

我国西南地区大型水库消落带植物功能多样性对淹水持续时间的响应特征及生态启示*

江维薇^{1,2,4}, 余慧怡^{1,3}, 肖衡林^{1,2,5**}

- (1: 湖北工业大学土木建筑与环境学院, 武汉 430068;)
(2: 河湖健康智慧感知与生态修复教育部重点实验室, 湖北工业大学, 武汉 430068;)
(3: 环境岩土与河湖生态修复湖北省重点实验室, 湖北工业大学, 武汉 430068;)
(4: 生态环境岩土与河湖生态修复学科引智创新示范基地, 湖北工业大学, 武汉 430068;)
(5: 江汉大学精细爆破全国重点实验室, 江汉大学, 武汉 430056)

摘要: 为探究淹水持续时间对大型水库消落带植物功能多样性的调控机制, 以西南地区 3 座大型水库为研究区, 系统测定了不同淹水持续时间下消落带植物功能性状及功能多样性指标。结果发现: (1) 调查共记录维管植物 17 科 30 属 34 种, 盖度 $\geq 25\%$ 的优势物种共 8 种。(2) 中度淹水区 (MF) 功能多样性最高, 显著高于轻度 (SF) 和重度淹水区 (LF), 优势物种性状分异及生态位分化显著。(3) LF 区功能同质化明显, 各功能多样性指数显著下降, 唯主根直径显著增加 (较 MF、SF 区分别高 63% 和 154%), 表明强淹水胁迫下群落通过特异增粗主根构建功能冗余结构; 狗牙根为高度特化的关键物种。(4) SF 区的群落郁闭度、茎分支数、主根长以及根总鲜重显著高于 MF 和 LF 区, 表明其环境筛选出具有快速拓殖能力的性状组合。该区狗牙根、牛筋草、藿香蓟和苍耳性状空间分散独立。(5) 叶片性状变异系数在各淹水梯度始终较大, 印证其敏感性。综上所述, 在西南水库消落带, 淹水持续时间是调控功能性状分散程度与功能多样性的关键驱动因子, 年均淹没 ≥ 180 d (LF 区) 侧重功能冗余策略; 年均淹没 < 180 d 侧重功能互补策略。淹水梯度上的功能多样性响应差异驱动了优势种多适应性策略的形成, 可依据淹水持续时间实施差异化群落构建。

关键词: 西南水库; 水库消落带; 优势种; 功能性状; 功能多样性

Response characteristics of plant functional diversity along flooding duration gradients and ecological implications in the drawdown zones of large reservoirs, southwest China

Jiang Weiwei^{1,2,4}, Yu Huiyi^{1,3} & Xiao Henglin^{1,2,5**}

- (1: School of Civil and Engineering, Architecture and Environment, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P.R.China)
(2: Key Laboratory of Intelligent Health Perception and Ecological Restoration of River and Lakes, Ministry of Education, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P.R.China)
(3: Hubei Key Laboratory of Environmental Geotechnolgy and Ecological Remediation for Lake&River, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P.R.China)
(4: Innovation Demonstration Base of Ecological Environment, Geotechnical and Ecological Restoration of Rivers and Lakes, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P.R.China)
(5: State Key Laboratory of Precision Blasting, Jiangnan University, Wuhan 430068, P.R.China)

Abstract: To investigate the effects of flooding duration on plant functional diversity in the drawdown zone of large reservoirs, this study selected three large reservoirs in southwestern China as research sites. Systematic surveys and measurements of plant functional traits and

* 2025-09-25 收稿; 2025-10-29 收修改稿。

国家自然科学基金项目 (42101375)、国家自然科学基金联合基金项目 (U22A20232) 和湖北省科技厅创新群体项目 (2025AFA020) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: xiao-henglin@163.com。

functional diversity indices were conducted across areas subjected to different flooding durations. The results demonstrated that: 1) A total of 34 vascular plant species were recorded, belonging to 30 genera and 17 families, with eight dominant species each having a coverage $\geq 25\%$. 2) The moderately flooded area (MF) exhibited the highest functional diversity, which was significantly greater than that of the slightly flooded area (SF) and the severely flooded area (LF). Trait differentiation and niche divergence among dominant species were pronounced. 3) Functional homogeneity in the LF zone was markedly reduced, with significant declines across multiple functional diversity indices. Only taproot diameter increased significantly (63% higher than in the MF zone and 154% higher than in the SF zone), indicating that under intense flooding stress, the community developed a redundant functional structure characterized by specialized taproot thickening. *Cynodon dactylon* was identified as a highly specialized key species in these zones. 4) Community coverage, stem branch number, root length, and total root fresh weight in the SF area were significantly higher than those in the MF and LF areas, suggesting that mild flooding favors trait combinations conducive to rapid colonization. In this area, the traits of *Cynodon dactylon*, *Eleusine indica*, *Ageratum conyzoides*, and *Xanthium sibiricum* were spatially dispersed and independent. 5) The coefficient of variation (CV) for leaf traits remained relatively high across the flooding gradient, confirming their sensitivity to hydrological changes. Overall, in the drawdown zones of southwestern reservoirs, flooding duration is a key driver of functional trait dispersion and diversity. In LF areas with mean annual flooding durations ≥ 180 days, plant communities adopt a functional redundancy strategy; in areas with flooding durations < 180 days, a functional complementarity strategy prevails. These flooding gradient-dependent responses shape the multi-adaptive strategies of dominant species, suggesting that flooding duration-based differentiation should guide community restoration efforts.

