

DOI: 10.20103/j.stxb.202307041432

程莅登, 袁兴中, 孙阔, 唐婷, 袁嘉. 三峡库区消落带植物群落及其功能性状对水淹强度的响应. 生态学报, 2024, 44(11): 4795-4807.

Cheng L D, Yuan X Z, Sun K, Tang T, Yuan J. Responses of plant communities and their functional traits in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir area to different flooding intensities. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4795-4807.

三峡库区消落带植物群落及其功能性状对水淹强度的响应

程莅登^{1,2}, 袁兴中^{1,2,*}, 孙 阔^{1,2}, 唐 婷^{1,2}, 袁 嘉^{1,2}

1 重庆大学建筑城规学院, 重庆 400044

2 重庆大学三峡库区消落区生态修复与治理研究中心, 重庆 400044

摘要: 植物功能性状能表征其对资源的利用能力和对外界环境的响应, 而水淹强度的不同使得三峡库区消落带不同高程的生境存在较大差异, 因此开展不同水淹梯度下消落带植物群落生态策略及功能性状差异的研究, 对全面理解植物对消落带不同生境的适应机理具有重要意义。研究选取受三峡水库水位变化影响的澎溪河流域, 沿高程梯度对不同水淹强度下的植物群落及其功能性状指标进行分析。结果表明: (1) 消落带植物群落处于演替的初级阶段, 不同水淹梯度下的植物群落存在显著分化; (2) 环境胁迫是决定消落带植物生态策略的主要因素, 总体呈现较为集中的耐压策略, 随着高程升高有逐渐向杂草策略转移的趋势; (3) 随着高程升高, 植物的高度、主茎干物质量、比根长及叶组织密度都有增大的趋势, 比叶面积则相反。 (4) 各功能性状之间存在显著相关性, 并通过形成不同的性状组合以适应不同强度水淹干扰的生境。消落带下部更倾向于投资于叶片使植物在出露期能快速获取资源和完成生活史, 而消落带上部则更倾向于投资防御组织及根系以抵御干旱, 研究结果可为消落带生物多样性保护及其生态系统修复提供理论依据。

关键词: 消落带; 水淹强度; 植物群落; 功能性状; 竞争-耐压-杂草生态策略

Responses of plant communities and their functional traits in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir area to different flooding intensities

CHENG Lideng^{1,2}, YUAN Xingzhong^{1,2,*}, SUN Kuo^{1,2}, TANG Ting^{1,2}, YUAN Jia^{1,2}

1 Faculty of Architecture and Urban Planning, Chongqing University, Chongqing 400044, China

2 Research Center for Ecological Restoration and Control of Water Level Fluctuating Zone in the Three Gorges Reservoir, Chongqing University, Chongqing 400044, China

Abstract: Functional traits of plants determine their capacity to utilize resources and respond to the external environment. The water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir area exhibits significant variations in habitats at different elevations due to various flooding intensities. Therefore, conducting research on the ecological strategies and differences in functional traits of plant communities in the water-level fluctuation zone under different flooding gradients is crucial. This research will provide a comprehensive understanding of the mechanisms how plants adapt to diverse habitats in the water-level fluctuation zone. In this study, we selected the Pengxi River basin, which is affected by changes in water levels due to the Three Gorges Reservoir. We analyzed the plant communities and their functional trait indexes under varying intensities of flooding along the elevation gradient. The results showed that: (1) the plant communities in the water-level fluctuation zone

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (52178031); 中央高校基本科研业务费 (2021CDJQYJC005)

收稿日期: 2023-07-04; **网络出版日期:** 2024-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 1072000659@qq.com

were in the primary stage of succession and there was significant differentiation of plant communities under different flooding gradients. (2) Environmental stress was the main factor determining the ecological strategy of the plants in the water-level fluctuation zone, which showed a more concentrated S-type strategy in general, and there was a trend of gradual transition to a R-type strategy as the elevation increased. (3) With the increase of elevation, the plant's height, the stem dry mass content, specific root length, and leaf tissue density tended to increase, while the specific leaf area decreased. (4) The functional traits were significantly correlated with each other and adapted to habitats with varying intensities of flooding disturbance by forming unique combinations of traits. On the one hand, the lower part of the water-level fluctuation zone was more likely to allocate resources to leaf production, allowing plants to rapidly acquire resources and complete their life history during the emergence period. On the other hand, the upper part tended to invest in defense tissues and root systems to withstand drought. The findings of this study can serve as a theoretical foundation for biodiversity conservation and ecosystem restoration in the water-level fluctuation zone.

Key Words: water-level fluctuation zone; flooding intensity; plant communities; functional traits; CSR ecological strategies

植物功能性状可定义为植物在对生境及其变化长期适应的过程中,通过自身个体内协同进化,形成的一系列可观测的重要属性^[1],以最大限度提高植物在生境中的生存能力和功能表现,是探索植物如何应对和适应不断变化环境的重要指标^[2]。植物功能性状具有容易测定、可同时对大量物种进行比较的特点,且与植物对资源获取和利用效率间的关系较为密切^[3]。许多学者认为,从生物个体到生态系统的尺度上,结合对环境变化的反应,确定区域到全球尺度的功能性状及生态策略模式,对于提高预测生态系统对未来环境变化如何响应的能力非常重要^[4-5]。探讨生境变化影响植物群落组成与多样性等的机制是生态学研究中的重要课题,除物种组成差异外,其功能性状组成及生态策略对生境变化的响应也极其关键^[6]。将个体水平植物功能性状与群落物种相对盖度结合,计算得到群落加权平均性状(CWM)代表群落水平植物功能性状,是研究群落功能性状组成与环境梯度之间的重要方法^[7]。Grime^[8]提出的竞争者、耐压者、杂草者(CSR)分类是较为成熟的一套生态策略理论,它通过解释各种功能性状协同变异的主导维度来反映植物的生态对策^[9]。三个主要策略分别代表在竞争型、非生物限制或定期生物量破坏条件下产生的功能性状组合。目前已开发了许多CSR分析方法^[9-10],并已作为实用工具用于分析、比较、解释一系列群落过程以及预测各种植物的生态策略^[11-13]。通过研究植物群落不同生境下的分布模式及生态策略,对了解生态系统功能与环境变化之间的响应关系及其机制提供了重要依据^[14]。

三峡水库是世界上最大的水利水电工程,采用“蓄清排浑”的运行模式,使得冬季库区水位上涨至海拔175 m,夏季回落至海拔145 m,由此形成了落差达30m的大面积消落带^[15]。其生态系统在长时间冬季水淹加上夏季出露时的高温干旱胁迫下受到严重影响^[16]。引发的生物多样性衰退、土壤侵蚀、景观品质下降等问题都使得消落带生态修复工作越发迫切^[17]。消落带植物作为消落带生态系统的重要组成部分,其空间分布和稳定性是维持消落带生态系统功能的关键^[18]。研究表明周期性的淹没与出露显著改变了植物群落特征^[19],植物为了适应该种特殊生境表现出了独特的生态策略^[20],这种间隔时间较长的干湿交替生境也塑造了植物形态及生理上的适应特征^[21]。因此,开展不同水淹梯度下消落带植物功能性状差异的研究,通过对消落带不同梯度植物的生态策略进行研究,并利用功能性状理解植物资源获取、储存及分配模式,对全面理解植物对消落带环境的适应机理具有重要意义。

本研究为探讨消落带不同水淹强度与植物群落及功能性状之间的响应关系,在受三峡水库蓄水影响的重庆市开州区澎溪河消落带进行植物群落调查并测定群落水平功能性状,旨在分析:(1)不同水淹强度下消落带植物群落类型的分化特征;(2)不同水淹强度下消落带植物所采取的生态策略;(3)水淹强度与群落水平的根、茎、叶功能性状的响应关系;(4)植物在各个功能性状的分配模式及其相关性。研究结果可揭示消落带植

