

DOI: 10.5846/stxb201807211565

焦德志, 王昱深, 杨允菲. 扎龙湿地芦苇种群不同龄级根茎构件的季节动态. 生态学报, 2019, 39(15): - .

Jiao D Z, Wang Y S, Yang Y F. Seasonal dynamics of rhizome modules in different age classes of *Phragmites australis* populations in the Zhalong Wetland. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(15): - .

扎龙湿地芦苇种群不同龄级根茎构件的季节动态

焦德志^{1,*}, 王昱深¹, 杨允菲²

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, 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: 克隆植物根茎具有营养繁殖和扩展种群的功能, 也是芽和分株生理整合的通道。根茎构件具有出生、死亡及年龄等种群统计特征, 不同龄级根茎的季节动态可以反映根茎的存活和衰老过程。采用单位土体挖掘取样, 对扎龙湿地 4 个生境芦苇种群根茎构件进行野外调查, 比较不同龄级根茎长度、生物量和干物质贮量的季节动态。结果表明: 7—10 月份, 1a 根茎长度、生物量和干物质贮量均呈指数函数增加, 在生长季中后期有一个持续时间较长的生长和物质积累时期。6—10 月份, 2a、3a 根茎长度呈线性函数增加, 4—6a 根茎长度呈线性函数减少; 2—4a 根茎生物量和 2—5a 根茎干物质贮量呈二次函数先减少后增加, 5a、6a 根茎生物量和 6a 根茎干物质贮量呈幂函数减少。整个生长期, 根茎长度和根茎生物量均以 3a 最大, 根茎长度以最高的 6a 最小, 根茎生物量以最低的 1a 最小; 根茎干物质贮量以 5a 最大, 以最低的 1a 最小。4 个生境芦苇种群根茎长度、生物量和干物质贮量在龄级间的差异及差异序位稳定, 在新根茎的产生、老根茎的存活以及根茎寿命与养分消耗和储藏上均具有稳定的生物学特性, 不同龄级根茎在种群中的地位和作用以及对种群的贡献不同。

关键词: 芦苇种群; 根茎; 构件; 龄级; 季节动态

Seasonal dynamics of rhizome modules in different age classes of *Phragmites australis* populations in the Zhalong Wetland

JIAO Dezhi^{1,*}, WANG Yushen¹, YANG Yunfei²

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: Clonal plant rhizomes not only function in vegetative propagation and population expansion, but also act as a physiological channel, integrating buds and ramets. Examining the rhizome components can reveal information regarding the birth, death, and age of the plants, and the seasonal dynamics of rhizomes at different ages can reflect survival and senescence processes. A field investigation was carried out on the rhizomes of *Phragmites australis* populations in different habitats of the Zhalong Wetland. Soil from a unit area was sampled to assess the seasonal dynamics of rhizome length, biomass, and dry matter storage at different ages. The results showed that rhizome length, biomass, and dry matter storage of 1st increased exponentially from July to October and that there was a long period of growth and material accumulation in the middle and late growing period. From June to October, the rhizome lengths of 2nd and 3rd increased linearly, and the rhizome length of 4th to 6th decreased linearly. The rhizome biomass of 2nd to 4th and the dry matter storage of 2nd to 5th decreased initially and then increased quadratically. The rhizome biomass of 5th or 6th and the dry matter storage of 6th decreased with the power function. During the entire growing period, the rhizome length and biomass of 3rd were the highest

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: 2018-07-21; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jdz_13909@163.com

and the rhizome length of the 6th were the lowest and the biomass of the 1st the lowest; The dry matter storage of 5th was the highest and that of 1st was the lowest. There was a relatively stable difference and differential sequence between age classes in rhizome length, biomass, and dry matter storage of *P. australis* populations in the four different habitats. The emergence of new rhizomes, survival of old rhizomes, lifetime of rhizomes, and nutrient consumption and storage showed relatively stable biological characteristics. The status and function of rhizomes and their contribution to the population varied in different age classes.

Key Words: *Phragmites australis* population; rhizome; module; age class; seasonal dynamics

1977 年, Harper 的构件理论将植物种群划分相关联又截然不同的群落水平和个体水平, 丰富了植物种群生态学的研究内容, 为植物种群生态学的深入研究开拓新途径^[1]。植物对不同环境的适应变化首先表现在构件单位上, 通过构件单位间的相互作用形成基株特定的形态和生理特征^[2]。构件具有出生、死亡动态以及年龄结构等种群统计特征, 构件生死动态可以反映构件生物体的生长发育历程, 不同年龄的构件在种群中的地位和作用以及对种群的贡献存在明显的差异和不同^[3]。

根茎是根茎型克隆植物变异的地下茎。根茎构件是克隆植物养分储存的资源库^[4], 也是克隆植物营养繁殖的基因库^[5], 既是养分及气体输送的管道^[6], 也是微生境探索的触手^[7]。特殊的结构功能与已观察到的丰富表型, 根茎是从构件尺度研究植物与生境之间协同演化关系的最佳模式构件之一^[8]。汉城细辛 (*Asarum sieboldii* f. *seoulense*) 个体生物量、根数量和龄级均具有较大生态可塑性, 根数量随着龄级的增加呈指数函数增长, 生物量随根数量增加呈线性函数增长, 构件之间表现出不同生长关系, 构件的生长均受遗传因子和环境因素双重控制^[9]。单优和混生群落野古草 (*Arundinella hirta*) 种群的根茎均由 3—4 个龄级组成, 其中根茎长度和生物量均以 2a 最大, 表现出稳定的龄级差异^[10]。草甸大油芒 (*Spodiopogon sibiricus*) 种群的根茎由 4 个龄级组成, 草甸草原由 3 个龄级组成, 草甸根茎长度和生物量均以 2a 最大, 草甸草原均以 1a 最大^[11]。不同群落和植被类型条件下植物种群构件年龄, 不仅可以反映种群构件的实际存活年限, 尤其对种群动态与发展具有预测性, 对生态系统的恢复和保护利用也具有重要指导意义^[12]。