Keywords: Southwestern Reservoir; Reservoir Drawdown Zone; Dominant Species; Functional Traits; Functional Diversity

我国西南地区建有一系列世界级大型水利枢纽工程^[1], 由于水位调度形成了落差数十米的消落带, 使其成为典型的周期性淹水干扰区。消落带植被是维持该区域生态系统功能和稳定性的关键组分, 而周期性极端淹水扰动深刻改变了生境条件, 导致植被恢复面临严峻挑战。现有研究充分证明, 淹水强度是影响消落带植被恢复的核心环境因子^[2,3], 差异化的淹水时间直接塑造梯度性的植物群落格局^[4,5]。因此, 消落带植被研究往往将淹水持续时间作为重要因素进行考虑。

以往研究多以物种为基本单元来探讨群落物种多样性对淹水梯度的响应^[6], 获取了淹水梯度上物种组成与分布格局的重要认识^[7]。然而, 物种多样性指标主要反映生物类群的丰富度与均匀度^[8], 难以直接揭示植被应对周期性极端淹水干扰的内在适应机制。因此, 单一物种层面研究虽具基础价值, 对于消落带植被恢复中更具实践意义的关键问题, 包括空间配置(如何根据淹水梯度科学规划植被恢复分区)与种间配置(在特定区域内如何构建共存物种组合), 但是指导意义有限。

近年来, 人们逐渐意识到植物的功能性状直接决定其应对淹水干扰的适应能力、资源利用策略以及生存表现^[9,10]。生态学家开始转向群落水平性状变异及其多样性的量化研究^[11], 并引入植物功能多样性(Functional Diversity, FD)的分析框架^[12,13]。功能多样性关注植物功能性状在群落中的分布范围、差异程度及其丰度组合^[14]。累积证据表明^[15-16], 功能多样性较物种多样性更能直接表征植物在特定环境梯度下的生态适应过程、物种共存机制、群落构建规律以及系统的稳定性和恢复力。因此, 基于功能多样性分析不同淹水持续时间下群落的响应特征, 可为消落带提供植被恢复的空间规划和种间配置设计, 支撑精细化群落构建策略的制定。

现阶段对于自然群落功能多样性的研究仍相对较少, 主要集中于乔木^[17-19], 相关分析也多偏重于部分易于测量的性状, 如叶片相关功能性状^[20-22]。然而, 对于以草本植物为主、周期性极端淹水干扰下的水库消落带植被, 其功能多样性对淹水梯度的响应规律研究则明显不足。本研究通过系统测定不同淹水持续时间梯度下, 消落带植物根系、茎秆、叶片等多器官功能性状及其多样性指标(群落平均加权性状、变异系数、功能丰富度、功能均匀度、功能离散度), 旨在分析: (1)根、茎、叶关键功能性状及其多样性沿淹水持续时间梯度的变化规律; (2)不同植物器官(根、茎、叶)功能性状对淹水干扰的响应模式差异及其协同/权衡关系; (3)淹水干扰梯度下优势物种间的功能冗余与功能互补。研究结果可揭示淹水持续时间对消落带植物功能多样性的调控机制, 阐明根、茎、叶等关键性状在植被应对淹水干扰中的作用, 以及优势物种基于功能冗余与互补的共存策略在群落构建中的意义。这为科学指导消落带耐淹植物物种筛选、基

于功能互补与冗余的植被空间配置优化以及种间组合模式构建提供关键科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

金沙江、雅砻江、澜沧江是我国西南地区重要的梯级水电基地，规划和开发了一系列大型水电工程，综合考虑水库消落带坡度坡向和干扰情况，最终选取自然恢复 12 年以上的典型水库消落带作为观测样地（23°32'N-26°48'N，99°21'E-101°43'E），如图 1 所示，对新建及在建水库具有参考价值。样区属典型高山峡谷地貌，河谷深切，区内发育有燥红土、褐红壤、砖红壤和紫色土等，受亚热带季风气候控制，水热条件呈现显著季节分异。多年气象观测数据显示，年均气温 20 °C 以上，年降水量 850-1200 mm，降水集中在 7-9 月上半月雨季，占全年 80% 以上^[23]。水库通常在雨季前预泄腾库，水位消落至死水位，至干季来临前，逐渐蓄水至正常蓄水位。二滩水库消落带水位落差约 45 m；小湾水库消落带水位落差约 60 m；糯扎渡水库消落带水位落差约 47 m，观测点均为缓坡消落带^[24-25]。糯扎渡水库研究区原生植被以竹林和落叶季雨林为主，其余水库研究区原生植被总体为稀疏灌草丛^[26,27]。干湿交替的恶劣环境导致目前消落带植被主要以一年生和多年生草本为主，乔木和灌木稀少，主要植物包括狗牙根、苍耳和苘麻等。