被格局的形成机制及植物在差异生境下的适应对策,为消落带生物多样性保护和生态修复提供理论依据。

1 研究区域和研究方法

1.1 研究区环境概况

研究区域位于三峡库区腹心的重庆市开州区澎溪河,涉及重庆市开州区汉丰湖国家湿地公园及澎溪河湿地市级自然保护区(图1)。研究区域地处开州区三里河谷,地势平坦,坡度平缓,消落带面积广阔^[16]。该区域属亚热带湿润季风气候,年平均气温约为 18.5℃,年降水量约为 1385mm^[22]。为降低三峡水库蓄水所带来的影响,开州区政府在新城下游修筑水位调节坝,将水位落差由 30m 降至 4.72m,由此形成城市内湖——汉丰湖,在三峡水库及水位调节坝的共同调控下,形成了与三峡库区水位涨落同步的消落带。澎溪河湿地自然保护区位于三峡库区腹心,区内主要河流澎溪河为长江干流左岸一级支流,支流白夹溪、普里河于左右两岸汇入澎溪河,受三峡水库蓄水影响显著^[23]。

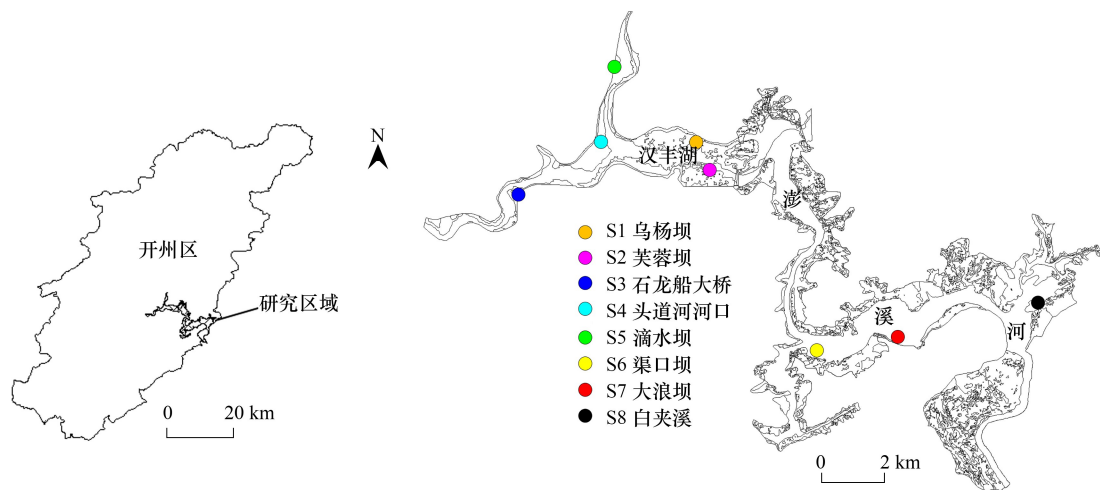


图1 研究区及样点分布图

Fig.1 Distribution of study area and sample sites

1.2 研究方法

1.2.1 群落调查

本调查于 2021 年开展,并选取消落带出露、且植物处于生长旺期的 7—8 月进行。在澎溪河流域选取 8 个样点,其中乌杨坝、芙蓉坝、石龙船大桥、头道河河口、滴水坝位于汉丰湖国家湿地公园内,渠口坝、大浪坝、白夹溪位于澎溪河湿地自然保护区内。每个样点从高程最低处到高程最高处设置平行样线,其中乌杨坝 6 条,芙蓉坝、石龙船大桥、头道河河口、滴水坝、大浪坝 3 条,渠口坝 4 条,白夹溪 7 条。在每条样线上,沿高程梯度设置样地,样地设置所在的高程在不同的样点有差异(表 1)。在每条样线的各高程设置 1 个 10m×10m 的样地,采用随机抽样法在每个样地内随机设置 5 个 1m×1m 的草本样方进行植物群落调查。对样地内和样方内的所有植物进行记录,记录指标包括种名、株数、高度、盖度、环境因子等,共设置样地 30 个,草本样方 150 个(表 1)。高程越高即代表水淹强度越弱,根据长江水文网三峡水库水文数据及相关文献^[24—25],澎溪河消落带下部(高程 160—168m)每年经历水淹最大深度约为 10m 以上,时间约为 160 天,消落带上部(高程 170—175m)每年经历水淹最大深度约为 5m,时间约为 70 天。

1.3 植物功能性状的取样和测量

将样地内盖度大于 40%的植物定为优势种,在每个样地中选取 5 株光照条件良好、生长成熟、个体大小相近的完整目标优势种植株,对根、茎、叶等指标进行现场测量,每个植株摘取 3—5 片完好无遮阴无病虫害的叶

片,并将其主茎及根采集后带回实验室测定并计算功能性状(表2)。

表 1 采样点概况表

Table 1 Summary table of sampling sites

序号 No.	采样点位置 Location	经纬度 Latitude and longitude	海拔/m Altitude	主要底质类型 Main substrate	采样点所处高程/m Elevation of the sampling point
S1	乌杨坝	31°11'47"N 108°26'38"E	168—180	块石、黏土	168;170;172; 175; >175
S2	芙蓉坝	31°10'57"N 108°26'34"E	170—176	壤土、块石	170;172;>175
S3	石龙船大桥	31°10'50"N 108°23'20"E	170—176	黏土、碎石	170;172;>175
S4	头道河河口	31°11'13"N 108°23'56"E	168—175	碎石、黏土	170;172;175
S5	滴水坝	31°21'62"N 108.4235E	168—176	碎石、黏土	168;172;>175
S6	渠口坝	31°7'60"N 108°29'36"E	161—172	壤土	170;172;175
S7	大浪坝	31°8'40"N 108°30'37"E	160—173	壤土	168;170;172;175
S8	白夹溪	31°8'59"N 108°33'47"E	155—177	壤土、黏土	160;165;170;175;>175

表 2 功能性状计算方法表

Table 2 Functional trait calculation method

功能性状 Functional trait	单位 Unit	测量及计算方法 Measurement and calculation methods
株高 Height (H)	cm	用卷尺进行测定自然状态下植株最高点距离地面的垂直高度,取平均值。
叶面积 Leaf area (LA)	mm ²	相机拍摄叶片保存图像,软件 ImageJ 进行叶面积计算。
比叶面积 Specific leaf area (SLA)	cm ² /g	测量鲜重后,叶片置于烘箱中 70 ℃ 恒温烘干后测定干重。 计算公式:SLA=叶面积/叶片干重。
叶干物质含量 Leaf dry matter content (LDMC)	g/g	计算公式:LDMC=叶片干重/叶片鲜重。
主茎干物质质量 Stem dry matter content (SDMC)	g/g	在距离主茎基部 10—40 cm 间剪取约 10 cm 的一段茎,测得其鲜重和干重。 计算公式:SDMC=主茎干重/主茎鲜重。
比根长 Specific root length (SRL)	cm/g	计算公式为:SRL=根长/根干重。
叶片厚度 Leaf thickness (LT)	mm	叶片厚度仪进行测量,取平均值。
叶组织密度 Leaf tissue density (LTD)	g/cm ³	计算公式:LTD=叶片干重/(叶面积×叶厚度)

1.4 数据处理

物种重要值=(相对高度+相对盖度+相对多度)/3

群落加权平均性状计算公式为:

