

# 若尔盖高原湿地 3 种生境地下芽库特征及其差异

王娜<sup>1</sup>, 夏敏<sup>1</sup>, 王行<sup>1</sup>, 刘振亚<sup>1</sup>, 刘耘硕<sup>1</sup>, 王好才<sup>1</sup>, 肖德荣<sup>2</sup>, 吕梅<sup>3</sup>

(1. 西南林业大学 国家高原湿地研究中心/湿地学院, 云南 昆明 650224;

2. 温州大学 生命与环境科学学院, 浙江 温州 325035; 3. 贵州省威宁县林业局, 贵州 威宁 553100)

**摘要:** [目的] 掌握植物地下芽库多样性及形成的环境机制, 为保护和恢复生物多样性提供理论依据。[方法] 以若尔盖高原湿地的沼泽、沼泽化草甸和草甸 3 种生境为对象, 运用单因素方差分析、相关性分析以及通径分析等对试验数据进行处理。[结果] ① 芽库密度表现为沼泽 > 沼泽化草甸 > 草甸, 生境间差异显著。沼泽以水平生长的根茎顶芽为主, 沼泽化草甸和草甸则分别以根茎节芽和分蘖节芽为主。② 芽的长度表现为沼泽 > 沼泽化草甸 > 草甸, 生境间差异显著。沼泽和沼泽化草甸的芽的直径均显著高于草甸, 但沼泽和沼泽化草甸间无显著差异。沼泽的芽长/直径比值和生物量均显著高于沼泽化草甸和草甸, 但沼泽化草甸和草甸间无显著差异。③ 芽的全氮含量(TNB)也表现为沼泽 > 沼泽化草甸 > 草甸, 且均差异显著, 三者的全磷含量及芽氮磷比值无显著差异。[结论] 在若尔盖高原, 土壤水分、速效氮和全磷是解释芽库密度、芽形态(长度、直径)、芽生物量, 以及芽生态化学计量的主控因子。

**关键词:** 横断山区; 高原湿地; 芽库多样性; 克隆生长

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-288X(2021)01-0041-08

**中图分类号:** Q948.1

**文献参数:** 王娜, 夏敏, 王行, 等. 若尔盖高原湿地 3 种生境地下芽库特征及其差异[J]. 水土保持通报, 2021, 41(1): 41-48. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2021.01.007; Wang Na, Xia Min, Wang Hang, et al. Differences in characteristics of belowground bud bank among three plateau habitats in Zoige Plateau wetland [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2021, 41(1): 41-48.

## Differences in Characteristics of Belowground Bud Bank Among Three Plateau Habitats in Zoige Plateau Wetland

Wang Na<sup>1</sup>, Xia Min<sup>1</sup>, Wang Hang<sup>1</sup>, Liu Zhenya<sup>1</sup>, Liu Yunshuo<sup>1</sup>, Wang Haocai<sup>1</sup>, Xiao Derong<sup>2</sup>, Lü Mei<sup>3</sup>

(1. National Plateau Wetlands Research Center/College of Wetlands, Southwest Forestry University,

Kunming, Yunnan 650224, China; 2. College of Life and Environmental Sciences, Wenzhou University,

Wenzhou, Zhejiang 325035, China; 3. Forestry Bureau of Weining County, Weining, Guizhou 553100, China)

**Abstract:** [Objective] The diversity of belowground bud banks and their underlying environmental determinants were studied in order to provide important theoretical value for protecting and restoring biodiversity. [Methods] Three habitats such as marsh (MA), marsh meadow (MM), and meadow (ME) in the Zoige Plateau wetland were selected as the study object, and the experimental data were processed by single-factor analysis of variance, correlation analysis, and path analysis. [Results] ① The total density of the belowground bud bank in MA was the largest, followed by those of MM and ME. Among the habitats, significant differences were recorded. Bud banks in MA were dominated by horizontal apical rhizome buds, while the bud banks in MM and ME were dominated by axillary rhizome buds and shoot buds, respectively. ② The bud length of MA was much larger than that in MM and ME, and the differences between these habitats were significant. The bud diameters of MA and MM were much larger than that in ME, while no significant difference was recorded between MA and MM. The bud length/diameter in MA was significantly larger than

收稿日期: 2020-10-22

修回日期: 2020-11-12

资助项目: 国家自然科学基金项目“滇西北高原湿地湖滨带优势植物地下芽库对模拟大气增温的响应”(41867059), “滇西北高原典型湿地湖滨带植物物候、生长与繁殖对增温的响应”(31370497)

第一作者: 王娜(1994—), 女(汉族), 河北省张家口市人, 硕士研究生, 研究方向为湿地生态学。Email: 1031430595@qq.com。

通讯作者: 肖德荣(1973—), 男(汉族), 四川省宜宾市人, 博士, 瓯江特聘教授, 主要从事湿地生态学等方面的研究。Email: xiaoderong1@163.com。

those in MM and ME, while there was no significant difference recorded between MM and ME. ③ The total nitrogen content of belowground bud (TNB) in MA was much larger than that in MM and ME, and a significant difference between habitats was found. However, no significant differences were recorded between the habitats for both total phosphorus content of bud (TPB) and the TNB/TPB ratio. [Conclusion] Soil moisture, available nitrogen, and total phosphorus were the main factors controlling density, morphology (length and diameter), biomass, and ecological stoichiometry of belowground buds on the Zoige Plateau.

