

DOI: 10.5846/stxb201811032382

何蕊廷, 杨康, 曾波, 李瑞, 牛汉刚, 史邵华, 阿依巧丽, 苏晓磊. 三峡水库消落区植被在差异性水淹环境中的分布格局. 生态学报, 2020, 40(3): 834-842.

He R T, Yang K, Zeng B, Li R, Niu H G, Shi S H, Ayi Q L, Su X L. Distribution pattern of vegetation in water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir as affected by differential flooding regimes. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 834-842.

三峡水库消落区植被在差异性水淹环境中的分布格局

何蕊廷, 杨康, 曾波*, 李瑞, 牛汉刚, 史邵华, 阿依巧丽, 苏晓磊

三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715

摘要:人工水库修建引发的差异性水文节律是决定消落区植被群落格局的主要因素, 高强度水淹环境中水淹胁迫是影响植被的重要因子而低强度水淹环境中物种竞争是影响植被的重要因子。为了探究差异性水淹环境中三峡水库消落区植物的水淹耐受能力及光资源竞争能力(植物株高)对植被群落分布格局的影响, 对三峡水库典型消落区不同水淹强度下生长的植被进行了研究, 结果表明: (1) 典型消落区调查共发现有植物 41 种, 其中高耐淹低竞争能力型植物 4 种, 其生物量在所有物种生物量中的占比达 70.99%, 低耐淹高竞争能力型植物 23 种, 其生物量占比为 28.02%, 低耐淹低竞争能力型植物 14 种, 生物量占比不足 1%, 消落区内无高耐淹高竞争能力型植物物种分布; (2) 高耐淹低竞争能力型植物在水淹强度大的消落区区域占优, 低耐淹高竞争能力型植物在植物物种竞争压力大的消落区区域占据主导, 低耐淹低竞争能力型植物在消落区中仅有零星分布; (3) 消落区植被生物量格局随着高程增加呈现出先增加后减少的趋势。研究差异性水淹环境对三峡水库消落区植被分布的影响, 可以为深入理解消落区植被分布格局的形成机制和大型水库消落区植被恢复与重建提供理论依据。

关键词: 三峡水库; 水位消落区; 水淹胁迫; 物种竞争; 水淹耐受; 光资源竞争; 植被生物量

Distribution pattern of vegetation in water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir as affected by differential flooding regimes

HE Ruiting, YANG Kang, ZENG Bo*, LI Rui, NIU Hangang, SHI Shaohua, AYI Qiaoli, SU Xiaolei

Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resource Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: The different hydrological regimes caused by artificial reservoir construction is the main factor affecting the patterns of community vegetation in the water-level fluctuation zone. The flooding stress in the high-intensity flooding area is an important factor affecting vegetation, but species competition in the low intensity flooding area is a key stress factor affecting vegetation. Plants growing under different flooding regimes in the typical water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir were studied in order to explore the effect of plant flooding tolerance and optical resource competitiveness (plant height) on vegetation distribution patterns. The results showed the following: (1) A total of 41 plants species were distinguished and analyzed in the studied area, including 4 plants with high submergence tolerance and low competitiveness, making up 70.99% of total biomass; 23 plants with low submergence tolerance and high competitiveness, making up 28.02% of total biomass; 14 plants with low submergence tolerance and low competitiveness, making up less than 1% total biomass; and no plants with high submergence tolerance and high competitiveness in the water-level fluctuation zone; (2) The plants with high tolerance and low competitiveness dominated in the water-level fluctuation zone with high flooding intensity, those with low tolerance and high competitiveness dominated in the water-level fluctuation zone

基金项目: 国家重点研发计划课题(2017YFC0505301); 国家自然科学基金项目(31770465)

收稿日期: 2018-11-03; 网络出版日期: 2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bzeng@swu.edu.cn

with high competitive pressure, and plants with low tolerance and low competition were only sporadically distributed at the shorelines; (3) The biomass pattern of vegetation along an inundation gradient showed a tendency to increase first and then decrease. This study could help us understand the mechanisms of vegetation distribution patterns at the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir and provide basic knowledge on vegetation restoration and reconstruction in this zone.

Key Words: Three Gorges Reservoir; water-level fluctuation zone; flooding stress; species competition; flooding tolerance; optical resource competition; vegetation biomass

随着世界各国对社会效益和经济效益的不断追求,全球人工水库和大坝数量日益增加,人工水库蓄水往往改变了河流或湖泊原有的自然水文节律,水库水位涨落区域(简称消落区)内的原生植被在水库长时间的蓄水淹没下发生了严重退化^[1]。三峡大坝是当今世界最大的水利发电工程^[2],为了满足防洪、发电和航运的需求,采用“蓄清排浊”的水位调度模式:每年9月初开始蓄水,10月底蓄至最高水位175 m高程,冬季维持高水位,至次年1月水位开始逐渐下降,6月降至防洪最低水位145 m高程,夏季洪汛期间维持低水位,至9月初开始新一轮蓄水(图1)。三峡水库水位的周期性涨落,从湖北到重庆形成了长约660 km、面积约349 km²、垂直落差达30 m的水库消落区^[3-4](图2)。三峡水库消落区植被遭受周期性、高强度的极端水淹后,其群落结构发生了剧变^[5],原有从未遭受过水淹胁迫的陆生生态系统逐渐演变为水陆交替生态系统,并形成了以草本植物为主的植被群落,消落区植物物种组成也发生了剧烈更替^[6]。

