

## 洞庭湖湿地短尖藎草 (*Carex brevicuspis*) 种群克隆生长对泥沙淤积的适应\*

潘柏含<sup>1,2</sup>, 邹雅<sup>1</sup>, 邓正苗<sup>2</sup>, 谢永宏<sup>2\*\*</sup>, 侯志勇<sup>2</sup>, 李旭<sup>2</sup>, 曾静<sup>2</sup>, 吴滔<sup>1</sup>, 谢洪涛<sup>3</sup>, 黎慧娟<sup>4</sup>

(1: 湖南师范大学生命科学学院, 长沙 410081)

(2: 中国科学院亚热带农业生态研究所, 亚热带农业生态过程重点实验室, 洞庭湖湿地生态系统观测研究站, 长沙 410125)

(3: 湖南省益阳市林业局, 益阳 413000)

(4: 湖南鑫远环境科技股份有限公司, 湖南省环境保护入河湖湿地生态修复工程技术中心, 长沙 410008)

**摘要:** 泥沙淤积是影响湿地植物生存和生长的重要因素。克隆植物是湿地生态系统的主要植物类型之一。在自然水文条件下, 湿地克隆植物种群对不同淤积速率的响应研究相对较少。本研究以洞庭湖湿地优势克隆植物短尖藎草 (*Carex brevicuspis*) 为对象, 通过连续 3 年的野外控制实验, 研究了不同淤积速率 (0、2、4、6 cm/a, 分别对应对照组、低、中和高淤积速率组) 对湿地克隆植物种群的影响。结果表明: 淤积速率对短尖藎草的种群密度影响显著, 淤积处理的密度显著低于对照处理。随着淤积速率的增加, 密度下降, 地下/地上生物量比增加, 高淤积速率下种群的密度最低, 地下/地上生物量比最高。与对照处理相比, 泥沙淤积促进了更多的短根 (<10 cm)、长根茎 (≥1 cm) 和游击型克隆分株的形成, 长根茎的长度随淤积速率的增加而增加。高淤积速率下的长根茎数量较低, 但其根长最长, 表明其克隆生长策略由密集型向游击型转变。由此可见, 短尖藎草种群可通过对密度、生物量分配、根系长度和克隆生长策略的调节, 有效地应对不同泥沙淤积速率的影响。

**关键词:** 淤积速率; 湿地植物; 种群特征; 根系; 克隆生长

## Clonal growth adaptation of *Carex brevicuspis* to sediment deposition in Lake Dongting wetland\*

Pan Baihan<sup>1,2</sup>, Zou Ya<sup>1</sup>, Deng Zhengmiao<sup>2</sup>, Xie Yonghong<sup>2\*\*</sup>, Hou Zhiyong<sup>2</sup>, Li Xu<sup>2</sup>, Zeng Jing<sup>2</sup>, Wu Tao<sup>1</sup>, Xie Hongtao<sup>3</sup> & Li Huijuan<sup>4</sup>

(1: College of Life Sciences, Hunan Normal University, Changsha 410081, P.R.China)

(2: Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, P.R.China)

(3: Forestry Bureau of Yiyang City, Hunan Province, Yiyang 413000, P.R.China)

(4: Hunan Xinyuan Environment Technology Co., Ltd., Engineering Technology Center for Environmental Protection and Ecological Restoration of River-Lake Wetland in Hunan Province, Changsha 410008, P.R.China)

**Abstract:** Sediment deposition is an important factor affecting the survival and growth of wetland plants. Clonal plants are one of the most important plants in the wetland ecosystem. At present, there are few studies on the response of clonal plant populations to different deposition rates in wetlands under natural hydrological conditions. In this study, *Carex brevicuspis*, a typical clonal plant in Lake Dongting wetland, was chosen to investigate its population response to different deposition rates (0, 2, 4, 6 cm/a, corresponding to control, low, medium, and high deposition rates, respectively) by field control experiments for three consecutive

\* 2023-01-30 收稿; 2024-01-13 收修改稿。

国家自然科学基金区域创新联合基金项目 (U21A2009)、国家基础性工作调查专项 (2019FY100602) 和湖南省教育厅科学研究项目 (19B378) 联合资助。

\*\* 通信作者; E-mail: yonghongxie@163.com。

years. Results showed that sedimentation rate had a significant effect on the plant population density, with significantly lower population density in the sedimentation treatment. Plant population density decreased and the ratio of underground/aboveground biomass increased with sedimentation rate increase. With the treatment of the highest sedimentation rate, the plant population has lowest density and the highest ratio of underground/aboveground biomass. Sediment burial promoted the formation of more short roots (<10 cm), long rhizomes ( $\geq 1$  cm), and spreading ramets. The length of long rhizomes increased with the deposition rate. The number of long rhizomes was lower and the length of long rhizomes was longer in high sedimentation rate than other treatments, which indicated that the clonal growth strategy of *C. brevicuspis* population changed from phalanx type to guerrilla type. Therefore, at the population level, plants can effectively deal with the influence of different sediment deposition rates by regulating their population density, biomass allocation, root length, and clonal growth strategies.