CWM = ∑_{i=0}^S w_i × x_i

式中, S 为物种数, w_i为物种 i 在群落中的相对盖度, x_i为物种 i 的性状值^[26]。

本研究在二维排序空间使用非度量多为尺度分析(NMDS)方法分析了不同高程的植物群落类型差异,通过非参数多元方差分析(Permanova)检验不同水淹梯度下植物物种组成是否有显著性差异,检验过程基于Bray-Curtis 相似性矩阵,通过 999 次置换分析确定显著性。采用两两比较和相似百分比(SIMPER)指数寻找对群落变化具有贡献率的物种。在植物功能性状数据分析前对原数据进行以 10 为底的对数转换以符合正态

分布。利用三个关键的叶片性状(LA、LDMC 和 SLA)提供一个可靠的多变量结构来分析植物的生态策略,将每个性状的 CWM 值运用无数据丢失的 StrateFy 分析工具来计算植物群落的 CSR 策略。该分析工具通过对关键叶片性状进行初步的 PCA 分析以确定性状之间的三方关系,对性状值与 PCA 轴进行回归,使用最佳拟合曲线的回归方程来制作 Excel 电子表格,然后在电子表格中加入一个函数从而确定每个物种的 LA、LDMC 和 SLA 的贡献比例。最终得到物种的三角形排序图可以从叶片性状上对植物物种进行 CSR 分析,并与其他物种进行比较^[27]。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对不同高程植物的功能性状进行显著性差异检验,使用 Tukey 法进行多重比较。本研究所有数据处理以及制图均使用 Origin 2021 和 R 4.1.1 进行。

2 结果

2.1 不同水淹强度下植物群落的变化特征

本次调查共记录植物 82 科 223 属 294 种。使用 NMDS 排序(图 2)对澎溪河消落带植物群落进行分析(Stress=0.19),ADONIS 检验结果显示研究区域内各高程之间的植物群落物种组成存在极显著差异($P <$

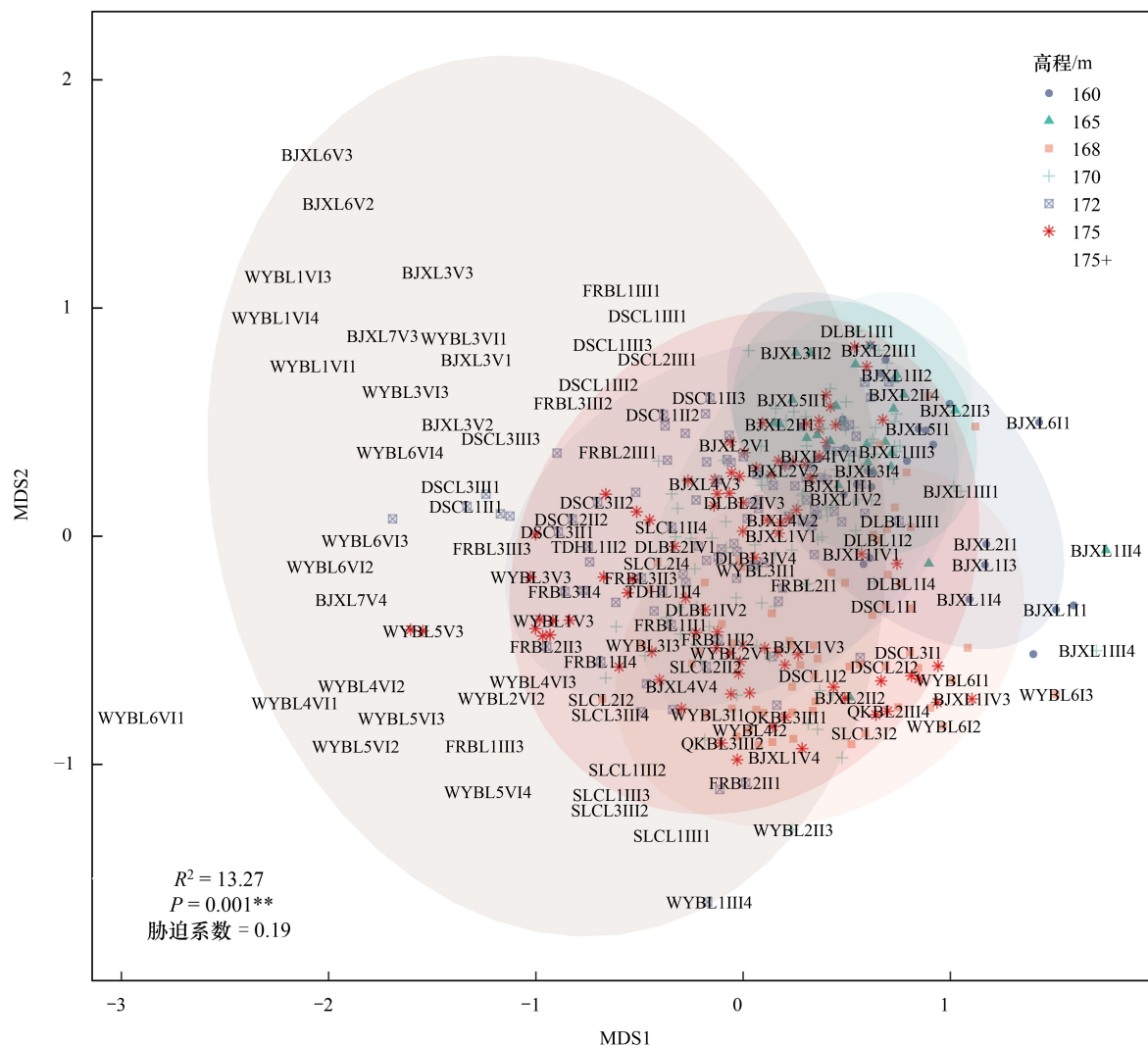


图 2 消落带植物群落类型非度量多维尺度分析(NMDS)排序图

Fig.2 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ranking map of plant community types in the water-level fluctuation zone

图中编号为样方编号,其中 WYB:乌杨坝;FRB:芙蓉坝;SLC:石龙船大桥;TDH:头道河河口;DSC:滴水坝;DLB:大浪坝;QKB:渠口坝;BJX:白夹溪;L 为样线编号;I—VI 为高程;数字为样方号

0.01)。两两高程差异性检验结果显示区域内两两高程之间的群落物种组成均存在极显著差异($P<0.01$), SIMPER 分析结果显示不同高程间物种对于群落间差异的贡献率(表 3)。

表 3 高程对主要区别物种及显著性差异检验表

Table 3 Main difference species and significant difference test for elevation pairs