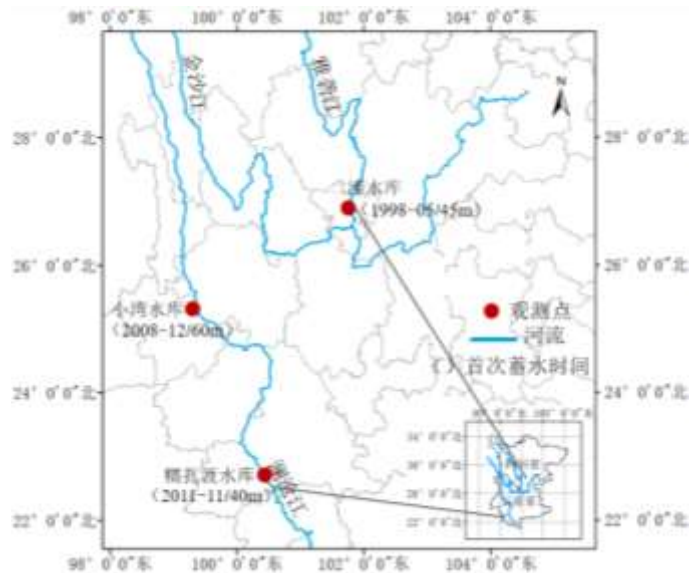


图 1 研究区概况

Fig.1 Overview of the study area

1.2 野外数据采集

2023 年 7 月对研究区开展野外调查，由于西南流域各梯级水库消落带水位落差及其高程范围各不相同，因此为了对比分析，通过统计各水库的历史水文观测数据来计算消落带不同梯度的平均淹水时间，按淹水时间将各水库消落带统一划分为重度淹水区（Long-term Flooding zone, LF, 年均淹没 ≥ 180 d）、中度淹水区（Mid-level Flooding zone, MF, 年均淹没 120–180 d）和轻度淹水区（Slightly Flooding zone, SF, 年均淹没 ≤ 120 d）。在各淹水梯度区内，采用随机抽样法随机布设 4-6 个 1 m \times 1 m 样方，共计设置样方 48 个。记录样方内物种名称、株数、高度和盖度（Cover degree, CD）。

为明确优势物种的生态功能主导性，将样地内盖度 $\geq 25\%$ 的物种作为优势种（Dominant Species）^[28]，在各样地沿不同淹水梯度区域，分别选取 10–12 株处于生殖成熟期、生长态势良好的植株，现场测定其株高（Plant height, PH）、茎分支数（Stem branching number, SBN）、叶片数量（Number of blades, NB）、单叶面积（Single leaf area, LA）、主茎长（Stem length, SL）、主根长（Root length, RL）、主茎

直径 (Stem diameter, SD)、叶总鲜重 (Total leaf fresh weight, TLB) 和茎总鲜重 (Total stem fresh weight, TSB), 并处理干净杂质后测量其主根直径 (Root diameter, RD) 和根总鲜重 (Total root fresh weight, TRB)。其中, 株高: 自然状态下植株最高点距离地面的垂直高度; 单叶面积: 摘取每个植株冠层中上部 2~3 片完全展开且处于功能旺盛期的阳生叶, 用 YMJ-A 叶面积测量仪测定。

1.3 数据处理

功能性状多样性主要采用以下 6 个指数进行分析。

群落加权平均性状 (Community Weighted Mean trait, CWM) 反映了群落样本中植物性状的总价值, 如公式 (1) 所示:

$$CWM = \sum_{i=1}^n w_i \times trait_i \quad (1)$$

其中, w_i 是第 i 个物种的相对丰度, $trait_i$ 是第 i 个物种的性状值, n 为群落中的物种数。

变异系数 (Coefficient of Variation, CV) 也称离散系数, 反映了不同植物功能性状的相对变异程度, 如公式 (2)、(3) 所示:

$$CV = \frac{SD}{AVG} \times 100\% \quad (2)$$

$$SD = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - AVG)^2}{n}} \quad (3)$$

其中, SD 表示标准差, AVG 表示数据的总体均值, x_i 表示第 i 个数据点, n 表示数据的总个数。

RaoQ 二次熵指数 (Rao's quadratic entropy, RaoQ) 能够综合评估物种间功能差异及其相对多度, 如公式 (4) 所示:

$$RaoQ = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} \cdot p_i \cdot p_j \quad (4)$$

其中, d_{ij} 为物种 i 和物种 j 功能特征距离, P_i 和 P_j 分别为种 i 和种 j 的个体数占群落总物种个体数比例, S 为群落种总物种数。

功能丰富度指数 (Functional richness, FRic) 由 Mason 等 2005 年提出, 用以表征植物群落利用多维生态位空间的综合能力, 如公式 (5) 所示:

$$FRic = \frac{SF_{ci}}{R_c} \quad (5)$$

其中, SF_{ci} 为群落内物种所占据的生态位空间, R_c 为特征 c 的绝对值范围。

功能均匀度指数 (Functional evenness, FEve) 能够反映群落内物种功能特征在生态空间分布的均匀程度, 体现群落内物种对有效资源全方位的利用效率, 值越大表明群落对资源的利用程度越高^[29], 用 Villeger 等提出的公式计算^[30], 如公式 (6) - (8) 所示:

$$FEve = \frac{\sum_{L=1}^{S-1} \min\left(PEWL, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}} \quad (6)$$

$$PEWL = \frac{EWL}{\sum_{L=1}^{S-1} EWL} \quad (7)$$

$$EW_L = \frac{dist(i, j)}{w_i + w_j} \quad (8)$$

其中, L 为分支长, PEW_L 表示分支长权重; S 为物种数, EW_L 表示均匀度权重, $dist(i, j)$ 表示物种 i 和物种 j 的欧式距离, w_i 表示 i 物种的相对丰富度, w_j 表示 j 物种的相对丰富度。

功能离散度指数 (Functional divergence, $FDiv$) 由 Mason 等 2003 年提出, 主要度量优势物种性状偏离群落中心的发散程度, 如公式 (9) - (14) 所示:

$$g_k = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S x_{ik} \quad (9)$$

$$dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^T (x_{ik} - g_k)^2} \quad (10)$$

$$\overline{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i \quad (11)$$

$$\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \cdot (dG_i - \overline{dG}) \quad (12)$$

$$\Delta|d| = \sum_{i=1}^S w_i \cdot (dG_i - \overline{dG}) \quad (13)$$

$$FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta|d| + \overline{dG}} \quad (14)$$