**Keywords:** Sedimentation rate; wetland plant; population characteristics; root system; clonal growth

河流和湖泊湿地中的泥沙淤积主要由水流冲积和泥沙输送作用形成,而水流变化、泥沙来源和地理条件的共同作用也是影响湿地植物生存和生长的重要因素<sup>[1-2]</sup>。泥沙淤积直接导致植物体部分或全部被掩埋,同时使湿地的土壤理化性质(如机械组成、pH和营养物质含量等)和植物与土壤之间的非生物环境(如光照、温度、土壤通气情况)等发生了一系列的改变<sup>[3-4]</sup>。有关淤积对湿地植物生长的研究,多集中于个体或种群水平下植物被掩埋部分的深度<sup>[5]</sup>,或淤积物组成变化对植物的影响<sup>[6]</sup>等方面,如较深的淤积抑制植物的生长,导致植物生物量、相对生长速率和密度等下降<sup>[7-8]</sup>。

克隆植物是湿地生态系统的优势植物类型,该类植物特有的克隆形态可塑性、克隆整合与分工等克隆性状,使其能够获得比非克隆植物(如主要以种子进行繁殖的一年生草本植物等)更强的扩展能力和适应性<sup>[9-10]</sup>,帮助植物产生更多逃离有害生境的性状<sup>[11-12]</sup>;同时,这些克隆性状可以调节分株间对资源的吸收和分配情况,有选择性地使克隆分株放置到不受限制的生态位中<sup>[13-15]</sup>,如通过对间隔子长度和分枝角度进行调整<sup>[7,16]</sup>,改变生长型,使其由密集型向游击型转变<sup>[17-18]</sup>等,这些是克隆植物应对淤积压力的有效方法。泥沙淤积的深度由淤积的频率和速率共同决定,但自然水文条件下,关于湖泊湿地克隆植物种群尺度上对淤积速率的响应研究相对较少。

洞庭湖是我国第二大淡水湖泊,是长江中游地区仅存的两个通江湖泊之一。每年洪水季节(5—10月),上游河流所携带的泥沙通过长江“三口”(松滋口、太平口、藕池口)和湖南“四水”(湘江、资江、沅江、澧水)输入洞庭湖,部分经由城陵矶而出注入长江,在河相和湖相沉积的共同作用下造成泥沙淤积<sup>[19]</sup>,多年平均淤积速率约为 $3\sim 7\text{ cm}^{[1-2]}$ 。本研究选择洞庭湖湿地的优势克隆植物短尖藁草(*Carex brevicuspis*)作为研究对象,通过在野外自然湿地环境下设置不同的淤积速率控制实验,研究不同泥沙淤积条件下植物种群特征和克隆繁殖策略,探讨克隆植物短尖藁草种群对淤积速率变化的适应机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

短尖藁草为一种具有多年生根状茎的莎草科植物,是洞庭湖湿地的主要优势物种之一<sup>[20]</sup>,地上部分主要包括叶鞘和叶构成的三棱形假秆,高约20~55 cm;苞片短叶状、具长鞘、渐窄;地下部分包括短粗的根状茎和根<sup>[21]</sup>。受洞庭湖区域每年春夏季的洪水影响,短尖藁草群落常需要经历2—5个月的洪水淹没,地上部分在被淹没后逐渐分解,自洪水过后的秋季(10或11月)开始迅速萌发,至次年一月左右因低温的影响而逐渐枯萎,在接下来的春季开始迅速生长,并在下次洪水来临前(次年4月或5月)开花结果,完成生活史过程<sup>[22]</sup>。在洞庭湖湿地中,短尖藁草主要由地下根状茎产生的无性克隆分株进行繁殖,根状茎可分为母株基部形成的短根茎(<1 cm)和长根茎( $\geq 1$  cm)两种,并由此对应密集型和游击型两种克隆生长策略<sup>[17]</sup>。

### 1.2 实验设计

控制实验采用单因素随机区组设计,设置淤积速率为影响因素,包含4个处理:0、2、4、6 cm/a,分别对应对照组、低、中和高淤积速率组。实验于中国科学院洞庭湖湿地生态系统观测研究站的野外综合观测场实验区(29°30'N, 112°48'E, 图1)进行。短尖藁草群落为该处主要群落类型之一,附近水系主要为东洞庭湖的小西湖,湿地环境随湖泊水文过程出露或淹没,在洞庭湖的枯水期和洪水期发生干湿交替的周期性变化,具

有典型的洲滩湿地特征。在该区域选择一块无人干扰、分布均匀、高程一致的典型短尖藎草群落,面积约 $15\text{ m}\times 15\text{ m}$ ,在其中按照 $4\times 5$ 阵列设置方格:每个方格边长为 $2\text{ m}\times 2\text{ m}$ ,即每个处理内的面积为 $4\text{ m}^2$ ;按洪水来向设置5个区组,每个区组包含1个重复,随机设置区组内的4个处理,即每个处理5个重复,共设置20个样方。方格间距设置为 $20\text{ cm}$ ,同时在方格间及整个场地外围使用砖块建设围护结构,地下深度 $15\text{ cm}$ ,地上高度 $20\text{ cm}$ ,以维持淤积深度、避免处理间的干扰和方便样本的采集(图1)。

实验于2011年开始布设并进行第一次泥沙淤积处理,此后每年进行一次性淤积速率增加处理。由于洪水期短尖藎草的地上部分常在水力和淤积的共同作用下逐渐分解,而植物往往在洪水未完全退去前已开始萌发,因此淤积处理时间设置为每年洞庭湖夏季洪水来临前(4—5月,由城陵矶的水位动态决定)。处理时依照实验方案(图1),在围护结构的内壁和细竹棍(插入近中心)上做好标记,然后人工添加相应高度的淤积泥沙(0、2、4和 $6\text{ cm}$ ),淤积泥沙来自短尖藎草群落,有机质、总氮和总磷含量分别为 $12.0$ 、 $1.1$ 和 $0.6\text{ g/kg}$ 。各处理在洪水的作用下淤积高度均匀,在洪水过后的实地观测中发现,均能维持相应的淤积高度(图1)。

