

DOI: 10.20103/j.stxb.202401220194

毛媛,袁嘉,游奉溢,侯春丽,程莅登.三峡库区城市河岸带草本植物功能性状及群落结构.生态学报,2024,44(21):9848-9861.

Mao Y, Yuan J, You F Y, Hou C L, Cheng L D. Functional traits and community structure of herbaceous plants in urban riparian zone of the Three Gorges Reservoir area. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(21): 9848-9861.

三峡库区城市河岸带草本植物功能性状及群落结构

毛媛^{1,3},袁嘉^{1,2,3,*},游奉溢⁴,侯春丽^{1,3},程莅登^{1,3}

1 重庆大学建筑城规学院,重庆 400044

2 重庆大学山地城镇建设与新技术教育部重点实验室,重庆 400044

3 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

4 朴草(重庆)生态环境科技有限公司,重庆 400020

摘要:选择位于三峡库区腹心的重庆主城长江段九龙滩河岸带,研究草本植物功能性状对三峡库区复杂水位变化的响应机理,分析环境胁迫条件下的草本植物 CSR 策略(竞争型、耐胁迫型、杂草型)及群落构建机制。研究发现,三峡库区城市河岸带内草本植物群落的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Gleason 物种丰富度指数随海拔高程升高而增加,而 Pielou 均匀度指数则呈现先降低后升高的变化趋势。比叶面积(SLA)和比根长(SRL)与海拔高程呈显著正相关,表明草本植物趋向于随着海拔升高而增加叶面积和根系长度以提高资源获取效率。叶干物质含量(LDMC)与海拔高程呈显著负相关,表明水淹胁迫严重的低海拔消落带区域内的草本植物倾向于形成较厚实的叶片以适应淹水胁迫。植物群落主要展现出耐胁迫型(S)策略,而耐胁迫-杂草型(S/SR)混合策略也广泛存在。S 策略植物比例随海拔升高呈现出先减少后增加的趋势,而杂草型(R)策略植物比例则随高程增加先升高后降低;竞争型(C)策略植物比例则最低。结果指出,植物通过调整 SLA、SRL 和 LDMC 等功能性状,以及权衡不同海拔高程中这些性状的组合,从而优化其对水位变化的适应能力,并相应调整其 CSR 策略。本研究初步揭示了三峡库区城市河岸带草本植物对水位变化的响应机制,能够为建立稳定的河岸带草本植物群落和制定三峡库区城市河流景观的可持续管理策略提供重要的理论和实践依据。

关键词:三峡库区;城市河岸带;草本植物;功能性状;CSR 策略

Functional traits and community structure of herbaceous plants in urban riparian zone of the Three Gorges Reservoir area

MAO Yuan^{1,3}, YUAN Jia^{1,2,3,*}, YOU Fengyi⁴, HOU Chunli^{1,3}, CHENG Lideng^{1,3}

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

2 Key Laboratory of New Technology for Construction of Cities in Mountain Area, Chongqing University, Chongqing 400044, China

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

4 Pucuo (Chongqing) Ecological Environment Technology Co. Ltd., Chongqing 400020, China

Abstract: This study examines the herbaceous plant community along the Jiulongtan section of the Yangtze River in the urban area of Chongqing, located at the core of the Three Gorges Reservoir area. It investigates the response mechanisms of herbaceous plant functional traits to complex water level fluctuations within the reservoir and analyzes competitor, stress-tolerator and ruderal (CSR) strategies and community construction mechanisms under environmental stress conditions. Differences in inundation time and intensity due to water level changes had significant effects on dominant species, species

基金项目:国家自然科学基金青年基金项目(51808065);国家自然科学基金面上项目(52178031);国家自然科学基金重点项目(52238003);新工科背景下建筑学跨专业研究生的人才培养模式研究与实践(232016)

收稿日期:2024-01-22; **网络出版日期:**2024-08-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jyuan523@vip.163.com

composition, life type, and diversity indices at all elevations. Understanding these changes is crucial for managing plant communities in fluctuating environments. This highlights the importance of understanding the complex relationship between environmental factors and plant adaptation. The results reveal that within the urban riparian zone of the Three Gorges Reservoir area, the Shannon-Wiener diversity index, Simpson's dominance index, and Gleason's species richness index tend to increase with altitude, while the Pielou's evenness index shows a trend of initially decreasing followed by increasing. There are significant positive correlations between specific leaf area (SLA) and specific root length (SRL) with altitude, indicating that herbaceous plants increase leaf area and root length as altitude rises to enhance resource acquisition efficiency. Leaf dry matter content (LDMC) is significantly negatively correlated with altitude, indicating that herbaceous plants in lower-altitude inundation zones develop thicker leaves to cope with flooding stress. These functional traits proved to be the most sensitive to dynamic water level changes and are crucial for screening plants adapted to urban riparian zone conditions. The plant community mainly exhibits a stress-tolerant (S) strategy, with a notable presence of stress-tolerant-ruderal (S/SR) mixed strategy. Plants exhibited diverse CSR strategies at different elevation transects. The proportion of S-strategy plants initially decreases and then increases with altitude, while the proportion of ruderal (R) strategy plants firstly increases and then decreases; competitive (C) strategy plants maintain the lowest proportion. These results indicate that plants adjust SLA, SRL, and LDMC, along with the combination of these traits across different altitudinal gradients. This adaptation reveals how plants resist the physical disturbances induced by water level changes to optimize their adaptability and accordingly adjust their CSR strategy. The study preliminarily establishes a response mechanism for herbaceous plants in the urban riparian zone of the Three Gorges Reservoir Area to water level fluctuations. These findings provide an important theoretical and practical basis for developing stable herbaceous plant communities and sustainable management strategies for the urban river landscapes of the Three Gorges Reservoir area.

Key Words: Three Gorges Reservoir; urban riparian zone; herbaceous plant; functional traits; CSR strategy

城市河岸带是河流生态系统与城市之间的关键连接界面,具备拦截、缓冲、净化过滤、生物走廊及碳汇等多种生态功能^[1-3],对维持河流与城市景观的健康至关重要^[4]。全球范围内的水坝建设对城市河岸带的水文规律造成深刻影响^[5],不仅引发栖息地的严重破坏,还进一步加剧了生物多样性的减少^[6]。以我国三峡地区为例,库区实施的“蓄清排浑”水库调度方式,导致海拔 175 m 以下的河岸带区域变为季节性水位落差达 30 m 且冬季长时间被淹没的消落带。这一过程造成原生植被,尤其是木本植物群落的退化或消失^[7-8]。同时,海拔 175 m 以上的河岸带多呈陡峭坡面,普遍采取混凝土格框结构加固并回填有限的土壤,导致土壤深度、有机质含量和蓄水保墒能力不足,不利于植被的自然生长。三峡库区河岸带植被普遍采用单一植物种类,对植物群落的结构与生态功能造成负面影响^[9]。此外,大坝修建导致的水文变化还促进了葎草(*Humulus scandens*)、葛(*Pueraria montana var. lobata*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)、龙葵(*Solanum nigrum*)等恶性杂草与入侵植物的扩散^[10],进而改变了三峡库区城市河岸带土壤种子库的物种组成^[11-12]。上述负面效应对三峡库区城市河岸带的植物生存和生长造成严重胁迫^[13],使植物群落结构趋于简单化,并且由于不同高程的水淹压力差异,导致河岸植物物种构成呈现明显的差异^[14]。近年来,为适应三峡库区的复杂水文挑战,在重庆主城区域长江干流的部分河岸带断面实施了以草本植物混合配置为主的高陡格框护坡与消落带的植被生态修复^[9,15]。目前,修复后植被的物种组成及群落结构趋于稳定,然而,三峡库区城市河岸带草本植物及其群落对长期水文变化胁迫的适应情况及其机理分析研究仍极为缺乏^[16],限制了该地区植被修复技术的进一步发展和完善。

植物功能性状是理解植物的资源利用能力与响应环境干扰方式的关键^[17-18],有助于分析植物物种分布格局及其生态特征对环境梯度与变化的响应^[19-20]。国际研究已在河岸带草本植物功能性状领域取得了一定的进展,例如,Catford 等通过功能性状来阐释河岸带草本植物应对环境胁迫的适应机制,如通过调节气孔、改变根系结构和种子萌发等繁殖策略来适应水文环境的变化^[21]。Palmquist 等人研究揭示了科罗拉多大峡谷河

