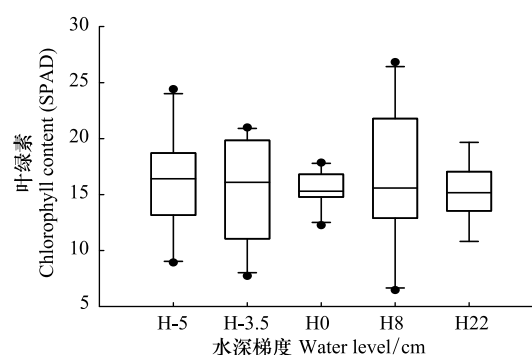


图 9 不同水深梯度下木里苔草生长季节叶绿素含量变化

Fig.9 The chlorophyll content variation of *Carex muliensis* under different water gradient in the growth season

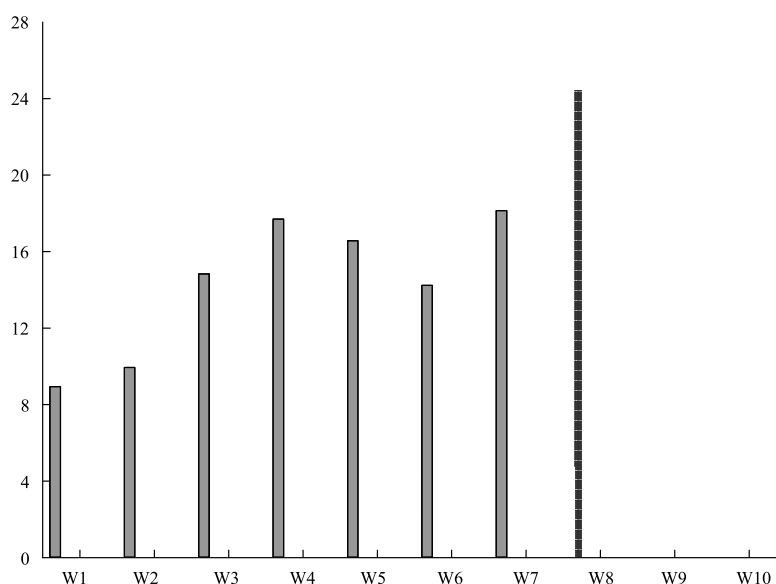


图 10 不同生长段木里苔草叶绿素含量

Fig.10 The chlorophyll content of *Carex muliensis* in different growth stages

此外,本文只分析了木里苔草的株高、叶长和叶宽等生理特征对水深梯度的响应,而在野外环境中,木里苔草的生长并不固定在同一个水深上,应考虑水深波动的影响,因此,在下一步研究中,将会进一步研究木里苔草生理生态特征对干湿交替的响应,同时,增加更多生理生态特征的指标,为高原湿地木里苔草生长和恢复提供更加充分可靠的数据支撑。

4.2 结论

在木里苔草生长初期,淹水限制了植物的生长,特别是 22cm 水位下的木里苔草,其叶长、叶宽、株高及叶绿素和叶氮含量都受到影响,轻度干旱条件下(-3.5cm 和-5cm)和轻度淹水条件下(8cm)的木里苔草生长较

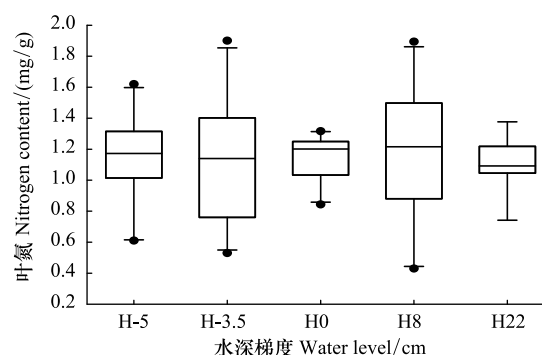


图 11 不同水深梯度下木里苔草生长季节叶氮含量

Fig.11 The nitrogen content of *Carex muliensis* under different water gradient in the growth season