芦苇 (*Phragmites australis*) 是典型的长根茎型克隆植物^[13], 扎龙湿地的天然种群主要依靠营养繁殖进行更新, 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, 在短时积水和无积水的区域形成群落斑块或居群^[13]。周期性水位变化是湿地生态系统的最基本特征^[14], 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, 间接改变湿地生态系统结构和功能^[15]。水位波动变化, 造成扎龙湿地核心区“干湿面积”在数量上存在着互为消长的动态变化^[16], 不同生境芦苇种群的根茎长度、生物量、干物质贮量等数量特征均表现出由遗传因素控制比较稳定的季节动态规律, 又均表现出由土壤因子影响的环境效应, 其中土壤含水量、有机质、速效氮为正向驱动, pH、速效磷为负向驱动^[17]。在此基础上, 进一步比较分析不同龄级根茎长度、生物量和干物质贮量的季节动态, 以及根茎数量特征的变化规律, 了解芦苇种群根茎构件的存活年限和死亡规律以及不同龄级根茎生长、物质积累和转运贮藏等规律性, 为芦苇种群水平趋异适应机理的深入研究提供科学依据, 对扎龙湿地的恢复和保护以及科学管理实践具有指导意义。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

本项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/cm², 积温 2600—3000℃, 平均地温 4.9℃, 无霜期 128 d^[18]。

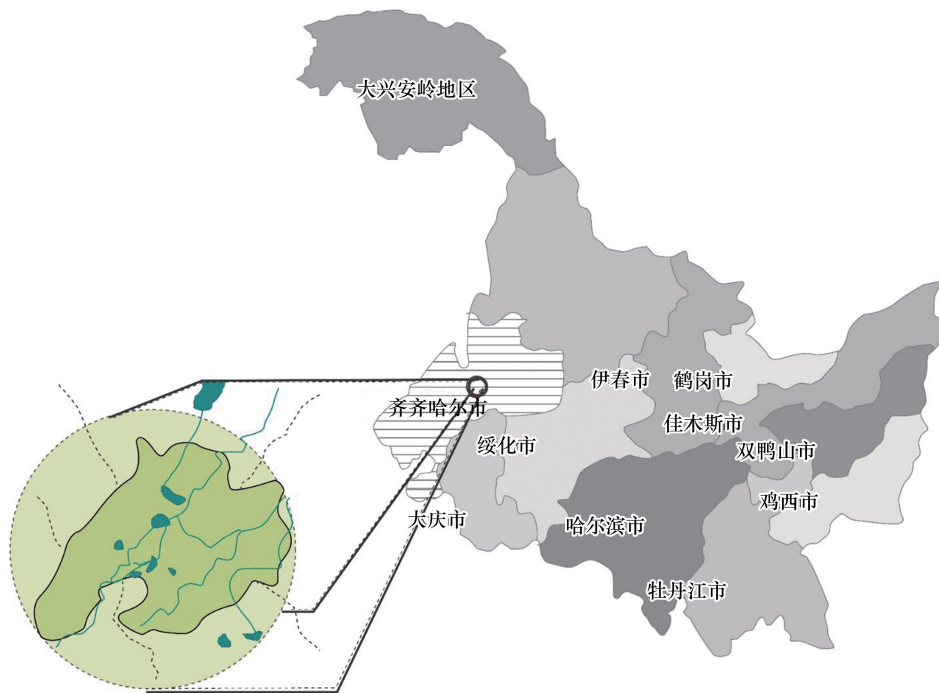


图1 扎龙湿地位置图

Fig.1 The location of Zhalong Wetland

1.2 样地设置

根据科学问题阐述和说明的需要,共设置4个生境样地(图2):

1) 旱生生境(H1):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^[13,17]。

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^[13,17]。

3) 水生生境(H3):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^[13,17]。

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居群,生长旺盛期群落盖度50%以下^[13,17]。

样地多年来一直冬季收割,造纸或民用。另外,4个生境间距离均在5 km内,光照和温度等环境条件可视为一致。4个生境芦苇群落的土壤因子既存在比较稳定的空间差异,同时,也表现出明显的季节性波动^[17]。

1.3 研究方法

扎龙湿地的芦苇一般5月份10日左右返青,按时间顺序并依据该区域芦苇的自然生长规律,于6月15日,7月10日,8月15日,9月12日,10月15日分别取样。在芦苇分株密度和高度相对一致的区域设置20 m×20 m研究样地,芦苇根茎集中分布在1 m土层以内^[17-18],在4个样地内分别挖取长宽深分别为1 m的1 m³土体,3次重复,捡取土体中的所有根茎,分装于不同塑料袋,带回实验室后鉴别根茎年龄。按根茎的生活年限划分龄级,当年芽萌动形成的根茎为1龄级(1a)根茎,形成当年分蘖株的上一年度形成的根茎为2龄级(2a)根茎,与上一年度枯株或残茬直接相连的根茎为3龄级(3a)根茎,以此类推^[17-18]。同时结合随着年龄的增加色泽变深,以及不同年份形成的根茎直径大小差异等特征^[19],逐条根茎判断龄级,逐样方测量不同龄级根茎的长度,80℃下烘至恒量,分别称其生物量。