高程对 Elevation pair	差异物种数 Number of differential species	主要物种(贡献率前三) Main species (top three contributors)	贡献率 Contribution rate	R^2	P
160m vs 165m	9	苘麻、通泉草、碎米莎草	70.04%	0.052	0.013
160m vs 168m	11	狗牙根、稗、香附子	71.83%	0.124	0.001
160m vs 170m	13	狗牙根、异型莎草、香附子	70.32%	0.048	0.001
160m vs 172m	14	狗牙根、香附子、喜旱莲子草	70.33%	0.087	0.001
160m vs 175m	14	异型莎草、香附子、稗	70.69%	0.088	0.001
160m vs >175m	20	香附子、异型莎草、酢浆草	70.53%	0.125	0.001
165m vs 168m	11	狗牙根、稗、大狼把草	71.41%	0.181	0.001
165m vs 170m	12	大狼把草、苘麻、合萌	71.37%	0.044	0.001
165m vs 172m	14	稗、大狼把草、苍耳	71.66%	0.100	0.001
165m vs 175m	13	稗、苘麻、酸模叶蓼	71.48%	0.100	0.001
165m vs >175m	18	稗、苘麻、白茅	70.65%	0.142	0.001
168m vs 170m	13	狗牙根、大狼把草、稗	70.06%	0.075	0.001
168m vs 172m	15	狗牙根、稗、大狼把草	70.65%	0.076	0.001
168m vs 175m	15	狗牙根、苍耳、稗	71.26%	0.055	0.001
168m vs >175m	21	白茅、稗、大狼把草	70.41%	0.120	0.001
170m vs 172m	16	大狼把草、苍耳、喜旱莲子草	71.96%	0.036	0.001
170m vs 175m	15	苍耳、大狼把草、石茅苳	71.90%	0.035	0.001
170m vs >175m	20	狗牙根、狗尾草、苍耳	70.82%	0.133	0.001
172m vs 175m	15	石茅苳、喜旱莲子草、五节芒	71.17%	0.024	0.001
172m vs >175m	20	白茅、艾、野大豆	70.08%	0.093	0.001
175m vs >175m	21	白茅、五节芒、草木犀	70.89%	0.096	0.001

2.2 不同水淹强度下植物群落生态策略的变化特征

对澎溪河消落带不同高程的植物群落 CSR 策略进行分析(图 3),结果显示澎溪河消落带植物群落表现出较集中的策略,表现出 S 型选择的平均策略($S:C:R=88:0:12$)。高程 160m 植物群落的平均策略为 $S:C:R=75.90:11.72:12.37$,高程 165m 的平均策略为 $S:C:R=75.61:13.63:12.19$;高程 168m 的平均策略为 $S:C:R=76.02:12.31:11.66$;高程 170m 的平均策略为 $S:C:R=75.30:11.87:12.83$;高程 172m 的平均策略为 $S:C:R=75.18:10.26:14.56$;高程 175m 的平均策略为 $S:C:R=76.86:11.03:12.11$;高程 175m 以上的平均策略为 $S:C:R=74.33:8.75:16.92$ 。随着高程的升高,除高程 175m 的植物群落外,其余高程植物群落的平均策略有从 S 选择向 R 选择靠近的趋势。

2.3 不同水淹强度下植物功能性状的变化特征

对澎溪河消落带植物群落功能性状进行方差分析(图 4),结果显示随着高程的升高,消落带植物株高(H)及叶组织密度(LTD)呈现显著升高的趋势,但 H 在 >175m 有下降。SLA 在 172m 与 >175m 处较其他高程有显著升高。主茎干物质质量(SDMC)在较低高程区域随高程升高而增大,在 165m 以上则与高程呈负相关。比根长(SRL)随高程升高有增大的趋势。LDMC 差异不显著。

2.4 植物功能性状的主成分及相关性分析

不同高程功能性状的分布格局如图 5,取 6 个主成分中的前 3 个主成分,第一轴的解释率为 40.1%,第二轴的解释率为 27.6%。第一轴从左到右代表 LDMC 及 LTD 逐渐增大、SLA 逐渐减小的性状梯度,主要表征植

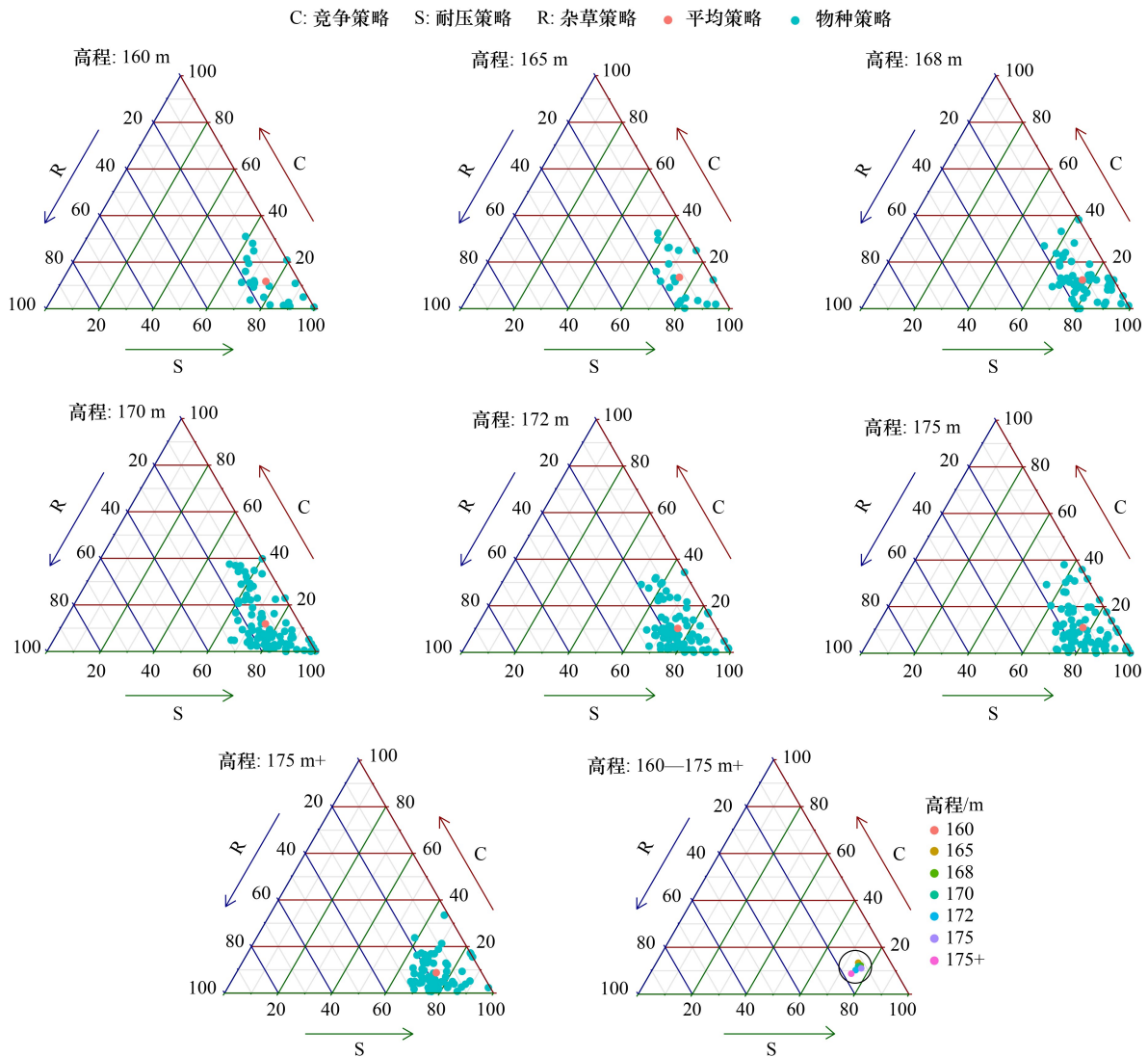


图3 消落带不同高程植物 CSR 结果图

Fig.3 CSR results of plants at different elevations in the water-level fluctuation zone

物叶功能性状。第二轴从上到下代表 SRL 逐渐增大、H 及 SDMC 逐渐减小的性状梯度,主要表征植物的主茎及根系性状。结果显示澎溪河消落带下部植物倾向于较低 H 和 SDMC 和较大 SLA,消落带上部以及 175m 以上区域则多具有较高 LTD、LDMC 和较低的 SLA。

对 6 种功能性状进一步进行 Spearman 相关性分析(图 6),结果显示 LTD 与 LDMC 呈极显著正相关,与 SLA 呈极显著负相关;SDMC 与 H 显著正相关,与 SRL 与 SLA 显著负相关;SLA 与 LDMC 极显著负相关,SRL 与 H 极显著负相关。