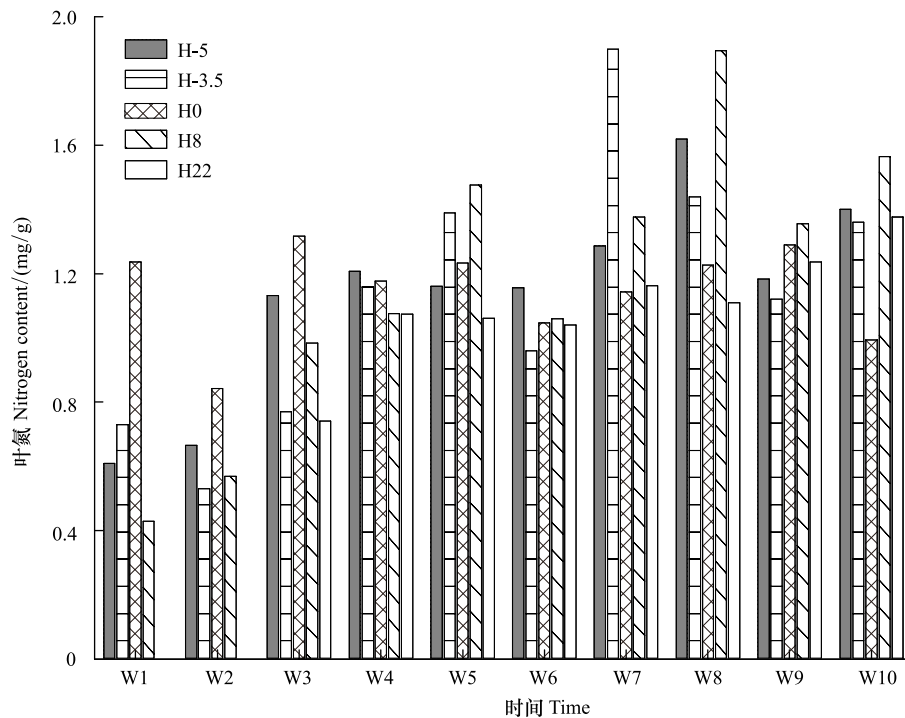


图 12 不同生长段木里苔草叶氮含量

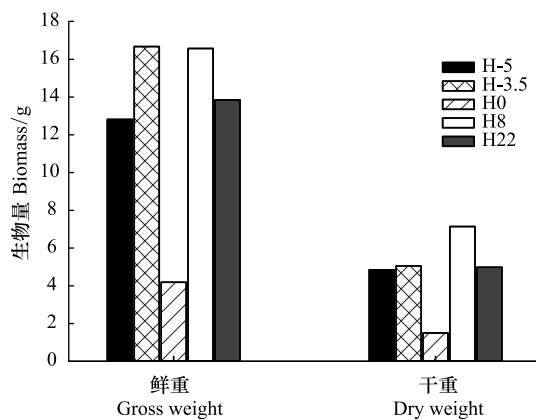
Fig.12 The nitrogen content of *Carex muliensis* in different growth stages

图 13 不同水深梯度下木里苔草生物量

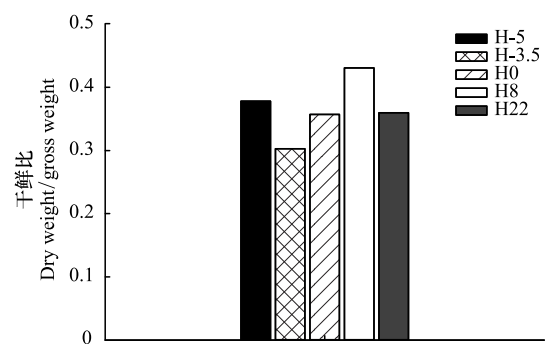
Fig. 13 Biomass of *Carex muliensis* under different water gradient

图 14 不同水深梯度下木里苔草干鲜比

Fig. 14 Dry weight/gross weight of *Carex muliensis* under different water gradient

