

不同退水时间对鄱阳湖洲滩优势植物灰化藁草 (*Carex cinerascens*) 生长和繁殖的影响^{*}

杨雯娟^{1,2}, 夏少霞^{1,2**}, 于秀波^{1,2}

(1: 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101)

(2: 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 在气候变化和人类活动的影响下, 鄱阳湖水文节律发生变化, 表现为枯水位降低、枯水期的延长, 此外, 相继出现了 2020 年的洪水和 2022、2023 年的持续干旱等事件。这种变化对洲滩植物的生长和繁殖产生了深刻的影响。本研究以鄱阳湖洲滩优势植物灰化藁草 (*Carex cinerascens*) 为研究对象, 设置提前退水 30 d、提前退水 15 d、正常退水、推迟退水 15 d、推迟退水 30 d 共 5 个退水时间梯度, 观测灰化藁草生长和繁殖过程的变化。结果表明: (1) 不同退水时间灰化藁草株高存在显著差异。相对正常退水, 提前退水灰化藁草株高显著增加, 而推迟退水则显著降低; 此外, 退水时间改变对地上生物量的影响因季节而异, 秋季地上生物量随退水时间推迟显著降低, 而春季则无显著性影响; 随着退水时间推迟, 春季和秋季的地下生物量均降低, 从而导致春、秋季生物量分配的差异。(2) 不同退水时间对藁草秋季生长阶段的无性繁殖存在显著影响, 提前退水显著增加了灰化藁草的分蘖数、间隔子的数量和长度, 推迟退水则抑制了植物分蘖, 此外, 随着退水时间推迟, 间隔子的数量和长度显著降低; 提前退水和推迟退水均影响春季开花株数和花穗数量, 然而相对于推迟退水, 提前退水对其影响相对较小。研究结果为变化水情下湿地优势植物的保护和管理提供了理论基础。

关键词: 退水时间; 灰化藁草; 生长; 繁殖; 鄱阳湖湿地

Effects of different water level recession timing on the growth and reproduction of the dominant plant in the *Carex cinerascens* marshland of Lake Poyang^{*}

Yang Wenjuan^{1,2}, Xia Shaoxia^{1,2**} & Yu Xiubo^{1,2}

(1: Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, P.R.China)

(2: University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

Abstract: Climate change and human activities have altered the hydrological patterns of Lake Poyang, leading to lower dry season water levels and extended dry periods. Additionally, extreme events such as the floods of 2020 and the prolonged droughts of 2022 and 2023 have occurred. These changes have significantly impacted the growth and reproduction of floodplain plants. This study investigated the dominant floodplain plant, *Carex cinerascens*, examining five water level recession timing scenarios: 30 days earlier, 15 days earlier, normal, 15 days later, and 30 days later. The study observed the plant's growth and reproductive responses. The results showed: (1) Water recession timing significantly affected the maximum height of *Carex cinerascens*. Earlier recession increased plant height, while later recession reduced it. The impact on aboveground biomass varied seasonally. In autumn, delayed recession significantly decreased aboveground biomass, while in spring, there was no significant effect. Both spring and autumn underground biomass decreased with delayed recession, affecting biomass distribution between seasons. (2) Water level recession timing also significantly influenced vegetative reproduction in the autumn growth stage. Earlier recession increased the number of tillers and the quantity and length of spacers, while delayed recession inhibited tillering and reduced spacers' quantity and length. Both earlier and delayed recession affected the number of flowering stems and inflorescences in spring, but the impact was smaller

^{*} 2024-05-15 收稿; 2024-06-16 收修改稿。

国家重点研发计划项目 (2022YFC3204104) 和国家自然科学基金项目 (42171105) 联合资助。

^{**} 通信作者; E-mail: xiasx@igsnrr.ac.cn。

with earlier recession compared to delayed recession. These findings provide a theoretical basis for the conservation and management of dominant wetland plants under changing hydrological conditions.

Keywords: Water level recession timing; *Carex cinerascens*; growth; reproduction; Lake Poyang Wetland

水文过程是维持湿地生态系统结构和功能的关键因素^[1]。湿地水文变化包括水位的周期性变化、退水时间、淹水频率的变化^[2-3],直接影响湿地植物的分布、组成和结构^[3],进而影响湿地生态系统的稳定性和生态功能^[4]。不同物种对淹水时间的耐受性不同,持续的淹水对湿地植物的种子萌发具有一定的抑制作用^[5],随着淹水时间延长,狗牙根(*Cynodon dactylon*)、海三棱藎草(*Bolboschoenoplectus mariqueter*)的萌发率明显下降^[6]。不同湿地植物对水文变化的敏感性存在差异,在淹水胁迫超过 10 d 时,黄菖蒲(*Iris pseudacorus*)株高会受到抑制^[7],而在淹水胁迫超过 50 d 时,灰化藎草分株数下降明显^[8]。此外,水文变化还影响湿地植物的形态和功能性状,随着淹水时长增加,荆三棱(*Scirpus fluviatilis*)、菖蒲(*Acorus calamus*)的根冠比也呈现下降趋势^[9-10]。开展水文变化对湿地植物影响的定量研究,对揭示湿地植物分布的维持机制以及开展湿地水文管理具有重要意义。

鄱阳湖是我国最大的淡水湖泊湿地,其季节性水位变化为湿地生态系统的发育提供了优良的环境条件,维持了丰富的生物多样性,为东亚-澳大利西亚迁飞路线上的雁类提供了丰富的食物资源和重要的越冬栖息地^[11]。然而,近年来,受气候变化、长江上游水库群调度以及人类活动等因素的影响,鄱阳湖水文节律发生了显著变化,表现为枯水位降低、枯水期的延长^[12],此外相继出现了 2020 年的洪水^[13]和 2022、2023 年的持续干旱^[14]等事件。水文节律变化通过改变洪泛湿地洲滩淹没和出露的状态,对洲滩植物的生长产生深刻的影响。

湿地植物群落沿高程呈现不规则的带状分异特征,这与水文条件密切相关,特别是由于高程差异导致淹水持续时间不一以及退水时间的差异^[15]。灰化藎草是鄱阳湖的优势湿地植物,也是越冬雁类的主要食物资源^[15],主要分布在鄱阳湖中低高程(高程范围为 11~14 m)的洲滩^[16]。灰化藎草对水文情势变化的耐受性较大^[17],然而其对水文变化,特别是退水期水文变化表现出高度敏感性^[8]。淹水时长影响灰化藎草的生长和分布范围,鄱阳湖全年淹水时间在 120~180 d 时,灰化藎草的生长最佳^[18],长期连续水淹和半水淹条件抑制灰化藎草的生长,显著降低灰化藎草的生物量^[19]。此外,水位变化幅度也影响灰化藎草萌发和生长速率,年水位差大于 11.3 m、淹没期平均水深为 2.78~3.70 m 时,更有利于灰化藎草生长^[20]。当前针对水文变化的研究侧重于水位、淹水深度等,有关退水时间对鄱阳湖洲滩植物影响的研究较少,研究手段上多利用模型和遥感方法,原位实验研究相对较少,针对藎草生长和繁殖周期的研究也相对较少。