**Keywords:** Hengduan Mountains; plateau wetland; bud bank diversity; clonal growth

地下芽库在维持植物群落的结构和功能,以及在受损植被的恢复中发挥着基础性作用<sup>[1-4]</sup>。研究发现,在未受破坏的高草草原中有超过 99% 地上植株来源于地下芽库<sup>[5]</sup>,在受破坏的高草草原中也有 80%~85% 的地上植株来自地下芽库<sup>[6]</sup>。环境因子影响甚至决定着植物地下芽的形成和发展<sup>[7]</sup>。掌握地下芽库多样性特征及环境作用机制,对于保护和恢复植物多样性具有重要的理论价值。

当前,环境因子对植物地下芽库的影响正受到越来越多的关注<sup>[8]</sup>。水分是影响植物地下芽库类型和密度的关键因子<sup>[9]</sup>。植物芽库的数量随着降水量或土壤水分含量的增加而显著增加<sup>[10]</sup>,土壤水分的亏缺可导致地下芽库密度的下降<sup>[11]</sup>或无明显影响<sup>[2]</sup>;另外,土壤水分也对植物芽库的类型产生影响<sup>[12]</sup>。土壤养分是影响植物地下芽库建成和动态的另一重要因素<sup>[3]</sup>。适度的土壤养分,有利于植物芽库的形成和萌发,其中,增加土壤氮素可有效提高植物地下芽库的密度<sup>[13]</sup>。外界干扰对植物地下芽库也会产生影响<sup>[14]</sup>。放牧可显著增加植物地下芽库的总密度<sup>[15]</sup>,或导致禾草类<sup>[16]</sup>、非禾本草本<sup>[17]</sup>植物芽库中芽的数量减少;随放牧强度的增加,根茎芽和鳞茎芽的密度显著降低,但芽库总密度保持不变<sup>[1]</sup>。通常情况下,植物地下芽库的密度随着海拔的增加而呈现增大的

趋势<sup>[15]</sup>。可见,植物地下芽库的多样性与环境因子间有着极为复杂的关系。

在高寒地区,地下芽库对植物种群及多样性的维持发挥着重要作用<sup>[18]</sup>。在北美高寒草原,99% 的地上植物茎来自地下芽库<sup>[10]</sup>;在阿尔卑斯山,84% 的高山草原以克隆植物为主导<sup>[19]</sup>。若尔盖高原湿地是中国“两屏三带”生态安全格局中“川滇生态屏障”的重要组成,具有重要的生物多样性与特有性保护价值,但其生态系统极为脆弱<sup>[20]</sup>。研究表明,中国高寒地区分布的大部分植物都具有较强的无性繁殖能力<sup>[21]</sup>,其植物通过强大的克隆繁殖,在区域水土保持、生物多样性保护中发挥着不可替代的作用。若尔盖高原湿地生境的空间异质性高,生境间环境因子存在较大差异<sup>[22]</sup>。若尔盖高原湿地不同生境间的植物地下芽库多样性是否存在差异?影响这种差异的环境因子是什么?其影响途径如何?目前尚缺乏研究。

本研究选择若尔盖高原湿地的沼泽、沼泽化草甸和草甸 3 种生境(见图 1),重点研究各生境下芽库的组成和密度,芽形态及生物量,芽生态化学计量特征,环境因子对植物芽密度、形态、生物量及生态化学计量的影响规律。通过研究,拟为若尔盖高原湿地植物多样性的保护和恢复提供一定的理论依据。



图 1 若尔盖高原湿地典型生境类型

## 1 研究区概况

研究区地处青藏高原东北麓,横断山脉北段,四

川省阿坝藏族羌族自治州北部,若尔盖县、红原县、玛曲县等境内,地理位置为北纬 32°25′—34°6′,东经 102°4′—103°8′,平均海拔 3 430 m,属高原寒温带湿

润气候,年均温 0.7 ℃。年降水量 660~750 mm,86%降雨量集中于 4—10 月,相对湿度 64%~73%,年均蒸发量 1 232 mm,日照 2 389 h。

随地形及水文条件的差异,若尔盖高原湿地在空间形成了沼泽、沼泽化草甸和草甸等主体生境类型<sup>[23]</sup>。若尔盖高原湿地植物物种分布较为丰富,主要有木里苔草(*Carex muliensis*)、藏嵩草(*Kobresia tibetica*)、华扁穗草(*Blysmus sinocompressus*),以及毛果苔草(*Carex lasiocarpa*)、乌拉苔草(*Carex meyeriana*)、四川嵩草(*Kobresia setchwanensis*)、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、无脉苔草(*Carex enervis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等。

## 2 材料与方 法

### 2.1 样品采集

2018 年 5—6 月和 2019 年 5—6 月,在植物的生

长初期,分别在以木里苔草(*Carex muliensis*)、藏嵩草(*Kobresia tibetica*)、华扁穗草(*Blysmus sinocompressus*)为优势物种的沼泽(MA)、沼泽化草甸(MM)和草甸(ME)3 种生境设置 1 m×1 m 样方共计 51 个,其中,沼泽样方 11 个,沼泽化草甸样方 17 个,草甸样方 23 个。分别调查样方内 3 种优势物种植物高度、盖度、生物量等(表 1)。在每个样方,用剪刀齐地刈割 25 cm×25 cm<sup>[24]</sup> 面积内的地上植物并装袋,以测定植物地上生物量。高原湿地植物根系集中于土壤表层<sup>[25]</sup>,因此,用小刀和铁铲将刈割地上植物后的 20 cm 的地下土块(地下植物及土壤)取出,装袋带回实验室以测定植物芽库和地下生物量。用定深泥炭钻(型号:荷兰 Eijkelpamp 0 423SA)采集 0—20 cm 混合土壤样品,用环刀(D:37 mm,H:50 mm)对泥炭钻中的土壤进行取样,剩余混合土壤装入自封袋带回实验室,以测定土壤理化指标。