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

根茎长度和生物量以实际观测统计值表示,根茎干物质贮量以每 100 cm 单位长度根茎生物量表示。根据根茎实际存活年限,将 1a 根茎视为幼龄,2a、3a 根茎视为壮龄,4—6a 根茎视为老龄^[20],旱生生境样地的 2 个样方中存在 7a 根茎,数量分别为 75 cm 和 92 cm,统计时将其归入 6a。用 Excel 2013 绘制图表,SPSS 19.0 软件对数据进行分析处理。以芦苇返青后的实际生长时间(以 5 月 10 日返青计)为变量,根茎长度为因变量进行线性、指数、幂函数回归,选取相关性最高的拟合方程作为定量刻画模型;生物量、干物质贮量为因变量进行二次函数回归。方程的拟合优度以 R^2 检验,显著性采用 F 检验。

2 结果分析

2.1 不同龄级根茎长度的季节动态

不同龄级根茎长度既可反映根茎存活年限,也可反映其生长发育进程。4 个生境芦苇种群不同龄级根茎长度的季节动态如图 3 所示。1a 根茎长度 7—8 月份缓慢增加,8—10 月份显著增加,生长季后期是生长季前期的 3.9—5.9 倍,1a 根茎在生长季中后期均有一个持续时间较长的生长时期。6—10 月份,2a、3a 根茎长度在整个生长季增长缓慢;4—6a 根茎长度从生长季初期 6 月份逐渐减少,生长季末期 10 月份最小。各生境根茎长度共同特征是均以 3a 最大,依次是 2a、4a、1a、5a,最高的 6a 最小,根茎长度在龄级间的差异序位非常稳定。

经回归分析,芦苇种群 1a 根茎长度与返青后实际生长时间之间(5 月 10 日返青计)呈指数函数增加,2a、3a 根茎长度呈线性函数增加,4—6a 根茎长度呈线性函数减少(表 1)。因此,4 个生境芦苇种群的根茎构件从第 4 年均开始出现死亡,不同龄级根茎在种群更新和扩展中具有不同的作用。

2.2 不同龄级根茎生物量的季节动态

各龄级根茎生物量可以反映不同生活年限根茎的营养贮藏能力和生活力。4 个生境芦苇种群不同龄级根茎生物量的季节动态如图 4 所示。1a 根茎生物量 7—8 月份缓慢增加,8—10 月份显著增加,生长季后期是

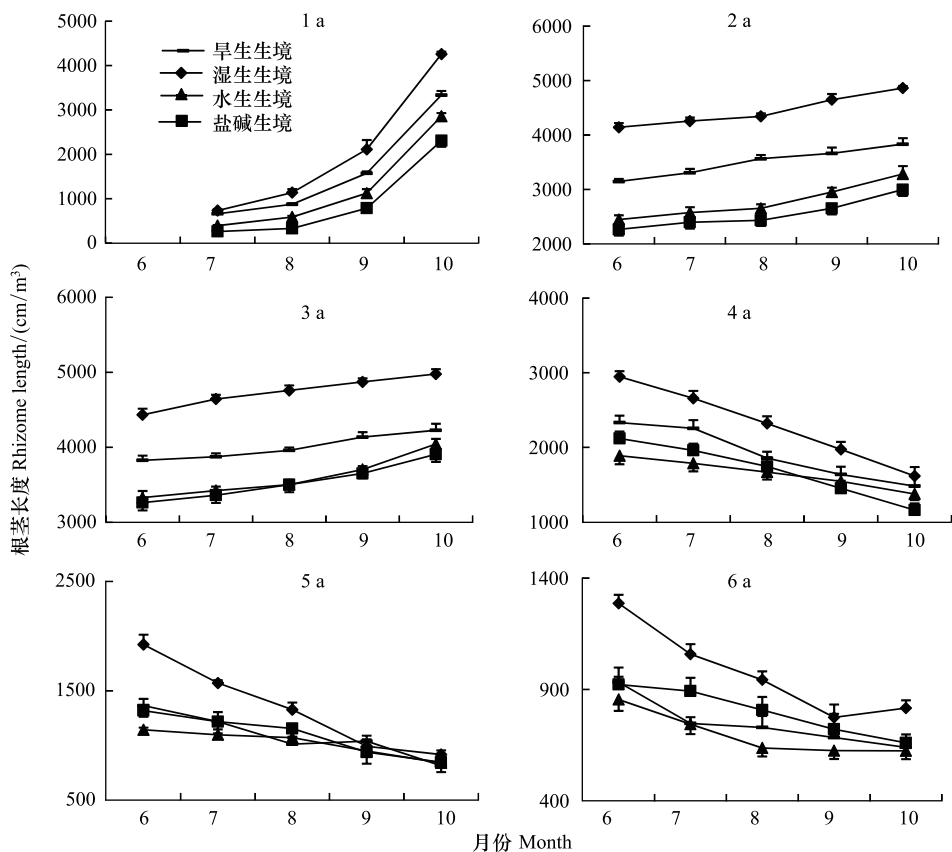


图3 芦苇种群不同龄级根茎长度季节动态

Fig.3 Seasonal dynamics of rhizome length of different age class of *Phragmites australis* populations

H1:旱生生境 Xeric habitats; H2:湿生生境 Wet habitats; H3:水生生境 Aquatic habitats; H4:盐碱生境 Saline-alkali habitats

生长季前期的3.8—6.0倍。6—10月份,2a、3a根茎生物量均呈先减少后增加趋势,8月份最小,10月份最大;4a根茎生物量呈先减少后增加趋势,8月份最小,6月份最大;5a、6a根茎生物量均呈逐渐减少趋势,6月份最大,10月份最小。各生境根茎生物量共同特征是均以3a根茎最大,依次是4a、2a、5a、6a,最低的1a最小,根茎生物量在龄级间的差异序位非常稳定。

表1 芦苇种群不同龄级根茎长度(y, cm)与生长时间(x, d)的拟合方程及显著性检验(n=5)