岸带草本植物在复杂环境中展现出的功能性状多样性,指出这些功能性状对于监控植被变化、评估生态系统功能以及支持河岸带的生态修复和保护具有重要价值^[22–23]。然而,目前针对三峡库区河岸带草本植物功能性状的研究仍然较为有限,主要集中在少数物种对库区水位变化的生理生态反应^[24–25],缺乏对不同海拔和水文条件下植物适应性及其与功能性状之间关系的系统探索。

植物群落构建机制研究在揭示物种共存和维持多样性方面至关重要。基于功能性状的群落构建理论强调了环境筛选和种间竞争对群落性状分布的关键影响^[25]。Grime 的 CSR 策略理论为解析草本植物的适应性生态策略和群落构成提供了重要框架^[26]。例如, Negreiros 通过 CSR 策略分析了恶劣环境胁迫下的热带草原优势种构成^[27]; Novakovsky 基于 CSR 模型评估了绿色屋顶草本植物群落的演替动态^[28]。孙君瑶等认为, CSR 模型分析能有效揭示水文变化导致的河岸带植物群落内部物种功能特征的变化^[29]。然而,全球范围内针对水位变化影响下河岸带植物群落的 CSR 策略研究相对缺乏,尤其是在三峡库区,由于受到大坝建设后“河-库”水文交替和人工生态修复的双重影响,相关研究更为局限。因此,引入 CSR 模型来分析水位变化对城市河岸带植物物种组成的影响,并识别在生态恢复过程中能够维持群落稳定的适应性物种,对于三峡库区河岸带的植被配置、修复与生态管理具有重要的科学指导意义。

基于此,本文选择位于三峡库区腹地的重庆市主城中心城区九龙滩河岸带为研究区域,探讨受库区水位变化和人工生态修复双重影响下的草本植物群落、功能性状以及群落 CSR 模型。研究的核心问题包括:(1)“自然-人工”双重影响下的三峡库区城市河岸带,草本植物群落的多样性如何沿海拔高程梯度分布;(2)在水位波动环境中,草本植物功能性状沿环境梯度的分布及变化规律;(3)草本植物 CSR 策略沿不同海拔高程的分布特征及其群落构建模式。本文研究成果能够为三峡库区河岸带的植物筛选配置和景观可持续管理提供科学依据,同时为提高库区城市生态系统韧性贡献理论与实践基础。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于重庆市主城中心城区长江干流左岸的九龙滩河岸带(29°53'N, 106°53'E),总长 1500 m。该区域属亚热带季风气候,年均气温约 18.4℃,年降水量 1107.9 mm^[10]。海拔高程 175 m 以下河漫滩消落带(坡度 5—7°)的主要基质包括壤土、淤泥、卵石和砾石。178—185 m 高程之间为 30.3°高陡水泥格框护坡,水泥格框内基质由 20 cm 回填土壤、砾石、土工布和夯土组成。海拔高程 178 m 和 185 m 分别设有人行步道。九龙滩河岸带秋冬季蓄水水位约 175 m,从 10 月持续至次年 3 月;夏季河岸带水位退至约 160 m,但常年遭受夏季洪水与高温干旱交替影响(图 1)。长时间深水淹没造成九龙滩消落带植被严重退化,形成物种极为贫乏的,以狗牙根(*Cynodon dactylon*)、菵草、喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)为优势种的草本植物群落。位于海拔 178—185 m 的高陡格框护坡中,则以随水文传播迁入的菵草占据绝对优势,形成单优群落。2018 年 4 月起,在人工清理菵草等恶性杂草的基础上,对 178—185 m 高陡格框护坡的草本植物群落进行改良,配置鸢尾(*Iris tectorum*)、紫花圆苞鼠尾草(*Salvia cyclostegia* var. *purpurascens*)、马鞭草(*Verbena officinalis*)、萱草(*Hemerocallis fulva*)、肾蕨(*Nephrolepis cordifolia*)、荻(*Miscanthus sacchariflorus*)等根系较为强健的草本植物,工程于当年 5 月末竣工;175 m 以下消落带的草本植物群落则以自然恢复为主。目前,九龙滩河岸带草本植物群落物种组成已趋于稳定,具有较为丰富的层次结构与良好生态外貌(图 2)。

1.2 野外调查与样品采集

2023 年,在 6—9 月植物生长高峰时期,对九龙滩河岸带内 178—185 m 水泥格框护坡以及 165—175 m 消落带区域进行了植物群落采样研究。垂直河流方向设置 5 条平行样线,每条样线之间间隔 100 m。根据海拔高程梯度和相应的水淹胁迫程度,将样线进一步划分为 4 个不同的高程段:165—170 m 高程、170—172 m 高程、172—175 m 高程和 178—185 m 高程(图 1)。每个高程断面中随机设置 5 个 1 m×1 m 样方,记录样方内草本植物的种类(表 1)、数量、平均高度和盖度。

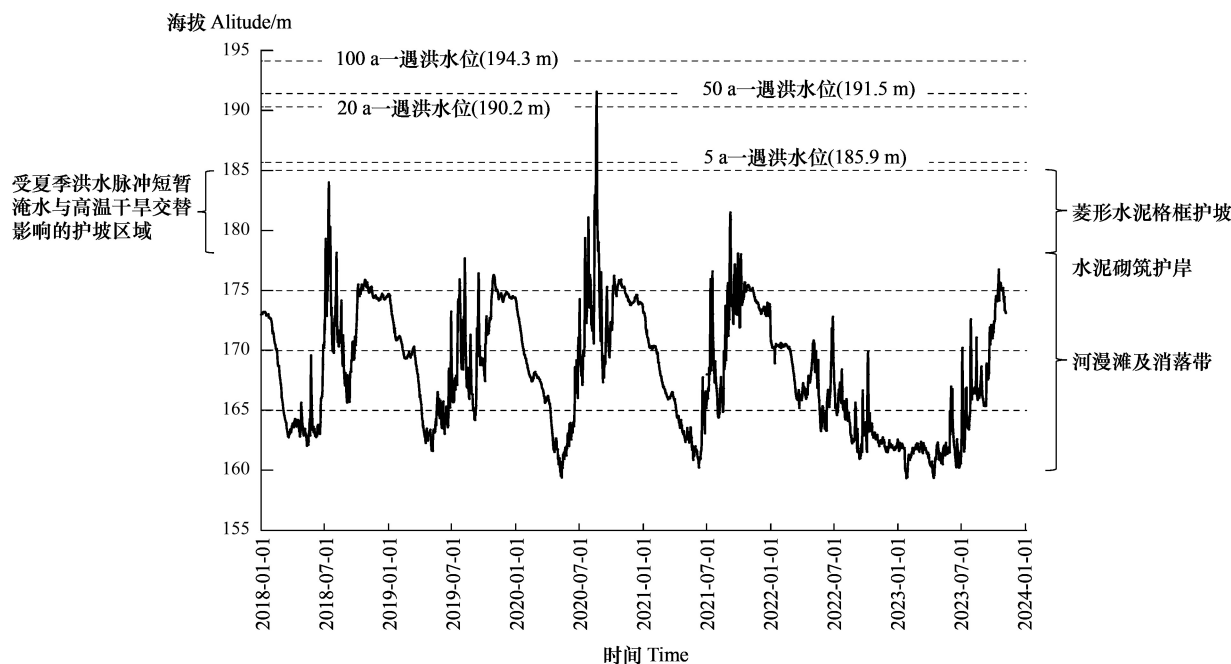


图 1 2018—2023 年九龙滩河岸带区域水位变化

Fig.1 Changes in water level in the Jiulongtan riparian in 2018—2023



图 2 修复前后的九龙滩河岸带植被

Fig.2 Vegetation in the riparian zone of Jiulongtan before and after restoration

1.3 植物功能性状测定

本研究选取 6 项功能性状指标反映河岸带草本植物功能性状特征及权衡策略^[30], 功能性状属性值与测定方法如表 2 所示。沿海拔高程梯度, 在 4 个不同断面分别选取健康、长势良好且无病虫害的完整植株作为获取植物功能性状的植物样品。采集各高程区的所有物种, 每个物种选取 5 个植株, 用卷尺现场测量植株高度(H); 每株植物上摘取 10 片完全展开的叶片, 利用高精度测厚规(精度 0.01 mm)分别测量叶片前、中、末端厚度并取平均值作为叶片厚度(LT)。用铁铲挖取植株根系长度对应的土块, 清理掉表面的土壤和杂质后采集全部根系。随后, 根据物种将收集到的叶片和根系样品分类, 并分别装入编号的塑封袋中, 及时带回实验室分析。挑选完整、干净、开展的 10 片叶片, 使用 Epson Perfection V850 Pro 扫描仪进行图像信息获取, 利用 ImageJ 软件计算叶片面积(LA)。在距离主茎基部 10—40 cm 处剪取约 10 cm 长度的茎段, 用于主茎干物质含量(SDMC)的后续测量。用精度 1 mm 的尺测量植物根部长度, 取平均值作为根长。使用电子天平(精度