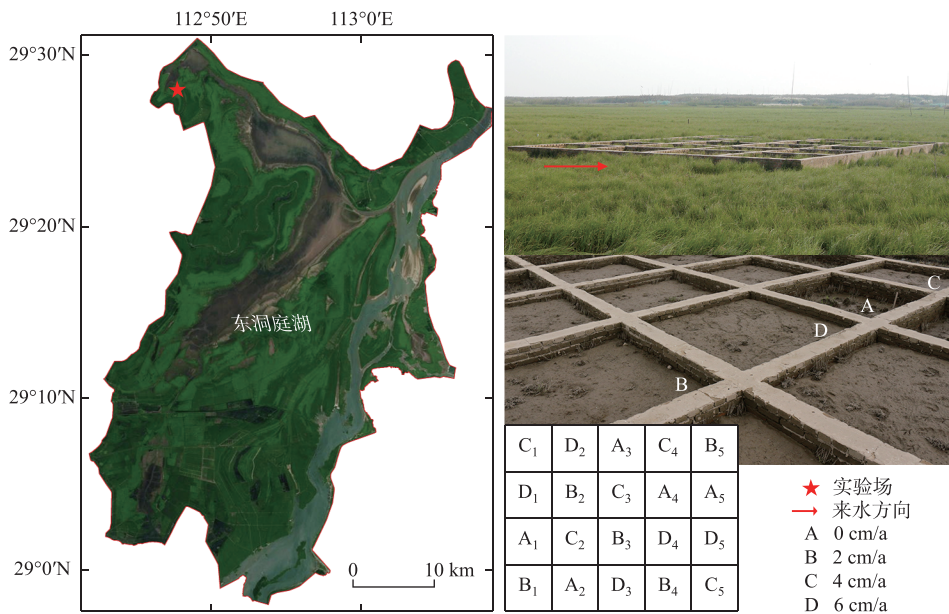


图1 淤积速率实验方案及原位布设

Fig.1 Design and field layout of the sedimentation rate experiment

### 1.3 取样和测量

短尖藎草群落和种群特征的调查在实验开始后的每年4月进行一次,共进行了3年的连续跟踪调查(2012—2014年),群落特征调查主要包括每个样方内的物种组成情况、盖度、丰富度指数(样方中的物种数),种群数量特征包括密度、高度和生物量等。调查时,在每个处理中利用样方框随机设置一个小样方( $25\text{ cm}\times 25\text{ cm}$ ),标记好位置后统计其中的植物个体数量,并使用精度为 $0.1\text{ cm}$ 的卷尺测量植物地上部分的平均高度,然后将样方框内的植物地上绿色部分收割装袋,同时采集样方框范围内的植物地下部分(深度 $20\text{ cm}$ ),然后将所有样本带回实验室<sup>[22]</sup>。对地下部分进行清洗后,将植物的地上和地下部分置于 $85\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的烘箱烘 $48\text{ h}$ 后称取生物量。生物量分配以地下部分生物量比例计算,即地下部分生物量/总生物量。

植物地下部分特征及克隆生长特征测量于第3次调查时进行,将收取的植物地下部分土柱带回实验室仔细清洗,并注意保持植物地下部分之间的连接。使用精度为 $0.1\text{ cm}$ 的直尺测量根系和间隔子(根状茎)的长度。计算根系的平均长度,以根长将根系分为长根( $\geq 10\text{ cm}$ )和短根( $< 10\text{ cm}$ ),并计算两类根系的数量比例。以间隔子长度分为短根茎( $< 1\text{ cm}$ )和长根茎( $\geq 1\text{ cm}$ ),并计算克隆生长特征,包括长根茎的平均长度、分枝强度(单位面积内长根茎的数量)和游击型克隆分株(由长根茎形成)的比例<sup>[7,17]</sup>。

## 1.4 统计分析

数据统计分析采用 SPSS 17.0 for Windows (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 软件进行。正态分布检验使用 D'Agostino-Pearson 综合测试方法,采用平方根或对数转换方法使数据满足方差分析的正态性要求。差异显著性检验采用 Tukey 检验进行,显著性级别设定为 0.05,数据的表示形式为平均值±标准误。对 3 次取样中的种群特征做重复测量方差分析(repeat-measure ANOVA),同时将区组设置为协变量以消除实验区组对实验结果对比的影响。

## 2 结果分析

### 2.1 群落物种组成和盖度

在连续开展 3 年的野外调查中发现,建群种短尖藨草在所有的样方中均为优势种,在群落中占据绝对优势(表 1)。除短尖藨草外的其他物种多以一年生草本植物为主,较为矮小,且多以种子进行繁殖,在不同的处理中偶有随机出现(样方数量≤2),株数极少(≤3),如碎米荠、茵草和拉拉藤等,这些植物未对群落中占优势的短尖藨草种群产生明显的影响。群落丰富度指数和总盖度的变化如图 2 所示,对照处理中的丰富度指数(1.40~1.60)和总盖度(92.80%~95.00%)高于淤积处理中的丰富度指数(1.00~1.20)和总盖度(88.20%~89.20%)。

表 1 短尖藨草群落物种组成\*

Tab.1 Composition of plant species in the *C. brevicuspis* community

物种名	科	生活型	频度/%
短尖藨草 <i>Carex brevicuspis</i>	莎草科 Cyperaceae	多年生草本	100.00
碎米荠 <i>Cardamine occulta</i>	十字花科 Brassicaceae	一年生草本	6.66
茵草 <i>Beckmannia syzigachne</i>	禾本科 Poaceae	一年生草本	5.00
拉拉藤 <i>Galium spurium</i>	茜草科 Rubiaceae	一年生草本	3.33
繁缕 <i>Stellaria media</i>	石竹科 Caryophyllaceae	一年生草本	3.33