消落区植被作为河岸带生态系统的重要组成部分,其结构、功能和生态特征综合反映了消落区生态环境的基本特点和功能特性^[7]。然而,水库的水文调度模式决定着消落区植被的群落结构^[8],由于消落区不同高程所面临的水淹深度及水淹时间均存在巨大差异,形成的环境差异将造成植被沿水淹梯度存在相应的分布格局。植物在极端水淹环境下的适应程度也影响着植物物种的存活及分布^[9],而植物一系列能对自身定居、生存、生长及繁殖具有显著影响的性状,均能客观地表征植物对资源的利用能力以及对外界环境的适应能力^[10-11],其中植物的水淹耐受能力及对光资源的竞争能力是影响植被在极端水淹环境中分布格局的重要因素^[12]。

水淹胁迫是消落区内植物分布、生长的重要限制因素^[13-15],随着水淹深度和水淹时间的增加,消落区的生境条件(水淹深度、水淹时间、出露时间及出露期的气象条件等)在不同高程梯度下差异显著^[16-17]。在消落区内,植物的水淹耐受能力决定了植物分布及生长情况,具有高水淹耐受能力的植物能够更好地在水淹强度大的区域生长。在水淹较弱的区域,植物间对环境资源的竞争能力取代了水淹耐受能力成为该区域限制群落分布格局的重要因素,在水分含量、矿质营养含量等土壤条件相似且充足的环境中^[18],植物地下部分对土壤资源的竞争也并非限制消落区植物群落的首要因素,而是植物地上部分对光资源的争夺对消落区植物群落的分布造成了影响。植物对光资源争夺、对纵向空间的竞争能力决定了其在出露期的分布和生长情况:高大植株能够在光资源争夺较为激烈的区域广泛分布且长势良好,而低矮植物则受高大植物遮蔽的影响,仅有少

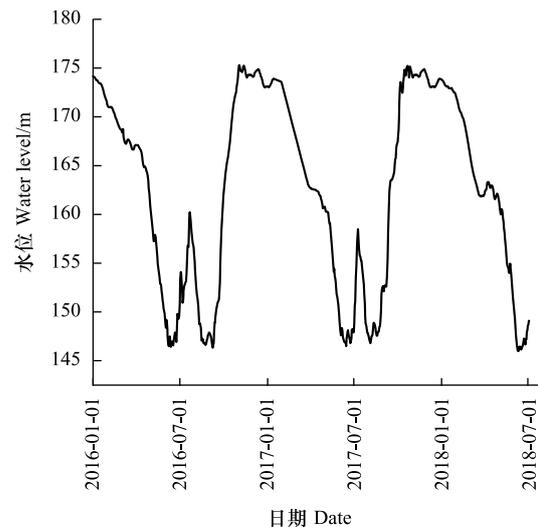


图1 三峡水库消落区研究区水位变化图(2016—2018)

Fig. 1 The water-level regime of study site in water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir from 2016 to 2018

量分布且生长情况较差。具有不同水淹耐受能力及光资源竞争能力的消落区植物,其分布及生长动态反映了植物对消落区水陆变化生境响应程度上的差异^[19]。

在高强度、长时间的极端水淹压力的环境筛选下,三峡水库消落区植被呈现出怎样的分布格局及生长态势,是我们迫切关心并亟待解决的问题。在三峡水库消落区环境中,植物遭受高强度极端水淹后的存活率可以反映出植物水淹耐受能力^[20-21],植物的株高可以反映该植物对光资源竞争能力的强弱^[22-23]。在本研究中,根据三峡水库消落区植物的耐淹能力和对光资源竞争能力的大小,将三峡水库消落区植被中的植物分为以下4个功能类型:高耐淹高竞争能力型植物、高耐淹低竞争能力型植物、低耐淹高竞争能力型植物、低耐淹低竞争能力型植物,并对不同消落区环境中植物的生物量表现进行研究^[24-25],提出如下科学假设:

- 1) 高耐淹高竞争能力型植物在消落区广泛分布,其生物量随高程的增加而增加;
- 2) 高耐淹低竞争能力型植物在消落区广泛分布,其在弱水淹区域的生物量低于高水淹区域的生物量;
- 3) 低耐淹高竞争能力型植物主要分布在消落区的弱水淹区域,生物量随高程的增加而增加;
- 4) 低耐淹低竞争能力型植物在消落区内或应仅有零星分布,生物量极低。

植被是消落区生态系统的重要组成部分,也是消落区功能的主体,植被不仅对库区的水土流失、养分循环以及污染物迁移转化起着强烈的缓冲和过滤作用,更在维持消落区较高生产力以及生物多样性等方面起着积极作用^[26]。近年来,已有许多学者对消落区物种组成^[27]、植物多样性^[28]以及优势植物的水淹耐受机制^[29-30]等方面开展了深入研究,然而有关消落区植物在环境胁迫及生物竞争压力的双重作用下的分布格局的研究还少见报道。研究差异性水淹环境对三峡水库消落区植被分布的影响,可以为深入理解消落区植被分布格局的形成机制和大型水库消落区植被恢复与重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于三峡库区腹心地带的重庆市忠县石宝镇(东经 108°08',北纬 30°24',图 2),其水位变化与三峡水库的水位调度模式完全一致,属于三峡库区典型消落区。忠县位于长江上游、重庆东部,属于亚热带东南季风气候,四季分明、光照充足、雨量充沛、土壤肥沃^[20, 31],土壤类型主要为水稻土、紫色土等,消落区内植被生长茂盛且物种丰富,人为干扰小。