其中, x_{ik} 表示物种 i 性状的 k 值, g_k 为性状 k 的重心, S 为物种数, T 为性状数量, \overline{dG} 为物种 i 与重心的平均距离, d 为以多度为权重的离散度, w_i 为物种 i 的相对多度。

此外, 为了进一步分析主要优势物种功能性状的分化程度以科学划分生态种组, 通过计算物种重要值 (Important value, Iv) 识别优势物种, 如公式 (15) 所示, 并采用主成分分析 (Principal Components Analysis, PCA), 将功能性状具有一定相似性的主要优势物种归类为同一生态种组。

$$Iv = (Dr + Fr + Pr) / 3 \quad (15)$$

其中, Dr = (某个种在统计样方中的总多度/所有种的总多度) $\times 100\%$; Fr = (某个种在统计样方中出现的次数/所有种出现的次数) $\times 100\%$; Pr = (某个种在统计样方中的总盖度/所有种的总盖度) $\times 100\%$ 。

功能多样性指数通过 R 语言 4.4.3 软件 FD 包计算, 采用 SPSS 28.0 软件, 设显著水平 $P = 0.05$, 用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和最小显著差异法 (LSD) 对群落加权平均性状、RaoQ 二次熵指数、功能丰富度指数、功能均匀度指数和功能离散度指数在各淹水梯度之间的差异进行显著性检验, 绘图采用 Origin 2021 软件完成。

2 研究结果

2.1 物种组成与优势物种

本次调查共记录研究区维管植物 17 科 30 属 34 种, 其中, 菊科 (Asteraceae) 13 属 14 种, 禾本科 (Poaceae) 8 属 8 种, 苋科 (Amaranthaceae) 5 属 5 种, 分别占物种总数量的 41.17%、23.53% 和 14.71%, 为主要优势科。一年生草本占 61.46%, 多年生草本 22.58%。根据样方调查, 盖度 $\geq 25\%$ 的物种包括狗牙根 (*Cynodon dactylon*)、习见蓼 (*Persicaria plebeia*)、苍耳 (*Xanthium sibiricum*)、钻叶紫菀 (*Aster subulatus*)、

牛筋草(*Eleusine indica*)、苘麻(*Abutilon theophrasti*)、藿香蓟(*Ageratum conyzoides*)和莲子草(*Alternanthera sessilis*)，以上物种重要值均大于 0.01，如图 2 所示，为优势物种。其中，狗牙根在各淹水梯度段的重要值显著大于其它物种(LF 0.423、MF 0.643、SF 0.702)，表现出绝对优势。不同淹水梯度段重要值排序存在差异，除狗牙根外，重度淹水区重要值较大的物种依次为苘麻、钻叶紫菀和习见蓼；中度淹水区依次为苍耳、习见蓼、钻叶紫菀和莲子草；轻度淹水区依次为牛筋草、苍耳和藿香蓟，分别为各区优势物种，重要值明显大于剩余物种。



图 2 不同淹水梯度下优势植物的科属种信息及重要值 I_v

Fig.2 Taxonomic information and importance values of dominant plants under different flooding gradients

2.2 功能多样性对淹水梯度的响应

2.2.1 群落加权平均性状 CWM 值 在不同淹水梯度下，植物群落的形态表现出显著差异，如图 3 所示。株高、叶片数量、叶总鲜重、主茎长和茎总鲜重的 CWM 值在中度淹水区 (MF) 最大，显著大于轻度 (SF) 和重度 (LF) 淹水区，分别增长 22%-67%、27%-179%、14%-59%、16%-65%、13%-28%。这表明中度淹水最有利于植物地上部分生长。单叶面积 CWM 值在重度淹水区显著小于中度 (MF) 和轻度 (SF) 淹水区。盖度 CWM 值随淹水胁迫减轻而显著增加，在轻度淹水区 (SF) 达到峰值 ($P < 0.05$)，增幅分别较中度和重度淹水区达 52%、279%。茎分支数、主根长、根总鲜重的 CWM 值在轻度淹水区也显著大于中度和重度淹水区，这表明轻度淹水有利于群落扩展和根系发育。而主根直径的 CWM 值在重度淹水区显著大于中度和轻度淹水区 63%和 154%，暗示了重度淹水诱导根系增粗适应。不同淹水梯度之间主茎直径 CWM 值无显著性差异 ($P > 0.05$)，表明受淹水梯度影响较小。

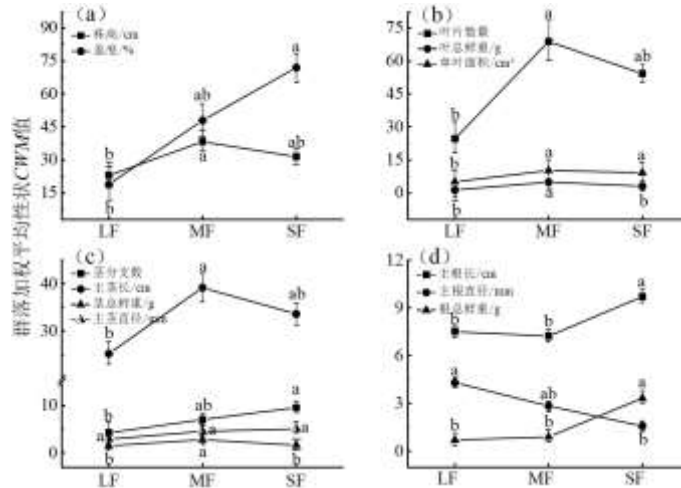


图 3 不同淹水梯度下群落加权平均性状 CWM 值的变化规律

不同小写字母表示不同淹水梯度下 LF 重度淹水区、MF 中度淹水区和 SF 轻度淹水区差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig.3 Changes of plant functional CWM under different flooding gradients