\* 频度为该物种在调查期间所有样方中的出现频率。

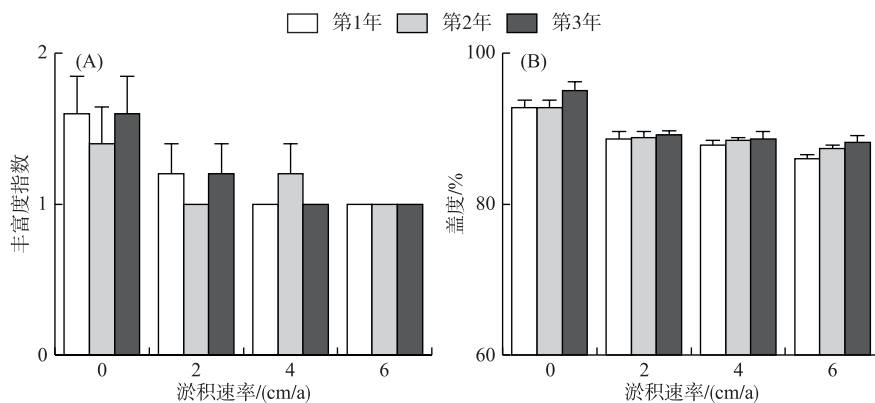


图 2 不同淤积速率下的植物群落丰富度指数和盖度(误差线代表标准误)

Fig.2 Richness and coverage of plant community growing under different sedimentation rates

### 2.2 不同淤积速率下的种群特征

2.2.1 密度与高度 以不同淤积速率、采样时间和区组对短尖藨草种群的密度与株高进行重复测量方差分析(附表 I)发现,淤积速率对密度的影响极显著( $P < 0.01$ ),高度的差异主要是受采样时间的影响( $P < 0.001$ )。对照处理的密度在第 1 年和第 3 年显著高于淤积处理( $P < 0.05$ ,图 3A),对照处理在第 3 年的密度最高

((1654.4±28.89)株/m<sup>2</sup>,  $P<0.05$ ),高淤积速率(6 cm/a)处理在第1年的密度最低((1097.6±25.6)株/m<sup>2</sup>,  $P<0.05$ )。中淤积速率(4 cm/a)和高淤积速率(6 cm/a)处理的密度在年际间差异显著( $P<0.05$ ),且均在淤积处理后的第1年最低(图3A),随着淤积速率的增加而呈明显的下降趋势,对照处理和低淤积速率(2 cm/a)的密度在年际间无显著差异( $P>0.05$ )。各淤积速率下植物种群的株高在同一调查年份中差异不显著( $P>0.05$ ,图3B),但在不同的年份差异显著,淤积处理后的第3年各处理的株高(71.8~74.2 cm)显著低于前两年(94.38~101.8 cm,  $P<0.05$ )。

2.2.2 生物量及生物量分配 重复测量方差分析结果(附表 I)表明,不同的淤积速率对总生物量和地下生物量比例的影响差异不显著( $P>0.05$ ),总生物量和地下生物量比例在不同的年份间存在显著差异( $P<0.01$ )。总生物量的最大值出现在第1年的低淤积速率处理中((1023.17±12.11)g/m<sup>2</sup>),第3年各淤积速率下的生物量最低(798.01~806.08 g/m<sup>2</sup>,  $P<0.05$ ,图3C)。高淤积速率下第1年植物的地下生物量比例最高(92.74%±0.56%),且各处理的地下生物量比例在第1年显著高于后续年份(84.45%~87.04%,  $P<0.05$ ,图3D)。

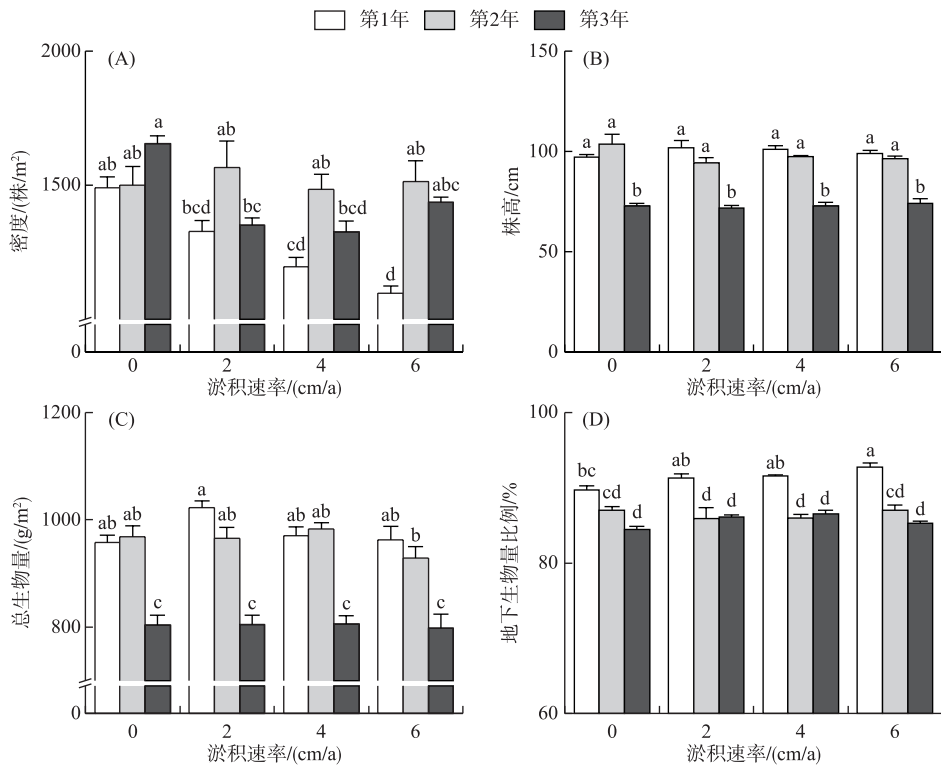


图3 不同淤积速率下的种群密度、株高、生物量和生物量分配  
(不同小写字母代表处理间显著差异( $\alpha=0.05$ ),误差线代表标准误;下同)