本研究结合鄱阳湖近年水文变化的特征,设定提前退水、正常退水、推迟退水等情景,通过原位控制实验,监测不同退水时间梯度下灰化藎草“秋草”(即灰化藎草的秋季生长阶段)和“春草”(即灰化藎草的春季生长阶段)完整周期的生长过程,分析其生长和繁殖特征的差异,进而定量揭示退水时间变化对灰化藎草生长和繁殖的影响,研究结果对湿地生态水文管理及优势植物的维持具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

鄱阳湖位于江西省北部,属于亚热带湿润季风气候,年平均降水量为 1350~2150 mm^[21],年平均气温为 16.5~17.8 ℃^[22]。由于水位的季节性变化,鄱阳湖湿地呈现出显著差异的丰枯景观特征。在丰水期,水量充沛、湖泊水位上涨、沿岸植物被淹没、水面面积增加,形成了广阔的水域,即“丰水一片”;而枯水期,湖水减少、水位下降,湖泊面积缩小、大量洲滩出露,即“枯水一线”^[19]。在枯水期,随着水位下降,形成的众多碟形湖泊拥有丰富的湿地植物和食物资源,是越冬水鸟主要的栖息地^[20]。在水文梯度和微地形的共同作用下,湿地植物具有明显的条带状分布特征,从岸边向湖心,主要分布的植物有:野古草(*Arundinella hirta* Tanaka)、芦苇(*Phragmites australis*)、南荻(*Triarrhena lutarioriparia*)、灰化藎草(*Carex cinerascens*)和藎草(*Phalaris arundinacea* L.)等^[23]。本研究在鄱阳湖常湖池开展控制实验,常湖池位于吴城镇丁山村,濒临赣江西支入湖口,表面积约为 140 km²,最宽处约为 18 km,平均深度为 2.1 m,海拔为 30~31 m^[24],是典型的季

节性浅碟形子湖泊。

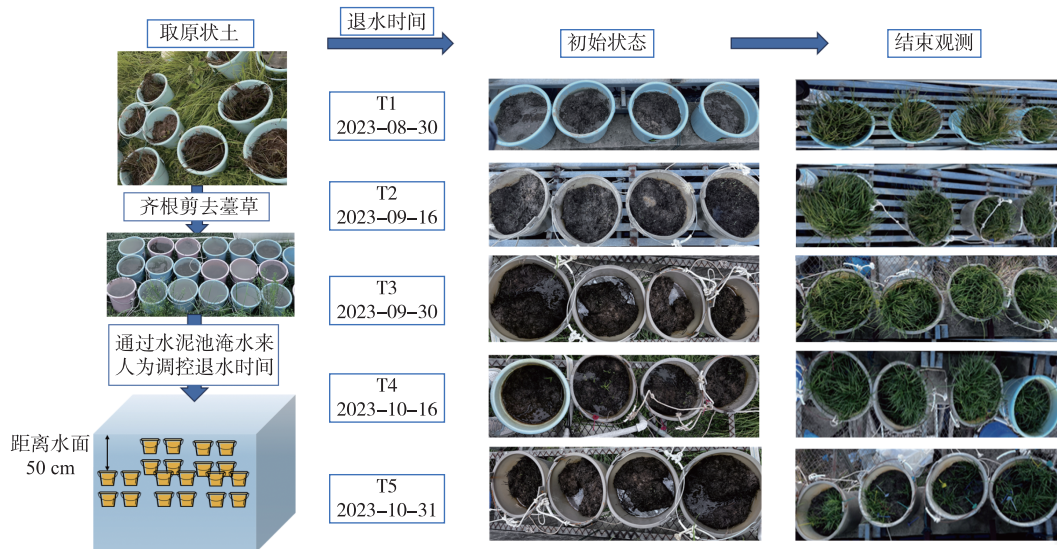


图 1 实验设计及流程

Fig.1 Experiments design and its workflow

1.2 研究对象

灰化藁草属莎草科藁草属,是多年生草本植物,具有根状茎匍匐多分枝的特征,繁殖方式包括种子繁殖、分株繁殖等^[25]。灰化藁草是鄱阳湖湿地面积最大、分布最广的洲滩优势种,主要生长在中低高程的浅水和泥滩区域^[26]。灰化藁草生长特点使得其对水文变化的响应非常敏感^[19],一般一年有 2 个生长期,每年 9 月,随着水位降落,大面积的洲滩开始出露,灰化藁草开始萌发生长,株高和生物量逐渐增加,至 12 月份达到生物量峰值,即秋草阶段。随后,随着气温逐渐下降至 5℃ 以下,灰化藁草停止生长,进入自然枯萎期。次年 2 月,随着温度升高,灰化藁草会再次萌发,至 3—4 月达到第二个生物量峰值,即春草阶段。而 5—6 月随着水位逐渐升高,灰化藁草被湖水淹没,生长期结束^[27]。一般而言,灰化藁草的春草阶段生物量高于秋草阶段。

1.3 实验设置

2023 年 8 月选取鄱阳湖常湖池尚未退水区,高程位于 13~14 m 之间(数据来源于 1:10000 湖底高程图),该区域为往年灰化藁草生长范围,土壤偏酸性(pH 介于 5.01~5.07),以粉粒为主(含量为 54%~65%),黏粒和砂粒含量分别 13%~21% 和 15%~33%,土壤含水量大于 80%^[28]。取 30 cm 的表层原状土,并去除地上枯萎的残余植株部分。将处理过的土壤均匀放入直径 27 cm、高 30 cm 的花盆中,置于常湖池岸边水池 50 cm 深处,进行 5 d 的淹水处理,模拟洲滩处于淹水的情景,确保所有处理样本处于相同的初始状态。在实验过程中,结合土壤三参数测定,确保土壤含水量在 80% 以上,低于此范围则进行补水,以确保灰化藁草适宜的生长条件。