3 讨论

3.1 消落带不同水淹强度下植物群落的分异特征

水淹强度是消落带中影响植物群落分布的重要因子。澎溪河消落带植物群落类型分析结果显示,区域内植物组成以草本植物为主,除少数几种人工栽种的乔木及高大草本外稀见灌木,这符合消落带群落处于演替初级阶段的特点。NMDS 排序结果证实了不同水淹强度下的植物群落类型存在显著区别,表明在环境过滤的条件下,消落带植物群落在高程梯度下具有显著的分化。不同高程之间植物群落类型具有显著差异,证明了

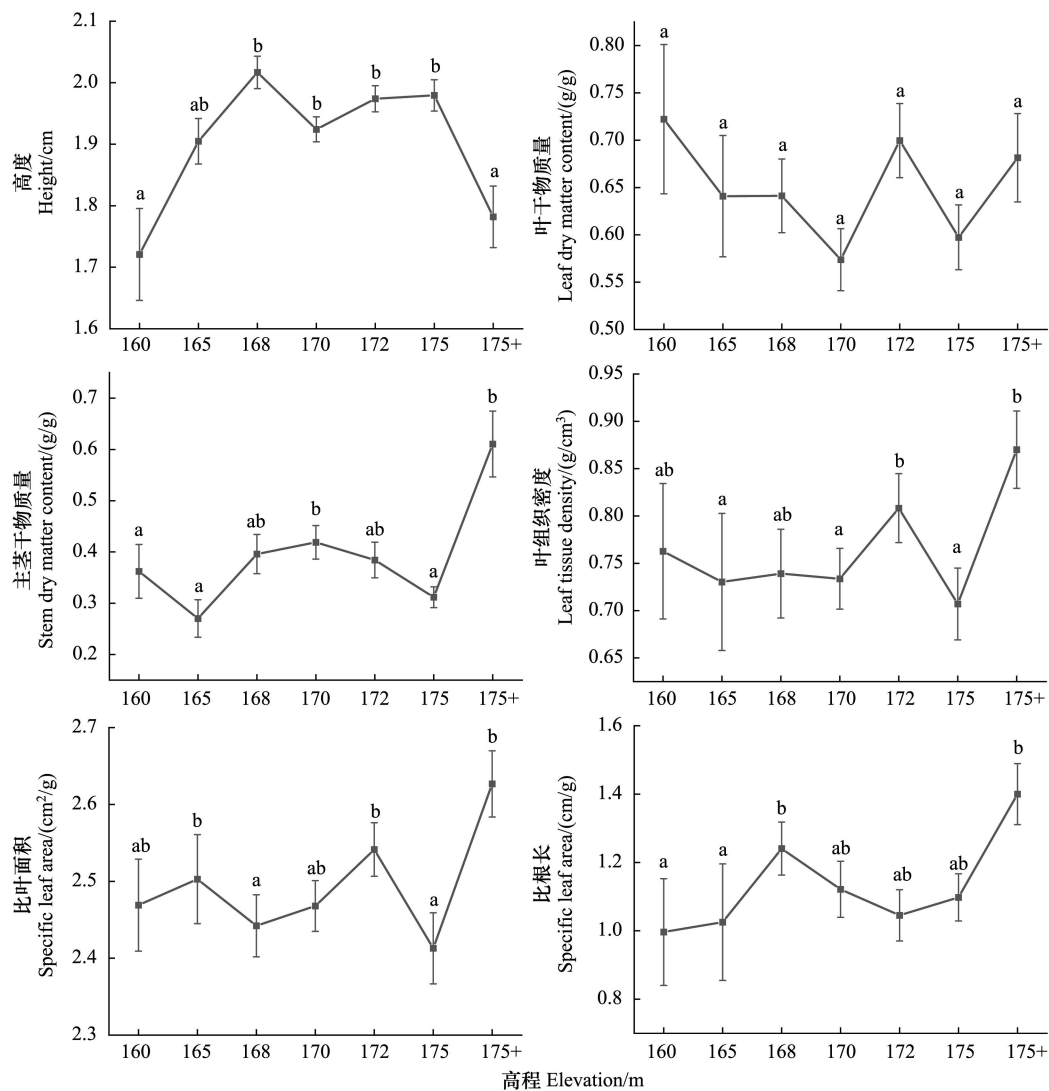


图4 消落带不同高程植物功能群落加权平均性状(CWM)值变化规律

Fig.4 Community weighted mean(CWM) values characteristics of plant functions at different elevations in the water-level fluctuation zone

周期性的水淹作为一个环境过滤因子对植物群落具有一定的选择性^[28]。消落带下部(高程 160—168m)以狗牙根(*Cynodon dactylon*)、稗(*Echinochloa crus-galli*)及莎草科植物群落为主,菊科植物较少。研究表明克隆整合效应能促进狗牙根在水淹胁迫下分株的生长,有助于整个克隆片段抵御水淹胁迫,帮助其在退水后迅速拓殖并占领生态位,在种间竞争中取得优势^[29]。稗及碎米莎草(*Cyperus iria*)、异型莎草(*Cyperus difformis*)、香附子(*Cyperus rotundus*)等莎草科植物既能靠种子繁殖,也能通过块茎、根茎、鳞茎等进行克隆繁殖。在消落带这种特殊生境下克隆繁殖能充分发挥作用,帮助其快速占据生境^[30],同时也可能与本地的土壤种子库有关^[31]。随着高程升高,逐渐变为以菊科及禾本科植物为优势种的群落,狗牙根及莎草科植物等明显减少。菊科植物可通过繁殖体优势和抗逆等特征适应生境^[32],尤其是大狼把草(*Bidens frondosa*)、苍耳(*Xanthium strumarium*)等耐水淹的一年生植物,其果实为瘦果并具有倒钩状的芒刺,易于借助动物(包括人类)进行传播,其质量普遍较轻的特点也使其易于进行水媒传播和风媒传播,因此在消落带上部占绝对优势。而 175m 以上不受水淹影响区域则有蕨类植物及白茅(*Imperata cylindrica*)、鸭跖草(*Commelina communis*)等为优势种的群落。研究表明蕨类植物可能由于气孔密度显著小于一般被子植物,且不能像被子植物通过保卫细胞的代谢活动主动调控气孔关闭,而是直接通过保卫细胞失水进行被动调控,因此蕨类植物响应生境变化的速度较

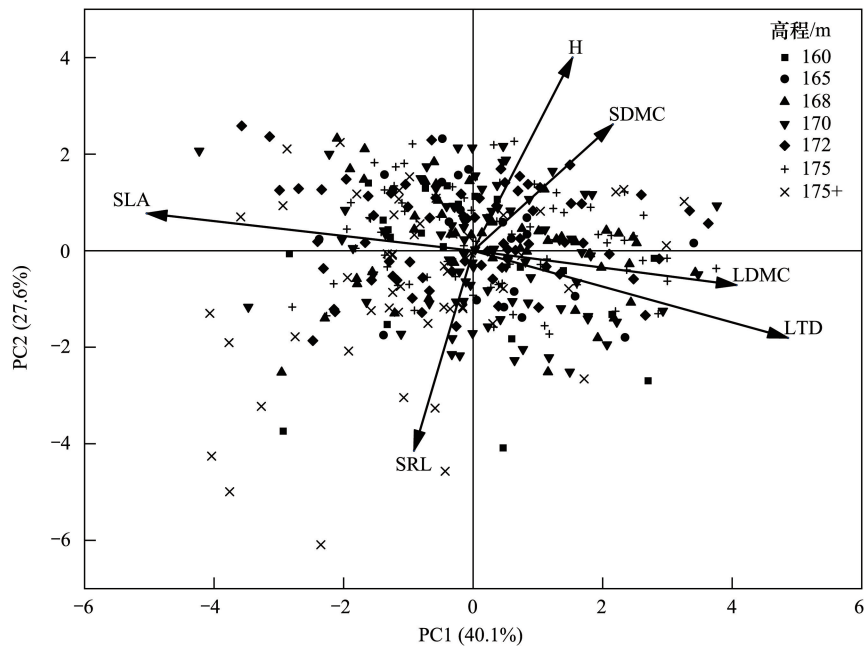


图 5 消落带植物功能性状主成分分析(PCA)分析图

Fig.5 Principal Component Analysis(PCA) analysis results of plants' functional traits in the water-level fluctuation zone