0.0001 g)称量叶片、茎、根的鲜重。将新鲜植物叶片放入信封经烘箱 105℃ 杀青 1 h,将杀青后的叶片与植物茎、根在 65℃ 烘干至恒重,称量叶片、茎、根干重。

表 1 九龙滩河岸带草本植物名录
Table 1 Planting table for Jiulongtan riparian Rambler Plants

河岸带断面 Riparian zone section	植物种类 Plant species
165—170 m	藜、刺苋、豆瓣菜、风轮菜、稗、狗尾草、酸模、牛鞭草、棒头草、钻叶紫菀、酸模叶蓼、鳢肠、风花菜、鼠曲草
170—175 m	狗牙根、稗、牛鞭草、刺苋、棒头草、藜、天蓝苜蓿、小蓬草、钻叶紫菀、一年蓬、野胡萝卜、酸模叶蓼、酢浆草、鳢肠、酸模、蛇床、马唐、风花菜、窃衣、通泉草、葎草、两歧飘拂草、草地早熟禾、香附子、风轮菜、龙葵、藿香蓟、积雪草、鼠曲草、鱼眼草、土荆芥、沼生薺菜、水苦苣、牛筋草、凹头苋、苍耳、北美独行菜、沟酸浆、苏门白酒草、紫萼蝴蝶草、银胶菊、芦苇、卡开芦、益母草、马鞭草、芒
178—185 m	结缕草、狗牙根、芦苇、积雪草、狼尾草、酢浆草、车前、马唐、牛鞭草、黄鹌菜、鳢肠、豆瓣菜、蛇莓、一年蓬、风轮菜、棒头草、小蓬草、大狗尾草、钻叶紫菀、喜旱莲子草、何首乌、柳叶菜、大花酢浆草、狗尾草、长鬃蓼、龙葵、苦苣菜、求米草、水蜈蚣、香附子、草木樨、薺菜、葎草、南美天胡荽、海金沙、藜、窃衣、铁苋菜、蕺菜、牛膝菊、野胡萝卜、荨麻、蒲儿根、附地菜、鼠曲草、荔枝草、通泉草、半边莲、多枝婆婆纳、蓝雪花、山桃草、鸢尾、蟛蜞菊、紫花圆苞鼠尾草、蜈蚣风尾蕨、黄金菊、金边麦冬、美人蕉、干旱旱蕨、金星蕨、黑心金光菊、马鞭草、狭叶沿阶草、萱草、肾蕨、粉花月见草、藿香蓟、大滨菊、松果菊、金边菖蒲、千屈菜、荻、秋英、佛甲草、薯

表 2 各功能性状的测定与计算
Table 2 Measurement and calculation of functional traits

植物功能性状 Plant functional traits	缩写 Abr.	计算方法 Methods	单位 Units
株高 Plant height	H	卷尺测量	cm
叶片厚度 Leaf thickness	LT	高精度测厚规测量	mm
叶片比叶面积 Specific leaf area	SLA	叶面积/叶干重	mm ² /mg
叶片干物质含量 Leaf dry matter content	LDMC	叶干重/饱和鲜重	%
主茎干物质含量 Stem dry matter content	SDMC	主茎干重/饱和鲜重	%
比根长 Specific root length	SRL	根长/根干重	mm/g

1.4 数据处理与分析

植物群落水平功能性状根据重要值进行计算,本文中,重要值计算公式如下:

重要值(IV)=(相对频度+相对盖度+相对密度)/3

植物群落多样性指标计算公式如下:

Shannon-Wiener 多样性指数: $H = - \sum P_i \ln P_i$ (1)

Pielou 均匀度指数: $E = H / \ln S$ (2)

Simpson 优势度指数: $D = 1 - \sum P_i^2$ (3)

Gleason 物种丰富度指数=S (4)

式中,S 为样方内物种数, P_i 为第*i*种植物的重要值。

采用 Microsoft Excel 2021 对所得植物样方群落数据进行初步整理,利用 R 4.2.3 软件对植物群落多样性数据进行计算。对重要值(IV)进行-log10 的转化,缩小数据差异后计算显著性,并绘制各高程内优势种富集分析气泡图,分布点颜色越深代表该物种在群落中的相对重要性越高。使用单因素方差分析(One-way ANOVA)对不同高程的数据差异显著性进行检验,使用沃勒-邓肯分析(Waller-Duncan)进行多重比较分析,数据分析前对方差的齐性和正态性做检验,统计显著性水平为 $P < 0.05$;采用斯皮尔曼相关分析(Spearman correlation)检验物种水平植物功能性状与河岸带海拔高程的相关性,数据处理使用 SPSS 26.0 进行。最后均利用 Origin 2021 对数据最终结果进行绘制。基于叶面积、叶干重、叶鲜重三项植物功能性状指标,运用 StrateFy 工具,输入 SLA、LDMC 和 LA 3 个性状的数据,得到相应植物的生态策略类型及 C、S 和 R 三种生态策略分别所占的比例^[31]。最后用 SigmaPlot 15.0 软件绘制 CSR 分布三元图。

2 结果与分析

2.1 植物群落多样性

九龙滩河岸带共记录维管束草本植物 99 种, 分属 38 科 88 属(表 3)。其中, 草本植物的主要优势科为菊科(Asteraceae)、禾本科(Poaceae)。不同生活型植物在不同海拔高程断面的分布存在较大差异(图 3), 175 m 高程以下消落带内一年生草本植物占有优势, 178—185 m 高程的水泥框格护坡内则以多年生草本植物为主。

表 3 各科物种数统计表
Table 3 Statistics on the number of species in each family

科 Family	物种数 Species number	科 Family	物种数 Species number
海金沙科 Lygodiaceae	1	茄科 Solanaceae	1
凤尾蕨科 Pteridaceae	1	透骨草科 Phrymaceae	1
金星蕨科 Thelypteridaceae	2	白花丹科 Plumbaginaceae	1
肾蕨科 Nephrolepidaceae	1	紫草科 Boraginaceae	1
三白草科 Saururaceae	1	马鞭草科 Verbenaceae	1
桑科 Moraceae	1	唇形科 Lamiaceae	4
荨麻科 Urticaceae	1	车前科 Plantaginaceae	3
苋科 Amaranthaceae	5	通泉草科 Mazaceae	1
蓼科 Polygonaceae	4	桔梗科 Campanulaceae	1
十字花科 Brassicaceae	5	菊科 Asteraceae	21
景天科 Crassulaceae	1	天南星科 Araceae	1
蔷薇科 Rosaceae	1	莎草科 Cyperaceae	3
豆科 Fabaceae	2	禾本科 Poaceae	16
千屈菜科 Lythraceae	1	美人蕉科 Cannaceae	1
柳叶菜科 Onagraceae	3	百合科 Liliaceae	1
大戟科 Euphorbiaceae	1	天门冬科 Asparagaceae	1
酢浆草科 Oxalidaceae	2	阿福花科 Asphodelaceae	1
五加科 Araliaceae	1	母草科 Linderniaceae	1
伞形科 Apiaceae	4	鸢尾科 Iridaceae	1