结合鄱阳湖历年的水文变化特征,将 9 月 30 日设定为正常的退水时间,分别设置 5 个退水时间梯度,即提前 30 d 退水(T1)、提前 15 d 退水(T2)、正常退水(T3)、推迟 15 d 退水(T4)、推迟 30 d 退水(T5),每个退水时间梯度设置 4 盆,共 20 盆。按照设定的退水时间将花盆从水池提出,停止淹水,以模拟不同的退水时间。每盆用标牌固定 10 株灰化藁草,每隔 4~7 d 测量标记灰化藁草的株高,直至连续 3 次观测,株高不增加时停止测量,此时的株高作为秋草相应退水梯度灰化藁草的最大株高。在生长期结束时,记录每盆中灰化藁草的分蘖数。

2024 年 1 月 6 日,研究区气温逐渐降至 5℃ 以下,植物开始停止生长^[29],秋草的观测结束。由于实验要

对春草进行观测,在秋草观测过程中未进行破坏性取样,对生物量的测定采用原位观测法。即在原状土取土区域附近,从灰化藁草萌发开始,每隔 4~7 d 进行株高和生物量的测量。每次测量,选取长势均匀、盖度相对一致的灰化藁草区域,设置 3 个 25 cm×25 cm 样方,每个样方按照五点法取 10 株测定株高。采用收获法测定样方内灰化藁草的生物量,建立了同一样方中平均株高与地上生物量干重之间的拟合关系,在样方生物量收割过程中,去除了上一年枯死的藁草,仅保留活生物量。拟合函数为 $y=0.0089x+0.0027$ ($R^2=0.98, P<0.01$) (其中, y 为生物量, x 为株高) (附图 I)。至 2024 年 2 月气温回升后,观测春草每个梯度的开花时间和花穗数量,直至 3 月底,结束春草的观测。对所有样品进行采样,统计间隔子的数量,再将地上和地下部分放进 70 ℃ 烘箱,烘干 48 h 后称量测定地上、地下生物量干重。

1.4 数据处理

根据已有研究,灰化藁草生长过程符合逻辑斯蒂方程(Logistic 方程)^[29],因此,采用 Logistic 方程拟合生长曲线。公式如下:

$$f(x)=\frac{K}{(1+e^{(a-bx)})} \tag{1}$$

式中, $f(x)$ 表示拟合的株高, K 为在不同退水时间梯度能达到的期望株高, a 、 b 均为参数, x 为生长天数。

采用 R 4.2.1 进行数据处理分析,并通过 Origin 2022 进行作图。由于测量数据不符合正态分布,因此采用 Duncan 检验进行不同退水时间梯度之间差异的显著性分析。

2 研究结果

2.1 不同退水时间梯度灰化藁草株高的变化

不同退水时间灰化藁草的株高具有显著性差异 ($P<0.05$),随着退水时间的延迟,灰化藁草最大株高逐渐降低。T1、T2、T3、T4、T5 的株高分别为 (32.27 ± 3.18)、(26.98 ± 2.4)、(21.38 ± 1.37)、(19.83 ± 1.59)、(11.56 ± 0.45) cm。提前退水 (T1、T2) 的株高显著高于正常退水 (T3),而推迟退水 (T4、T5) 的株高显著降低 (图 2)。不同退水梯度灰化藁草生长过程均符合 Logistic 曲线 (表 2),不同退水时间灰化藁草达到最大株高的时间 (即有效生长天数) 不同,随着退水时间延长,有效生长天数逐渐降低,特别是推迟退水 30 d 的梯度 (T5) (图 3)。

2.2 不同退水时间梯度灰化藁草生物量变化

对秋草而言,地上和地下生物量均随着退水时间推迟而减少。不同退水时间梯度秋季地上生物量具有显著差异 ($P<0.05$),T1、T2、T3、T4、T5 分别为 (270.77 ± 22.86)、(232.2 ± 19.66)、(187.46 ± 11.22)、(170.85 ± 11.22)、(106.04 ± 2.92) g/m^2 ;地下生物量显著高于地上生物量,T1、T2、T3、T4、T5 分别为 4547.12、4018.88、3558.54、2301.91、2991.85 g/m^2 (图 4)。

春季地上生物量与秋季地上生物量具有不同的变化趋势。不同退水时间梯度春季地上生物量无显著差异 ($P>0.05$),T2 地上生物量最大,T3 最小。春季 T1、T2、T3、T4、T5 地下生物量分别为 (473.81 ± 28.96)、

表 1 退水时间梯度设置
Tab.1 Water level recession timing scenarios setting and their observation durations

退水时间梯度	编号	对应退水日期	观测结束日期	观测次数
提前 30 d 退水	T1	8 月 30 日	2023-11-20	16
提前 15 d 退水	T2	9 月 16 日	2023-11-20	12
正常退水	T3	9 月 30 日	2023-11-20	10
推迟 15 d 退水	T4	10 月 16 日	2024-01-06	10
推迟 30 d 退水	T5	10 月 31 日	2024-01-06	7

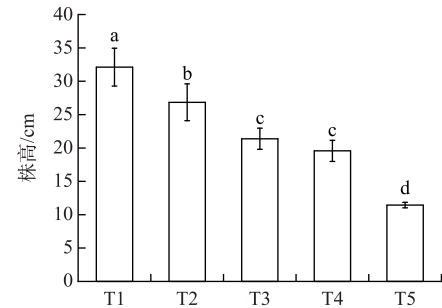


图 2 不同退水时间梯度灰化藁草株高的差异性
(不同小写字母表示在 0.05 显著水平,下同)
Fig.2 Differences in plant height of *Carex cinerascens* under different water level recession timing scenarios

表 2 不同退水时间生长过程拟合分析
Tab.2 Fitting analysis of growth processes with different water level recession timing scenarios

退水时间	逻辑斯蒂方程	R^2	有效生长时间/d
提前 30 d 退水 (T1)	$f(x) = 31.975 \frac{1}{(1 + e^{(2.35 - 0.16x)})}$	0.995	34
提前 15 d 退水 (T2)	$f(x) = 26.989 \frac{1}{(1 + e^{(2.72 - 0.26x)})}$	0.998	30
正常退水 (T3)	$f(x) = 20.602 \frac{1}{(1 + e^{(3.32 - 0.32x)})}$	0.991	30
推迟 15 d 退水 (T4)	$f(x) = 19.629 \frac{1}{(1 + e^{(3.09 - 0.19x)})}$	0.996	30
推迟 30 d 退水 (T5)	$f(x) = 11.595 \frac{1}{(1 + e^{(2.17 - 0.21x)})}$	0.991	22