Table 1 Simulated equations and significance test on relationship between rhizome length (y, cm) of different age class and growth time (x, d) of *Phragmites australis* populations (n=5)

龄级 Age class	生境 Habitat	方程 Equation	R^2	F	P
1a	H1	$y = 203.5e^{0.017x}$	0.952	39.28	0.025
	H2	$y = 217.8e^{0.018x}$	0.983	112.55	0.009
	H3	$y = 95.7e^{0.021x}$	0.960	48.07	0.020
	H4	$y = 49.9e^{0.023x}$	0.920	23.01	0.041
2a	H1	$y = 2967.9 + 5.6x$	0.987	231.91	0.001
	H2	$y = 3882.9 + 5.9x$	0.949	56.15	0.005
	H3	$y = 2146.6 + 6.7x$	0.930	39.76	0.008
	H4	$y = 2017.7 + 5.6x$	0.899	26.81	0.014
3a	H1	$y = 3684.9 + 3.5x$	0.963	78.3	0.003
	H2	$y = 4332.5 + 4.2x$	0.964	79.58	0.003
	H3	$y = 3070.2 + 5.6x$	0.913	31.44	0.011
	H4	$y = 3047.6 + 5.1x$	0.974	114.59	0.002

续表

龄级 Age class	生境 Habitat	方程 Equation	R^2	F	P
4a	H1	$y=2633.6-7.6x$	0.975	115.35	0.002
	H2	$y=3335.9-10.8x$	0.998	1979.41	0.000
	H3	$y=2044.4-4.1x$	0.992	396.03	0.000
	H4	$y=2437.8-7.9x$	0.988	242.49	0.001
5a	H1	$y=1486.8-4.1x$	0.935	61.85	0.007
	H2	$y=2142.9-8.3x$	0.956	64.73	0.004
	H3	$y=1254.4-2.4x$	0.929	39.49	0.008
	H4	$y=1472.9-3.9x$	0.960	71.76	0.003
6a	H1	$y=943.7-2.0x$	0.808	12.59	0.038
	H2	$y=1349.7-3.9x$	0.858	18.19	0.024
	H3	$y=875.5-1.8x$	0.807	12.55	0.038
	H4	$y=1016.7-2.2x$	0.987	234.71	0.001

H1:旱生生境 Xeric habitats; H2:湿生生境 Wet habitats; H3:水生生境 Aquatic habitats; H4:盐碱生境 Saline-alkali habitats

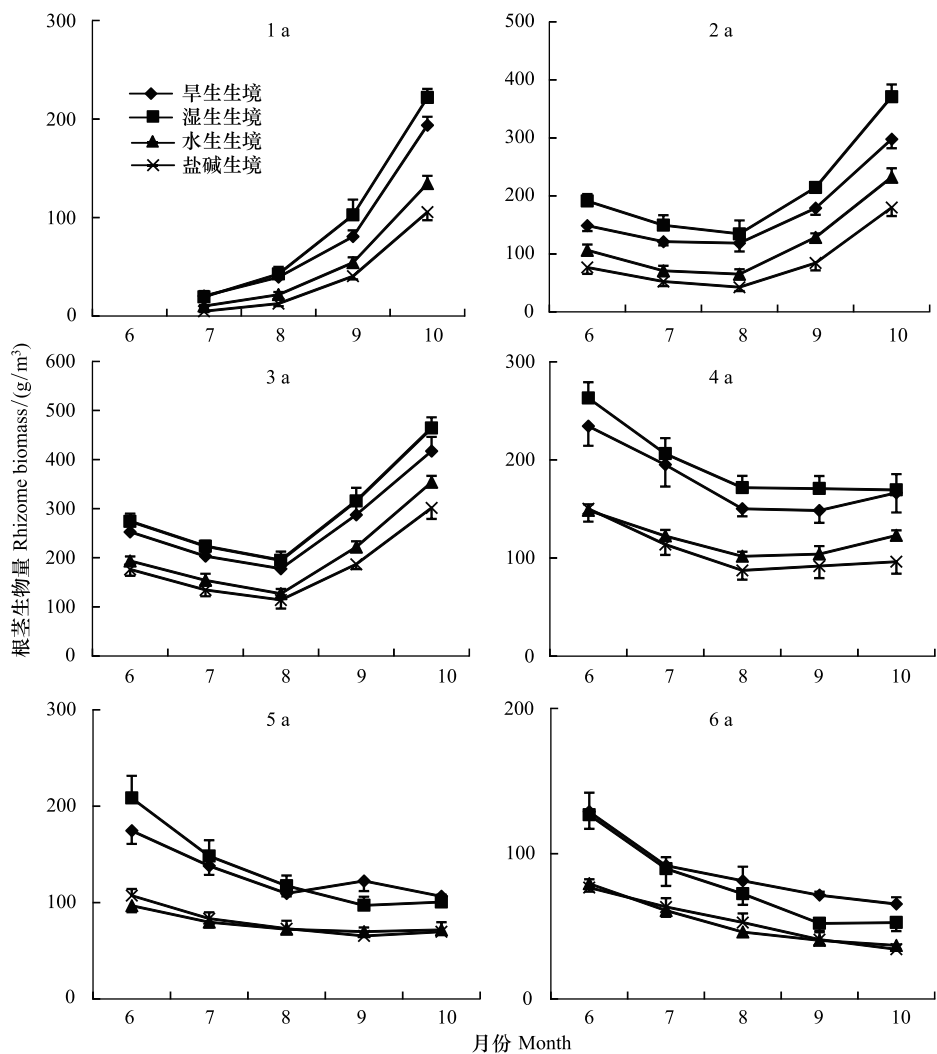


图4 芦苇种群不同龄级根茎生物量季节动态

Fig.4 Seasonal dynamics of rhizome biomass of different age class of *Phragmites australis* populations