2.2.2 变异系数 CV 值 对优势种的 12 个功能性状进行变异系数计算,如图 4 (a) 所示,在重度淹水区,变异系数较大的性状依次为单叶面积 ($CV=59\%$)、叶总鲜重 ($CV=57\%$) 和主茎长 ($CV=52\%$);在中度淹水区,依次为单叶面积 ($CV=45\%$)、茎总鲜重 ($CV=38\%$) 和叶片数量 ($CV=35\%$);在轻度淹水区,依次为叶总鲜重 ($CV=49\%$)、单叶面积 ($CV=47\%$) 和株高 ($CV=36\%$),而在三个淹水梯度段中主根长和主根直径变异程度均低,说明茎叶形态和生物量分配是植物响应淹水胁迫的关键策略,而根系构型对淹水梯度的响应相对不敏感。根据图 4 (b),大多数性状在重度淹水区的变异系数显著高于中度和轻度淹水区,其中,主茎长、茎总鲜重、叶片数量、根总鲜重、盖度和主根直径的变异系数随淹水胁迫减轻而下降,株高、单叶面积、叶总鲜重、茎分支数、主茎直径和主根长呈 V 型变化,在中度淹水区变异程度相对最低,表明重度淹水的严苛环境促进性状分异,而轻度和中度淹水环境下,性状趋于稳定。

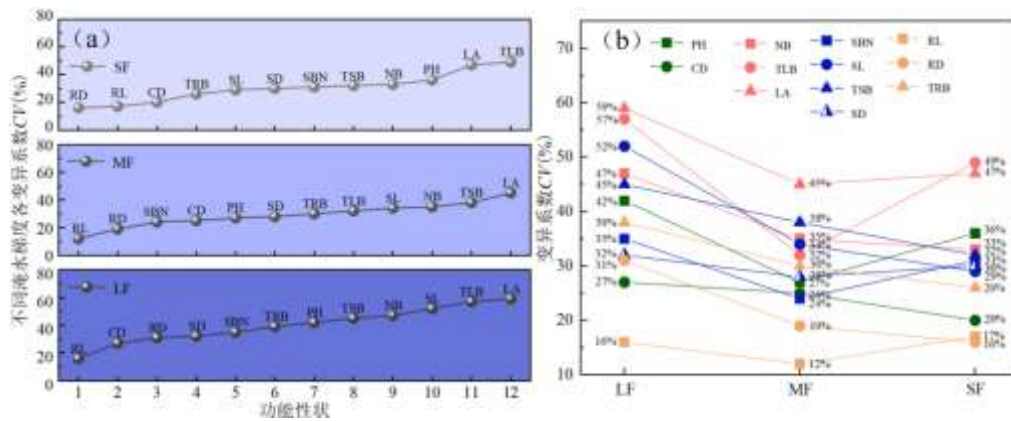


图 4 不同淹水梯度下功能性状的变异系数

LF 重度淹水区; MF 中度淹水区; SF 轻度淹水区; CD 盖度; PH 株高; SBN 茎分支数; NB 叶片数量; LA 单叶面积; SL 主茎长; RL 主根长; SD 主茎直径; RD 主根直径; TLB 叶总鲜重; TSB 茎总鲜重; TRB 根总鲜重。

Fig.4 The coefficient of variation of functional traits under different flooding gradients

2.2.3 功能多样性指数 $RaoQ$ 、 $FRic$ 、 $FEve$ 、 $FDiv$ 不同淹水强度区植物功能多样性呈现显著分异(图 5)。叶片性状的 $RaoQ$ (二次熵指数)、 $FRic$ (功能丰富度) 和 $FDiv$ (功能离散度) 在中度淹水区 (MF) 显著高于轻度和重度淹水区,表明中度淹水可能促进叶片性状的分化,维持较高的功能多样性。同时,叶片性状功能多样性在淹水程度变化时波动最大,表明叶片性状对淹水梯度最敏感。茎和根系性状的 $FRic$ (功能丰富度)、 $FEve$ (功能均匀度) 和 $FDiv$ (功能离散度) 在 MF 显著高于其他区域,说明中度淹水条件下茎和根系的性状分布更均匀且离散,群落功能结构更稳定。重度淹水 (LF) 显著降低了所有性状的 $RaoQ$ 、 $FRic$ 、 $FEve$ 和 $FDiv$ (如叶片、茎、根系),表明极端淹水可能通过强环境过滤作用筛选出少数适应性状,导致群落功能趋同(如耐淹性状占主导)和分布集中。轻度淹水 (SF) 下,茎和根系的 $RaoQ$ 和 $FRic$ 偏高,与 MF 无显著差异,二者显著高于 LF,但是其 $FEve$ 和 $FDiv$ 显著低于 MF,说明轻度淹水可能导致茎和根系性状分布不均匀。总的来看,中度淹水更有利于维持消落带植物功能性状的多样性和互补性,而重度淹水显著抑制了功能空间分异,不同器官应对淹水存在明显的响应差异。