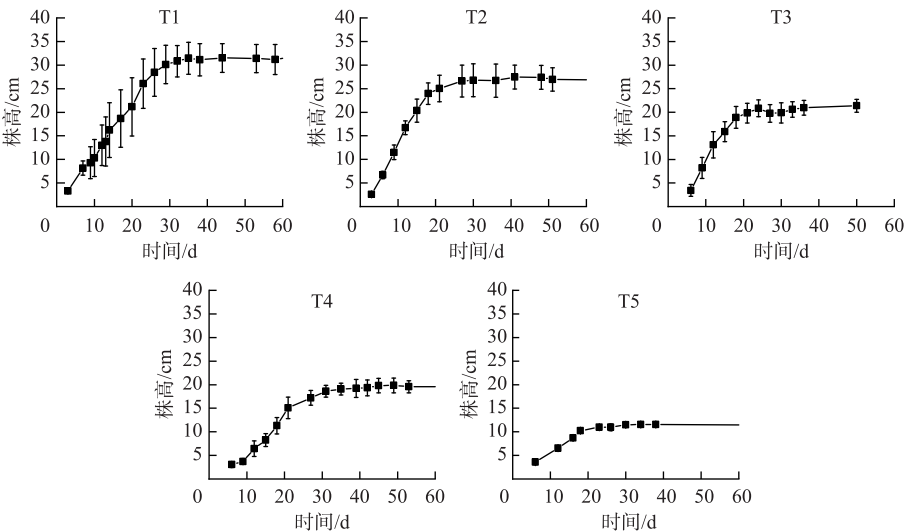


图 3 不同退水时间梯度灰化薹草株高变化曲线

Fig.3 Variation of plant height of *Carex cinerascens* under different water level recession timing scenarios

(596.53 ± 108.31)、(361.66 ± 74.12)、(429.25 ± 143.75)、(393.09 ± 110.61) g/m^2 。春季地下生物量之间存在显著性差异 ($P < 0.05$)，随着退水时间的推迟而减少，T1、T2、T3、T4、T5 分别为 (4060.10 ± 271.20)、(3961.49 ± 638.97)、(3028.25 ± 50.64)、(3002.05 ± 162.31)、(2703.611 ± 173.06) g/m^2 (图 4)。

秋草总生物量呈现降低趋势，T1、T2、T3、T4、T5 分别为 4817.90 、 4251.11 、 3745.99 、 2472.75 、 3097.89 g/m^2 。春草总生物量呈现降低趋势但是不存在显著性差异 ($P > 0.05$)，T1、T2、T3、T4、T5 分别为 (4533.91 ± 300.16)、(4558.02 ± 747.29)、(3389.91 ± 124.76)、(3431.29 ± 306.06)、(3096.69 ± 283.67) g/m^2 (图 4)。

2.3 秋季不同退水时间灰化薹草分蘖数

秋季不同退水时间梯度灰化薹草秋草生长阶段的分蘖数具有显著差异 ($P < 0.05$)，随着退水时间推迟而降低。提前退水 (T1、T2) 的分蘖数显著高于正常退水 (T3)，推迟退水则抑制了植物分蘖，T4 和 T5 均未观测到分蘖 (图 5)。

2.4 春季不同退水时间灰化薹草间隔子的数量和长度

研究发现春季间隔子长度也随着退水时间的推迟而变短，提前退水 (T1 和 T2) 间隔子的长度显著高于推迟退水 (T4 和 T5) ($P < 0.05$)，而提前退水 15 d (T2) 和推迟退水 15 d (T4) 与正常退水则无显著差异。T1、

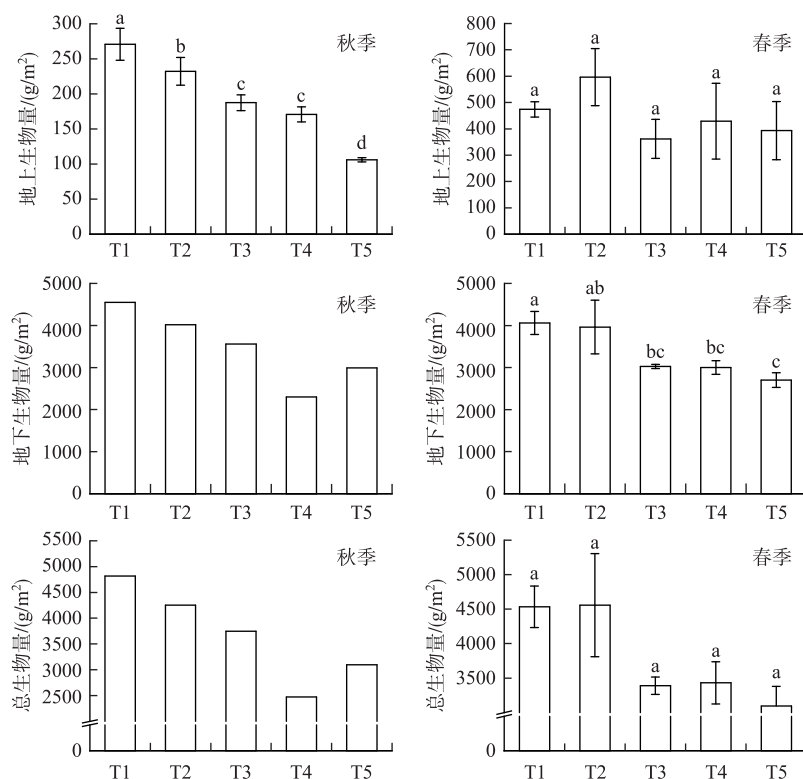


图4 不同退水时间梯度灰化藨草地上和地下生物量的差异

Fig.4 Variations of above and below biomass of *Carex cinerascens* under different water level recession timing scenarios

T2、T3、T4、T5 间隔子的平均长度分别为 (24.15 ± 4.61) 、 (18.22 ± 4.50) 、 (11.49 ± 4.35) 、 (10.16 ± 2.44) 、 (5.53 ± 4.34) cm。间隔子的数量随着退水时间的推迟而减少, T1、T2、T3、T4、T5 间隔子的平均数量分别为 (29 ± 9) 、 (16 ± 1) 、 (8 ± 1) 、 (4 ± 1) 、1 株; T1 和 T2 间隔子的数量显著高于 T4 和 T5 ($P < 0.05$), 而 T2、T4 与 T3 则无显著差异(图 6)。