1.2 研究方法

为了探究三峡水库消落区植被在差异性水淹环境下的分布格局,在 2017 年 8 月底至 10 月初,于三峡水库蓄水水淹前开展植被调查及研究测定,平行于河道设置样带,从 152 m 至 172 m 高程每隔 5 m 设置 1 条样带,共设置 5 条样带(152、157、162、167、172 m 高程,表 1),每个样带各设置 10—15 个样方,共计 56 个研究样方,样方设置为 2 m×2 m(三峡水库消落区植物以草本植物为主),相邻样方间隔不小于 5 m。根据野外实际调查及文献查阅,本研究中将遭受长时间(大于 120 d)完全水淹,存活率高于 90%的物种定义为高耐淹能力型植物,存活率低于 90%的植物定义为低耐淹能力型植物^[32];将株高高于 50 cm 的植物定义为高竞争能力型植物,株高低于 50 cm 的植物定义为低竞争能力型植物。调查并记录样方内植物物种组成(物种鉴定依据《中国植物志》^[33]),齐地刈割样方内所有植物物种的地上部分,分别称量各物种的总鲜重,每个物种选取 1—2 株地上部分完整的样品称量其鲜重后带回实验室,置于 60℃ 恒温烘箱中烘干至恒重,根据各植物物种样品的含水率及其干重分别计算样方内各物种生物量,并将每个样方内属于高耐淹高竞争能力型、高耐淹低竞争能力型、低耐淹高竞争能力型、低耐淹低竞争能力型 4 种功能类型中同一类型的各物种生物量之和作为此样方中该类型植物的生物量。

1.3 数据处理

为了比较不同水淹梯度下的植物生物量差异,采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)对各高程不同功能类型的植物生物量进行统计检验,并利用 Duncan 法进行多重比较,若方差不齐经转化后仍不齐则用非参

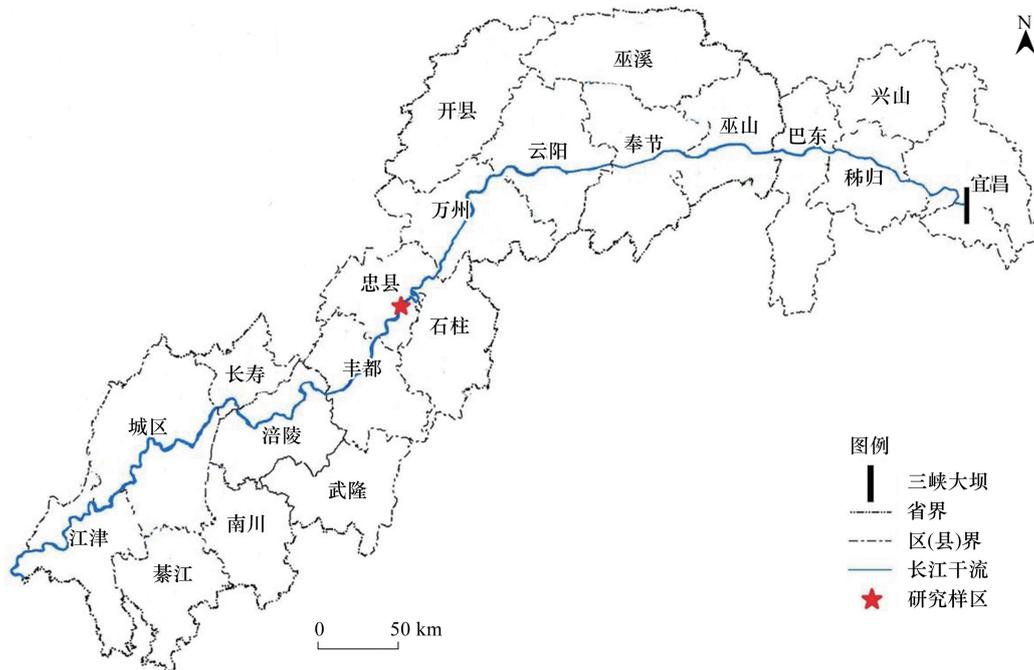


图2 三峡水库消落区研究区样位置图

Fig.2 The location of study site in water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

数检验(Kruskal-Wallis H 检验);使用 SPSS 22.0 软件进行统计分析以及 Origin 9.1 软件绘图。

表1 三峡水库消落区不同高程区域的水淹深度、水淹天数及出露天数(2017—2018)

Table 1 Submergence depth, submergence duration and submergence recession duration with different elevation in water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir from 2017 to 2018

高程 Elevation/m	最大水淹深度 Maximum submergence depth/m	水淹天数 Submergence duration/d	出露天数 Emergence recession duration/d
172	3	70	276
167	8	138	212
162	13	201	147
157	18	232	118
152	23	255	95