2.3 不同淹水梯度下优势物种功能性状 PCA 分析

根据重要值分析结果,选取各淹水梯度段主要优势物种进行功能性状 PCA 分析,如图 6 所示。在 LF 重度淹水区(图 6a),前两轴的累计贡献率为 62.6%。其中,株高 (PH) 和叶片数量 (NB) 对第一主成分的贡献最大,主根长 (RL) 和茎分支数 (SBN) 对第二主成分的贡献率最大。苘麻、习见蓼和钻叶紫菀在 PCA 空间中的性状分布部分重叠,暗示其应对环境胁迫时可能采取相似的适应策略。相比之下,狗牙根的性状分布高度独立,分化显著,彰显其作为关键适生种的潜力,可与其他优势种协同构建群落。

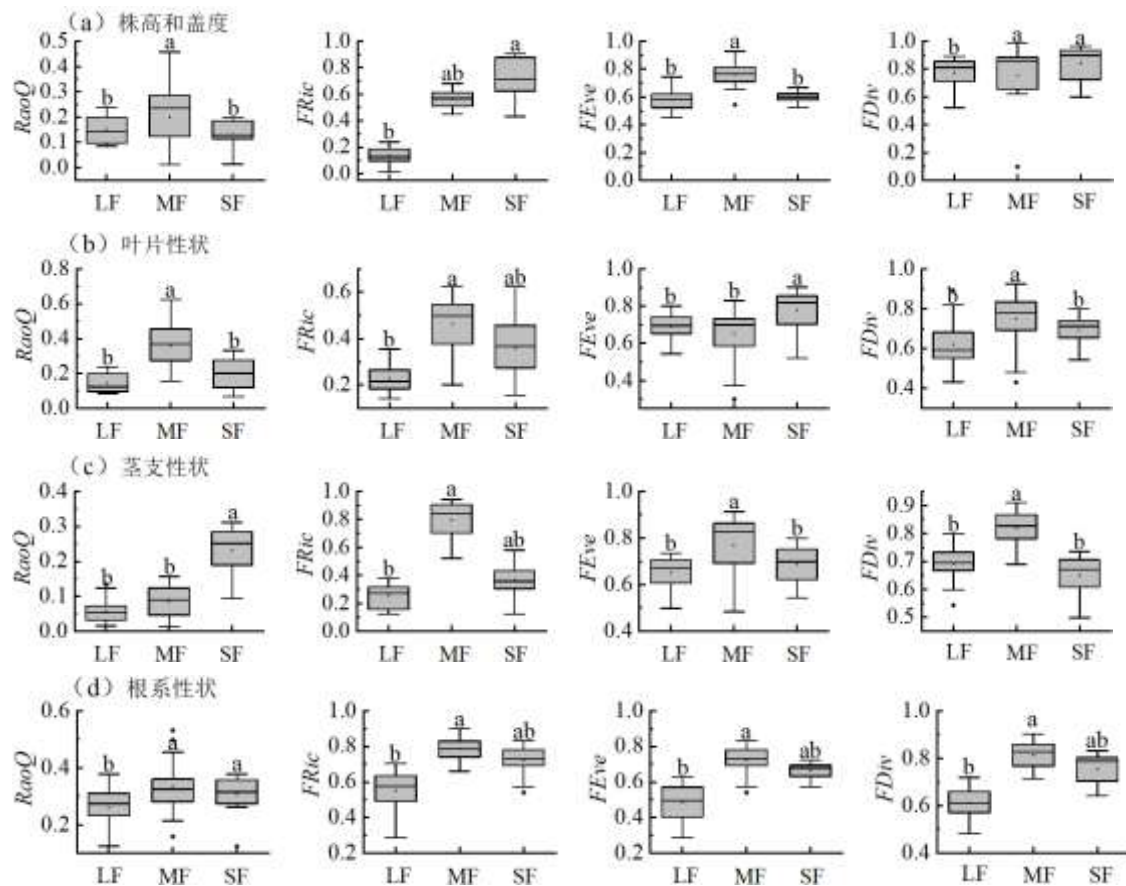


图5 不同淹水梯度下植物群落功能多样性

不同小写字母表示不同淹水梯度下 LF 重度淹水区、MF 中度淹水区和 SF 轻度淹水区差异显著 ($P < 0.05$)；LF 重度淹水区；MF 中度淹水区；SF 轻度淹水区；RaoQ 二次熵指数；FRic 功能丰富度指数；FEve 功能均匀度指数；FDiv 功能离散度指数。

Fig.5 Functional diversity of plant communities under different flooding gradients

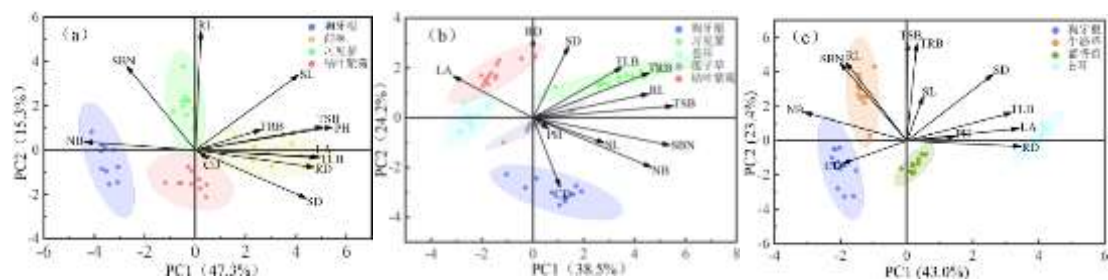


图6 不同淹水梯度下植物功能性状 PCA 图

(a) LF 重度淹水区；(b) MF 中度淹水区；(c) SF 轻度淹水区；CD 盖度；PH 株高；SBN 茎分支数；NB 叶片数量；LA 单叶面积；SL 主茎长；RL 主根长；SD 主茎直径；RD 主根直径；TLB 叶总鲜重；TSB 茎总鲜重；TRB 根总鲜重