2.5 不同退水时间灰化藨草开花株数和花穗数量

不同退水时间梯度下灰化藨草春季的开花株数和花穗数量均具有显著性差异 ($P < 0.05$), T1、T2、T3、T4、T5 开花株数分别为 30 ± 9 、 40 ± 7 、 40 ± 10 、 18 ± 11 、 2 ± 3 ; T1、T2、T3、T4、T5 花穗数分别为 94 ± 40 、 136 ± 29 、 123 ± 31 、 53 ± 35 、 7 ± 10 。提前退水和推迟退水均导致开花株数和花穗数量减少, 然而相对于 T4 和 T5, T1 和 T2 对开花株数和花穗数量的影响相对较小。T5 相较其他退水时间梯度开花株数和花穗数量显著降低(图 7)。

3 结论和讨论

本研究显示, 退水时间对灰化藨草春草和秋草的影响不同。随着退水时间的推迟, 灰化藨草秋草可达到的最大株高、地上和地下生物量以及分蘖数均呈下降趋势, 这主要是由于秋季生长后期的低温限制。随

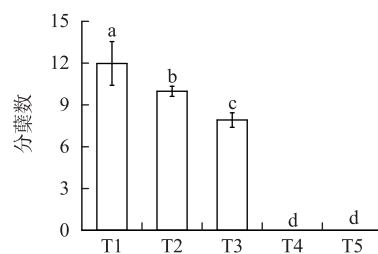


图5 秋季不同退水时间梯度灰化藨草分蘖数

Fig.5 Number of tillers of *Carex cinerascens* under different water level recession timing scenarios in autumn

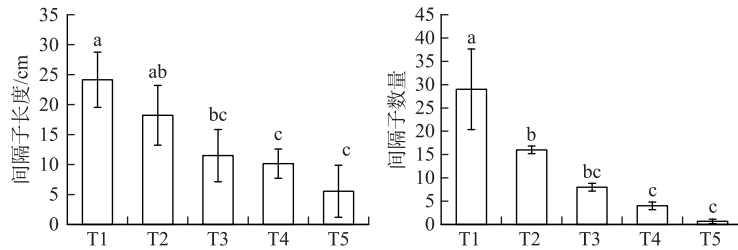


图6 春季不同退水时间梯度灰化藁草间隔子的长度和数量

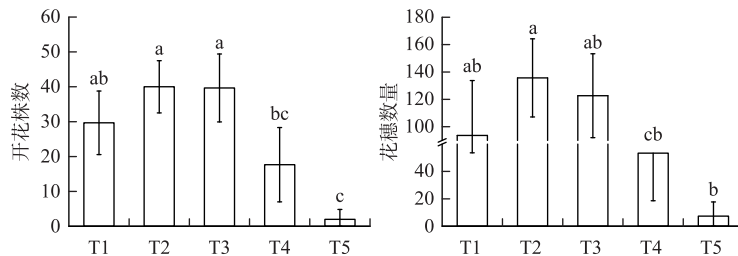
Fig.6 Length and numbers of *Carex cinerascens* rhizomes under different water level recession timing scenarios in spring

图7 春季不同退水时间梯度灰化藁草开花株数和花穗数量

Fig.7 Counts of flowering plants and flower spikes of *Carex cinerascens* under different water level recession timing scenarios in spring

着退水时间的推迟,灰化藁草春草地上生物量无明显变化,地下生物量则减少,间隔子的长度和数量也减少。而春草开花株数和花穗数量则在提前退水 15 d (T2) 和正常退水 (T3) 最高。总体而言,推迟退水对秋草的影响更大,对其生长及无性繁殖均具有负面影响,而对春草生长影响不大,然而,推迟退水限制了无性繁殖,相对于推迟退水,提前退水对无性繁殖的影响相对较小。

3.1 退水时间对灰化藁草生长过程的影响

退水时间显著影响灰化藁草的生长过程。首先,随着退水时间推迟,淹水时间增加,而淹水显著降低灰化藁草的总生物量,并且总生物量随水淹时长的增加而逐渐降低。退水初期,灰化藁草的恢复生长趋向于地上部分^[26]。本研究也显示与正常退水相比,提前退水显著增加灰化藁草的总生物量,而推迟退水则相反,并且总生物量随水淹时间的增加而逐渐降低。其次,随着退水时间的推迟,灰化藁草能达到的理论最大株高降低,此外,不同退水时间达到最大株高所用、需要的时间不同,随着退水时间延迟,达到最大株高所用的时间缩短,理论的最大株高也降低,特别是 T5 梯度。这主要是因为,对秋季灰化藁草而言,随着退水时间推迟,生长的有效积温降低,从而导致生长过程受到限制。因此,推迟退水时间越长,对灰化藁草最大株高的影响越大^[30]。这意味着推迟退水对灰化藁草的株高和生物量具有负效应,这与宋炎炎等^[31]的研究结论一致。此外,退水时间的变化会影响植物地上和地下生物量的分配^[23],提前退水同时促进地上、地下生物量的增加,推迟退水则相反。而春季地上生物量无显著性差异,提前退水促进了地下生物量,推迟退水则相反。然而,秋草和春草地上和地下分配也存在差异。秋季生物量的分配更趋向于地下,春季生物量的分配更趋向于地上。产生这种差异的原因是秋季后期温度逐渐降低,特别是 11 月份以后平均温度低于 10 ℃。此时,地下温度大于大气温度,使藁草转向地下根茎储备以避免寒冷天气造成的冷害^[32]。同时,地下根茎储备也可以为春季无性繁殖提供能量补充^[33],而在春草阶段,温度不再是限制性因素,通过增加有性繁殖(种子)促进向上生长,以抵御洪水淹没带来的风险^[34]。本研究结果显示随着退水时间的延迟,生物量的分配更趋向于地下,这与人研究结论一致^[35]。本研究结果可以为预测水文情势变化下鄱阳湖湿地植物种群和群落的动态变化提供依据。