结果显示, 178—185 m 高程水泥框格护坡内草本植物群落的多样性指数显著高于 175 m 以下的消落带区域(图 4)。消落带区域中, Shannon-Wiener 多样性、Simpson 优势度和 Gleason 物种丰富度等指数随海拔高程增加呈现先增加、后减少的趋势, Pielou 均匀度指数则随海拔高程增高而递减。

优势种富集分析气泡图显示了不同高程断面内优势种的分布情况(图 5)。结果显示, 消落带区域内各高程断面的优势种组成较为相近, 165—170 m 高程重度淹水区的主要优势种为藜(*Chenopodium album*)、刺苋(*Amaranthus spinosus*)、风轮菜(*Clinopodium chinense*)和稗(*Echinochloa crus-galli*); 170—172 m 高程的中度淹水区以狗牙根、牛鞭草(*Hemarthria sibirica*)、卡开芦(*Phragmites karka*)和稗为主要优势种; 172—175 m 高程的轻度淹水区以牛鞭草、狗牙根、马鞭草(*Verbena officinalis*)、益母草(*Leonurus japonicus*)为主要优势种。178—185 m 高程的框格护坡内优势种组成与消落带差异明显, 结缕草(*Zoysia japonica*)、蓝雪花(*Ceratostigma plumbaginoides*)、狗牙根和山桃草(*Oenothera*

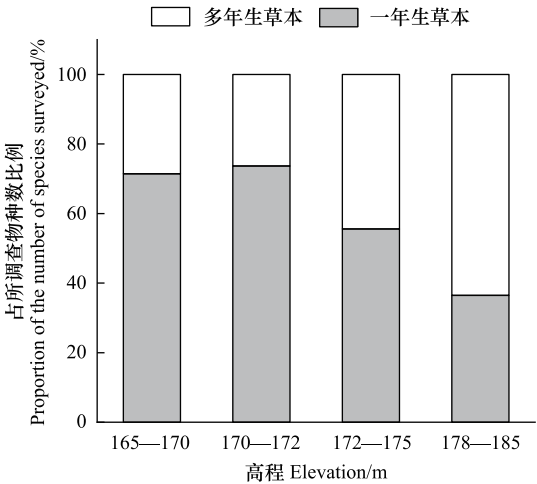


图 3 不同海拔高程断面内一年生与多年生草本植物的群落占比
Fig.3 Relative abundance of annual herbaceous plants within different elevation sections

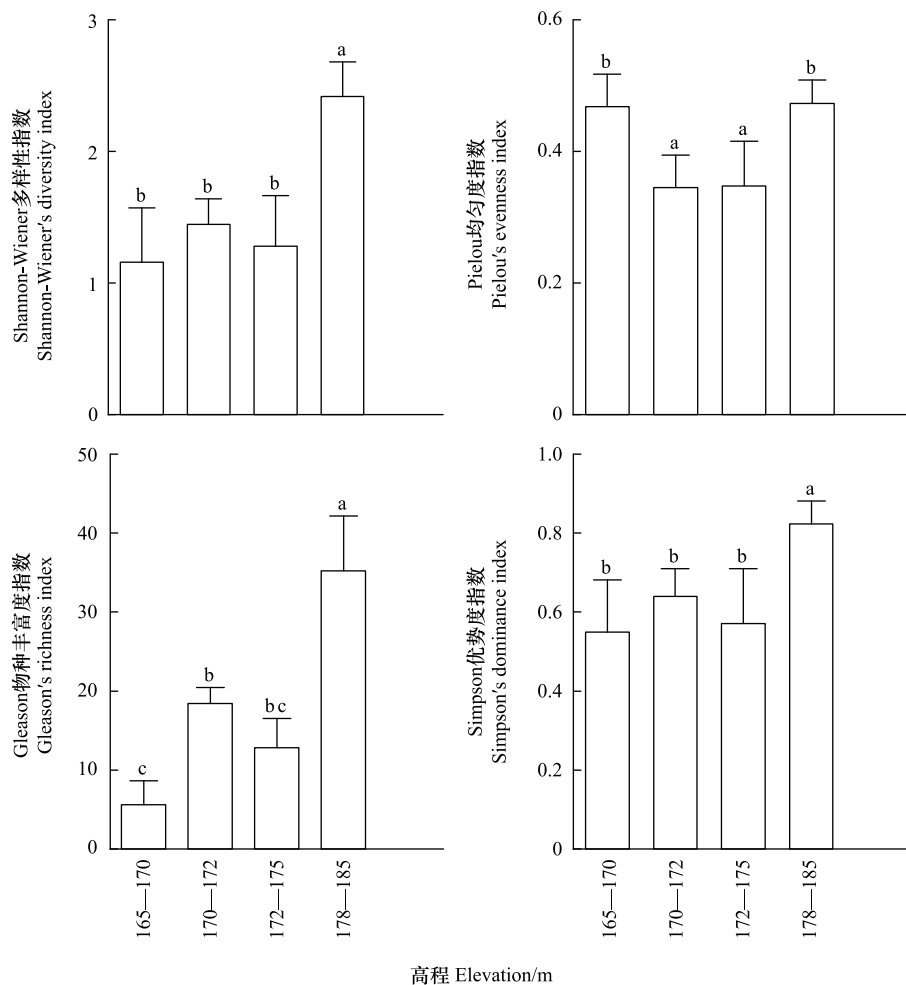


图4 不同高程断面的植物多样性指数

Fig.4 Plant diversity indices for different elevation sections

不同小写字母表示各高程间草本植物群落的多样性指数差异显著 ($P < 0.05$)

lindheimeri) 占据了群落优势地位。

2.2 植物功能性状

淹水时间和强度的不同导致植物功能性状呈现沿海拔高程梯度的显著变化(图6),反映出草本植物对不同淹水条件的适应策略。SLA 与 SRL 与海拔高程呈极显著正相关 ($P < 0.001$),即随着淹水强度的逐渐降低,植物的叶片比叶面积与比根长度显著增加。LDMC 则与海拔高程呈极显著负相关 ($P < 0.001$),表明叶干物质含量更高的草本植物对长时间深水淹没胁迫具有更好的适应能力。其他功能性状(如 H、LT 和 SDMC 等)与海拔高程及淹水强度没有明显相关性。

斯皮尔曼相关性分析结果表明(图7),不同功能性状之间存在复杂的相关关系。其中,叶片比叶面积(SLA)与干物质含量(LDMC),比根长度(SRL)与植株高度(H),SRL 与叶片厚度(LT)之间均呈现出极显著的负相关关系 ($P < 0.01$);SLA 与 H 之间均呈现出显著的负相关关系 ($P < 0.05$)。LDMC 与主茎干物质含量(SDMC),SLA 与 SRL,以及 H 与 LT 之间均显示出极显著的正相关关系 ($P < 0.01$)。

2.3 草本植物 CSR 策略

九龙滩河岸带植物群落总体倾向于采取耐胁迫型(S)策略(图8),大多数植物呈现出耐胁迫型与耐胁迫-杂草型(S/SR)混合策略,S型植物的比例明显高于竞争型(C)植物。如图9所示,植物适应性策略与海拔高程及其淹水强度的环境梯度密切相关。S型植物的比例随海拔高程的升高,先减少后增加。相比之下,杂草