好,0cm 水位下的木里苔草生长状况反而不好;随着木里苔草的生长,在生长中期,22cm 水位下的木里苔草生长速度逐渐加快,且 8cm 水位下木里苔草的生长状况(株高、叶长、叶宽)最好,叶绿素含量和叶氮在各个水位条件下变化不大;生长末期,各水位条件下的木里苔草陆续枯萎,其中大多以-5cm 和-3.5cm 水位下的木里苔草最先枯萎,而 22cm 水位下枯萎最晚,8cm 水位下叶绿素和叶氮含量逐渐达到最高;生物量方面,以-3.5cm 水位下的干鲜比最低,而 8cm 水位下的生物量最高。

致谢:感谢若尔盖湿地国家级自然保护区管理局为实验顺利完成提供的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Villa J A, Tobón C. Modeling hydrologic dynamics of a created wetland, Colombia. *Ecological Engineering*, 2012, 40: 173-182.
- [2] Moreno-Mateos D, Power M E, Comín F A, Yockteng R. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS Biology*, 2012, 10 (1): e1001247.
- [3] Mitsch W J, Gosselink J G. *Wetlands*. 3rd ed. New York: John Wiley & Sons, 2000.
- [4] Casanova M T, Brock M A. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology*, 2000, 147(2): 237-250.
- [5] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 2004, 7(12): 1170-1179.
- [6] Song M H, Zhou C P, Ouyang H. Distributions of dominant tree species on the Tibetan plateau under current and future climate scenarios. *Mountain Research and Development*, 2004, 24(2): 166-173.
- [7] 吕宪国. 湿地生态系统保护与管理. 北京: 化学工业出版社, 2004.
- [8] 甄硕, 董李勤, 郑茹敏, 姚鹏举. 2007 年和 2016 年若尔盖高原沼泽湿地景观格局及变化. *湿地科学*, 2017, 15(4): 522-525.
- [9] Busch J, Mendelssohn I A, Lorenzen B, Brix H, Miao S L. Growth responses of the Everglades wet prairie species *Eleocharis cellulosa* and *Rhynchospora tracyi* to water level and phosphate availability. *Aquatic Botany*, 2004, 78(1): 37-54.
- [10] Saltmarsh A, Mauchamp A, Rambal S. Contrasted effects of water limitation on leaf functions and growth of two emergent co-occurring plant species, *Cladium mariscus* and *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 2006, 84(3): 191-198.
- [11] 周云凯, 白秀玲, 宁立新. 鄱阳湖湿地灰化苔草种群生产力特征及其水文响应. *生态学报*, 2018, 38(14): 4953-4963.
- [12] 姚鹏举, 董李勤, 杨文, 韩金锋, 甄硕. 不同水位梯度下若尔盖高原湿地木里苔草株高生长特性. *云南师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 37(2): 58-63.
- [13] 马文超, 刘媛, 周翠, 王婷, 魏虹. 水位变化对三峡库区消落带落羽杉营养特征的影响. *生态学报*, 2017, 37(4): 1128-1136.
- [14] 武维华. *植物生理学*. 北京: 科学出版社, 2003.
- [15] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea; how can it occur? *Biogeochemistry*, 1991, 13(2): 87-115.
- [16] 邓春暖, 章光新, 李红艳, 李然然. 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.
- [17] Paillisson J M, Marion L. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany*, 2006, 84(3): 259-266.
- [18] Yan H, Liu R Q, Liu Z N, Wang X, Luo W B, Sheng L X. Growth and physiological responses to water depths in *Carex schmidtii* meish. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0128176.
- [19] 张冬杰, 齐清, 佟守正, 张仲胜, 王雪宏, 安雨, 潘艳文. 干湿交替对嫩囊苔草草丘生理生态的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 43-49.
- [20] Pan X L, Zhang D Y, Quan L. Interactive factors leading to dying-off *Carex tato* in Momoge wetland polluted by crude oil, Western Jilin, China. *Chemosphere*, 2006, 65(10): 1772-1777.