3.2 退水时间对灰化藁草繁殖策略的影响

灰化藁草具有有性繁殖和无性繁殖两种方式,以地下茎和根的分蘖繁殖为主,也通过种子进行有性繁殖^[36]。无性繁殖通过产生长度不同的根茎,形成从集团型到游击型连续的克隆构型系列^[37]。一般认为灰化藁草的根茎小于1 cm 认为是集团型,2~25 cm 认为是游击型^[38],本研究中,因为间隔子的长度均在2~25 cm 区间,所以通过间隔子进行的克隆繁殖均为游击型。随着退水时间的推迟,灰化藁草无性繁殖逐渐降低,分蘖数和间隔子的生长受到限制,这可能是由于灰化藁草为了适应水文变化采取的策略。根据克隆植物的强度觅食行为,在适宜环境下,克隆植物将在小范围内通过产生大量的分蘖来占领所处生境^[39]。因此,在淹水环境下,灰化藁草的分蘖数明显降低,同时长期淹水限制地下茎和根的发育、扩展,从而抑制无性繁殖,间隔子的数量和长度也降低。李文等在鄱阳湖的研究也显示,是否淹水是决定灰化藁草植株分蘖数的关键因子,研究表明淹水时间超过100 d 分蘖数下降^[19],而有性繁殖则呈现不同的变化。提前退水和推迟退水均限制有性繁殖,然而,相对于推迟退水(T4 和 T5),提前退水(T1 和 T2)的影响相对较小。这可能是由于T4 和 T5 在生长中后期经历了较长的低温期,延缓了开花的时间,这些变化可能会对灰化藁草群落的结构和稳定性产生重要影响。

有性繁殖和无性繁殖对藁草种群的贡献不同。有性繁殖通过种子传播,有助于增加遗传多样性和适应环境变化的能力^[40],无性繁殖则同时通过地上分蘖(集团型)和间隔子的(游击型)的方式进行营养繁殖,迅速占领空间。秋草前期,藁草主要依靠地上分蘖进行无性繁殖,即繁殖策略为集团型,而秋草后期,随着低温的限制,无性繁殖趋向于间隔子^[36],繁殖策略趋向游击型,这与本实验研究结果一致。春草同时存在有性繁殖和无性繁殖^[41],与秋草相比,春草更偏于地上生物量的分配。除提前退水15 d(T2)外,其余梯度开花株数和花穗数均低于正常退水(T3),这意味着水文节律的改变导致灰化藁草增加用于生长的能量分配,而减少繁殖的能量分配。综上,春草和秋草对水文节律的改变采取了不同的响应,提前退水促进秋草繁殖能量分配,而推迟退水则相反;提前退水和推迟退水均降低春草有性繁殖能量分配。

3.3 湿地保护管理的启示

水文情势是影响洲滩植物结构和分布特征的重要驱动力,洲滩出露时间(即退水时间)是影响植物群落的关键因素^[26,42],鄱阳湖水文梯度和微地貌塑造了不同植物适宜的生境,使植物总体沿高程呈环带状分布^[39]。灰化藁草在鄱阳湖中低洲滩广泛分布,近年来,随着鄱阳湖枯水期水位下降,灰化藁草的分布范围逐渐向湖心转移,分布面积略有增加^[11]。然而,退水时间变化已经对优势植物灰化藁草的生长和繁殖产生了影响,通过合理的人工干预方式进行湿地优势植物的保护和管理是当前面临的严峻问题。

尽管灰化藁草能耐受频繁的水位波动和淹水胁迫,存活并完成生活史周期^[25,42],然而,研究显示,灰化藁草耐受最大水深为0.66 m,淹水时长为148 d^[43]。不同淹水深度下,灰化藁草的株高和总生物量都显著降低^[33]。此外,提前和推迟退水均会对有性繁殖产生影响,但推迟退水还会抑制无性繁殖这一主要的繁殖方式。秋冬季节鲜嫩、株高相对低矮(2.4~25 cm)的灰化藁草是越冬雁类主要的食物资源^[44],因此灰化藁草的生长状态对雁类食物资源的可利用性具有重要影响。除T5 梯度外,其他梯度达到越冬雁类适宜取食时间窗口的时间是15~20 d。因此,在湿地管理中,建议结合灰化藁草的生长节律、繁殖特点以及越冬雁类的觅食偏好,科学合理地调控退水时间及水位管理,调节灰化藁草的生长过程,避免长时间淹水对其产生的不利影响。建议常湖池退水时间不能晚于10月16日,否则灰化藁草无法得到充足的生长,还会影响次年春季的繁殖。而退水时间早于9月16日,藁草提前生长,在雁类到达时,藁草老化导致食物资源可利用性下降。因此,建议退水时间控制在9月16日—10月16日之间,以促进灰化藁草的生长繁殖,保障雁类充足的食物资源,维持鄱阳湖国际重要湿地的功能。

4 附录

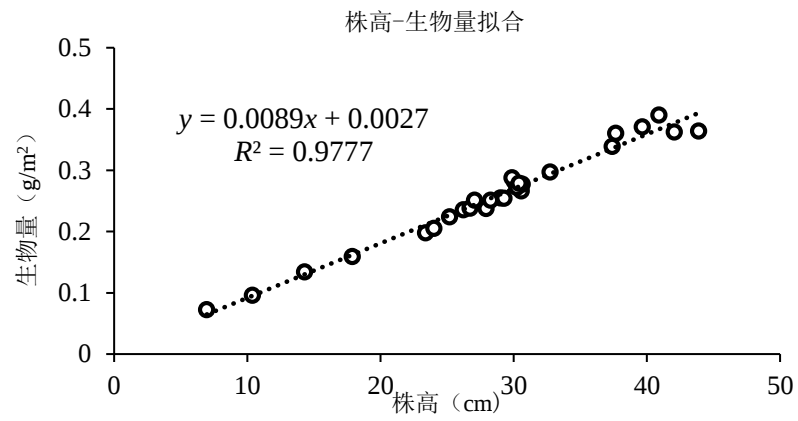
附图 I 见电子版(DOI: 10.18307/2025.0236)。

5 参考文献

- [1] Zhang ZS, Yu XJ, Song XL *et al.* Impacts of hydrological connectivity on key ecological processes and functions in wetlands: A general re-