2 结果

2.1 三峡水库消落区四种类型植物的分布格局

本研究中调查发现研究区中有植物 14 科 34 属 41 种(表 2),其中禾本科(Gramineae)植物 12 种,菊科(Compositae)植物 8 种,唇形科(Labiatae)、蓼科(Polygonaceae)、苋科(Amaranthaceae)植物各 4 种,其余科别的物种数为 1 至 2 种;多年生植物有 7 科 12 属 13 种,占总数的 31.7%。本次调查结果显示,研究区的消落区内无高耐淹高竞争能力型植物。

研究区消落区内高耐淹低竞争植物能力型仅有 3 种:狗牙根(*Cynodon dactylon*)、扁穗牛鞭草(*Hemarthria compressa*)、喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*),均为多年生草本植物,该类型植物生物量随高程的升高呈现单峰增长趋势(图 3),其 152 m、157 m、162 m 高程的生物量均显著高于 167 m 高程($P < 0.05$)、极显著高于 172 m 高程($P < 0.01$)。研究区内低耐淹高竞争能力型植物共 23 种,如苍耳(*Xanthium sibiricum*)、狼把草

(*Bidens tripartita*)、黄花蒿(*Artemisia annua*)等,在消落区内广泛分布,该类型植物生物量随高程的增加呈现出增加的趋势,152 m、157 m 高程的植物生物量均显著低于 162、167、172 m 高程内的植物生物量($P < 0.05$)。研究区内低耐淹低竞争能力型植物有 15 种,如求米草(*Oplismenus undulatifolius*)、铁苋菜(*Acalypha australis*)、鳢肠(*Eclipta prostrata*)等,该类型植物在消落区内仅有零星分布(图 3),各高程生物量极低且在高程间无显著差异($P > 0.05$)。

表 2 三峡水库消落区研究区植被具有的植物物种名录

Table 2 The plant species composition of the vegetation in the studied water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

植物类型 Functional group	物种名 Species	科 Family	属 Genus	生活史 Life form
高耐淹低竞争能力型植物 Plants with high submergence tolerance and low competitiveness	扁穗牛鞭草 <i>Hemarthria compressa</i>	禾本科	牛鞭草属	多年生草本
	狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	禾本科	狗牙根属	多年生草本
	喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	苋科	莲子草属	多年生草本
低耐淹高竞争能力型植物 Plants with low submergence tolerance and high competitiveness	艾 <i>Artemisia argyi</i>	菊科	蒿属	多年生草本
	稗 <i>Echinochloa crusgalli</i>	禾本科	稗属	一年生草本
	苍耳 <i>Xanthium sibiricum</i>	菊科	苍耳属	一年生草本
	草木犀 <i>Melilotus officinalis</i>	豆科	草木犀属	多年生草本
	灯笼草 <i>Clinopodium polycephalum</i>	唇形科	风轮草属	多年生草本
	杠板归 <i>Polygonum perfoliatum</i>	蓼科	蓼属	一年生草本
	狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	禾本科	狗尾草属	一年生草本
	合萌 <i>Aeschynomene indica</i>	豆科	合萌属	一年生草本
	黄花蒿 <i>Artemisia annua</i>	菊科	蒿属	一年生草本
	金色狗尾草 <i>Setaria glauca</i>	禾本科	狗尾草属	一年生草本
	狼把草 <i>Bidens tripartita</i>	菊科	鬼针草属	一年生草本
	葎草 <i>Humulus scandens</i>	桑科	葎草属	一年生草本
	马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	禾本科	马唐属	一年生草本
	芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	禾本科	芒属	多年生草本
	石茅苳 <i>Mosla scabra</i>	唇形科	石茅苳属	一年生草本
	酸模叶蓼 <i>Polygonum lapathifolium</i>	蓼科	蓼属	一年生草本
	豨莶 <i>Siegesbeckia orientalis</i>	菊科	豨莶属	一年生草本
	苋 <i>Amaranthus tricolor</i>	苋科	苋属	一年生草本
	小蓬草 <i>Conyza canadensis</i>	菊科	白酒草属	一年生草本
野黍 <i>Eriochloa villosa</i>	禾本科	野黍属	一年生草本	
长鬃蓼 <i>Polygonum longisetum</i>	蓼科	蓼属	一年生草本	
竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i>	禾本科	求米草属	一年生草本	
紫苏 <i>Perilla frutescens</i>	唇形科	紫苏属	一年生草本	
低耐淹低竞争能力型植物 Plants with low submergence tolerance and low competitiveness	火炭母 <i>Polygonum chinense</i>	蓼科	蓼属	多年生草本
	苎草 <i>Arthraxon hispidus</i>	禾本科	苎草属	一年生草本
	鳢肠 <i>Eclipta prostrata</i>	菊科	鳢肠属	一年生草本
	龙葵 <i>Solanum nigrum</i>	茄科	茄属	一年生草本
	莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i>	苋科	莲子草属	多年生草本
	马兰 <i>Kalimeris indica</i>	菊科	马兰属	多年生草本
	求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	禾本科	求米草属	一年生草本
	双穗雀稗 <i>Paspalum paspaloides</i>	禾本科	雀稗属	多年生草本
	铁苋菜 <i>Acalypha australis</i>	大戟科	铁苋菜属	一年生草本
	雾水葛 <i>Pouzolzia zeylanica</i>	荨麻科	雾水葛属	多年生草本
	香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	莎草科	莎草属	多年生草本
	鸭跖草 <i>Commelina communis</i>	鸭跖草科	鸭跖草属	一年生草本
	扬子毛茛 <i>Ranunculus sieboldii</i>	毛茛科	毛茛属	多年生草本
叶下珠 <i>Phyllanthus urinaria</i>	大戟科	叶下珠属	一年生草本	
酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	酢浆草科	酢浆草属	一年生草本	