表 1 3 种生境中优势植物物种的高度、盖度及生物量特征

生境	经度/(°)	纬度/(°)	高程/m	记录物种特征
沼泽	102.68±0.08	33.43±0.07	3 435±14	木里苔草( <i>Carex muliensis</i> )(高度 12.9±2.4,盖度 58.2±9.0,总生物量 1744.8);藏嵩草( <i>Kobresia tibetica</i> )(高度 12.0±2.4,盖度 16.4±5.4,总生物量 1158.4);华扁穗草( <i>Blysmus sinocompressus</i> )(高度 9.5±2.8,盖度 21.8±8.3,总生物量 950.6)
沼泽化草甸	102.70±0.06	33.46±0.10	3 432±12	木里苔草( <i>Carex muliensis</i> )(高度 9.1±1.3,盖度 45±5.8,总生物量 1 663.7);藏嵩草( <i>Kobresia tibetica</i> )(高度 9.4±1.6,盖度 24.7±3.9,总生物量 2 111.8);华扁穗草( <i>Blysmus sinocompressus</i> )(高度 8.0±1.2,盖度 23.5±5.1,总生物量 1 663.3)
草甸	102.65±0.04	33.40±0.13	3 424±27	木里苔草( <i>Carex muliensis</i> )(高度 6.8±0.7,盖度 34.1±6.3,总生物量 1 451.4);藏嵩草( <i>Kobresia tibetica</i> )(高度 4.8±0.4,盖度 14.6±2.1,总生物量 830.2);华扁穗草( <i>Blysmus sinocompressus</i> )(高度 5.2±0.6,盖度 44.1±5.7,总生物量 2 838.7)

注:物种特征的单位分别为高度:cm,盖度:%,总生物量:g/m<sup>2</sup>。

### 2.2 室内分析

2.2.1 芽指标的测定 依据芽在母株上的位置<sup>[26]</sup>,本研究将地下芽的类型分为水平生长根茎顶芽、向上生长根茎顶芽、根茎节芽和分蘖节芽 4 种类型。

在室内,通过手工初步去除用于芽库的研究样品的泥土,然后放置清水池中洗净以取出植物样品(尽量避免伤害根茎和芽之间的连接)。将取出的植物样品放置实验室晾干,采用放大镜(放大 10 倍)对不同生境的植物芽和芽痕进行观察,并分别记录芽的类型及数量。在此基础上,计算植物芽库的总密度(芽/m<sup>2</sup>),以及 4 种类型芽的分密度(芽/m<sup>2</sup>)<sup>[26]</sup>。用游标卡尺测定地下芽的长度(mm)和直径(mm),并计算芽长/直径比等形态指标。用小刀将植物芽从根茎上取下,采用烘干称重法(65 ℃,48 h),测定地下芽的生

物量<sup>[26]</sup>。采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮法,测定地下芽的全氮、全磷等化学计量指标。

2.2.2 土壤理化指标的测定 土壤含水率、pH 值参照《土壤农化分析》进行测定。采用 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 消煮法,测定土壤全氮、全磷。采用 1 mol/L 氯化钾溶液浸提法,测定土壤速效氮。采用 M3 浸提法,测定土壤的速效磷。采用酸洗法,测定土壤有机碳含量。通过公式(1)计算土壤容重(SBD)<sup>[27]</sup>:

$$\text{SBD} = 0.857 2e^{-0.033 10C} + 0.744 6e^{-0.002 70C} \quad (1)$$

式中:SBD 为土壤容重(g/cm<sup>3</sup>);OC 为土壤有机碳含量(g/kg)。

### 2.3 数据统计与分析

采用 SPSS 25.0 的单因素方差分析(one-way ANOVA)法,对 3 种生境植物地下芽库的数量组成、

形态及生物量,以及芽化学计量指标等进行差异性检验。对不符合单因素方差齐性检验的数据进行  $\lg(x+1)$  的处理,显著性水平设定为  $\alpha=0.05$ 。通过 Pearson 相关性分析法,研究地下芽库的密度、形态及生物量,以及化学计量学指标与土壤的理化指标,采样的地理位置(经纬度、高程)、大气温度、降水,以及植物盖度、生物量的相关性。

在上述基础,进一步选取与芽库密度、形态、生物量及芽化学计量存在着显著相关性的指标,通过 Stepwise 回归分析方法再进一步筛选影响芽库特征的关键因子。使用 R 语言 3.6.3 版本中的 Agricolae 软件包,对影响植物芽库特征的关键因子进行路径分析,最终研究直接影响因子对植物芽库作用的路径和贡献率。

表 2 若尔盖高原湿地 3 种生境的土壤理化特征

土壤理化指标	沼泽(MA)	沼泽化草甸(MM)	草甸(ME)	F	P
水分/%	81.50±0.75 <sup>a</sup>	63.59±0.79 <sup>b</sup>	38.70±2.33 <sup>c</sup>	120.494	* * *
pH 值	6.11±0.24 <sup>a</sup>	6.26±0.24 <sup>a</sup>	6.54±0.22 <sup>a</sup>	0.842	ns
容重/(g·cm <sup>-3</sup> )	0.38±0.01 <sup>b</sup>	0.41±0.02 <sup>b</sup>	0.73±0.04 <sup>a</sup>	30.478	* * *
全氮/(g·kg <sup>-1</sup> )	17.66±0.77 <sup>a</sup>	12.71±0.91 <sup>b</sup>	6.69±0.66 <sup>c</sup>	45.072	* * *
全磷/(g·kg <sup>-1</sup> )	1.88±0.21 <sup>a</sup>	0.99±0.06 <sup>b</sup>	0.96±0.08 <sup>b</sup>	18.676	* *
速效氮/(mg·kg <sup>-1</sup> )	74.91±8.01 <sup>a</sup>	39.50±4.55 <sup>b</sup>	24.36±2.69 <sup>c</sup>	27.952	* * *
速效磷/(mg·kg <sup>-1</sup> )	4.68±0.80 <sup>a</sup>	2.26±0.52 <sup>b</sup>	1.13±0.15 <sup>b</sup>	14.399	* *
有机质/%	43.67±2.26 <sup>a</sup>	39.87±3.30 <sup>a</sup>	14.39±2.06 <sup>b</sup>	39.348	* * *