进一步分析,芦苇种群 1a 根茎生物量与返青后实际生长时间之间(5 月 10 日返青计)呈指数函数增加,

2—4a 根茎生物量呈二次函数先减少后增加,5a、6a 根茎生物量呈幂函数减少(表 2)。因此,4 个生境芦苇种群不同龄级根茎构件养分的消耗和储藏过程不同。

表 2 芦苇种群不同龄级根茎生物量 (y , g/m^3) 与生长时间 (x , d) 的拟合方程及显著性检验 ($n=5$)

Table 2 Simulated equations and significance test on relationship between rhizome biomass (y , g/m^3) of different age class and growth time (x , d) of *Phragmites australis* populations ($n=5$)

龄级 Age class	生境 Habitat	方程 Equation	R^2	F	P
1a	H1	$y=4.39\text{e}^{0.024x}$	0.992	261.52	0.004
	H2	$y=3.83\text{e}^{0.026x}$	0.996	537.93	0.002
	H3	$y=1.78\text{e}^{0.027x}$	0.996	367.97	0.003
	H4	$y=0.67\text{e}^{0.032x}$	0.994	343.09	0.003
2a	H1	$y=263.19-4.08x+0.03x^2$	0.997	386.77	0.003
	H2	$y=357.35-5.85x+0.04x^2$	0.995	188.37	0.005
	H3	$y=218.53-4.07x+0.03x^2$	0.994	167.19	0.006
	H4	$y=179.19-3.56x+0.02x^2$	0.995	193.14	0.005
3a	H1	$y=416.66-5.89x+0.04x^2$	0.973	36.48	0.027
	H2	$y=456.77-6.53x+0.04x^2$	0.976	40.98	0.024
	H3	$y=353.13-5.62x+0.04x^2$	0.981	50.63	0.019
	H4	$y=318.39-5.02x+0.03x^2$	0.989	88.77	0.011
4a	H1	$y=329.72-3.06x+0.01x^2$	0.994	156.19	0.006
	H2	$y=348.76-2.91x+0.01x^2$	0.977	42.42	0.023
	H3	$y=207.62-1.96x+0.01x^2$	0.999	1198.54	0.000
	H4	$y=213.52-2.13x+0.01x^2$	0.977	42.49	0.023
5a	H1	$y=611.67x^{-0.36}$	0.934	42.77	0.007
	H2	$y=1324.74x^{-0.53}$	0.963	78.27	0.003
	H3	$y=198.95x^{-0.21}$	0.881	22.29	0.018
	H4	$y=317.97x^{-0.32}$	0.907	29.16	0.012
6a	H1	$y=607.18x^{-0.44}$	0.977	125.62	0.002
	H2	$y=1194.66x^{-0.63}$	0.968	89.64	0.002
	H3	$y=536.55x^{-0.53}$	0.997	1086.92	0.000
	H4	$y=555.19x^{-0.54}$	0.954	62.45	0.004

2.3 不同龄级根茎干物质贮量的季节动态

根茎干物质贮量($\text{g}/100\text{cm}$;单位长度根茎生物量)是根茎养分贮量的重要量度,也是根茎具有较强活力的有力证据^[20]。4 个生境芦苇种群根茎干物质贮量的季节动态如图 5 所示。1a 根茎干物质贮量 7—8 月份缓慢增加,8—10 月份显著增加,生长季后期是生长季前期的 2.6—3.8 倍。6—10 月份,2—5a 根茎干物质贮量均呈先减少后增加的趋势,8 月份最小,10 月份最大,且均高于生长季初期的 6 月份;6a 根茎干物质贮量呈逐渐减少的趋势(图 5)。各生境根茎干物质贮量共同特征是均以 5a 根茎最大,依次是 6a、4a、3a、2a,最低的 1a 最小,龄级间差异及其差异序位也基本稳定。

经回归分析,芦苇种群 1a 根茎干物质贮量与返青后实际生长时间之间(5 月 10 日返青计)呈指数函数增加,2—5a 根茎干物质贮量呈二次函数先减少后增加,6a 根茎干物质贮量呈幂函数减少(表 3)。因此,4 个生境芦苇种群不同龄级根茎构件的养分输出和再贮藏过程不同。

3 讨论

3.1 根茎构件生长与种群更新

克隆植物根茎芽萌发形成的分蘖苗比种子萌发形成的实生苗具有更强的生存能力^[21],在天然群落的种群更新中远远超过种子更新^[22],克隆植物以根茎形成克隆分株,通过营养繁殖不断扩大种群的生态位空间,