研究区消落区内无高耐淹高竞争能力型植物

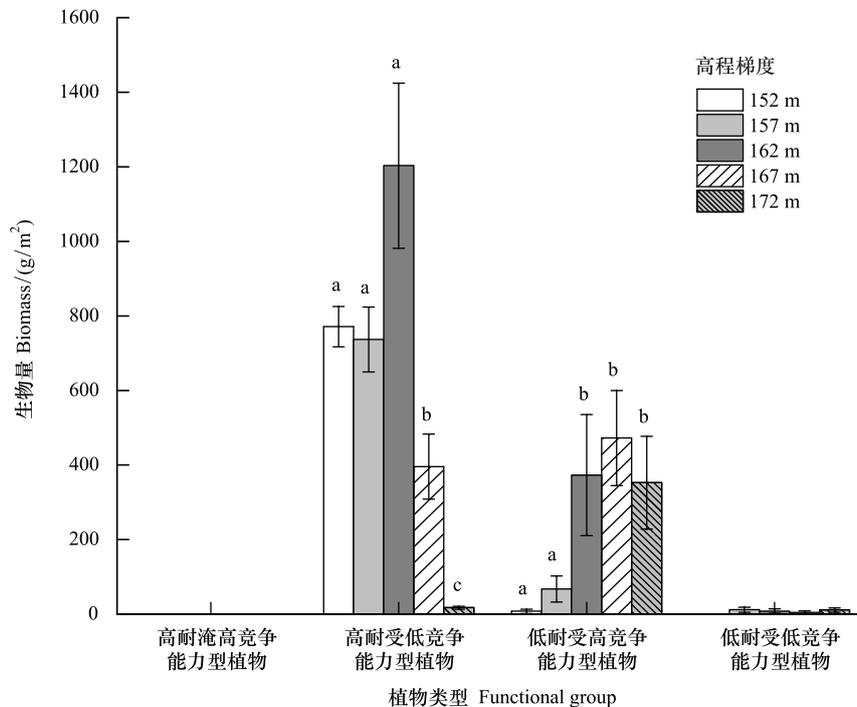


图3 三峡水库消落区内不同类型植物沿高程梯度的生物量分布格局

Fig.3 Biomass distribution patterns of different plant types along elevation gradient in water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

图中数值为平均值±标准误;不同小写字母表示同一类型植被在不同高程间差异显著($P<0.05$)

2.2 三峡水库消落区差异性水淹环境中植被生物量的分布格局

本研究发现,三峡水库消落区植被总生物量随高程升高呈现先增加后减小的趋势(图4),162 m 高程的植被生物量极显著高于 172 m 高程的植被生物量($P<0.01$),并显著高于 152、157、167 m 高程的植被生物量($P<0.05$);152、157、167 m 高程的植被生物量之间并无显著差异($P>0.05$),但均显著高于 172 m 高程植被生物量($P<0.05$)。

本研究发现,三峡水库消落区不同高程植被受梯度水淹的影响,生物量分布差异较大。消落区 152、157、162 m 高程区域中植被主要以高耐淹低竞争能力型植物为主(图4),且该功能类型植物的生物量极显著高于其余两个类型植物的生物量($P<0.01$,表1)。在 167 m 高程,高耐淹低竞争能力型植物与低耐淹高竞争能力型植物的生物量均极显著高于低耐淹低竞争能力型植物($P<0.01$)。低耐淹高竞争能力型植物在 172 m 高程区域占优,其生物量极显著高于另外两个类型植物的生物量($P<0.01$)。

总体而言,高耐淹低竞争能力型植物在消落区占据主导地位,其生物量占比达 70.99%(表3),其生物量

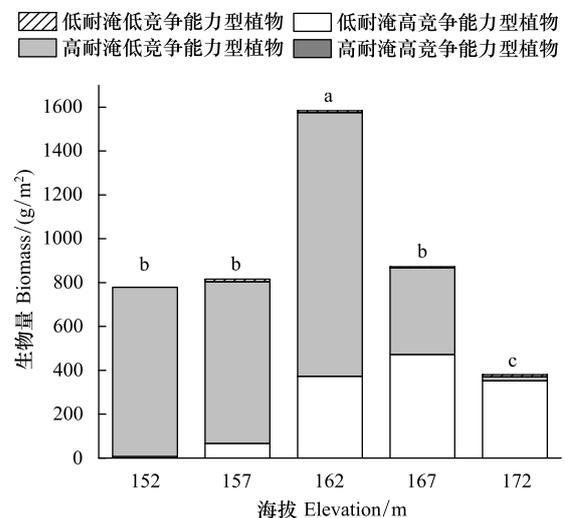


图4 三峡水库消落区植被生物量沿高程梯度的分布格局

Fig.4 Biomass distribution of vegetation along elevation gradient in water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