注:①相同小写字母代表土壤理化指标在不同生境类型下  $p>0.05$  水平无差异;不同小写字母代表土壤理化指标在不同生境类型下  $p<0.05$  水平的差异;②ns 表示  $p>0.05$ ; \* 表示  $p<0.01$ ; \* \* 表示  $p<0.001$ 。

### 3.2 芽库组成及密度

3 种生境的芽库均由水平生长根茎顶芽、向上生长根茎顶芽、根茎节芽、分蘖节芽等 4 种类型组成,但组成比例不同(图 2a)。沼泽的芽库以水平生长根茎顶芽为主(34.01%),沼泽化草甸和草甸的芽库则分别以根茎节芽、分蘖节芽为主(48.50%,60.43%)。沼泽的芽库总密度(1497±77 个/m<sup>2</sup>)显著高于沼泽化草甸和草甸的芽库总密度(691±27 个/m<sup>2</sup>,294±32 个/m<sup>2</sup>),后两者间同样存在显著差异。

沼泽的芽库水平生长根茎顶芽密度为(509±100 个/m<sup>2</sup>),显著高于沼泽化草甸和草甸的芽库水平生长根茎顶芽密度(126±31 个/m<sup>2</sup>,40±12 个/m<sup>2</sup>),后两者间无显著差异。沼泽的芽库向上生长根茎顶芽密度(304±50 个/m<sup>2</sup>)显著高于沼泽化草甸和草甸的芽库向上生长根茎顶芽芽密度(93±21 个/m<sup>2</sup>,35±11 个/m<sup>2</sup>),后两者间无显著差异。沼泽和沼泽化草甸的芽库根茎节芽密度(441±70 个/m<sup>2</sup>,335±45 个/m<sup>2</sup>)间无显著差异,两者均显著高于草甸的芽库根茎节芽密

## 3 结果与分析

### 3.1 不同生境的土壤理化特征

若尔盖高原湿地 3 种生境的土壤理化性质存在差异(表 2)。沼泽的土壤水分、全氮、全磷、速效氮、速效磷含量分别显著高于沼泽化草甸和草甸的对应指标,沼泽和沼泽化草甸的土壤有机质含量显著高于草甸的土壤有机质含量,而沼泽和沼泽化草甸的土壤有机质含量无显著差异,沼泽化草甸的土壤水分、全氮、速效氮、有机质含量分别显著高于草甸的对应指标,沼泽化草甸和草甸的土壤全磷、速效磷含量均无显著差异,沼泽和沼泽化草甸的土壤容重分别显著低于草甸的土壤容重,而沼泽和沼泽化草甸的土壤容重无显著差异。3 种生境土壤的 pH 值无显著差异。

度(40±12 个/m<sup>2</sup>)。3 种生境的芽库分蘖节芽密度均无显著差异。

### 3.3 芽的形态及生物量

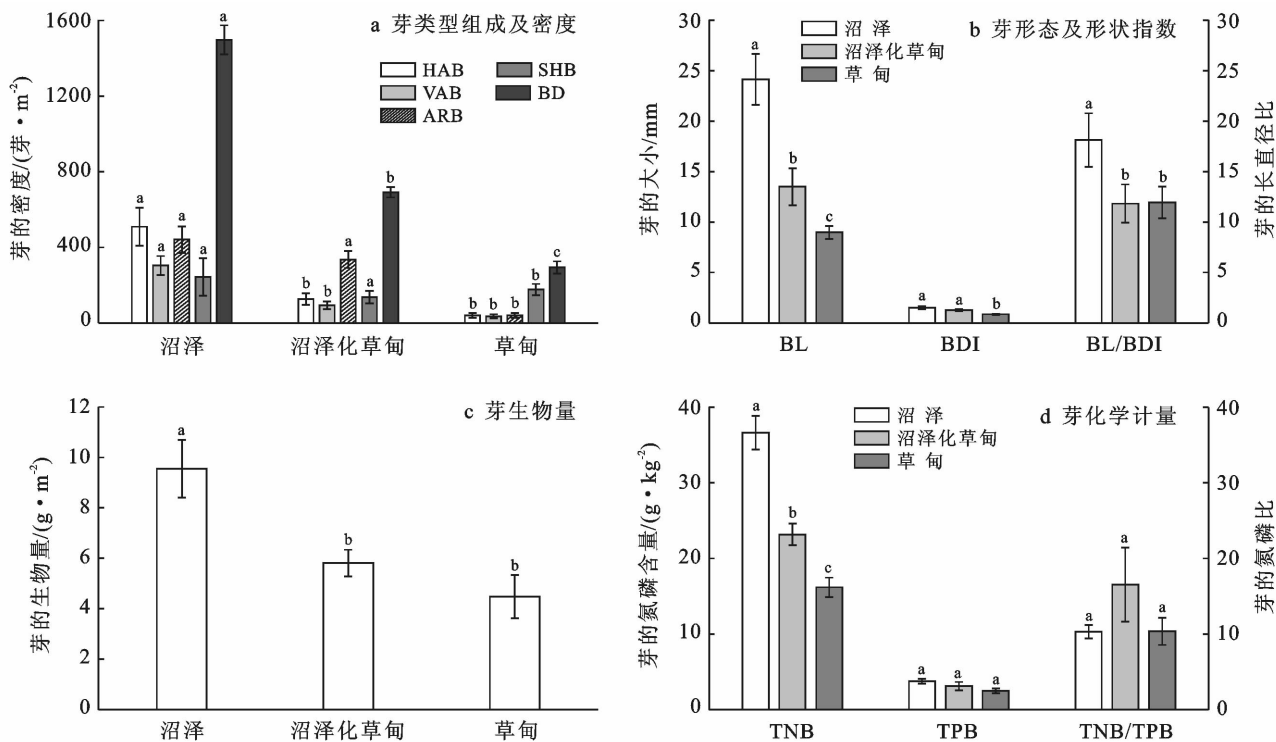
沼泽的芽库的芽长度(24.13±2.52 mm)显著大于沼泽化草甸和草甸的芽库的芽长度(13.50±1.84 mm,8.97±0.64 mm),后两者间同样存在显著差异。沼泽和沼泽化草甸芽库的芽直径(1.50±0.16 mm,1.26±0.09 mm)显著大于草甸的芽库的芽直径(0.86±0.06 mm),沼泽和沼泽化草甸芽库的芽直径间无显著差异(详见图 2b)。沼泽芽库的芽长/直径比(18.12±2.67)显著高于沼泽化草甸和草甸芽库的芽长/直径比(11.83±1.89,11.93±1.57),后两者间无显著差异(图 2b)。沼泽芽库的芽生物量(9.55±1.14 g/m<sup>2</sup>)显著高于沼泽化草甸和草甸芽库的芽生物量(5.81±0.53 g/m<sup>2</sup>,4.48±0.86 g/m<sup>2</sup>),后两者间无显著差异(图 2c)。