H: 植物的高度; SDMC: 主茎干物质质量; LDMC: 叶干物质含量; LTD: 叶组织密度; SLA: 比叶面积; SRL: 比根长

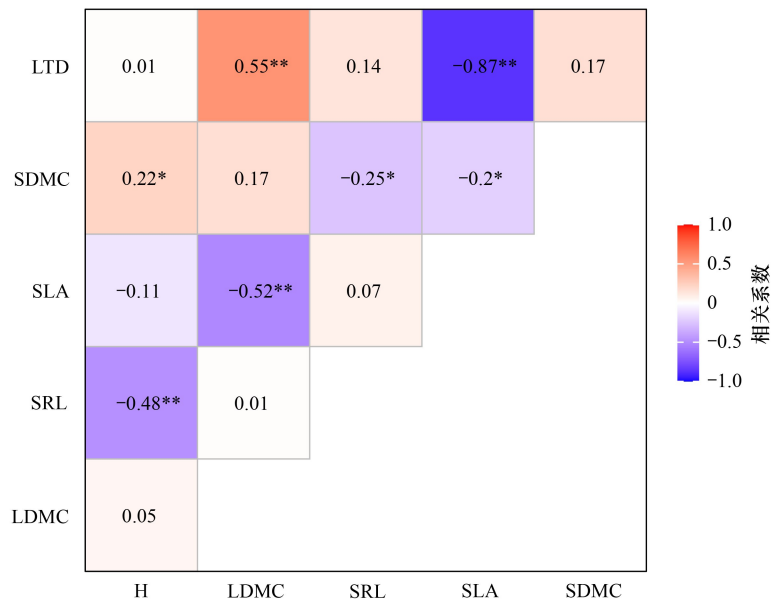


图 6 消落带植物功能性状 spearman 相关性热图

Fig.6 Spearman's correlation heat map of plants' functional traits in the water-level fluctuation zone

** : $P < 0.01$, * : $P < 0.05$

被子植物更慢^[33—35],从而多数只分布在不受水淹的区域。

3.2 消落带不同水淹强度下植物群落的生态策略

目前将 CSR 理论应用于消落带植物群落的研究还较少,基于 Grime^[8]的 CSR 理论及 Pierce 等^[27]的 StrateFy 工具,发现消落带的环境胁迫对植物群落生态策略有较大影响。分析结果表明澎溪河消落带植物群

落总体呈现较为集中的生长策略(即聚集在 CSR 三角形的特定区域内),主要表现为 S 型策略(即具有较低 SLA 和较高 LDMC 的资源保守策略)。在全球范围内,草本植物通常表现出极其广泛的策略多样性^[27],但消落带因为经历周期性的淹水及高温干旱,生境多变且较为恶劣,其中的植物需要成为适应该种逆境胁迫的“耐胁迫性植物”,因此总体生态策略呈现出趋同,这也与 S 选择的耐胁迫植物通常存在于生产力水平较低的生境中,通过组织的长寿命抵御干扰的侵袭并缓解养分短缺所造成的胁迫压力策略相符^[36]。随着高程升高,生活策略有向 R 选择靠近的趋势,这可能与水淹强度差异导致优势物种改变有关。消落带上部的一年生植物比例较下部更高,它们只需要在消落带夏季出露阶段完成生活史,便能以种子休眠的形式躲避冬季长期淹水^[37],这更偏向于 R 选择植物生活史通常较短暂,具备将获取的资源迅速投入到后代生产中的能力的特征。高程 175m 处的群落更偏向于 S 选择,可能由于在乌杨坝点位的 175m 处有人工护坡的存在,在护坡缝隙中的自生植物将面临更大的生长胁迫,因此更偏向于 S 选择。不同高程之间的 CSR 策略构成存在差异,表明水淹强度在消落带生态系统的生态策略分布中可能发挥重要作用。一方面不同高程水淹强度的差异筛选了不同生态策略的物种分布^[38]。例如,具有更多 S 选择策略的物种在较高的水淹强度下分布减少,具有 R 选择策略的物种丰度随着水淹强度的增加而逐渐减少^[38-39],最终决定了群落的生态策略,同时出露期面临强干旱可能增加了这种功能分异,从而进一步导致了生态对策的分化^[40]。但最终差异不显著,这跟消落带植物总体都面临较强的环境胁迫有关。

植物 CSR 对策表现是物种在不同功能间权衡资源配置的结果^[41]。植物必须权衡获取的有限资源在提高竞争能力、耐胁迫能力和抗干扰能力三者之间的投资分配,结果表现为物种增加了一种情形适合度性状组合的同时,将不可避免地降低其在另外情形下的适合度,如在恶劣环境条件中的植物主要表现为增强耐胁迫性而降低其对养分的竞争能力。因此消落带植物主要集中在 S 型策略,说明在消落带区域,水淹-干旱交替这种环境胁迫是影响植物生态策略最主要的因素。对延河流域森林草原区的植被恢复研究^[42]以及对牧地抛荒后自然成林的研究^[43]都发现,S 对策者在演替初期甚至全程都占据优势地位,这也佐证了消落带植物群落处于初级演替阶段的特征。

3.3 消落带不同水淹强度下植物功能性状的响应

植物对生境变化具有一定的响应能力及适应对策,并且在漫长的进化过程中形成了一种自我调节机制,能通过自身的形态变化来适应不断变化的环境^[44]。不同植物对这种变化的适应能力不同导致了其功能性状的差异。澎溪河消落带不同高程植物功能性状分析结果显示,植物 H 与 SDMC 随高程升高有增大的趋势。成熟期的植物高度反应了植物对光资源的获取,并与植物竞争能力相关^[45-47]。高大的植株能增强获取资源(尤其是光照)的能力,但也会在茎部产生更多生产成本,并由大量的脉络将水输送到叶片^[48-49],这也是 SDMC 与高程存在明显正相关的原因。消落带下部受到较长时期的淹没(约 180 天)使得一年生植物的生长时间、完成开花和结果以产生大量种子的机会减少,因此主要分布物种为多年生植物及狗牙根、异型莎草等一年生湿生植物。这些植物长度通常很短或有细而软的茎,反映了植物通过改变其功能特征而小型化的特点^[50]。消落带上部优势物种主要为大狼把草、苍耳等。他们植株通常更为高大并拥有高度木质化的茎,这些特征通常能更好地防止碳损失和应对干旱压力^[51]。随着对光线和空间的需求增加,植物之间对光线和空间的竞争变得更加激烈。高大植物对光线和垂直空间的主导作用逐渐增加。高大植物对矮小植物的遮蔽作用变得越来越严重,引发低矮植物获得光资源的机会大大减少,严重抑制其生长发育^[52]。这些植物相应的高度优势和较短的淹水时间使它们更容易获得光和其他生长资源,同时与低矮植物相比,高大植物需要消耗更多的能量储备用于营养生长,且在出露后所需恢复时间也更长,因此其不利于在水淹强度更大的区域生长。