图中数值为平均值±标准误;不同小写字母表示同一类型植被在不同高程间差异显著($P<0.05$)

占比随高程的增加而逐渐减小:从 152 m 高程到 172 m 高程,生物量占比从 99.14% 下降至 4.53%;低耐淹高竞争能力型植物生物量占比为 28.02%,其植物生物量占比却随着高程的增加而逐渐增加;从 152 m 高程到 172 m 高程,生物量占比从 0.86% 增加至 92.57%;低耐淹低竞争能力型植物生物量占比仅为 0.99%,且该类型植物在各高程的生物量百分比均不足 3%。

表 3 三峡水库消落区不同类型植物沿水淹强度梯度的生物量

Table 3 Biomass of different plant types along inundation intensity gradient in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

高程/m Elevation	高耐淹低竞争能力型植物 Plants with high submergence tolerance and low competitiveness	低耐淹高竞争能力型植物 Plants with low submergence tolerance and high competitiveness	低耐淹低竞争能力型植物 Plants with low submergence tolerance and low competitiveness
152	771.36±54.12a(99.14%)	7.52±5.58b(0.86%)	—
157	736.73±86.60a(90.31%)	66.97±35.08b(8.21%)	12.08±6.61b(1.48%)
162	1203.21±221.60a(75.94%)	372.88±162.27b(23.54%)	8.24±5.69b(0.52%)
167	395.68±87.65a(45.36%)	472.22±127.54a(54.14%)	4.38±3.96b(0.50%)
172	17.24±4.07a(4.53%)	352.60±124.59b(92.57%)	11.08±5.84a(2.91%)
总计 Total	644.53±203.32(70.99%)	254.44±91.43(28.02%)	8.95±1.73(0.99%)

表中数值为平均值±标准误,括号中为此类型植物在此高程的生物量百分比;不同小写字母表示同一高程中不同类型植物生物量之间有极显著差异($P<0.01$);“—”表示该高程无此类型植物分布;研究区消落区内无高耐淹高竞争能力型植物

3 讨论

3.1 三峡水库消落区植被对梯度水淹胁迫的响应

在三峡水库消落区植被遭受水淹胁迫时,植被的水淹耐受能力的高低决定了植物的分布及生长,而植物对环境资源的争夺能力影响着植物在出露期的生长情况。经历了长时间的水淹筛选后,三峡水库消落区形成了以草本植物为主的植被群落,较短的生活史周期使其能在消落区特殊的生境中存活。消落区每年退水出露后,植物在短时间内快速生长、繁殖并完成其生活史^[34],并依靠种子或茎度过水淹逆境,在水淹结束后依靠土壤种子库^[35-36]或茎开始新一轮生命周期。植物对不同水淹强度的适应策略存在差异,在水淹胁迫强度很大的消落区区域,植物一年之中长期处于完全黑暗的淹没状态,其在出露期的有限恢复生长时间内,采取快速扩张种群并保持优势无疑是最优化的资源分配方式^[37]。与低矮植物相比,高大的植物需要消耗更多能量储备用于营养生长,水淹后其所需的恢复时间更长,因此高大的植物不利于在水淹胁迫强度很大的区域定居。与依靠种子度过水淹期的一年生植物相比,消落区内生长的多年生植物能凭借无性繁殖在退水后的出露期进行快速恢复与扩张,因而具有更大优势,借此优势多年生植物在消落区内累积形成的高优势度和高覆盖度也对一年生植物每年水退后种子萌发及萌发后产生的幼苗产生了严重的遮蔽效应,导致水淹强度大的消落区区域内一年生植物的种子成苗率极低^[38],一年生植物种群受到了严重抑制。已有研究表明,狗牙根能在消落区高强度水淹环境中形成稳定群落^[39],而正是其在水淹期的高水淹耐受能力和出露期的快速恢复能力,才确保了狗牙根在高强度水淹环境中占据巨大优势并维持种群延续。

退水后出露期的土壤营养、水分、温度等环境因子,虽然能在一定程度上影响植被群落,但并不是引起水淹胁迫强度较弱的消落区区域植被群落结构发生变化的主要因素^[27, 40-42]。大量的植物物种能够在该消落区区域存活,而植物间对光照和空间的激烈竞争才是影响该消落区区域植被群落的主导因素。生长在弱水淹胁迫的消落区区域的草本植物,多数依靠种子度过水淹逆境,在土壤刚出露时,该消落区区域的植物覆盖度低,并不会对植物的种子萌发及萌发后产生的幼苗造成遮蔽效应;但经过一定时间的生长发育后,随着植物对光照、空间的需求不断增加,植物间对光照、空间的争夺越发激烈,高大植物对光照及纵向空间的主导作用逐渐增强,进而对矮小植物产生愈发严重的遮蔽效应,引发低矮植物对光资源的获取大幅下降,其生长发育受到严重抑制。