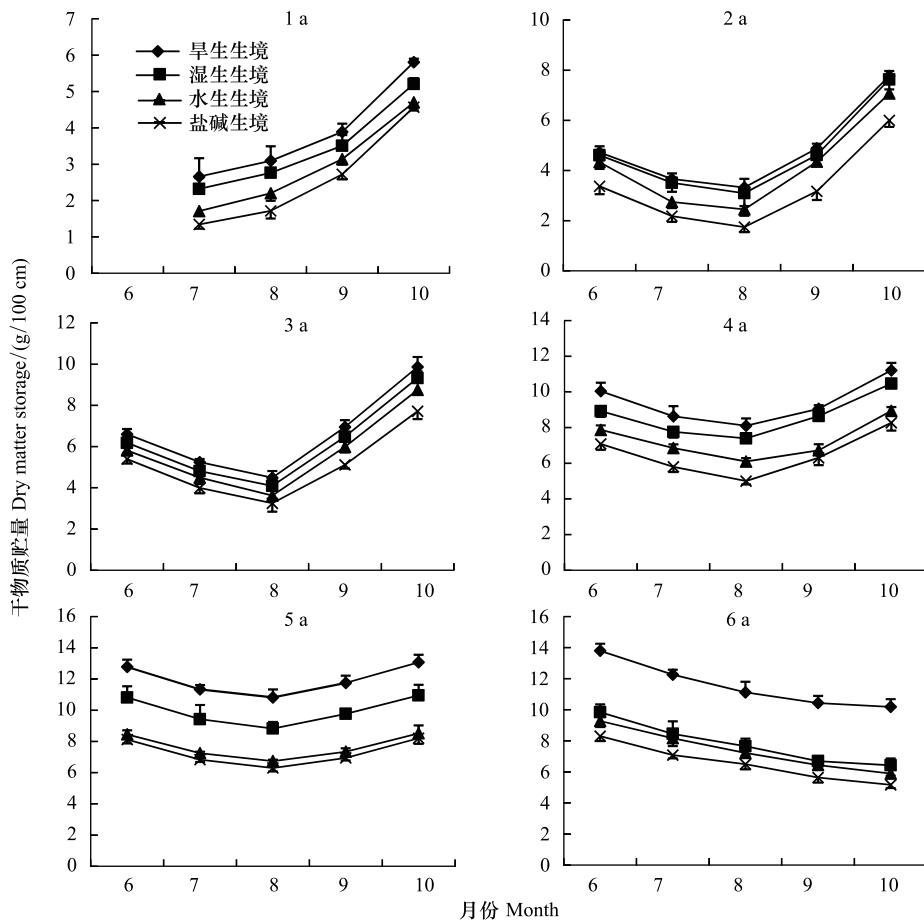


图5 芦苇种群不同龄级根茎干物质贮量季节动态

Fig.5 Seasonal dynamics of rhizome dry matter storage of different age class of *Phragmites australis* populations

一代又一代克隆分株的营养繁殖持续更新,形成种群维持永生的机制^[23]。因此,适宜环境中克隆植物种群的生理寿命是没有极限的。

芦苇根茎的每个节间都可以形成一个芽,每个芽都有发育成新根茎或者分株的潜在能力。研究已表明,芦苇根茎芽的输入和输出均具有有序性,同时也有一个累积的过程。在一个生长季内,芽的输入主要来源于新生的1a根茎,1a根茎长度每延长2.6 cm/m³,就可以增加一个新芽,绝大多数1a根茎上的新芽处于休眠状态直接补充到芽库中^[24];芽的输出主要来源于2a以上根茎,随着根茎龄级的增加,根茎芽的输出量均按稳定比例(6%—12%)增加^[25]。在此种意义上,根茎生长具有种群更新与适应意义,不同龄级根茎在种群中的地位和作用不同。

植物的生长与发育时间具有一定相关性,可以采用数学方法描述植物生长随时间的变化曲线^[26]。芦苇种群的1a根茎长度7—8月份缓慢增加,8—10月份显著增加,后期是前期的3.9—5.9倍。1a根茎长度与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈指数函数增长,在生长季后期幼龄级根茎有一个持续时间较长的生长时期,新生根茎快速生长占据或扩展水平方向的生态位空间,即可补充因根茎衰老而死亡对种群造成的损失^[27],又有大量的新芽直接补充的芽库中,1a根茎的顶端芽翌年将发育成分株变为现实种群,因此,1a根茎在芦苇种群空间扩展和更新中起主要作用;2a、3a根茎长度与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈线性函数增长,方程斜率 b 值均较小,其中2a在5.6—6.7之间,3a在3.5—5.6之间。因此,壮龄级根茎对芦苇种群维持稳定具有重要意义;4—6a根茎长度与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈线性函数减少,随着龄级的增加,方程斜率 b 值绝对值也呈减小趋势,其中4a在4.1—10.8之间,5a在2.4—8.3之

间,6a 在 1.8—3.9 之间。4 个生境芦苇种群根茎从第 4 年开始出现死亡,在构件水平上,并非每条根茎都具有同等寿命,单条根茎的寿命有长短之分。

表 3 芦苇种群不同龄级根茎干物质贮量 (y , g/100cm) 与生长时间 (x , d) 的拟合方程及显著性检验 ($n=5$)

Table 3 Simulated equations and significance test on relationship between rhizome dry matter storage (y , g/100cm) of different age class and growth time(x , d) of *Phragmites australis* populations ($n=5$)

龄级 Age class	生境 Habitat	方程 Equation	R^2	F	P
1a	H1	$y=1.52e^{0.008x}$	0.945	34.61	0.028
	H2	$y=1.31e^{0.008x}$	0.959	46.50	0.021
	H3	$y=0.85e^{0.011x}$	0.982	100.98	0.009
	H4	$y=0.56e^{0.013x}$	0.967	58.99	0.017
2a	H1	$y=8.15-0.12x+0.001x^2$	0.996	243.22	0.004
	H2	$y=8.22-0.13x+0.001x^2$	0.996	264.16	0.004
	H3	$y=8.15-0.14x+0.001x^2$	0.984	61.45	0.016
	H4	$y=6.95-0.13x+0.001x^2$	0.997	317.97	0.003
3a	H1	$y=10.70-0.15x+0.001x^2$	0.970	32.49	0.030
	H2	$y=10.21-0.14x+0.001x^2$	0.971	33.30	0.029
	H3	$y=9.88-0.14x+0.001x^2$	0.965	27.66	0.035
	H4	$y=9.32-0.15x+0.001x^2$	0.980	48.11	0.020
4a	H1	$y=13.44-0.12x+0.001x^2$	0.998	441.29	0.002
	H2	$y=11.66-0.09x+0.001x^2$	0.982	54.59	0.018
	H3	$y=11.19-0.11x+0.001x^2$	0.988	84.00	0.012
	H4	$y=10.48-0.12x+0.001x^2$	0.978	45.16	0.022
5a	H1	$y=15.57-0.09x+0.001x^2$	0.963	26.14	0.037
	H2	$y=13.54-0.10x+0.001x^2$	0.953	20.33	0.047
	H3	$y=10.92-0.08x+0.001x^2$	0.985	65.52	0.015
	H4	$y=10.75-0.09x+0.001x^2$	0.984	60.56	0.016
6a	H1	$y=29.23x^{-0.21}$	0.994	532.04	0.000
	H2	$y=28.09x^{-0.29}$	0.985	191.40	0.001
	H3	$y=28.21x^{-0.31}$	0.984	182.19	0.001
	H4	$y=25.64x^{-0.31}$	0.974	11.65	0.002