### 3.4 芽的生态化学计量

沼泽芽库的全氮含量(36.63±2.23 g/kg)显著高于沼泽化草甸和草甸芽库的全氮含量(23.16±1.44

g/kg,  $16.18 \pm 1.27$  g/kg), 后两者同样存在显著性差异。沼泽, 沼泽化草甸和草甸芽库的全磷含量分别为 ( $3.77 \pm 0.32$  g/kg,  $3.11 \pm 0.55$  g/kg,  $2.48 \pm 0.32$  g/kg),

三者间无显著差异。沼泽, 沼泽化草甸和草甸芽库的氮/磷比分别为 ( $10.31 \pm 0.9$ ,  $16.55 \pm 4.9$ ,  $10.35 \pm 1.8$ ), 三者间无显著差异(图 2d)。



注:①HAB为水平生长根茎顶芽; VAB为向上生长根茎顶芽; ARB为根茎节芽; SHB为分蘖节芽; BD为芽密度; BL为芽长度; BDI为芽直径; BL/BDI为芽长/芽直径; TNB为芽全氮; TPB为芽全磷; TNB/TPB为芽氮磷比; ②不同小写字母代表地下芽库各指标在不同生境类型下  $p < 0.05$  水平差异显著。

图 2 若尔盖高原湿地不同生境下芽库的类型组成与密度、芽形态、芽生物量及生态化学计量学特征

### 3.5 芽库的影响因素

芽库的各项指标与地理位置(经纬度、高程)、大气温度、降水无显著相关关系。芽库的氮/磷比与木里苔草和华扁穗草的地上生物量有正相关性, 芽长度与木里苔草的盖度有正相关关系, 但并不显著, 其他芽库的指标与 3 种优势植物的盖度、生物量均无显著相关性。芽库的总密度、长度、直径、全氮含量与土壤水分、土壤全氮、土壤速效氮等理化指标均呈显著正相关关系, 与土壤容重均呈负相关关系, 与土壤的 pH 值无显著相关关系。芽库的生物量与土壤水分、全氮、全磷等理化指标呈正相关关系, 与土壤容重、有机质、pH 值无显著相关关系。芽库长/直径比与土壤全磷呈正相关关系, 与其他土壤理化指标无显著相关关系。芽的全磷含量与土壤速效氮呈正相关关系, 与其他土壤理化指标无显著相关关系。芽的氮/磷比与土壤理化指标无显著相关关系(表 3)。

土壤水分、速效氮和全磷是影响植物芽库密度、生物量、形态和生态化学计量的直接因子(图 3)。土壤水分直接影响芽的密度、直径、生物量和总氮含量,

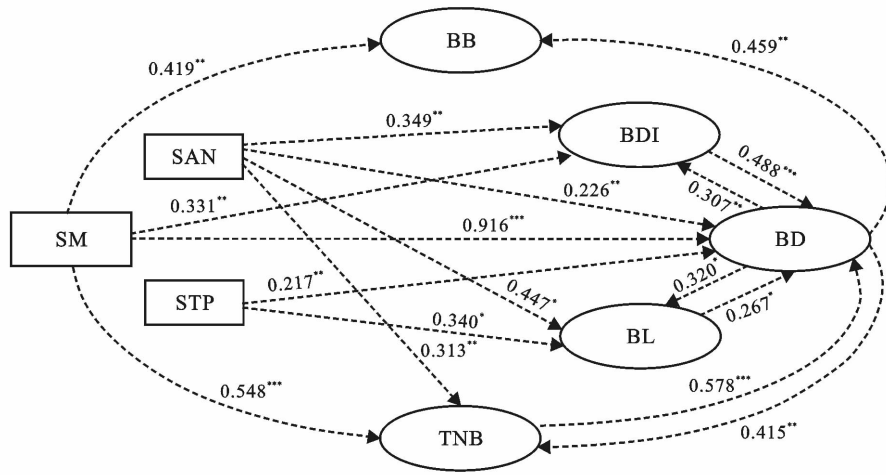
其中对芽库总密度的影响最大(其通径系数为 0.916)。土壤速效氮、全磷是直接影响芽库的密度、芽形态(芽长、芽直径)以及芽总氮含量的直接因子, 其中, 土壤速效氮、土壤全磷对芽的长度的影响最大(其通径系数分别为 0.447, 0.340)。