Fig.3 Density, height, biomass accumulation and biomass allocation of *C. brevicuspis* population growing under different sedimentation rates

### 2.3 不同淤积速率下植物地下部分特征

2.3.1 根系长度与数量 4个淤积速率下短尖薹草分株的平均根长(图4A)、根系数量(图4B)没有显著差异( $P>0.05$ ),不同淤积速率下分株平均根长的范围为13.38~15.63 cm。在所有处理中(图4C),短根(<10 cm)的数量比例均高于长根( $\geq 10$  cm),淤积处理下的短根系比例(95.10%~97.95%)显著高于对照处理(76.07%,  $P<0.05$ ,图4C),而长根系比例显著低于对照处理( $P<0.05$ ),但在3种不同淤积速率下根系比例没

有显著差异( $P>0.05$ )。

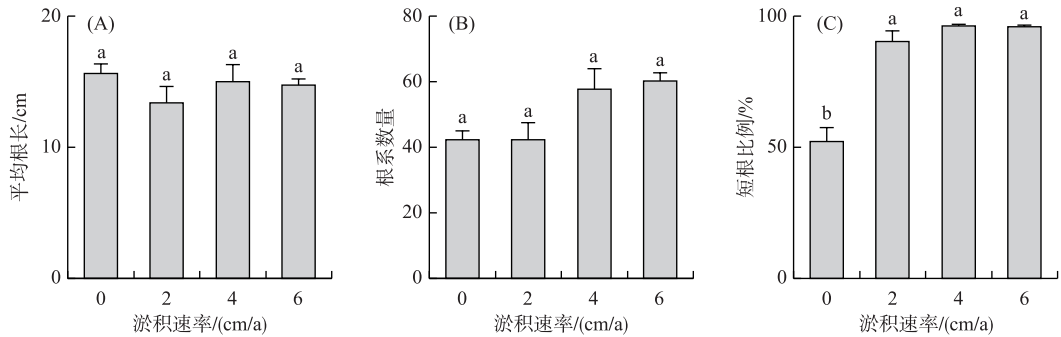


图4 不同淤积速率下根系形态特征(第3年)

Fig.4 Root morphology of the plants growing under different sedimentation rates (the third year)

2.3.2 克隆生长特征 不同淤积处理的长根茎平均长度随淤积速率的增加而增加(图5A),高淤积速率下的长根茎长度最长( $5.55\pm 0.06$ ) cm, $P<0.05$ )。所有处理中的密集型分株比例均高于游击型,对照处理的分枝强度( $54.4\pm 3.92$ ) 个/ $m^2$ )和游击型分株比例( $3.28\% \pm 1.26\%$ )显著低于淤积处理( $P<0.05$ ,图5B、C),低淤积速率产生了相对较多的长根茎( $332.8\pm 21.70$ ) 个/ $m^2$ )和游击型分株( $24.58\% \pm 1.26\%$ )。随着淤积速率的增加,分枝强度和游击型分株的比例逐渐降低,高淤积速率下的分枝强度和游击型分株比例显著低于低和中淤积速率下( $P<0.05$ ,图5B、C)。

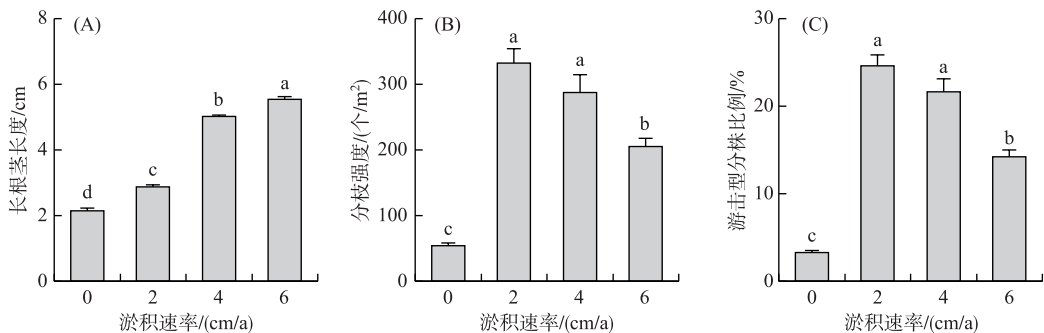


图5 不同淤积速率下克隆生长特征(第3年)

Fig.5 Clonal morphology of the plants growing under different sedimentation rates (the third year)

### 3 讨论

#### 3.1 植物种群特征的年际变化及其影响因素

湿地植物的生长发育、繁殖与分布直接受到湿地水文情势变化的影响,其中水文因素和泥沙淤积是其中最主要的两个方面<sup>[23-24]</sup>。实验结果表明,淤积速率对密度的影响极显著( $P<0.01$ ),且采样时间(不同的年份)对不同淤积处理下的短尖藨草种群特征(密度、高度、生物量和生物量分配差异)影响显著( $P<0.05$ )。有研究发现,当洪水和淤积两种胁迫同时存在时,洪水在调节植物生长方面占主导地位<sup>[23]</sup>。洞庭湖区域的洪水在年内的波动具有一定的规律性,由于实验中各处理设置的海拔高程和面积一致,各处理在相同年份也会经历相同的水文过程变化(如来水日期、淹水的时长和水位等)。因此,有必要考虑实验过程中洞庭湖区域水文因素的年际波动对种群特征变化的影响。