- view. *Wetland Science*, 2019, **17**(1): 1-8. [张仲胜, 于小娟, 宋晓林等. 水文连通对湿地生态系统关键过程及功能影响研究进展. 湿地科学, 2019, **17**(1): 1-8.]
- [2] Davidson TA, MacKay AW, Wolski P *et al.* Seasonal and spatial hydrological variability drives aquatic biodiversity in a flood-pulsed, sub-tropical wetland. *Freshwater Biology*, 2012, **57**(6): 1253-1265. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02795.x.
- [3] Wang H, Chen WB, He L *et al.* Responses of aquatic vegetation coverage to interannual variations of water level in different hydrologically connected sub-lakes of Poyang Lake, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, **33**(1): 191-200. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202201.013. [王欢, 陈文波, 何蕾等. 鄱阳湖不同水文连通性子湖水生植被覆盖度对年际水位变化的响应. 应用生态学报, 2022, **33**(1): 191-200.]
- [4] Qi Q, Zhang DJ, Zhang MY *et al.* Hydrological and microtopographic effects on community ecological characteristics of *Carex schmidtii* tussock wetland. *Science of the Total Environment*, 2021, **780**: 146630. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.146630.
- [5] Salimi S, Almuktar S, Scholz M. Impact of climate change on wetland ecosystems: A critical review of experimental wetlands. *Journal of Environmental Management*, 2021, **286**: 112160. DOI: 10.1016/j.jenvman.2021.112160.
- [6] Wang LY, Liu B, Cong XL *et al.* Research progress on seed germination of wetland plants under different hydrological regimes. *Wetland Science*, 2023, **21**(6): 936-943. [王路遥, 刘波, 丛小丽等. 不同水文情势下湿地植物种子萌发研究进展. 湿地科学, 2023, **21**(6): 936-943.]
- [7] Qin HW, Zhong Y, Gao F *et al.* Influence of submergence on growth and physiology of iris pseudacorus seedlings. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, **31**(11): 118-123. [秦洪文, 钟彦, 高芳等. 完全水淹对黄菖蒲幼苗生长和生理的影响. 中国农学通报, 2015, **31**(11): 118-123.]
- [8] Liu XY, Guan YN, Guo S *et al.* Response on wetland vegetation distribution to hydrology regularity based on harmonic time series analysis. *J Lake Sci*, 2016, **28**(1): 195-206. DOI: 10.18307/2016.0123. [刘旭颖, 关燕宁, 郭杉等. 基于时间序列谐波分析的鄱阳湖湿地植被分布与水位变化响应. 湖泊科学, 2016, **28**(1): 195-206.]
- [9] Bai Y, Chen KN, Ren KX *et al.* Influence of *Myriophyllum spicatum*'s growth on nitrogen and phosphorus in sediment in different water depth. *Ecology and Environmental Sciences*, 2011, **20**(Z1): 1086-1091. [柏祥, 陈开宁, 任奎晓等. 不同水深条件下狐尾藻生长对沉积物氮磷的影响. 生态环境学报, 2011, **20**(Z1): 1086-1091.]
- [10] Yan DL, Yu T, Xu JF *et al.* Effect of salt stress on the growth and accumulation of Na^+ , K^+ in seedlings of *Kosteletzkya virginica*. *Ecology and Environmental Sciences*, 2013, **22**(1): 105-109. [闫道良, 余婷, 徐菊芳等. 盐胁迫对海滨锦葵生长及 Na 、 K 离子积累的影响. 生态环境学报, 2013, **22**(1): 105-109.]
- [11] Teng JK, Xia SX, Liu Y *et al.* An integrated model for prediction of hydrologic anomalies for habitat suitability of overwintering geese in a large floodplain wetland, China. *Journal of Environmental Management*, 2023, **331**: 117239. DOI: 10.1016/j.jenvman.2023.117239.
- [12] Liu ZG, Ni ZK. The rules and the effects of varying river-lake relationships on the evolution of Poyang Lake. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2015, **35**(5): 1265-1273. DOI: 10.13671/j.hjkxb.2014.1051. [刘志刚, 倪兆奎. 鄱阳湖发展演变及江湖关系变化影响. 环境科学学报, 2015, **35**(5): 1265-1273.]
- [13] Xia J, Chen J. Flood control strategy in the new era from the perspective of defending the Yangtze River flood in 2020. *Scientia Sinica: Terrae*, 2021, **51**(1): 27-34. [夏军, 陈进. 从防御 2020 年长江洪水看新时代防洪战略. 中国科学: 地球科学, 2021, **51**(1): 27-34.]
- [14] Hu ZP. Serious drought in Poyang Lake in 2022 and countermeasures for drought prevention and disaster reduction. *China Flood & Drought Management*, 2023, **33**(2): 1-6, 39. [胡振鹏. 2022 年鄱阳湖特大干旱及防旱减灾对策建议. 中国防汛抗旱, 2023, **33**(2): 1-6, 39.]
- [15] Tan ZQ, Zhang Q, Li YL *et al.* Distribution of typical vegetation communities along elevation in Poyang Lake wetlands. *Wetland Science*, 2016, **14**(4): 506-515. [谭志强, 张奇, 李云良等. 鄱阳湖湿地典型植物群落沿高程分布特征. 湿地科学, 2016, **14**(4): 506-515.]
- [16] Xie DM, Huang QH, Yi Q *et al.* Changes in floodplain vegetation in Poyang Lake wetlands. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(11): 4070-4079. DOI: 10.5846/stxb201803060439. [谢冬明, 黄庆华, 易青等. 鄱阳湖湿地洲滩植物梯度变化. 生态学报, 2019, **39**(11): 4070-4079.]
- [17] Zhang LL, Yin JX, Jiang YZ *et al.* Relationship between hydrological conditions and vegetation communities in Poyang Lake national nature reserve of China. *Advances in Water Science*, 2012, **23**(6): 768-775. [张丽丽, 殷峻暹, 蒋云钟等. 鄱阳湖自然保护区湿地植被群落与水文情势关系. 水科学进展, 2012, **23**(6): 768-775.]
- [18] Han Z, Wang SY, Liu XB *et al.* Ecological thresholds for the dominated wetland plants of Poyang Lake along the gradient of flooding duration. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2019, **50**(2): 252-262. [韩祯, 王世岩, 刘晓波等. 基于淹水时长梯度的鄱阳湖优势湿地植被生态阈值. 水利学报, 2019, **50**(2): 252-262.]
- [19] Li W, Wang X, Pan YW *et al.* Effects of different water depths on the growth and vegetative reproductive characteristics of wetland vegetation in Lake Poyang. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(9): 3014-3021. DOI: 10.5846/stxb201703280540. [李文, 王鑫, 潘艺雯等. 不同水淹深度对鄱阳湖洲滩湿地植物生长及营养繁殖的影响. 生态学报, 2018, **38**(9): 3014-3021.]
- [20] Zhou YK, Bai XL, Ning LX. Productivity of *Carex cinerascens* population and its response to hydrological conditions in the Poyang Lake wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(14): 4953-4963. DOI: 10.5846/stxb201706151091. [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.]