## 4 讨论与结论

本研究表明, 若尔盖高原湿地 3 种生境下植物芽库的组成、形态及生态化学计量等存在差异, 这与其所处环境中土壤的水分、养分(全氮、全磷等)等环境因子密切相关(表 3)。通常, 植物地下芽的产生、生长与存活受土壤水分的制约<sup>[28]</sup>, 充足和稳定的水分供给能促进植物地下芽的形成和发育<sup>[29]</sup>, 并显著提高植物芽在旱季的存活率<sup>[30]</sup>。本研究中的沼泽常年淹水, 其土壤能为植物芽的生长与发育提供较为稳定的水资源, 促进了沼泽植物地下芽的形成、生长和发育, 并有利于地下芽在若尔盖高原地区旱季的存活。因此, 沼泽生境植物芽库的存量相对较大、密度最高。沼泽化草甸和草甸生境的土壤水分供给条件较沼泽

次之,这对植物地下芽库的形成、生长和发育较为不利,进而导致植物芽库的存量小、密度低。这与 Ding 等<sup>[31]</sup>研究结果相似。另外,较高的土壤水分能促进根茎芽的发育<sup>[31]</sup>,而土壤水分的亏缺对分蘖节芽的

形成有利<sup>[26]</sup>。因此,土壤水分的差异也是导致若尔盖沼泽和沼泽化草甸以根茎芽为主、而草甸以分蘖节芽为主的重要因子。这与张继涛等<sup>[26]</sup>对羊草地下芽库组成与环境因子关系的研究结果相似。



注:①SM为土壤水分;STP为土壤全磷;SAN为土壤速效氮;BD为芽密度;BL为芽长度;BDI为芽直径;BB为芽生物量;TNB为芽全氮。②箭头旁边的数字是标准化的路径系数,表示关系的强度;③\*表示 $p < 0.05$ ;\*\*表示 $p < 0.01$ ;\*\*\*表示 $p < 0.001$ 。

图 3 若尔盖高原湿地主导因子对地下芽的影响路径

表 3 芽库相关指标与地理位置、植物和土壤等环境因子的相关性分析

特征因子	芽密度/ (芽·m <sup>-2</sup> )	芽生物量/ (g·m <sup>-2</sup> )	芽长度/ mm	芽直径/ mm	芽长/ 直径比	芽全氮/ (g·kg <sup>-1</sup> )	芽全磷/ (g·kg <sup>-1</sup> )	芽氮/ 磷比
经度/(°)	0.063	-0.197	-0.118	0.100	-0.074	-0.143	-0.039	0.063
纬度/(°)	0.005	0.093	0.078	0.037	0.016	0.041	0.057	0.062
海拔/m	0.074	-0.056	-0.020	-0.041	0.018	-0.019	-0.142	0.144
年平均温度/°C	-0.190	-0.106	-0.210	-0.084	-0.063	-0.187	0.032	-0.241
年降水量/mm	0.092	-0.085	0.030	0.046	-0.002	0.077	-0.045	-0.038
木里苔草地上生物量/(g·m <sup>-2</sup> )	0.220	0.137	0.233	0.031	0.122	0.162	-0.050	0.317*
木里苔草盖度/%	0.250	0.262	0.309*	-0.034	0.182	0.199	-0.088	0.237
藏蒿草地上生物量/(g·m <sup>-2</sup> )	0.231	0.145	0.058	0.175	-0.037	0.122	0.103	0.037
藏蒿草盖度/%	0.050	0.004	-0.014	0.235	-0.216	-0.090	0.181	-0.212
华扁穗草地上生物/(g·m <sup>-2</sup> )	-0.160	-0.063	-0.100	0.033	0.087	-0.241	-0.276	0.281*
华扁穗草盖度/%	-0.272	-0.253	-0.276	-0.059	-0.063	-0.136	0.006	-0.137
土壤水分/%	0.867**	0.419**	0.596**	0.543**	0.173	0.738**	0.221	0.114
土壤 pH 值	-0.151	-0.101	-0.116	0.068	-0.120	-0.185	-0.161	0.206
土壤容重/(g·cm <sup>-3</sup> )	-0.635**	-0.236	-0.429**	-0.426**	-0.128	-0.547**	-0.157	-0.091
土壤全氮/(g·kg <sup>-1</sup> )	0.792**	0.318*	0.504**	0.512**	0.102	0.619**	0.235	-0.055
土壤全磷/(g·kg <sup>-1</sup> )	0.719**	0.349*	0.590**	0.326*	0.310*	0.469**	0.006	0.113
土壤速效氮/(mg·kg <sup>-1</sup> )	0.751**	0.354*	0.637**	0.550**	0.231	0.645**	0.348*	-0.145
土壤速效磷/(mg·kg <sup>-1</sup> )	0.627**	0.308*	0.420**	0.326*	0.188	0.469**	0.006	0.113
土壤有机质/%	0.672**	0.249	0.484**	0.412**	0.181	0.527**	0.173	0.048

注:\*为 $p < 0.05$ ;\*\*为 $p < 0.01$ 。

芽库存量与土壤养分含量呈显著正相关<sup>[4]</sup>。适宜的土壤养分(碳水化合物、全氮、全磷等营养元素)有利于植物地下芽的生命活动<sup>[4,8]</sup>,进而促进植物芽形成和萌发<sup>[7]</sup>。本研究中,沼泽生境的土壤养分含量(全氮、全磷、速效氮等)最高,可有效地促进植物芽的