叶功能性状影响湿地植物的净光合速率和水分利用效率,对环境变化的反应敏感^[53]。SLA 与 LTD 是植物吸收储存养分的重要性状,其数值大小与植物生境条件密切相关。SLA 随高程升高有减小的趋势,这可能与消落带上部更短的水淹时间及更强的干旱胁迫有关。有研究表明在贫瘠土壤和水分缺乏的生境中的植物 SLA 往往较低^[26],同时 SLA 通常也会随淹水深度增加而显著增加^[54]。172m 及 >175m 处 SLA 显著增大,原因

可能是在研究区域的 172m 及 >175m 处多有人工或半人工乔木林分布。当光照较弱时,植物会通过增大 SLA 以获取更大的光照面积吸取更多的光资源进行光合作用^[55]。LTD 随高程升高有增大的趋势,原因是在干旱环境下的植物叶片往往会生长出较厚的细胞壁和叶肉层以防止水分的流失^[56],植物叶组织更多地保存资源而导致较小的 SLA 与较大的 LTD^[57]。SRL 是表征环境变化的较为敏感的性状,随高程升高有增大趋势,因为较大的 SRL 可以为自身带来更高的养分和水分吸收率以及更快的根系周转速率^[58],从而使上部植物得以面对更加严酷的干旱胁迫。

随着高程升高,植物可利用水分和养分减少,功能性状也随之产生相应变化。结果显示功能性状之间存在多种关联性,其性状组合内部相互发生作用以实现植物对环境的适应^[59]。植物为适应消落带这种特殊生境采取了一系列功能平衡策略,PCA 分析结果表明消落带下部植物群落倾向采取更大的 SLA 和更小的 H 和 SDMC,将资源更多投资于叶片使植物在出露期快速获取资源和完成生活史。而消落带上部植物则倾向采取更高的 LTD、SDMC、SRL,将更多资源投入到防御组织和根系以抵御更强干旱胁迫。相关性分析结果表明 SLA 与 LDMC、LTD 均呈负相关关系,这与高婷等^[60]与杨士梭等^[61]的研究结论一致。LTD 和 LDMC 大小反映了植物合成的干物质投入到叶片构建的程度,叶肉密度增大即增加了叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力^[62],相应的 SLA 则更小,降低叶片水分流失从而获得更强的干旱胁迫抗逆性。较大的 SRL 与更高的养分和水分吸收率、更快的根系周转率有关,是表征环境变化的较为敏感的性状^[58]。SRL 与 SDMC 和 H 呈负相关,可能是由于在 >175m 处乔木林下草本植物通常较为矮小导致 H 和 SDMC 较低,但又面临强烈的干旱胁迫,因此高温干旱成为了影响 SRL 最主要的环境因子。

4 结论

本研究以重庆澎溪河消落带植物为研究对象,从植物群落及其功能性状角度出发探讨了不同水淹强度下植物群落及功能性状变异特征、权衡关系和采取的生态策略。结果表明消落带植物群落处于演替初级阶段,群落类型沿高程梯度存在显著分化。生态策略总体呈现较为集中的 S 型策略,消落带水淹-干旱交替胁迫是决定植物生态策略的主要因素。各功能性状之间存在显著相关性,植物为了适应不同强度的水淹进行了不同功能性状的组合和权衡,受水淹强度更大的消落带下部植物倾向采取更大的 SLA 和更小的 H 和 SDMC,将资源更多投资于叶片使植物在出露期快速获取资源和完成生活史,而消落带上部植物则倾向采取更高的 LTD、SDMC、SRL,将更多资源投入到防御组织和根系以抵御干旱胁迫。研究结果揭示了消落带植物群落在不同水淹强度下分布特征、功能性状的内在调节机制及其关联的生态策略,可为消落带生物多样性保护及生态修复提供理论依据。本研究选取的开州区澎溪河消落带覆盖的高程及研究尺度有限,未来对消落带植物群落还需进行更大尺度、更全高程以及更长时间的监测与研究,才能更深入地了解整个三峡库区消落带的植物群落及功能性状对环境的响应机制,更好的为消落带生物多样性保护和生态修复提供理论基础。

参考文献 (References):

- [1] Reich P B, Buschena C, Tjoelker M G, Wragge K, Knops J, Tilman D, Machado J L. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 617-631.
- [2] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 2005, 166(2): 485-496.
- [3] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [4] Ordoñez J C, Van Bodegom P M, Witte J P M, Wright I J, Reich P B, Aerts R. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18(2): 137-149.
- [5] Wright I J, Dong N, Maire V, Prentice I C, Westoby M, Díaz S, Gallagher R V, Jacobs B F, Kooyman R, Law E A, Leishman M R, Niinemets Ü, Reich P B, Sack L, Villar R, Wang H, Wilf P. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, 357(6354): 917-921.
- [6] Speed J D M, Chimal-Ballesteros J A, Martin M D, Barrio I C, Vuorinen K E M, Soinen E M. Will borealization of Arctic tundra herbivore communities be driven by climate warming or vegetation change? *Global Change Biology*, 2021, 27(24): 6568-6577.