为了缓解扎龙湿地严重缺水现象,促进湿地生态系统的自然恢复进程。2009 年以来,黑龙江省政府建立“扎龙湿地长效补水机制”,截止到 2017 年,对扎龙湿地累积补水 $3\times10^9\text{m}^3$,有效地缓解了湿地的缺水现象,被更多旱地所分割的芦苇斑块逐渐恢复成大面积芦苇群落,明显碱斑芦苇集群面积也逐渐缩小。2011 年的研究数据表明,旱生生境和盐碱生境芦苇种群根茎构件由 5 个龄级组成,湿生生境和水生生境由 4 个龄级^[28],到 2014 年 4 个生境芦苇种群根茎构件均由 6 个龄级组成,其中在旱生生境的 2 个样方中发现 7 龄级根茎,长效补水在一定程度上改善湿地旱生化 and 盐碱化现象,芦苇根茎构件的存活年限有所增加,促进根茎构件的空间扩展能力,增加种群的营养繁殖力,使湿地的恢复演替进程加快。因此,研究结果为扎龙湿地的科学管理实践提供重要理论支持。

3.2 根茎构件养分储藏与营养繁殖力

克隆植物根茎因着生根茎芽而行使营养繁殖和种群更新功能,根茎也贮藏养分以供给根茎芽的萌发和幼株的生长,尤其是新根茎整个生长过程需要的营养物质均由老根茎直接提供,使老根茎中的营养物质不断消耗^[19]。根茎的养分储藏可以为营养繁殖体的形成、种群更新及扩展提供更多的物质保障,对种群的生存与发展具有重要意义^[23]。

扎龙湿地 4 个生境芦苇种群不同龄级根茎养分均存在着消耗和储藏过程。1a 根茎生物量与返青后实际

生长时间之间(5月10日返青计)呈指数函数增加,幼龄级根茎养分随生长季先慢后快的持续储藏;2—4a根茎生物量与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈二次函数先减少后增加,生长季前中期根茎养分持续消耗,中后期养分又持续储藏;5a、6a根茎生物量与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈幂函数减少,老龄级根茎养分持续消耗。进一步统计分析,4个生境种群水平1—3a根茎生物量的比率比根茎长度的比率减少10—14%,4—6a根茎生物量比率比根茎长度的比率增加10—14%,因此,尽管芦苇种群根茎的养分贮藏在生境间以及龄级间存在着稳定差异,但种群对伸长能力弱的老龄级根茎的物质投入保持较高水平,老龄级根茎仍保持较高的营养繁殖力,可以产生更多的根茎芽来补充和更新种群^[29]。1龄级根茎顶端芽翌年发育为分蘖株,分株可为直接相连接的老龄级根茎就近输送养分,从而保证老龄级根茎芽的营养繁殖力。

3.3 根茎构件干物质贮量与长寿性

根茎宿存于土壤中,其繁殖和生活均要消耗大量养分,不同植物根茎的寿命首先取决于遗传特性,物种间可能会存在较大差异,对于单个根茎而言,其寿命长短不仅与养分的输出消耗有关,也与养分能否再输入贮藏密切相关^[30-31]。

扎龙湿地芦苇种群1a根茎干物质贮量与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈指数函数增加,幼龄级根茎干物质持续贮藏;2—5a根茎干物质贮量与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈二次函数先减少后增加,生长季前中期干物质持续输出,中后期干物质又持续贮藏;6a根茎干物质贮量与返青后实际生长时间之间(5月10日返青计)呈幂函数减少,即将死亡的老根茎干物质会持续输出。随着龄级的增加干物质贮量大体呈增大趋势,1a根茎处于养分开始贮存阶段,2—6a根茎的养分贮量并未随年龄的增加而减小。如果把生长季前期干物质贮量的减少看成物质的消耗,把生长季中后期干物质贮量的增加看作物质贮藏,相同龄级干物质增加大于减少的现象看作是“超补偿性贮藏”,除最老的6a根茎外,1—5a根茎均得到了不同程度的超补偿性贮藏。超补偿性贮藏的物质主要来源于地上分株,在生长季后期,分株种群将生产的物质分配转移给地下储藏与营养繁殖器官,确保根茎储存更多的营养物质,为翌年根茎芽的萌发提供物质保障。因此,补偿性贮藏即是芦苇根茎构件长寿的物质基础,也是克隆植物种群“生生不息,长久不衰”的有力证据^[13]。