产生和生长<sup>[16]</sup>,这也是导致其芽密度最高的重要环境因子。而草甸生境的土壤养分含量最低,这可能对植物芽的产生与发育产生一定的抑制,从而使得该生境的芽密度最低。沼泽化草甸土壤养分条件介于沼泽与草甸之间,故其芽密度低于沼泽生境而高于草甸生

境。适宜的土壤水分和养分有利于植物芽的生长<sup>[32]</sup>, 从而对植物地下芽的形态特征和生物量产生影响。本研究中, 沼泽植物地下芽的直径、芽长等指标最高, 其次为沼泽化草甸, 最小的为草甸。这同样与土壤水分和养分含量密切相关(表 3)。沼泽的土壤水分和养分含量最高, 有利于植物地下芽的生长; 草甸土壤水分和养分含量最低, 不利于地下芽的生长; 而沼泽化草甸土壤水分和养分介于两者间, 从而导致其芽直径和长度低于沼泽但高于草甸生境。但是, 3 种生境芽的形状指数(长/直径比)与环境因子无显著相关关系, 这可能是植物对差异环境的适应有关<sup>[33]</sup>, 相关调控机制有待进一步研究。

植物体内的氮、磷含量不仅与其长期进化过程中的适应机制有关, 还与植物生长速率和养分利用效率密切相关<sup>[34]</sup>。环境因子通过影响植物的生长和养分的利用效率, 进而对植物的化学计量指标产生影响<sup>[35]</sup>。不同水分和养分条件下, 植物对于氮、磷的利用效率存在差异, 影响着植物体的养分积累<sup>[36-37]</sup>。本研究中, 3 种生境植物地下芽的全氮含量存在显著差异(图 2d), 并与土壤水分和养分等相关指标存在显著相关关系(表 3), 这可能与沼泽适宜的土壤水分和养分条件促进植物体对氮的利用以及在芽部的积累密切相关。但是, 3 种生境下的地下芽的氮/磷比等生态化学计量指标间无显著差异(图 2d), 并与土壤环境因子无显著相关关系(表 3), 其对不同生境适应的调控机制有待深入研究。

地下芽的形成与发育主要通过与其母株的生理整合来获得营养<sup>[38]</sup>, 芽库的建成同样依赖于母株自身的生理特点<sup>[39]</sup>。在湿地生态系统中, 地下芽库与地上植物的相似性可达 20%~67%<sup>[40]</sup>。本研究中优势植物主要为木里苔草、藏蒿草、华扁穗草, 三者的优势度随着生境不同而存在差异。优势植物在稳定芽库数量方面发挥着基础性作用, 甚至不受物种组成的影响<sup>[38]</sup>。因此, 本研究中 3 种优势植物的芽库随着生境的不同而存在差异, 这体现了该区域湿地植物的克隆繁殖策略与生长环境相关。本研究中的植物芽库密度、生物量及形态指标与 3 种优势植物的盖度、生物量等指标基本无显著相关关系, 这进一步表明优势植物对芽库数量的稳定具有决定性作用, 而与物种组成关系不显著。但是, 由于本研究对地下芽的来源植物未准确判定, 这为深入探讨地下芽库特征与地上植物多样性组成关系带来不确定性。高原湿地植物多样性丰富, 生境的空间异质性极高, 地上植物多样性、外界环境及其两者对地下芽库的协同作用机制有待于深入研究。

通过本研究, 土壤水分、速效氮和全磷是影响植物地下芽密度、形态、生物量和生态化学计量指标的直接因子(图 3)。土壤水分对芽库总密度, 芽的生物量、直径和全氮均有极高的解释度, 其中, 对芽库总密度的解释度超过 90%。研究表明土壤水分是影响若尔盖高原湿地植物地下芽库多样性的关键因子, 维护和恢复湿地水环境是保护和恢复该区域湿地植物多样性的基础。

#### [ 参 考 文 献 ]

- [1] Qian Jianqiang, Wang Zhengwen, Liu Zhimin, et al. Belowground bud bank responses to grazing intensity in the inner-Mongolia steppe, China [J]. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(3): 822-832.
- [2] Vander Weide B L, Hartnett D C. Belowground bud bank response to grazing under severe, short-term drought [J]. *Oecologia*, 2015, 178(3): 795-806.
- [3] 邓正苗, 陈心胜, 谢永宏. 植物芽库的研究进展[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(9): 1812-1819.
- [4] 焦德志, 么璐, 黄翌月, 等. 东北草地异质生境芦苇芽种群动态[J]. *应用生态学报*, 2015, 26(2): 404-410.
- [5] Rogers W E, Hartnett D C. Temporal vegetation dynamics and recolonization mechanisms on different-sized soil disturbances in tallgrass prairie [J]. *American Journal of Botany*, 2001, 88(9): 1634-1642.
- [6] Benson E J, Hartnett D C. The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie [J]. *Plant Ecology*, 2006, 187(2): 163-178.
- [7] Tomlinson K W, O'connor T G. Control of tiller recruitment in bunchgrasses: uniting physiology and ecology [J]. *Functional Ecology*, 2004, 18(4): 489-496.
- [8] 赵凌平, 王占彬, 程积民. 草地生态系统芽库研究进展[J]. *草业学报*, 2015, 24(7): 172-179.
- [9] 陈心胜, 蔡云鹤, 王华静, 等. 湿地植物繁殖库的研究进展[J]. *农业现代化研究*, 2018, 39(6): 953-960.
- [10] Dalgleish H J, Hartnett D C. Below-ground bud banks increase along a precipitation gradient of the North American Great Plains: A test of the meristem limitation hypothesis [J]. *New Phytologist*, 2006, 171(1): 81-89.
- [11] Carter D L, Vander Weide B L, Blair J M. Drought-mediated stem and below-ground bud dynamics in restored grasslands [J]. *Applied Vegetation Science*, 2012, 15(4): 470-478.
- [12] Wang Zhengwen, Xu Ankai, Zhu Tingcheng. Plasticity in bud demography of a rhizomatous clonal plant *Leymus chinensis* L. in response to soil water status [J]. *Journal of Plant Biology*, 2008, 51(2): 102-107.
- [13] Dalgleish H J, Kula A R, Hartnett D C, et al. Responses of two bunchgrasses to nitrogen addition in