以实验区域高程(约24 m)与洞庭湖城陵矶水位关系计算水文情势特征<sup>[24]</sup>可知:实验过程中第一年水情总体偏枯,淹水时长约85天,退水日期在9月初。由于短尖藨草在洪水过后即开始迅速萌发<sup>[22]</sup>,退水时



间的早晚与植物生长期的长度直接相关<sup>[25]</sup>,退水日期提前则植物生长期增加。因此在相对较短的淹水时间和较早的退水时间情况下,第1年种群密度的变化受泥沙淤积影响的趋势较为明显。而在实验的后两年,淹水时长长达195天左右,退水日期分别推迟到了10月下旬和10月上旬,较长时间的淹水与实验中设置的淤积胁迫相比,可能对植物种群的恢复产生了更加明显的抑制作用<sup>[23]</sup>。而退水时间的延后不仅导致生长期缩短,秋冬季的低温也会减缓植物的生长过程。因此,种群特征的年际变化可能是泥沙淤积和水文特征的变化共同作用的结果。

### 3.2 短尖藁草种群对不同泥沙淤积速率的生长响应

对种群特征的调查发现,不同的淤积速率对种群密度有显著影响,尤其是在第一年,密度随着淤积速率的增加而呈明显的下降趋势。由于短尖藁草的地上部分(主要为叶)在洪水的作用下逐渐分解,而植物在洪水过后的恢复过程主要通过地下部分的根状茎产生克隆分株<sup>[17]</sup>。在淤积处理下,植物的恢复生长过程相较于对照处理首先需要摆脱被埋所产生的胁迫,研究中也发现淤积处理的游击型分株(由长根茎产生)比例高于对照处理;而随着淤积速率的增加,长根茎的平均长度增加,分枝强度和游击型分株的比例下降,这些生长响应可能消耗了更多的能量,导致恢复生长中克隆分株的数量减少,进而引起了植物密度的下降。不同的淤积速率未影响到短尖藁草种群的高度,说明在种群尺度上设置的淤积速率(0~6 cm/a)对植物的叶长无显著影响,这与之前的研究结果一致<sup>[6]</sup>。

在第1年调查时发现,总生物量在低淤积速率下最高,这可能是浅埋对植物生长产生的刺激作用所致<sup>[1,5]</sup>,而地下生物量比例在高淤积速率下最高,说明植物可通过表型可塑性的调节以应对较高的淤积压力和资源竞争<sup>[26]</sup>的影响,导致了植物地下部分的生物量增加。但在淤积压力的持续影响下,密度和生物量分配的调节作用在不同处理间不显著,这说明不同淤积速率下的植物可能已经产生了相应的适应策略以应对即将到来的淤积压力<sup>[18,27]</sup>,特别是克隆植物中存在的克隆亲体效应,可以有效地将表观遗传变异传递给子株,使其产生预适应过程<sup>[28]</sup>。

被掩埋的部分产生新的不定根是植物适应淤积胁迫的主要方式之一<sup>[26]</sup>,这些不定根的长度和其在土壤中分布的位置体现了植物不同的适应策略<sup>[23]</sup>。实验中发现,不同处理的根系数量没有显著差异( $P>0.05$ ),而淤积处理的短根比例(95.10%~97.95%)均显著高于对照处理(76.07%, $P<0.05$ ),因此淤积处理下短尖藁草种群形成了相对更多的短根,这种改变使根系分布在氧气相对充足的土壤表层,有利于减缓淤积导致的缺氧胁迫<sup>[29]</sup>。产生较多的短根也可以帮助植物减少掩埋状态下氧气和水分的损失,有利于植物水分和养分的吸收和运输<sup>[26,30]</sup>,对维持植物种群在淤积状态下的快速恢复生长有重要作用。

### 3.3 不同泥沙淤积条件下的植物克隆生长策略

研究中发现,不同淤积处理的长根茎长度随淤积速率的增加而显著增加,不同淤积速率下的长根茎平均长度接近淤积处理的深度。对间隔子的长度、分支角度等进行的调整<sup>[8,29]</sup>是克隆植物应对淤积胁迫的有效手段,能帮助植物迅速逃离高强度的淤积环境<sup>[12,31]</sup>。淤积处理提高了短尖藁草分枝强度,进而导致更多游击型克隆分株的产生,这可能体现了植物在淤积条件下提升了克隆生长能量分配并形成了更多克隆整合<sup>[14,17]</sup>,这种克隆整合结构具有储藏功能<sup>[10,15]</sup>,可以促进植物对受到淤积限制的资源进行获取和利用,也可以通过分工继续对资源进行获取以维持生长<sup>[14,32]</sup>,有利于克隆植物的扩张过程,帮助植物摆脱淤积的影响<sup>[17]</sup>。高淤积速率组长根茎长度最长,但其分枝强度与低和中淤积速率组相比较低,这种长度和数量上的变化可能是植物为应对淤积带来的资源限制<sup>[27]</sup>所进行的生长与克隆繁殖之间的平衡<sup>[18,33]</sup>。在所有淤积处理中,密集型分株比例均高于游击型分株比例,这与在短尖藁草种群中的研究结果类似<sup>[8]</sup>,即大的克隆分株种群能提供足够的资源以逃避淤积压力<sup>[34]</sup>,而高淤积速率下的游击型分株比例显著低于低和中淤积速率下,也可能体现了克隆植物在不同淤积条件下发生的觅食行为变化<sup>[12]</sup>。因此,通过克隆整合、分工和资源分配以及克隆生长策略的调整,植物可以对受到淤积胁迫所限制的各类资源进行有效的利用,同时通过克隆生长以逃离不利的生境,有效地应对淤积对其生长和生存所造成的不利影响。