在松嫩平原的天然草甸上,光稃茅香(*Hierochloa glabra*)和牛鞭草(*Hemarthria compressa*)根茎构件最多可存活2年^[32-33],假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)根茎构件最多可存活3年^[34],羊草种群(*Leymus chinensis*)根茎构件最多可存活4年^[35]。其根茎在养分贮藏的共同特点是,干物质贮量均随着龄级的增加呈下降趋势,意味着种群对根茎养分不进行补偿贮藏,物质贮藏力的下降或消耗量大于贮藏量。这是它们根茎相对短寿在物质贮藏量上的表现。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 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.
- [3] 李姝, 蒋泽波. 植物种群构件的理论概述及研究进展. 安徽农业科学, 2014, 42(36): 12795-12797, 12802-12802.
- [4] Dong B C, Zhang M X, Alpert P, Lei G C, Yu F H. Effects of orientation on survival and growth of small fragments of the invasive, clonal plant *Alternanthera philoxeroides*. *PLoS One*, 2010, 5(10): e13631.
- [5] Hodoki Y, Ohbayashi K, Kunii H. Analysis of population clonal diversity using microsatellite markers in the salt marsh sedge *Carex scabrifolia* in western Japan. *Landscape and Ecological Engineering*, 2014, 10(1): 9-15.
- [6] White S D, Ganf G G. The influence of convective flow on rhizome length in *Typha domingensis* over a water depth gradient. *Aquatic Botany*, 1998, 62(1): 57-70.
- [7] Willby N J, Pulford I D, Flowers T H. Tissue nutrient signatures predict herbaceous-wetland community responses to nutrient availability. *New Phytologist*, 2001, 152(3): 463-481.
- [8] 邹元春, 吕宪国, 姜明. 湿地克隆植物根茎对变境适应的表型可塑性. 湿地科学, 2007, 5(4): 305-310.

- [9] 宋金枝, 季旭, 徐业伟, 杨允菲. 汉城细辛种群构件结构及生长分析. 中国药学杂志, 2015, 50(10): 850-852.
- [10] 李程程, 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原野古草种群构件结构动态. 生态学报, 2015, 35(8): 2609-2615.
- [11] 李海燕, 杨允菲, 李建东, 李志坚, 周景英, 徐振国. 不同植被类型大油芒种群构件特征的比较研究. 中国草地学报, 2011, 33(6): 35-40.
- [12] 杨允菲, 宋向华. 通辽火电厂储灰池植被恢复过程中赖草种群构件的年龄结构(简报). 草业学报, 2005, 14(4): 116-118.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] 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.
- [16] 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.
- [17] 焦德志, 姜秋旭, 曹瑞, 闫秋月, 杨允菲. 扎龙湿地不同生境芦苇种群根茎数量特征及动态. 生态学报, 2018, 38(10): 3432-3440.
- [18] 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.
- [19] 杨允菲, 魏春雁, 张宝田, 刘宝. 松嫩平原碱化草甸旱地生境芦苇种群的芽流和芽库动态. 应用生态学报, 2005, 16(5): 854-858.
- [20] 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.
- [21] Harris D, Davy A J. Regenerative potential of *Elymus farctus* from rhizome fragments and seed. Journal of Ecology, 1986, 74(4): 1057-1067.
- [22] 刘凤红, 叶学华, 于飞海, 董鸣. 毛乌素沙地游击型克隆半灌木羊柴对局部沙埋的反应. 植物生态学报, 2006, 30(2): 278-285.
- [23] 杨允菲, 张宝田. 松嫩草原水淹恢复演替群落五脉山黧豆无性系生长及根茎构件年龄结构. 草业学报, 2004, 13(5): 53-59.
- [24] 焦德志, 闫秋月, 姜秋旭, 曹瑞, 杨允菲. 黑龙江扎龙湿地芦苇种群构件数量特征及其相关性. 生态学杂志, 2018, 37(7): 1983-1989.
- [25] 焦德志, 么璐, 黄翌月, 杨允菲. 东北草地异质生境芦苇种群根茎芽年龄结构及输出规律. 生态学报, 2015, 35(2): 370-377.
- [26] 刘长发, 苑静涵, 刘远, 方蕾, 王艺婷, 陶韦, 李晋. 双台河口翅碱蓬生长与根、茎、叶碳、氮的分配. 生态学报, 2017, 37(16): 5492-5503.
- [27] Xie Y H, An S Q, Wu B F. Resource allocation in the submerged plant *Vallisneria spiralis* related to sediment type, rather than water-column nutrients. Freshwater Biology, 2005, 50(3): 391-402.
- [28] 焦德志, 杨允菲. 扎龙湿地芦苇种群根茎年龄结构研究. 黑龙江畜牧兽医, 2012, (21): 74-76.
- [29] Asaeda T, Manatunge J, Roberts J, Hai D N. Seasonal dynamics of resource translocation between the aboveground organs and age-specific rhizome segments of *Phragmites australis*. Environmental and Experimental Botany, 2006, 57(1/2): 9-18.
- [30] 李海燕, 杨允菲. 松嫩平原水淹恢复演替过程中羊草无性系种群构件的年龄结构. 生态学报, 2004, 24(10): 2171-2177.
- [31] Hong M G, Kim J G. Role and effects of winter buds and rhizome morphology on the survival and growth of common reed (*Phragmites australis*). Paddy and Water Environment, 2014, 12(S1): 203-209.
- [32] 杨允菲, 李建东, 郑慧莹. 松嫩平原光稃茅香无性系种群的营养繁殖特征. 应用生态学报, 1997, 8(6): 571-574.
- [33] 杨允菲, 李建东, 郑慧莹. 松嫩平原牛鞭草无性系种群的营养繁殖策略. 草业学报, 1997, 6(2): 36-40.
- [34] 杨允菲, 郑慧莹. 松嫩平原假苇拂子茅无性系种群的年龄结构. 草业学报, 2000, 9(3): 8-13.
- [35] 焦德志, 丁雪梅, 杨允菲. 扎龙自然保护区不同生境条件下羊草种群构件的年龄结构. 生态学杂志, 2006, 25(6): 617-620.