- [7] 向响, 黄永梅, 杨崇曜, 李泽卿, 陈慧颖, 潘莹萍, 霍佳璇, 任梁. 海拔对青海湖流域群落水平植物功能性状的影响. 植物生态学报, 2021, 45(5): 456-466.
- [8] Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. The American Naturalist, 1977, 111(982): 1169-1194.
- [9] Pierce S, Brusa G, Vagge I, Cerabolini B E L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. Functional Ecology, 2013, 27(4): 1002-1010.
- [10] Hodgson J G, Wilson P J, Hunt R, Grime J P, Thompson K. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. Oikos, 1999, 85(2): 282.
- [11] Caccianiga M, Luzzaro A, Pierce S, Ceriani R M, Cerabolini B. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. Oikos, 2006, 112(1): 10-20.
- [12] Cerabolini B E L, Brusa G, Ceriani R M, De Andreis R, Luzzaro A, Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? Plant Ecology, 2010, 210(2): 253-261.
- [13] Schmidtlein S, Feilhauer H, Bruehlheide H. Mapping plant strategy types using remote sensing. Journal of Vegetation Science, 2012, 23(3): 395-405.
- [14] 周荣磊, 温仲明, 刘洋洋, 崔梦莹, 杨玉婷, 逯金鑫, 郑诚, 林子琦, 袁浏欢. 延河流域不同植被带植物功能性状变化及其对环境因子的响应. 生态学报, 2023, 43(14): 6045-6057.
- [15] 梁福庆. 长江三峡水库消落区保护利用研究. 湿地科学, 2008, 6(2): 326-329.
- [16] 孙荣, 袁兴中, 刘红, 陈忠礼, 张跃伟. 三峡水库消落带植物群落组成及物种多样性. 生态学杂志, 2011, 30(2): 208-214.
- [17] 吕明权, 吴胜军, 陈春娣, 姜毅, 温兆飞, 陈吉龙, 王雨, 王小晓, 黄平. 三峡消落带生态系统研究文献计量分析. 生态学报, 2015, 35(11): 3504-3518.
- [18] Kasprak A, Sankey J B, Butterfield B J. Future regulated flows of the Colorado River in Grand Canyon foretell decreased areal extent of sediment and increases in riparian vegetation. Environmental Research Letters, 2021, 16(1): 014029.
- [19] 陈功, 李晓玲, 黄杰, 向玲, 孙雷, 杨进, 胥焘, 黄应平. 三峡水库秭归段消落带植物群落特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 2022, 42(2): 688-699.
- [20] 张志永, 向林, 万成炎, 史方, 张道熙, 郑志伟, 朱稳, 许盼, 袁玉洁, 朱利明. 三峡水库消落区植物群落演变趋势及优势植物适应策略. 湖泊科学, 2023, 35(2): 553-563.
- [21] Li H L, Yu K L, Ratajczak Z, Nippert J B, Tondrob D, Xu D H, Li W, Du G Z. When variability outperforms the mean: trait plasticity predicts plant cover and biomass in an alpine wetland. Plant and Soil, 2016, 407(1): 401-415.
- [22] 王芳, 袁兴中, 熊森, 黄亚洲, 刘红, 潘远珍. 重庆澎溪河湿地自然保护区生物多样性空间格局及热点区. 应用生态学报, 2020, 31(5): 1682-1690.
- [23] 袁兴中, 向聆丰, 扈玉兴, 程威, 黄亚洲, 熊森, 袁嘉, 王芳. 跨越界面的生态设计——重庆市三峡库区澎溪河/库岸带生态系统修复. 景观设计学: 中英文, 2021, 9(3): 12-27.
- [24] 袁嘉, 袁兴中, 王晓锋, 熊森, 刘杨靖. 应对环境变化的多功能湿地设计——三峡库区汉丰湖芙蓉坝湖湾湿地生态系统建设. 景观设计学, 2018, 6(3): 76-89.
- [25] 李瑞, 马文超, 吴科君, 陈红纯, 王婷, 周翠, 魏虹. 三峡库区消落带水位变化对落羽杉 C、N、P 生态化学计量特征的影响. 生态学报, 2020, 40(3): 976-984.
- [26] Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [27] Pierce S, Negreiros D, Cerabolini B E L, Kattge J, Díaz S, Kleyer M, Shipley B, Wright S J, Soudzilovskaia N A, Onipchenko V G, van Bodegom P M, Frenette-Dussault C, Weiher E, Pinho B X, Cornelissen J H C, Grime J P, Thompson K, Hunt R, Wilson P J, Buffa G, Nyakunga O C, Reich P B, Caccianiga M, Mangili F, Ceriani R M, Luzzaro A, Brusa G, Siefert A, Barbosa N P U, Chapin F S III, Cornwell W K, Fang J Y, Fernandes G W, Garnier E, Le Stradic S, Peñuelas J, Melo F P L, Slaviero A, Tabarelli M, Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. Functional Ecology, 2017, 31(2): 444-457.
- [28] 由永飞, 杨春华, 雷波, 张晟, 王业春, 刘建辉. 水位调节对三峡水库消落带植被群落特征的影响. 应用与环境生物学报, 2017, 23(6): 1103-1109.
- [29] 张爱英, 熊高明, 樊大勇, 谢宗强. 三峡水库运行对淹没区及消落带植物多样性的影响. 生态学杂志, 2016, 35(9): 2505-2518.
- [30] 李天煜, 李洪敬, 谢素霞. 水生维管植物克隆繁殖方式的多样性. 广西植物, 2000, 20(3): 232-237.
- [31] 王强, 刘红, 张跃伟, 熊森, 袁兴中. 三峡水库蓄水后典型消落带植物群落时空动态——以开县白夹溪为例. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2012, 29(3): 66-69.
- [32] 孙小祥, 易雪梅, 黄远洋, 冉义国, 罗高行, 马茂华, 吴胜军. 三峡水库坝下江心洲植物群落及其性状对不同水淹强度的响应. 生态学报, 2021, 41(23): 9481-9491.
- [33] Franks P J, Beerling D J. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. Proceedings of the

- National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(25): 10343-10347.
- [34] Brodribb T J, McAdam S A M. Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science*, 2011, 331(6017): 582-585.
- [35] Drake P L, Froend R H, Franks P J. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(2): 495-505.
- [36] 刘志民, 赵晓英, 范世香. Grime 的植物对策思想和生态学研究理念. *地球科学进展*, 2003, 18(4): 603-608.
- [37] 罗文泊, 谢永宏, 宋凤斌. 洪水条件下湿地植物的生存策略. *生态学杂志*, 2007, 26(9): 1478-1485.
- [38] Hogan J A, Hérault B, Bachelot B, Goret A, Jounieaux M, Baraloto C. Understanding the recruitment response of juvenile Neotropical trees to logging intensity using functional traits. *Ecological Applications: a Publication of the Ecological Society of America*, 2018, 28(8): 1998-2010.
- [39] Carreño-Rocabado G, Peña-Claros M, Bongers F, Alarcón A, Licona J C, Poorter L. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1453-1463.
- [40] Döbert T F, Webber B L, Sugau J B, Dickinson K J M, Didham R K. Logging increases the functional and phylogenetic dispersion of understorey plant communities in tropical lowland rain forest. *Journal of Ecology*, 2017, 105(5): 1235-1245.
- [41] 姚忠, 吴永明, 游海林, 辛在军. 竞争-耐胁迫-杂草型植物对策理论及其应用研究进展. *生态学报*, 2022, 42(1): 24-36.
- [42] 郑颖, 温仲明, 宋光, 丁曼. 延河流域森林草原区不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化. *生态学报*, 2015, 35(17): 5834-5845.
- [43] Andrej P, Andraž Č. Functional response TRAITS and plant community strategy indicate the stage of secondary succession. *Hacquetia*, 2012, 11(2): 209-225.
- [44] 郑淑霞, 上官周平. 近 70 年来黄土高原典型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化研究. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 289-295.
- [45] Wahl S, Ryser P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, 2000, 148(3): 459-471.
- [46] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [47] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167.
- [48] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, 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.
- [49] Lyu T, Wang Y Y, Luo A, Li Y Q, Peng S J, Cai H Y, Zeng H, Wang Z H. Effects of climate, plant height, and evolutionary age on geographical patterns of fruit type. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 604272.
- [50] Westoby M, Wright I J. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(5): 261-268.
- [51] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [52] Mao L F, Chen S B, Zhang J L, Zhou G S. Altitudinal patterns of maximum plant height on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2018, 11(1): 85-91.
- [53] 白江珊, 唐浩然, 姜彦景. 水深和氮添加对湿地植物功能性状的影响研究进展. *生态学杂志*, 2021, 40(9): 2987-2995.
- [54] Violle C, Bonis A, Plantegenest M, Cudennec C, Damgaard C, Marion B, Le Cœur D, Bouzillé J B. Plant functional traits capture species richness variations along a flooding gradient. *Oikos*, 2011, 120(3): 389-398.
- [55] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- [56] Campetella G, Chelli S, Wellstein C, Farris E, Calvia G, Simonetti E, Borsukiewicz L, Vanderplank S, Marignani M. Contrasting patterns in leaf traits of Mediterranean shrub communities along an elevation gradient: measurements matter. *Plant Ecology*, 2019, 220(7): 765-776.
- [57] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *The New Phytologist*, 2009, 182(3): 565-588.
- [58] Geng Y, Wang L, Jin D M, Liu H Y, He J S. Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. *Oecologia*, 2014, 175(2): 445-455.
- [59] 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [60] 高婷, 陈森, 党成强, 黄慧敏, 董蓉, 陶建平. 三峡库区消落带主要草本植物功能性状特征. *草业科学*, 2017, 34(12): 2493-2503.
- [61] 杨士梭, 温仲明, 苗连朋, 戚德辉, 花东文. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应. *应用生态学报*, 2014, 25(12): 3413-3419.
- [62] 王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋风, 赵宁, 徐志伟. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例. *生态学报*, 2016, 36(8): 2175-2184.