Fig.6 PCA diagram of plant functional traits under different flooding gradients

在 MF 中度淹水区 (图 6b)，前两轴的累计贡献率为 62.7%。其中，茎总鲜重 (TSB) 和茎分支数 (SBN) 对第一主成分的贡献最大，主根直径 (RD) 和主茎直径 (SD) 对第二主成分的贡献率最大。狗牙根、习见蓼、苍耳、莲子草和钻叶紫菀的性状在 PCA 空间中均呈离散分布。

在 SF 轻度淹水区 (图 6c), 前两轴的累计贡献率为 66.4%。其中, 主根直径 (RD) 和叶片数量 (NB) 对第一主成分的贡献最大, 茎总鲜重 (TSB) 和根总鲜重 (TRB) 第二主成分的贡献率最大。狗牙根、牛筋草、藿香蓟和苍耳分布独立且分散, 未形成趋同适应类群。

在各淹水梯度下株高 (PH)、主茎长 (SL)、茎总鲜重 (TSB)、叶总鲜重 (TLB) 和根总鲜重 (TRB) 之间呈协同变化。主根直径 (RD) 与主茎直径 (SD) 呈两两正相关。叶片数量 (NB) 与茎分支数 (SBN) 呈正相关, 但与单叶面积 (LA) 呈现负相关。

3 讨论

3.1 淹水持续时间对植物功能性状分异的解释

大型水库消落带因数十米的水位变幅形成了独特的极端湿地生境。淹水胁迫作为关键水文扰动因子, 通过改变土壤氧分压及养分有效性等生态因子, 对植物功能性状表达产生显著的选择压力^[31,32]。研究表明, 持续性淹水环境可诱导植物表型可塑性及生理代谢适应性响应^[33]。Rodríguez 和 Achinelli^[34]等发现淹水胁迫显著抑制株高和总叶面积, 在淹水解除的 42 d 后, 植物通过“快速再生更大、更厚的叶片”来补偿淹水期间损失的叶面积, 从而恢复生长。这种性状层面的适应性调整实质上是植物在异质生境中通过资源分配优化, 实现适合度最大化的生态策略^[35]。

干扰强度与生物多样性关系的研究为理解消落带生态系统提供了重要理论框架。王明君^[36]等对草地生物多样性的研究发现, 适度放牧可提升群落和景观的多样性。鲁庆彬^[37]等在旅游干扰研究中发现中度程度的干扰频率能维持高的物种多样性, 这与高伟^[38]在森林生态系统中的发现一致。Bongers^[39]等对热带稀树草原的研究强调干扰频率与强度是影响物种丰富度的重要因素。这些研究共同支持了中度干扰假说 (Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH)。IDH 最初提出时, 主要关注的是物种多样性在中度干扰水平下达到最大值。然而, 随着研究的深入, 科学家们逐渐认识到, 干扰不仅影响物种多样性, 还会影响功能多样性。苏晓磊团队^[40,41]对三峡水库消落带和长江自然河岸带的研究发现, 在低海拔区, 淹水胁迫主导植被构建过程, 筛选出具有强耐淹性状的优势物种, 如克隆型多年生植物和种子耐淹的一年生植物; 在高海拔区, 种间竞争则成为主导过程, 筛选出具备更强竞争优势性状的物种。Weithoff^[42]等对浮游植物功能多样性的研究进一步证实, 中度干扰下功能多样性最高, 而极端变化或长期稳定的环境条件则表现出较低的功能多样性特征, 且功能多样性较物种多样性更能揭示生态机制。

本研究为理解干扰对功能性状的影响提供了新视角。我们发现, 在淹水胁迫梯度上, 中度淹水区 (MF) 表现出最高的功能多样性特征: 其群落加权平均性状 (CWM) 显著高于轻度 (SF) 和重度淹水区 (LF), 而性状变异系数 (CV) 最小, 功能均匀度 (FEve) 和功能离散度 (FDiv) 等指数均保持较高水平。这表明 MF 群落的物种在性状空间上分布分散且相对均匀。性状空间分布的分散性与功能多样性的协同效应, 支持了 MF 群落通过性状分化和生态位互补减少种间竞争、促进功能多样性的群落构建机制, 验证了“差异共存”假说^[43]。相比之下, 重度淹水区 (LF) 显著降低了群落平均加权性状 (CWM), 植物功能多样性偏低且功能空间分布趋于集中, 表明重度淹水可能对性状产生了强烈的环境过滤作用, 筛选出少数适应性状, 导致群落功能趋同。已有研究表明环境过滤效应削弱群落多维资源空间占据能力^[44], 这可能为 LF 区功能性状分布集中提供了合理解释。该结果支持在高干扰生境中功能冗余主导群落稳定型的观点^[45]。

综上所述, 淹水持续时间可能是调控功能性状分散程度与功能多样性的关键驱动因子。本研究结果也验证了中度干扰假说 (IDH) 在本系统的适用性, 即适度环境压力通过促进物种间功能性状的差异化配置, 显著提升了生态系统的资源利用效率^[46,47]。具体而言, 中度淹水 (MF) 规避了重度淹水 (LF) 的强过滤效应和轻度淹水 (SF) 可能引发的竞争加剧, 体现了显著的“中度干扰效应”。

值得注意的是, 尽管重度淹水区功能性状多样性显著降低, 但其群落加权平均主根直径 (CWM 值) 分别较中度淹水区和轻度淹水区提升 63% 和 154%。这一结果揭示了强淹水胁迫对资源存储型性状的定向选择压力, 即通过诱导主根增粗来提高资源存储能力, 符合“根经济空间理论”中保守型资源投资策略的预期^[48]。相较之下, 轻度淹水区盖度、茎分支数、主根长以及根总鲜重显著大于中度和重度淹水区, 表明