## 4 结论

本研究基于连续3年的野外控制实验观测,探讨了不同淤积速率对短尖藁草种群特征和克隆生长的影

响。结果表明,泥沙淤积速率的增加减少了种群密度,高淤积速率导致了更多的生物量分配到植物的地下部分。同时,泥沙淤积促进了植物产生更多的短根,高淤积速率的根系数量较多。与对照处理相比,淤积导致了较多数量的长根茎和游击型分株的出现,长根茎长度随淤积速率的增加而增加,高淤积速率下的长根茎数量较低,但其长度最长,表明短尖藨草种群的克隆生长策略由密集型向游击型转变。因此,通过对密度、生物量分配、根系和克隆生长策略进行调节,短尖藨草种群可以有效地利用受淤积胁迫所限制的各类资源,通过克隆生长逃离不利的生境,以应对不同泥沙淤积速率的影响,维持种群的相对稳定。

## 5 附录

附表 I 见电子版(DOI: 10.18307/2024.0533)。

## 6 参考文献

- [ 1 ] Li F, Pan Y, Xie YH *et al.* Different roles of three emergent macrophytes in promoting sedimentation in Dongting Lake, China. *Aquatic Sciences*, 2016, **78**(1): 159-169. DOI: 10.1007/s00027-015-0415-6.
- [ 2 ] Zheng JM, Wang LY, Li SY *et al.* Relationship between community type of wetland plants and site elevation on sandbars of the East Dongting Lake, China. *Forestry Studies in China*, 2009, **11**(1): 44-48. DOI: 10.1007/s11632-009-0010-9.
- [ 3 ] Pan Y, Zhang H, Li X *et al.* Effects of sedimentation on soil physical and chemical properties and vegetation characteristics in sand dunes at the Southern Dongting Lake Region, China. *Scientific Reports*, 2016, **6**: 36300. DOI: 10.1038/srep36300.
- [ 4 ] Madsen JD, Chambers PA, James WF *et al.* The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 2001, **444**(1): 71-84. DOI: 10.1023/A: 1017520800568.
- [ 5 ] Gilbert ME, Ripley BS. Resolving the differences in plant burial responses. *Austral Ecology*, 2010, **35**(1): 53-59. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2009.02011.x.
- [ 6 ] Chen XS, Liao YL, Xie YH *et al.* Concurrent effects of sediment accretion and nutrient availability on the clonal growth strategy of *Carex brevicuspis*—A wetland sedge that produces both spreading and clumping ramets. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 1685. DOI: 10.3389/fpls.2017.01685.
- [ 7 ] Li F, Xie YH. Spacer elongation and plagiotropic growth are the primary clonal strategies used by *Vallisneria spiralis* to acclimate to sedimentation. *Aquatic Botany*, 2009, **91**(3): 219-223. DOI: 10.1016/j.aquabot.2009.06.005.
- [ 8 ] Pan BH, Xie YH, Li F *et al.* Responses to sedimentation in ramet populations of the clonal plant *Carex brevicuspis*. *Frontiers in Plant Science*, 2018, **9**: 512. DOI: 10.3389/fpls.2018.00512.
- [ 9 ] Wan JZ, Wang CJ, Yu FH. Large-scale environmental niche variation between clonal and non-clonal plant species; Roles of clonal growth organs and ecoregions. *Science of the Total Environment*, 2019, **652**: 1071-1076. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.10.280.
- [ 10 ] Wang JY, Xu TT, Wang Y *et al.* A meta-analysis of effects of physiological integration in clonal plants under homogeneous vs. heterogeneous environments. *Functional Ecology*, 2021, **35**(3): 578-589. DOI: 10.1111/1365-2435.13732.
- [ 11 ] Wang P, Li H, Pang XY *et al.* Clonal integration increases tolerance of a phalanx clonal plant to defoliation. *Science of the Total Environment*, 2017, **593/594**: 236-241. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.03.172.
- [ 12 ] Liu FH, Liu J, Dong M. Ecological consequences of clonal integration in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 770. DOI: 10.3389/fpls.2016.00770.
- [ 13 ] Lopp J, Sammul M. Benefits of clonal propagation: Impact of imported assimilates from connected ramets. *Plant Ecology*, 2016, **217**(3): 315-329. DOI: 10.1007/s11258-016-0573-1.
- [ 14 ] Roiloa SR, Hutchings MJ. The effects of physiological integration on biomass partitioning in plant modules: An experimental study with the stoloniferous herb *Glechoma hederacea*. *Plant Ecology*, 2013, **214**(4): 521-530. DOI: 10.1007/s11258-013-0186-x.
- [ 15 ] Yu FH, Dong M, Krüsi B. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. *New Phytologist*, 2004, **162**(3): 697-704. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01073.x.
- [ 16 ] Xie XF, Song YB, Zhang YL *et al.* Phylogenetic meta-analysis of the functional traits of clonal plants foraging in changing environments. *PLoS One*, 2014, **9**(9): e107114. DOI: 10.1371/journal.pone.0107114.
- [ 17 ] Chen XS, Xie YH, Deng ZM *et al.* 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. DOI: 10.1016/j.flora.2010.07.006.
- [ 18 ] Geremew A, Stiers I, Sierens T *et al.* Clonal growth strategy, diversity and structure: A spatiotemporal response to sedimentation in tropical *Cyperus papyrus* swamps. *PLoS One*, 2018, **13**(1): e0190810. DOI: 10.1371/journal.pone.0190810.
- [ 19 ] Huang W, Wang WD. Effects of Three Gorges Dam Project on Dongting Lake Wetlands. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(20). DOI: 10.