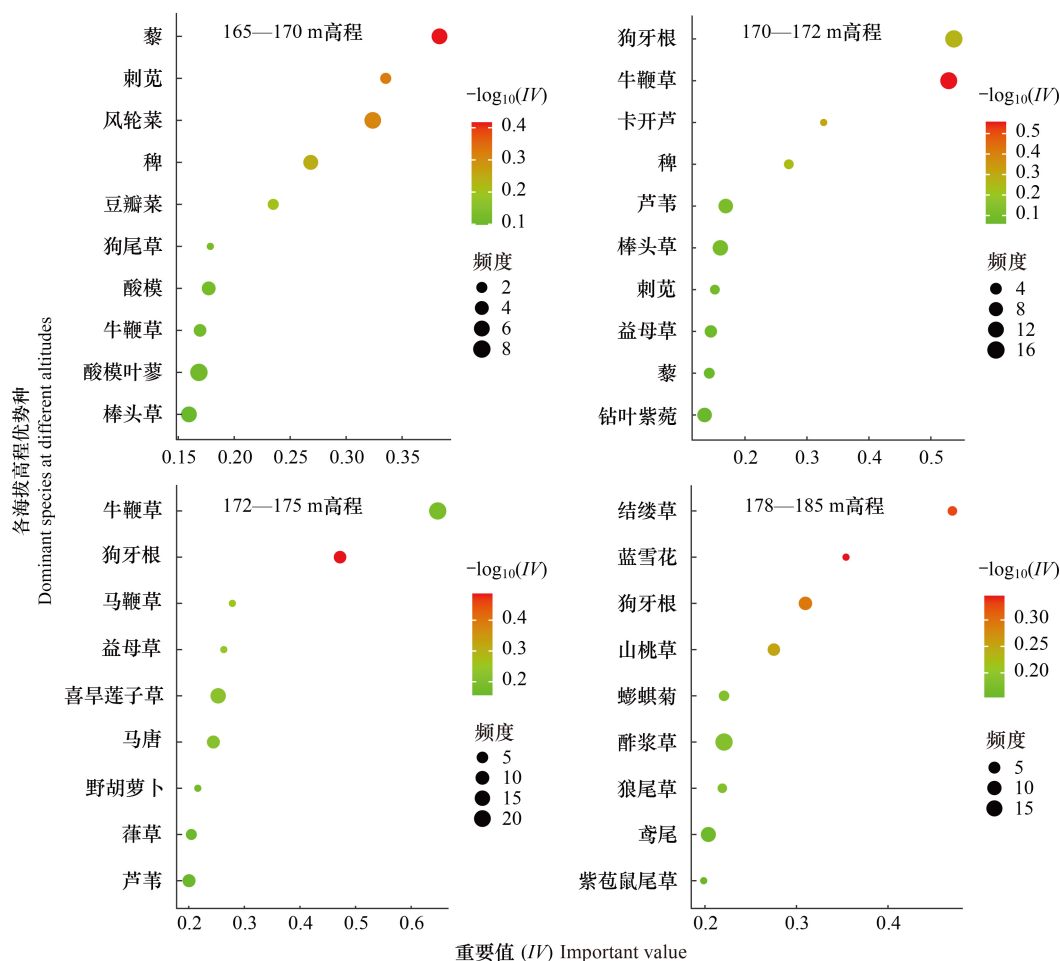


图5 各高程优势种富集分析气泡图

Fig.5 Bubble map of dominant species enrichment analysis by elevation

型(R)植物的比例随着海拔升高先增加后减少,而C型植物的比例在所有高程中均相对较低。

3 讨论

3.1 植物多样性沿海拔高程的变化规律

研究结果显示不同草本植物生活型对水淹环境的适应能力存在显著差异。随着海拔高程降低与淹水强度不断增加,多年生草本植物在群落中的比例逐渐减少,而一年生草本植物的比例则显著增加。该现象表明在三峡库区城市河岸带,特别是消落带区域,一年生草本植物拥有更为灵活的生活史策略,具备更强的生境耐受性,能够更有效地适应复杂的水文条件。这些植物通常在消落带夏季出露阶段完成其生命周期,其种子在冬季进入休眠状态,以应对持续的深水淹没,直至再次遇到适宜的生长条件^[32]。而在较高海拔的护坡区域,由于缺乏冬季的深水淹没,为生长周期较长的多年生草本植物提供了更稳定和适宜的生长环境,这一发现与王业春等对三峡库区腹地忠县消落带植被的研究结果相呼应^[33]。Touchette 等人也强调了水位变化是影响草本植物空间分布格局的关键因素^[34],不同海拔高度的植物所面临的水淹胁迫程度不同,进而影响了植物群落的分布格局和物种组成的差异。

九龙滩河岸带中草本植物群落的物种组成受到不同海拔高程下淹水时间和频率的显著影响。生长季节初期(5月初),165 m 高程以上区域普遍出现一年生植物的萌发生长。然而,夏季洪水脉冲的频繁发生对植被的稳定定植造成了胁迫,结果是只有少数耐淹植物如狗牙根和牛鞭草能够在消落带重度淹水区域(165—

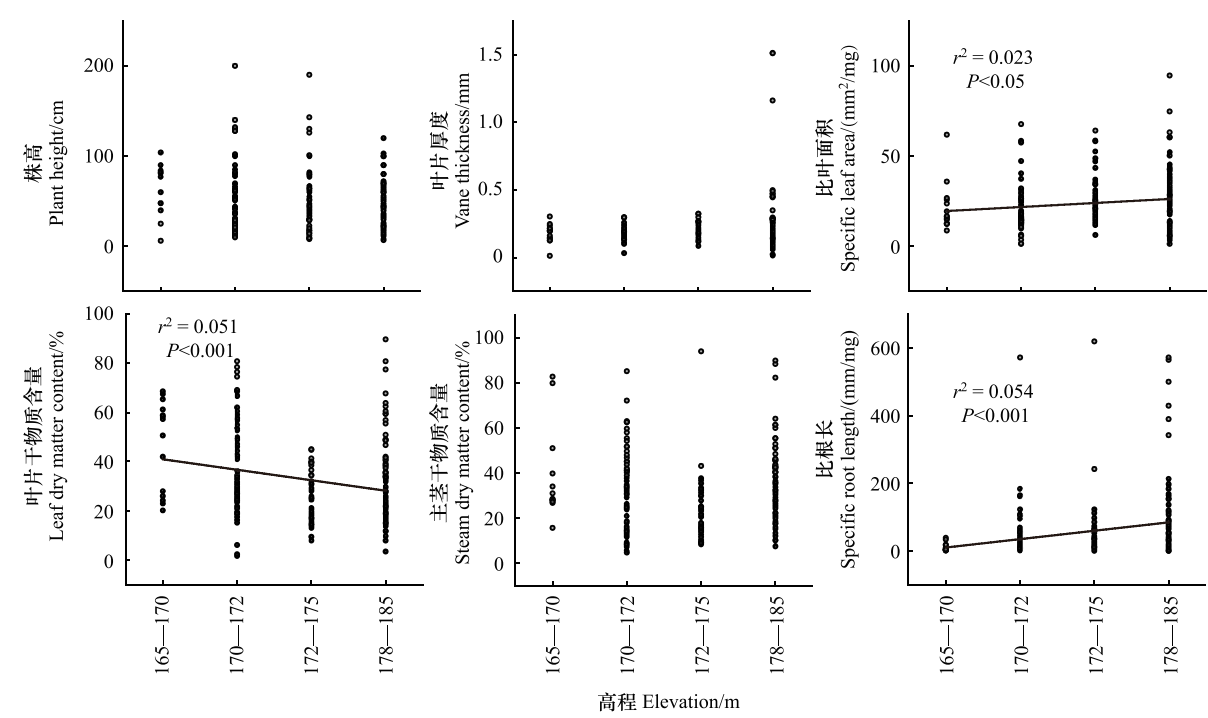


图 6 植物功能性状沿环境梯度的分布及变化规律
Fig.6 The variation of plant functional traits with hydrology

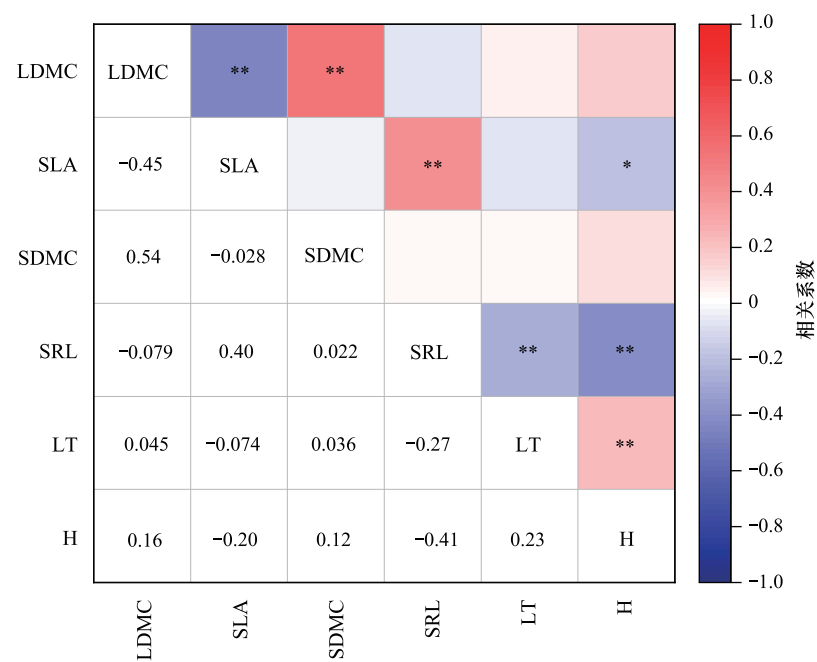


图 7 植物功能性状相关性分析
Fig.7 Correlation analysis of plant functional traits

* $P \leq 0.05$ ** $P \leq 0.01$; LDMC: 叶片干物质含量; SLA: 比叶面积; SDMC: 主茎干物质含量; SRL: 比根长; LT: 叶片厚度; H: 株高