- tallgrass prairie: The role of bud bank demography [J]. *American Journal of Botany*, 2008, 95(6):672-680.
- [14] Chen Xinsheng, Deng Zhengmiao, Xie Yonghong, et al. Consequences of repeated defoliation on below-ground bud banks of *Carex brevicuspis* (Cyperaceae) in the Dongting Lake wetlands, China [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7:1119.
- [15] Evette A, Bédécarrats A, Bornette G. Environmental constraints influence clonal traits of herbaceous plant communities in an Alpine Massif [J]. *Folia Geobotanica*, 2009, 44(2):95-108.
- [16] Dalgleish H J, Hartnett D C. The effects of fire frequency and grazing on tallgrass prairie productivity and plant composition are mediated through bud bank demography [J]. *Plant Ecology*, 2009, 201(2):411-420.
- [17] Fidelis A, Appezzato-da-Glória B, Pillar V D, et al. Does disturbance affect bud bank size and belowground structures diversity in Brazilian subtropical grasslands? [J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2014, 209(2):110-116.
- [18] Chen Xinsheng, Deng Zhengmiao, Xie Yonghong, et al. Belowground bud banks of four dominant macrophytes along a small-scale elevational gradient in Dongting Lake wetlands, China [J]. *Aquatic Botany*, 2015, 122:9-14.
- [19] Wellstein C, Kuss P. Diversity and frequency of clonal traits along natural and land-use gradients in grasslands of the Swiss Alps [J]. *Folia Geobotanica*, 2011, 46(2/3):255-270.
- [20] 杨永兴, 李珂, 杨杨. 排水疏干胁迫下若尔盖高原沼泽退化评价指标体系[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(7):1826-1836.
- [21] Song Minghua, Dong Ming. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(2):237-244.
- [22] Xiao Derong, Tian Bo, Tian Kun, et al. Landscape patterns and their changes in Sichuan Ruoergai wetland national nature reserve [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(1):27-32.
- [23] 熊远清, 吴鹏飞, 张洪芝, 等. 若尔盖湿地退化过程中土壤水源涵养功能[J]. *生态学报*, 2011, 31(19):5780-5788.
- [24] Li H, Yang Y. Bud banks of two perennial grasses: Composition, size, dynamics and contribution to population maintenance during the flooded restoration succession on the Songnen Meadow, China [J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(10):2198-2203.
- [25] 肖德荣, 田昆, 张利权. 滇西北高原纳帕海湿地植物多样性与土壤肥力的关系[J]. *生态学报*, 2008, 28(7):3116-3124.
- [26] 张继涛. 羊草种群地下芽库各类型芽变化及与地上植株形成关系的研究[D]. 吉林 长春: 东北师范大学, 2009.
- [27] Xiao Derong, Deng L, Kim D G, et al. Carbon budgets of wetland ecosystems in China [J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(6):2061-2076.
- [28] Klimesová J, Klimeš L. Bud banks and their role in vegetative regeneration: A literature review and proposal for simple classification and assessment [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2007, 8(3):115-129.
- [29] 王鑫, 李文, 郝莹莹, 等. 土壤湿度对鄱阳湖湿地植物芽库萌发和生长的影响[J]. *南昌大学学报(理科版)*, 2019, 43(3):274-279.
- [30] Padilla F M, Pugnaire F I. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought [J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(3):489-495.
- [31] Ding Xinjing, Su Pengxi, Zhou Zijuan, et al. Below-ground bud bank distribution and aboveground community characteristics along different moisture gradients of alpine meadow in the Zoige Plateau, China [J]. *Sustainability*, 2019, 11(9):2602.
- [32] Mal T K, Lovett-Doust J, Lovett-Doust L. Effect of soil moisture and fertilizer application on clonal growth and reproduction in a tristylous weed, *Lythrum salicaria* [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1997, 75(1):46-60.
- [33] 周翰文. 水环境因子及植物生长调节剂对菹草石芽形成与萌发的影响[D]. 湖北 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [34] Herbert D A, Williams M, Rastetter E B. A model analysis of N and P limitation on carbon accumulation in Amazonian secondary forest after alternate land-use abandonment [J]. *Biogeochemistry*, 2003, 65(1):121-150.
- [35] 刘冬, 张剑, 包雅兰, 等. 水分对敦煌阳关湿地芦苇叶片与土壤 C、N、P 生态化学计量特征的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(11):3804-3812.
- [36] 朱俊瑾, 朱新萍, 韩东亮, 等. 新疆巴音布鲁克高寒湿地植物-土壤碳氮化学计量特征[J]. *新疆农业大学学报*, 2017, 40(1):53-59.
- [37] 张小芳, 刘贤德, 敬文茂, 等. 祁连山不同海拔火绒草叶片生态化学计量特征及其与土壤养分的关系[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(12):4012-4020.
- [38] 阚海明. 草地植被恢复中植物芽库和空斑干扰的作用机制研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [39] Deng Zhengmiao, Chen Xinsheng, Xie Yonghong, et al. The role of seedling recruitment from juvenile populations of *Carex brevicuspis* (Cyperaceae) at the Dongting Lake wetlands, China [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5:8646.
- [40] 李美娟. 鄱阳湖湿地植物繁殖库对水位变化的响应[D]. 江西 南昌: 南昌大学, 2015.