- 5846/stxb201503300611. [黄维, 王为东. 三峡工程运行后对洞庭湖湿地的影响. 生态学报, 2016, 36(20): 6345-6352.]
- [20] Hou ZY, Xie YH, Gao DL *et al.* The life form and environment factors of typical plant communities in the Dongting Lake wetlands. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2016, 22(6): 993-999. DOI: 10.3724/SP.J.1145.2016.01003. [侯志勇, 谢永宏, 高大立等. 洞庭湖湿地典型植物群落生活型构成及其环境影响因子. 应用与环境生物学报, 2016, 22(6): 993-999.]
- [21] Wu Z, Raven PH, Hong D *et al.* Flora of China: Vol. 23. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2010.
- [22] Chen XS, Deng ZM, Xie YH *et al.* Demography of *Carex brevicuspis* (Cyperaceae) rhizome populations: A wetland sedge that produces both elongated and shortened rhizomes. *Nordic Journal of Botany*, 2014, 32(2): 251-256. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2013.00094.x.
- [23] Pan Y, Xie YH, Chen XS *et al.* Effects of flooding and sedimentation on the growth and physiology of two emergent macrophytes from Dongting Lake wetlands. *Aquatic Botany*, 2012, 100: 35-40. DOI: 10.1016/j.aquabot.2012.03.008.
- [24] Hu JY, Xie YH, Tang Y *et al.* Changes of vegetation distribution in the East Dongting Lake after the operation of the Three Gorges Dam, China. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 582. DOI: 10.3389/fpls.2018.00582.
- [25] Huang Y, Chen XS, Zou YA *et al.* Exploring the relative contribution of flood regimes and climatic factors to *Carex phenology* in a Yangtze River-connected floodplain wetland. *Science of the Total Environment*, 2022, 847: 157568. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.157568.
- [26] Dech JP, Maun MA. Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from central Canadian coastal dunes. *Annals of Botany*, 2006, 98(5): 1095-1105. DOI: 10.1093/aob/mcl196.
- [27] Goldberg DE, Batzer E, Elgersma K *et al.* Allocation to clonal growth: Critical questions and protocols to answer them. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2020, 43: 125511. DOI: 10.1016/j.ppees.2020.125511.
- [28] Luo FL, Wang MZ, Dong BC *et al.* Clonal and sexual parental effects and their mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(16): 6474-6486. DOI: 10.5846/stxb202107211968. [罗芳丽, 王沫竹, 董必成等. 克隆和有性亲体效应及其调控机制. 生态学报, 2022, 42(16): 6474-6486.]
- [29] Xie YH, Deng W, Wang JD. Growth and root distribution of *Vallisneria natans* in heterogeneous sediment environments. *Aquatic Botany*, 2007, 86(1): 9-13. DOI: 10.1016/j.aquabot.2006.08.002.
- [30] Pan Y, Jin L, Wei ZH *et al.* Experimental evidence that water-exchange unevenness affects individual characteristics of two wetland macrophytes *Phalaris arundinacea* and *Polygonum hydropiper*. *Ecological Indicators*, 2019, 107: 105617. DOI: 10.1016/j.ecolind.2019.105617.
- [31] Sammul M. Length of the spacer rather than its plasticity relates to species distribution in various natural habitats. *Folia Geobotanica*, 2011, 46(2): 137-153. DOI: 10.1007/s12224-010-9097-y.
- [32] Chen JS, Lei NF, Dong M. Clonal integration improves the tolerance of *Carex praeclara* to sand burial by compensatory response. *Acta Oecologica*, 2010, 36(1): 23-28. DOI: 10.1016/j.actao.2009.09.006.
- [33] Shen N, Liu CH, Yu HW *et al.* Effects of resource heterogeneity and environmental disturbance on the growth performance and interspecific competition of wetland clonal plants. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 22: e00914. DOI: 10.1016/j.gecco.2020.e00914.
- [34] Luo WC, Zhao WZ. Burial depth and diameter of the rhizome fragments affect the regenerative capacity of a clonal shrub. *Ecological Complexity*, 2015, 23: 34-40. DOI: 10.1016/j.ecocom.2015.05.004.

附表I 不同淤积速率下短尖藁草种群特征的重复测量方差分析

Attached Tab.I Summary of repeat-measure ANOVA analysis in the characteristic of *C. brevicuspis* population under different sedimentation rates

因变量	主体间效应		主体内效应		
	淤积速率 (R)	区组 (B)	时间 (T)	R×T	B×T
密度	9.256**	0.008 <sup>ns</sup>	4.080*	4.412**	0.003 <sup>ns</sup>
高度	0.658 <sup>ns</sup>	1.200 <sup>ns</sup>	22.395***	1.394 <sup>ns</sup>	0.438 <sup>ns</sup>
生物量	2.705 <sup>ns</sup>	0.142 <sup>ns</sup>	6.795**	1.150 <sup>ns</sup>	3.894*
地下生物量比例	1.827 <sup>ns</sup>	0.271 <sup>ns</sup>	23.170***	3.145*	0.961 <sup>ns</sup>
<i>df</i>	3	1	2	6	2

\*\*\*表示  $P < 0.001$ , \*\*表示  $P < 0.01$ , \*表示  $P < 0.05$ , ns 表示  $P > 0.05$ 。