170 m 高程) 中稳定生存, 导致该区域的植物多样性和物种丰富度较低。克隆整合效应促使狗牙根在水淹胁迫下分株生长, 并在退水后快速萌发和占据生长空间, 成为所有高程断面内占据种间竞争优势的物种。而在

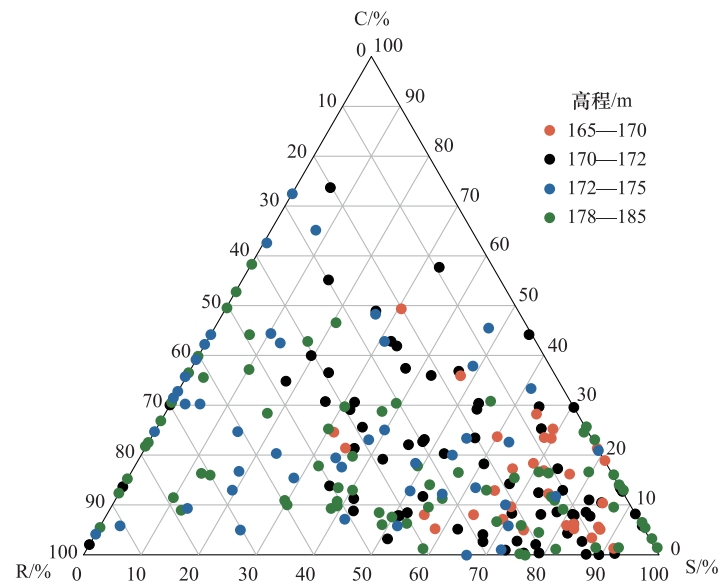


图8 九龙滩植物的 CSR 策略图(C:竞争型;S:耐胁迫型;R:杂草型)

Fig.8 The CSR strategy diagram of Jiulongtan plants (C, competitor; S, stress-tolerator; R, ruderals)

消落带上部(172—175 m 高程),更长时间的出露以及重庆夏季的高温干旱条件导致土壤水分含量减少,使得物种多样性有所减少。相比之下,在消落带中部的 170—172 m 高程范围内,植物群落的 Gleason 物种丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数和 Simpson 优势度指数均达到最大值。这表明,在中等资源梯度条件下,足够的生长空间、适宜的土壤含水量以及较低的植物间竞争,共同支撑了物种多样性的最大化。这种现象与“中度干扰”假说相符,也与孙荣等的研究结果一致^[35],表明三峡库区城市河岸带的草本植物群落多样性在遭受中等程度环境干扰时可以达到最高。

3.2 植物功能性状沿环境梯度的分布及变化规律

九龙滩河岸带内,草本植物的叶片比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)和比根长度(SRL)等功能性状的分布格局对环境梯度有着明显的响应。具体而言,从低海拔向高海拔转变时,随着水淹胁迫的逐渐减轻,SLA 和 SRL 呈现显著增加的趋势,而 LDMC 则显示出下降的趋势。这种功能性状随环境梯度变化的分布模式与 Wright 等人的研究相近^[36],其中高 SLA 的植物往往具有较低的 LDMC,显示出二者之间的负相关性;同时,高 SLA 的植物也常具有较高的 SRL,表明二者之间的正相关性。这种现象反映了植物在资源获取与利用之间的权衡策略。在河岸带生态系统中,SLA 是评估植物适应环境能力的一个关键指标,特别是在资源获取方面^[37]。具有高 SLA 的植物通常能够优化其光合作用速率,从而加快生长速度和提高资源获取效率。这些植物往往具有较高的 SRL,有助于更有效地吸收水分和无机物质,进而支持其光合作用^[38]。代表性的一年生草本植物如蛇莓(*Duchesnea indica*)、凹头苋(*Amaranthus blitum*)和附地菜(*Trigonotis peduncularis*)等叶片较大、根系细长。相反,低 SLA 的植物更加重视叶片的结构强度和耐久性,以适应资源受限或环境压力较大的条件。例如,一年蓬(*Erigeron annuus*)、酸模叶蓼(*Persicaria lapathifolia*)、稗、风花菜(*Rorippa globosa*)、狗牙根等植物在海拔 172 m 以下的中重度淹水区域较为常见,它们适应了较为恶劣的水淹环境和生态早期阶段,通常具有较小的 SLA。这是因为这些植物需要通过降低叶片水分蒸发率和提高光能利用效率来积累更多干物质,从而适应不利的环境条件^[39]。此策略使得 SLA 和 LDMC 的变化趋势通常呈现相反的模式;而在资源条件较好的环境中生长的高 SLA 植物,则展现出更强的维持体内营养物质的能力^[40]。

SRL 与海拔高程之间呈现出极显著的正相关性,表明在较低海拔高程的断面中,植物具有较小的 SRL 值。这一结果与 Weisner 等对芦苇根系研究的结论相吻合,即芦苇的根状茎在水位上升,尤其是在深水环境