- [21] Li XH, Zhang Q, Shao M. Spatio-temporal distribution of precipitation in poyang lake basin based on TRMM Data and precision evaluation. *Progress in Geography*, 2012, **31**(9): 1164-1170. [李相虎, 张奇, 邵敏. 基于 TRMM 数据的鄱阳湖流域降雨时空分布特征及其精度评价. *地理科学进展*, 2012, **31**(9): 1164-1170.]
- [22] Shang LJ, Liao HM, Tu Z *et al.* Variations of temperature extremes in Poyang Lake basin and its association with atmospheric circulation. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2021, **30**(1): 160-171. DOI: 10.11870/cjlyzyyhj202101015. [尚丽君, 廖花妹, 涂浙等. 鄱阳湖流域 1960—2018 年极端气温变化及其与大气环流的关系. *长江流域资源与环境*, 2021, **30**(1): 160-171.]
- [23] Yuan SB, Yang ZD, Liu XQ *et al.* Key parameters of water level fluctuations determining the distribution of *Carex* in shallow lakes. *Wetlands*, 2017, **37**(6): 1005-1014. DOI: 10.1007/s13157-017-0934-0.
- [24] Wang HY, Li T, Zhu JQ *et al.* Effects of extreme water levels on nutrient dynamics in a large shallow eutrophic lake (Changhu Lake, China). *Journal of Freshwater Ecology*, 2022, **37**(1): 131-143. DOI: 10.1080/02705060.2021.2023053.
- [25] 葛刚, 陈少凤. 鄱阳湖湿地植物. 北京: 科学出版社, 2015.
- [26] Zhang M, Ni LY, Xu J *et al.* Annual dynamics of the wetland plants community in Poyang Lake in response to water-level variations. *Research of Environmental Sciences*, 2013, **26**(10): 1057-1063. [张萌, 倪乐意, 徐军等. 鄱阳湖草滩湿地植物群落响应水位变化的周年动态特征分析. *环境科学研究*, 2013, **26**(10): 1057-1063.]
- [27] Zhang QJ, Yu XB, Qian JX *et al.* Distribution characteristics of plant communities and soft organic matter and main nutrients in the Poyang Lake Nanji Wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(12): 3656-3669. DOI: 10.5846/stxb201111201768. [张全军, 于秀波, 钱建鑫等. 鄱阳湖南矶湿地优势植物群落及土壤有机质和营养元素分布特征. *生态学报*, 2012, **32**(12): 3656-3669.]
- [28] Cui Q, Miao YQ, Zhou G *et al.* The Characteristics of soil available nutrients under typical plant communities in Poyang Lake Wetland. *Journal of Anhui Normal University: Natural Science*, 2020, **43**(1): 80-85. [崔乾, 苗雨青, 周光等. 鄱阳湖湿地典型植被群落土壤养分有效性特征. *安徽师范大学学报(自然科学版)*, 2020, **43**(1): 80-85.]
- [29] Meng ZJ, Xia SX, Yu XB *et al.* A study on the suitable time window of feeding vegetation fit for overwintering geese in Poyang Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(21): 7539-7548. DOI: 10.5846/stxb201711082003. [孟竹剑, 夏少霞, 于秀波等. 鄱阳湖越冬雁类食源植被适宜取食时间窗口. *生态学报*, 2018, **38**(21): 7539-7548.]
- [30] Macek P, Rejmánková E, Houdková K. The effect of long-term submergence on functional properties of *Eleocharis cellulosa* Torr. *Aquatic Botany*, 2006, **84**(3): 251-258. DOI: 10.1016/j.aquabot.2005.11.003.
- [31] Song YY, Zhang Q, Jiang SY *et al.* Depth of groundwater in the wetland of Poyang Lake and its relationship with the distribution of typical vegetation communities. *Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(1): 123-133. DOI: 10.13287/j.1001-9332.202101.018. [宋炎炎, 张奇, 姜三元等. 鄱阳湖湿地地下水埋深及其与典型植被群落分布的关系. *应用生态学报*, 2021, **32**(1): 123-133.]
- [32] Song CC, Wang Y. Responses of soil temperature in wetland ecosystem to air temperature and their effects on CO₂ emission. *Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(4): 625-629.
- [33] 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.
- [34] Bernard JM. Life history and vegetative reproduction in *Carex*. *Canadian Journal of Botany*, 1990, **68**(7): 1441-1448. DOI: 10.1139/b90-182.
- [35] Roseff SJ, Bernard JM. Seasonal changes in carbohydrate levels in tissues of *Carex lacustris*. *Canadian Journal of Botany*, 1979, **57**(20): 2140-2144. DOI: 10.1139/b79-266.
- [36] Feng WJ, Xu LG, Wang XL *et al.* Ecophysiological response of a wetland plant (*Carex cinerascens*) to different groundwater depths in Lake Poyang wetland. *J Lake Sci*, 2018, **30**(3): 763-769. DOI: 10.18307/2018.0318. [冯文娟, 徐力刚, 王晓龙等. 鄱阳湖湿地植物灰化藁草(*Carex cinerascens*)对不同地下水位的生理生态响应. *湖泊科学*, 2018, **30**(3): 763-769.]
- [37] Tang JB, Xiao Y, An SQ. Advance of studies on rhizomatous clonal plants ecology. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(11): 3028-3036. [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.]
- [38] Li YF, Chen XS, Xiang WH *et al.* 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): 1959-1966. DOI: 10.5846/stxb201409101796. [李亚芳, 陈心胜, 项文化等. 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.]
- [39] Slade AJ, Hutchings MJ. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, **75**(1): 95. DOI: 10.2307/2260538.
- [40] Schütz W. Ecology of seed dormancy and germination in sedges (*Carex*). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, **3**(1): 67-89. DOI: 10.1078/1433-8319-00005.
- [41] Deng ZM, Chen XS, Xie YH *et al.* The role of seedling recruitment from juvenile populations of *Carex brevicuspis* (Cyperaceae) at the Dongting Lake wetlands, China. *Scientific Reports*, 2015, **5**: 8646. DOI: 10.1038/srep08646.
- [42] Wang QL, Chen JR, Cheng PS. Response of *Carex cinerascens* to waterlogging stress. *Journal of Hydroecology*, 2017, **38**(1): 24-29. [王秋林, 陈静蕊, 程平生. 湿地植物灰化藁草对淹水的生态响应. *水生态学杂志*, 2017, **38**(1): 24-29.]
- [43] Fox AD, Lei C, Barter M *et al.* The functional use of East Dongting Lake, China, by wintering geese. *Wildfowl*, 2008, **58**: 3-19.
- [44] Zhang MY, Qi Q, Zhang DJ *et al.* Effect of priming on *Carex schmidtii* seed germination and seedling growth: Implications for tussock wetland restoration. *Ecological Engineering*, 2021, **171**: 106389. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2021.106389.



附图 I 灰化薹草株高和生物量

Attached Fig.I Height and biomass of *Carex cinerascens*