3.2 三峡水库消落区植被群落格局分布的影响因素差异性分析

河流或水库的水文节律是影响消落区植被群落结构的主要因素^[8],水文环境的改变引起消落区环境条件发生了剧烈变动,进而引发了植物与环境、植物与植物关系的一系列适应性变化^[43],在差异性水淹环境中,消落区植被群落不同高程间存在差异性分布格局。大量研究表明,三峡水库消落区植物群落的丰富度格局、覆盖度、多样性、稳定性等在高程梯度间存在较大差异^[28,44-45],但在弱水淹区域限制消落区植被群落分布格局的影响因素并未得到普适性结论。

有研究认为,是消落区土壤理化性质(营养含量、含水量、pH、容重等)的差异造成了消落区植被群落现有的分布格局^[46-47];也有研究发现,土壤理化性质对消落区植被群落的分布格局解释度较低,或高程梯度间的土壤理化性质并无显著差异^[27,48]。研究结果差异较大的主要原因在于,尽管水淹胁迫造成的环境梯度大致相同,但在不同研究区域内,消落区的植物组成、地理地形、土壤类型、土地利用方式等千差万别,造成了消落区土壤对植被群落的影响程度各不相同:在土壤理化性质较差的消落区,植物地下部分对有限的土壤资源发生了激烈争夺,使土壤成为了限制植被群落的主要因素;在土壤肥沃的区域,植物所需养分来源充足,土壤就不再是影响消落区植被的主要因素,而是植物地上部分光资源竞争能力决定了消落区植被群落的分布格局。

4 结论

高强度的周期性水淹使三峡水库消落区植被群落结构发生了剧变,而消落区植被群落在水淹胁迫及竞争压力的双重作用下,其分布格局沿水淹梯度的增加呈现出明显分化:植物兼具高水淹耐受能力和迅速恢复生长能力才能在消落区高水淹强度区域广泛分布;在消落区弱水淹区域,水淹耐受能力不再是影响植物分布的主要因素,植物具有更强的光资源竞争能力才能在消落区出露时占据优势,进而完成生活史并以繁殖体的形式渡过水淹期。

参考文献(References):

- [1] Kuiper J J, Janse J H, Teurlinx S, Verhoeven J T A, Alkemade R. The impact of river regulation on the biodiversity intactness of floodplain wetlands. *Wetlands Ecology and Management*, 2014, 22(6): 647-658.
- [2] Wu J Q, Huang J H, Han X Q, Xie Z Q, Gao X M. Three-gorges dam: experiment in habitat fragmentation? *Science*, 2003, 300(5623): 1239-1240.
- [3] 潘庆燊, 陈济生, 黄悦, 胡向阳. 三峡工程泥沙问题研究进展. 北京: 中国水利水电出版社, 2014.
- [4] 牛志明. 三峡库区水库消落区水土资源开发利用的前期思考. *科技导报*, 1998, 16(4): 61-62.
- [5] Wen Z F, Ma M H, Zhang C, Yi X M, Chen J L, Wu S J. Estimating seasonal aboveground biomass of a riparian pioneer plant community: an exploratory analysis by canopy structural data. *Ecological Indicators*, 2017, 83: 441-450.
- [6] Su X L, Zeng B, Huang W J, Yuan S H, Xu S J, Lei S T. The effect of winter impoundment of the three gorges dam: the degradation and convergence of pre-upland vegetation. *Ecological Engineering*, 2013, 61: 456-459.
- [7] 胡振鹏, 葛刚, 刘成林, 陈伏生, 李述. 鄱阳湖湿地植物生态系统结构及湖水位对其影响研究. *长江流域资源与环境*, 2010, 19(6): 597-605.
- [8] Moor H, Hylander K, Norberg J. Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *AMBIO*, 2015, 44(Suppl 1): 113-126.
- [9] 高婷, 董蓉, 黄慧敏, 陶建平. 三峡水库消落带出露期植物群落动态特征. *重庆师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 34(5): 38-43.
- [10] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H T, Morgan H D, van der Heijden M G, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [11] Moor H, Rydin H, Hylander K, Nilsson M B, Lindborg R, Norberg J. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6): 1623-1635.
- [12] Yang F, Wang Y, Chan Z L. Review of environmental conditions in the water level fluctuation zone: perspectives on riparian vegetation engineering in the Three Gorges Reservoir. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 2015, 18(2): 240-249.
- [13] Capon S J. Flood variability and spatial variation in plant community composition and structure on a large arid floodplain. *Journal of Arid Environments*, 2005, 60(2): 283-302.