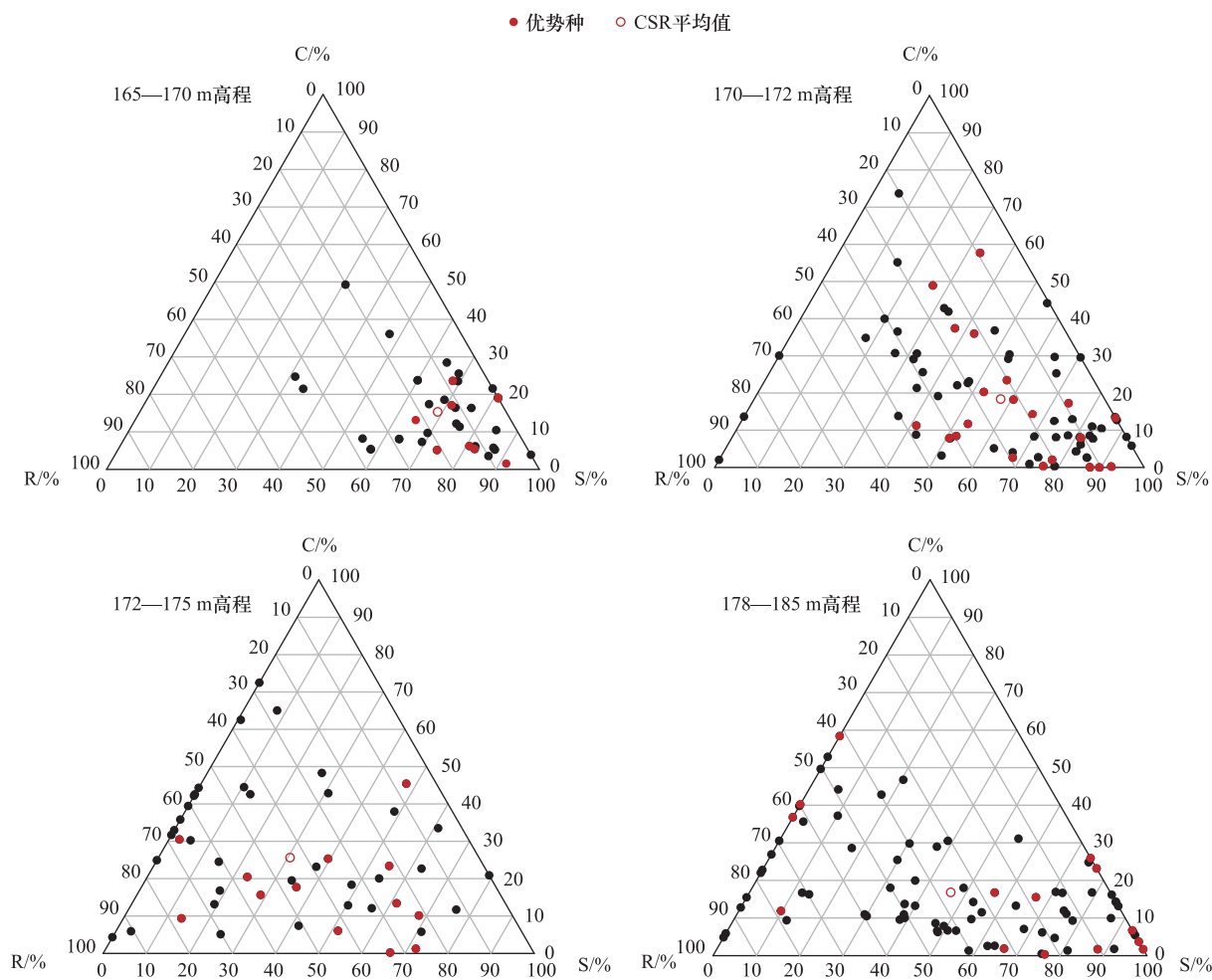


图9 九龙滩植物的 CSR 生态策略沿高程的变化

Fig.9 CSR ecological strategies of plants in Jiulongtan along elevations

中,会变得更短^[41]。这种现象可能是因为低海拔区域长期淹水造成根系生长和养分吸收的明显阻碍,植物通过缩短水平根状茎来缩短氧气在嫩枝和根状茎中的运输距离,以适应淹水条件。相对而言,在 178—185 m 的较高海拔高程断面,植物面临的是夏季洪水脉冲与高温干旱的交替胁迫。此外,由于高陡水泥格框护坡及其内部贫瘠的回填土壤,植物被迫发展出较高的 SRL 以适应这种环境。具有高 SRL 值的根系能够提高养分和水分的吸收率,并加快根系的周转率^[42],有助于植物将更多的资源分配到根系生长,以便于扩展到更深的土层中,从而提高对养分的摄取和保持能力。这使得植物能够更好地适应或抵御高温干旱的影响,并在条件适宜时能够重新定居和迅速繁衍^[43]。

在本研究中,草本植物通过对 SLA、LDMC 和 SRL 等功能性状的调整,建立了对三峡库区城市河岸带复杂水文的良好适应性。这些功能性状的调整揭示了植物如何抵御水位变化引起的物理干扰,并增强其对环境变化的适应力^[44]。植物在功能性状上的权衡反映了其生活史策略,同时也是环境筛选过程的表现^[45],通过这一过程,能与环境条件相适应的物种得以存留和繁衍,而不适应的物种则面临淘汰。环境筛选的机制不仅在于挑选出具有相似功能性状并适应特定环境条件的物种,而且也推动了同一物种内部个体对其功能性状的优化和权衡。这一机制促使植物在其叶片、根系和茎的功能性状之间寻找最有效的组合,以达到最佳的生态适应性。通过这种动态的适应过程,植物不仅能够在变化的环境中找到适应性物种,还能形成稳定的生物群落,从而整体上适应不断变化的外部环境条件^[6]。

3.3 植物 CSR 策略的分布特征

九龙滩河岸带的草本植物通过其功能性状的权衡和组合,有效地提升了对水位变化的适应能力,并影响了它们的 CSR 生态策略。在不同的海拔高程断面,植物展现出多样的 CSR 策略。在 165—172 m 高程、重度淹水影响下的消落带区域,植物主要展现出耐胁迫-杂草型(S/R)和耐胁迫-竞争型(S/C)策略,禾本科和蓼科植物在此区域占有显著的比例,其中包括稗、狗牙根、牛鞭草、酸模叶蓼等代表性物种。禾本科植物以其发达的根系和克隆繁殖能力的匍匐状地下茎,在长时间水淹的环境中保持较强的再生能力和稳定的生物量^[47];而蓼科植物则因其发达的气孔系统、快速的茎伸长能力和有效的气体交换机制,在强水淹条件下保持生存和繁衍能力^[48—49]。随着水淹胁迫的减轻,165—172 m 区域的植物群落在再次露出水面时,竞争-杂草型(CR)和杂草型(R)策略的植物比例增加,其中包括酢浆草(*Oxalis corniculata*)、牛膝菊(*Galinsoga parviflora*)、香附子(*Cyperus rotundus*)、蒲儿根(*Sinosenecio oldhamianus*)等。这些植物具有短生命周期、早熟和快速吸收养分的特点,在轻微水位波动的河岸带环境中能够迅速扩张和恢复,从而占据优势地位^[50—51]。当环境从 165—172 m 的水淹胁迫逐渐转变为 178—185 m 的高温干旱胁迫时,植物的生长策略转向以耐胁迫型(S)为主,杂草型(R)策略植物的比例减少。这一转变说明,在面对多重环境胁迫时,耐胁迫型植物通常成为群落中的优势种类^[51]。竞争型(C)植物则更适应于资源稳定且丰富的环境,展现出更强的资源获取和利用能力。

在九龙滩河岸带,淹水环境对植物功能性状产生了强烈的筛选作用,使得在相同海拔高程内的绝对优势物种在其总体 CSR 策略类型上表现出趋同性,而在不同海拔高程间则呈现显著的差异。例如,狗牙根在不同海拔高程中展现了耐胁迫型(S)、耐胁迫-杂草型(SR)、耐胁迫型/耐胁迫-杂草型(S/SR)等策略,酸模叶蓼则表现出耐胁迫型(S)、耐胁迫-竞争型(S/CS)策略。这表明 CSR 策略的种内差异普遍存在,使得同一物种的不同个体能够在同一生态系统内占据不同的生态位,从而减少竞争压力,这对于维护生物多样性和生态系统稳定性极为关键^[3],同时也是三峡库区城市河岸带内草本植物物种共存的基础。这些结论与 Grime 等人提出的群落构建的双重筛选模型(环境过滤和生物过滤)相吻合。在这个模型中,第一级的环境过滤与 CSR 策略紧密相关,导致群落内物种在关键性状上表现出趋同性;而第二级的生物过滤则与种间竞争及种内功能性状的变异有关,促使共存物种的性状表现出趋异性^[52]。这些过程共同作用,形成了物种在特定环境条件下的共存和多样性格局。

4 结论

本研究以三峡库区腹心的典型城市河岸带——重庆主城长江左岸的九龙滩河岸带为对象,深入研究了草本植物功能性状对三峡库区复杂水位变化的响应。结果显示,水位变化导致的淹水时间和强度的不同,在各个海拔高程的优势种、物种组成、生活型以及多样性指数方面均产生了显著影响。比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)和比根长度(SRL)被证实为对动态水位变化最敏感的植物功能性状,这些性状对于筛选适应城市河岸带条件的植物具有重要意义。

通过调整 SLA、LDMC 和 SRL 等关键功能性状,植物能够有效增强对水位变化的适应性,从而影响其 CSR 生态策略。利用 CSR 策略模型进一步阐释了在淹水胁迫条件下不同植物及其群落的适应机制,这为三峡库区城市河岸带的植被恢复和群落构建提供了科学依据。此外,研究揭示了在水淹环境中不同生活型植物的适应策略,以及在长期稳定状态下植物群落的多样性和结构特征,能够为将来的生态修复工作提供有价值的参考信息。

尽管全球植物功能性状数据库(如 TRY、LEDA、TTT 等)具有重要影响力,但因其对地理和生态条件的特殊要求,在三峡库区城市河岸带的应用上存在较大局限。因此,未来的研究应该扩大三峡库区城市河岸带植物的调研范围,构建更全面的本土物种和功能性状数据库。这将深化对城市河岸带植物多样性和功能性状复杂性的理解,更准确地监测和预测植物群落的动态,从而制定出更有效的生态恢复和群落管理策略,为三峡库区城市河岸带生态系统的持续健康发展提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Nakamura M, Noguchi K. Tolerant mechanisms to O₂ deficiency under submergence conditions in plants. *Journal of Plant Research*, 2020, 133 (3): 343-371.
- [2] Dufour S, Rodríguez-González P M, Laslier M. Tracing the scientific trajectory of riparian vegetation studies: main topics, approaches and needs in a globally changing world. *The Science of the Total Environment*, 2019, 653: 1168-1185.
- [3] Noto A E, Hughes A R. Genotypic diversity weakens competition within, but not between, plant species. *Journal of Ecology*, 2020, 108 (6): 2212-2220.
- [4] 赵霏, 郭道宇, 赵文吉, 刘克. 城市河岸带土地利用和景观格局变化的生态环境效应研究——以北京市典型再生水补水河流河岸带为例. *湿地科学*, 2013, 11 (1): 100-107.
- [5] Zarfl C, Lumsdon A E, Berlekamp J, Tydecks L, Tockner K. A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences*, 2015, 77 (1): 161-170.
- [6] Mello F N A, Estrada-Villegas S, DeFilippis D M, Schnitzer S A. Can functional traits explain plant coexistence? A case study with tropical lianas and trees. *Diversity*, 2020, 12 (10): 397.
- [7] 孙阔, 袁兴中, 王晓锋, 袁嘉, 侯春丽, 魏丽景. 三峡水库消落带土壤养分含量及生态化学计量特征. *长江流域资源与环境*, 2023, 32 (2): 403-414.
- [8] Zhu Z H, Chen Z L, Li L, Shao Y. Response of dominant plant species to periodic flooding in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir (TGR), China. *The Science of the Total Environment*, 2020, 747: 141101.
- [9] 袁嘉, 罗嘉琪, 侯春丽, 杨柳青. 长江上游山地城市江岸景观修复设计研究——以重庆主城为例. *风景园林*, 2021, 28 (7): 76-82.
- [10] Yuan J, Zhang G X, Chen L, Luo J Q, You F Y. Experiment using semi-natural meadow vegetation for restoration of river revetments: a case study in the upper reaches of the Yangtze River. *Ecological Engineering*, 2021, 159: 106095.
- [11] Nilsson C, Berggren K. Alterations of riparian ecosystems caused by river regulation. *BioScience*, 2000, 50 (9): 783-792.
- [12] Groffman P M, Bain D J, Band L E, Belt K T, Brush G S, Grove J M, Pouyat R V, Yesilonis I C, Zipperer W C. Down by the riverside: urban riparian ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1 (6): 315-321.
- [13] Chen Z L, Yuan X Z, Roß-Nickoll M, Hollert H, Schäffer A. Moderate inundation stimulates plant community assembly in the drawdown zone of China's Three Gorges Reservoir. *Environmental Sciences Europe*, 2020, 32: 1-11.
- [14] 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.
- [15] 贺秀斌, 鲍玉海. 三峡水库消落带土壤侵蚀与生态重建研究进展. *中国水土保持科学*, 2019, 17 (4): 160-168.
- [16] 樊大勇, 熊高明, 张爱英, 刘曦, 谢宗强, 李兆佳. 三峡库区水位调度对消落带生态修复中物种筛选实践的影响. *植物生态学报*, 2015, 39 (4): 416-432.
- [17] Reich P B. The world - wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102 (2): 275-301.
- [18] Wang C, Zhang H, Liu H, Jian S G, Yan J H, Liu N. Application of a trait-based species screening framework for vegetation restoration in a tropical coral island of China. *Functional Ecology*, 2020, 34 (6): 1193-1204.
- [19] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes T D A. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10 (5): 621-630.
- [20] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31 (1): 150-165.
- [21] Catford J A, Jansson R. Drowned, buried and carried away: effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *The New Phytologist*, 2014, 204 (1): 19-36.
- [22] Palmquist E C, Ralston B E, Sarr D, Merritt D M, Shafroth P B, Scott J A. Functional traits and ecological affinities of riparian plants along the Colorado River in grand canyon. *Western North American Naturalist*, 2017, 77 (1): 22.
- [23] 孙小祥, 易雪梅, 黄远洋, 陈姗姗, 马茂华, 吴胜军. 三峡库区消落带四种主要植物叶片功能性状分异特征. *三峡生态环境监测*, 2021, 6 (4): 1-10.
- [24] Lenssen J P M, Van Kleunen M, Fischer M, De Kroon H. Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology*, 2004, 92 (4): 696-706.
- [25] Zhu J T, Zhang Y J, Yang X, Chen N, Li S P, Wang P D, Jiang L. Warming alters plant phylogenetic and functional community structure. *Journal of Ecology*, 2020, 108 (6): 2406-2415.
- [26] Bjørn M C, Weiner J, Kollmann J, Ørregaard M. Increasing local biodiversity in urban environments: community development in semi-natural species-rich forb vegetation. *Landscape and Urban Planning*, 2019, 184: 23-31.
- [27] Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes G W, Rennó H C. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant Ecology*, 2014, 215 (4): 379-388.
- [28] Novakovskiy A B, Panyukov A N. Analysis of Successional Dynamics of a Sown Meadow using Ramenskii-Grime's System of Ecological Strategies. *Russian Journal of Ecology*, 2018, 49 (2): 119-127.
- [29] Sun J Y, Pattison Z, Cao Y, Fu W L, Willby N J, Li W. Comparative impacts of dam water level regimes on herbaceous plant growth strategies in

- cascade reservoirs and downstream reaches of a major river. *Freshwater Biology*, 2023, 68(1): 127-140.
- [30] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[Review. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [31] 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.
- [32] 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.
- [33] 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.
- [34] Touchette B W, Iannaccone L R, Turner G, Frank A. Ecophysiological responses of five emergent-wetland plants to diminished water supply: an experimental microcosm study. *Aquatic Ecology*, 2010, 44(1): 101-112.
- [35] 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.
- [36] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821-827.
- [37] Liu M X, Ma Y B, Wang X Y, Xu L. Plant community assembly mechanisms of a subalpine meadow community along different successional time. *Rangeland Ecology & Management*, 2021, 77: 118-125.
- [38] Freschet G T, Roumet C, Comas L H, Weemstra M, Bengough A G, Rewald B, Bardgett R D, De Deyn G B, Johnson D, Klimešová J, Lukac M, McCormack M L, Meier I C, Pagès L, Poorter H, Prieto I, Wurzbürger N, Zadworny M, Bagniewska-Zadworna A, Blancaflor E B, Brunner I, Gessler A, Hobbie S E, Iversen C M, Mommer L, Picon-Cochard C, Postma J A, Rose L, Ryser P, Scherer-Lorenzen M, Soudzilovskaia N A, Sun T, Valverde-Barrantes O J, Weigelt A, York L M, Stokes A. Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs. *The New Phytologist*, 2021, 232(3): 1123-1158.
- [39] 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.
- [40] Garnier E, Cordonnier P, Guillermin J L, Sonié L. Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, 1997, 111(4): 490-498.
- [41] Weisner S E B, Strand J A. Rhizome architecture in *Phragmites australis* in relation to water depth: implications for within-plant oxygen transport distances. *Folia Geobotanica*, 1996, 31(1): 91-97.
- [42] 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.
- [43] Capon S J. Plant community responses to wetting and drying in a large arid floodplain. *River Research and Applications*, 2003, 19(5/6): 509-520.
- [44] Townsend C R, Hildrew A G. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology*, 1994, 31(3): 265-275.
- [45] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 沈豪. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. *生态学报*, 2019, 39(7): 2267-2281.
- [46] 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.
- [47] Humphrey L D, Pyke D A. Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. *Journal of Ecology*, 1998, 86(5): 854-865.
- [48] Vanstockem J, Somers B, Hermy M. Weeds and gaps on extensive green roofs: ecological insights and recommendations for design and maintenance. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2019, 46: 126484.
- [49] Chen X S, Li Y F, Cai Y H, Xie Y H, Deng Z M, Li F, Hou Z Y. Differential strategies to tolerate flooding in *Polygonum hydropiper* plants originating from low- and high-elevation habitats. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 9: 1970.
- [50] 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.
- [51] Saugier B. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. *Plant Science*, 2001, 161(4): 813.
- [52] 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.