- [14] 苏晓磊, 曾波, 乔普, 阿依巧丽, 黄文军. 冬季水淹对秋华柳的开花物候及繁殖分配的影响. 生态学报, 2010, 30(10): 2585-2592.
- [15] Nilsson C, Svedmark M. Basic principles and ecological consequences of changing water regimes; riparian plant communities. *Environmental Management*, 2002, 30(4): 468-480.
- [16] Deil U. A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands—a global perspective. *Phytocoenologia*, 2005, 35(2/3): 533-706.
- [17] Farrell J M, Murry B A, Leopold D J, Halpern A, Rippke M B, Godwin K S, Hafner S D. Water-level regulation and coastal wetland vegetation in the upper St. Lawrence River: Inferences from historical aerial imagery, seed banks, and *Typha* dynamics. *Hydrobiologia*, 2010, 647(1): 127-144.
- [18] 杨持. 生态学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2008.
- [19] 朱妮妮, 郭泉水, 秦爱丽, 裴顺祥, 马凡强, 朱莉, 简尊吉. 三峡水库奉节以东秭归和巫山段消落带植物群落动态特征. 生态学报, 2015, 35(23): 7852-7867.
- [20] 王建超, 朱波, 汪涛. 三峡库区典型消落带淹水后草本植被的自然恢复特征. 长江流域资源与环境, 2011, 20(5): 603-610.
- [21] 杜琿. 完全水淹环境中光照、溶氧和水压三种环境因子对喜旱莲子草耐淹策略的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [22] 雷波, 王业春, 由永飞, 张晟, 杨春华. 三峡水库不同间距高程消落带草本植物群落物种多样性与结构特征. 湖泊科学, 2014, 26(4): 600-606.
- [23] 彭镇华. 中国长江三峡植物大全. 北京: 科学出版社, 2005.
- [24] 郭娜, 刘剑秋. 植物生物量研究概述(综述). 亚热带植物科学, 2011, 40(2): 83-88.
- [25] 刘娜. 三峡库区消落带典型植物淹水后降解动态与养分释放特征研究[D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- [26] 谭淑端, 王勇, 张全发. 三峡水库消落带生态环境问题及综合防治. 长江流域资源与环境, 2008, 17(S1): 101-105.
- [27] 童笑笑, 陈春娣, 吴胜军, 贾振毅, 易雪梅, 马茂华. 三峡库区澎溪河消落带植物群落分布格局及生境影响. 生态学报, 2018, 38(2): 571-580.
- [28] 刘维暉, 王杰, 王勇, 杨帆. 三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异. 生态学报, 2012, 32(17): 5454-5466.
- [29] 李斯琪, 史邵华, 潘晓娇, 阿依巧丽, 林锋, 曾波. 黑暗完全水淹环境下植物的生长与碳水化合物消耗——以三峡库区消落带植物狗牙根和牛鞭草为例. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2017, 34(6): 49-56.
- [30] 潘晓娇. 三峡水库消落区一年生优势植物种子(果实)耐淹机制研究[D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- [31] 林锋. 两种生活史类型一年生植物种子对三峡水库消落区水淹环境的耐受能力[D]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [32] 王海锋, 曾波, 李娅, 乔普, 叶小齐, 罗芳丽. 长期完全水淹对4种三峡库区岸生植物存活及恢复生长的影响. 植物生态学报, 2008, 32(5): 977-984.
- [33] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第二十七卷. 北京: 科学出版社, 1979.
- [34] 杨朝东, 张霞, 向家云. 三峡库区消落带植物群落及分布特点的调查. 安徽农业科学, 2008, 36(31): 13795-13796, 13866-13866.
- [35] Säumel I, Kowarik I. Urban rivers as dispersal corridors for primarily wind-dispersed invasive tree species. *Landscape and Urban Planning*, 2010, 94(3/4): 244-249.
- [36] Favre-Bac L, Ermoult A, Mony C, Rantier Y, Nabucet J, Burel F. Connectivity and propagule sources composition drive ditch plant metacommunity structure. *Acta Oecologica*, 2014, 61: 57-64.
- [37] 洪明. 三峡库区消落带3种草本植物对水陆生境变化的响应[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2011.
- [38] 李丑. 三峡水库消落区一年生植物的幼苗库特征、幼苗发生及植被的季节动态[D]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [39] Bejarano M D, Nilsson C, Aguiar F C. Riparian plant guilds become simpler and most likely fewer following flow regulation. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(1): 365-376.
- [40] 康义. 三峡库区消落带土壤理化性质和植被动态变化研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2010.
- [41] 刘金山. 水旱轮作区土壤养分循环及其肥力质量评价与作物施肥效应研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [42] Wang Q, Yuan X Z, Willison J H M, Zhang Y W, Liu H. Diversity and above-ground biomass patterns of vascular flora induced by flooding in the drawdown area of China's three gorges reservoir. *PLoS One*, 2014, 9(6): e100889.
- [43] Crosslé K, Brock M A. How do water regime and clipping influence wetland plant establishment from seed banks and subsequent reproduction? *Aquatic Botany*, 2002, 74(1): 43-56.
- [44] Kellogg C H, Zhou X B. Impact of the construction of a large dam on riparian vegetation cover at different elevation zones as observed from remotely sensed data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2014, 32: 19-34.
- [45] 孙荣, 邓伟琼, 李修明. 三峡库区典型次级河流河岸植被分布格局——以重庆东河为例. 生态学杂志, 2015, 34(10): 2733-2741.
- [46] 张志永, 万成炎, 郑志伟, 邹曦, 潘晓洁, 胡莲, 冯坤, 陈小娟. 三峡水库小江消落区生境异质性对植物群落影响. 长江流域资源与环境, 2013, 22(11): 1506-1513.
- [47] Zhang Z Y, Wan C Y, Zheng Z W, Hu L, Feng K, Chang J B, Xie P. Plant community characteristics and their responses to environmental factors in the water level fluctuation zone of the three gorges reservoir in China. *Environmental Science and Pollution Research*, 2013, 20(10): 7080-7091.
- [48] 王业春, 雷波, 张晟. 三峡库区消落带不同水位高程植被和土壤特征差异. 湖泊科学, 2012, 24(2): 206-212.