轻度淹水侧重于筛选出具有快速拓殖能力的功能性状组合。这种差异表明，不同淹水持续时间通过选择性压力塑造了消落带植物功能性状的多样性格局。

本研究进一步发现，叶片性状在淹水程度变化时波动较大，茎叶形态和生物量分配是植物响应淹水胁迫的关键策略，而根系构型对淹水梯度的响应相对不敏感，其变异程度 *CV* 值普遍偏低。这与湿地植物相关研究较一致，陈方圆^[49]等指出湿地植物在面对水深变化时，植物地上部分的响应最为直观，例如株高和叶片性状等。孙小祥^[50]等研究发现叶片鲜重和叶面积在蛇颈溪消落带的主要物种间变异程度较大，进一步支持了叶片性状在淹水胁迫下的重要响应特征。这些发现拓展了 IDH 的理论内涵，表明在周期性干湿交替的消落带生境中，功能多样性动态不仅受干扰强度调节，更与性状维度特异性响应密切相关。

3.2 消落带植物群落的构建

已有研究充分证明，植物不同性状之间相互关联、协同配合以共同适应环境^[51,52]。例如，Elana^[53]等在大豆品种性状测定中发现总根长与地上部长度及生物量均呈显著正相关 ($P < 0.05$)。此外，Wahl 和 Rysler^[54]在禾本科植物的研究中观察到根系结构与地上部分生物量分配间存在权衡关系。以上研究均支持植物主根长 (RL) 与地上生物量或生长量呈正相关这一普遍模式。本研究基于 PCA 分析的结果同样表明，消落带优势植物主根长 (RL) 与地上部分生物量呈正相关，然而主根直径 (RD) 则与地上部分呈显著负相关。这种负相关性可能是由于植物在资源有限条件下 (如水分胁迫或机械支撑需求增加) 进行的性状权衡^[55,56]。具体而言，根径增粗 (RD 增大) 通常关联着增强的机械支撑、养分/水分运输效率或储水能力，但往往以牺牲分配给地上生长的资源为代价^[57,58]。

值得注意的是，在重度淹水胁迫下，植物主根显著增粗 (RD 增大)，同时地上部分的群落加权平均值 (*CWM*) 显著降低。这一现象表明，植物通过将资源优先分配给根系 (尤其是增强稳固性和缺氧耐受性的增粗结构)，并限制地上部分生长 (以减少水分散失和能量消耗) 来适应淹水逆境^[59,60]。基于此性状响应规律，在重度淹水区进行植被恢复时，可以从性状角度优先选择那些根系粗壮 (RD 较大)、地上部分相对矮小的物种。而中度淹水条件最有利于植物地上部生物量的积累，轻度淹水则更利于植物群落的水平扩展和盖度增加。因此，在中度淹水区应优先选取地上部分生长茂盛、生物量高的物种；在轻度淹水区则可侧重于筛选拓殖能力较强、盖度较大的物种。

另一方面，消落带植被主要以依赖土壤种子库更新的一年生植物为主^[61]。然而，水淹过程直接导致种子库损耗^[62]，尽管水流搬运可带来少量种子补充，但其随机性强，种子库的稳定更新主要依赖于本地种子雨^[63]。因此，一年生植物需在下次水淹前完成结实以补充种子库，其种子还需具备强耐淹性与萌发能力以维持长期存续。长期水淹和短出露期的选择压力使低海拔消落带种子库储藏量及多样性均较低^[64,65]。Liu^[66]等发现低海拔苍耳种子产量显著低于高海拔，印证水淹对种子成熟及产量的制约；申建红等^[67]指出种子成熟度差异直接影响耐淹性；林峰等^[68]则观察到水淹强度增加导致低海拔消落带冬萌春实型一年生植物被春萌秋实型取代，体现水淹的筛选效应。因此，恢复低海拔重度淹水区植被时，应优先选用春萌秋实型一年生植物种子^[69]，并评估其耐淹性与淹后萌发能力。Liu^[70]等发现三峡消落带稗已形成耐淹性种内分化，低海拔种群种子耐淹性更强，提示选用本地淹水环境驯化的种源可提高恢复成功率；同时，可将狗牙根等高度特化的关键适生物种作为建群种，与其他物种形成功能互补以增强恢复群落的整体适应性。

在海拔较高、出露较早的消落带区域，已有大量关于应用多年生草本植物、灌木和乔木进行植被恢复取得良好成效的报道^[71,72,73]。在中度淹水区，通常选择种植多年生草本或耐水淹灌木，这类植物主要通过地下无性繁殖体或固有的耐水淹生理机制来渡过淹水期。本研究还发现，该区狗牙根、习见蓼、苍耳、莲子草和钻叶紫菀等物种性状空间分布离散，生态位分化明显，具备良好的共存潜力，因此可考虑混合种植。在轻度淹水区，通常宜种植耐水淹的大灌木和乔木，此时仅植株根部受淹，其地上部分基本处于水面之上^[74]。

综上，消落带植物性状及其种子库对淹水梯度的响应差异，驱动了优势种沿梯度的演替与多适应性策略的形成。因此，必须依据淹水胁迫强度，实施差异化的群落构建策略。未来研究需结合植物性状与种子库的长期动态观测，深入解析不同淹水持续时间下生态位动态与功能多样性、生态系统韧性的互作机制，

为构建稳定、高效、适应性强的湿地植物群落提供科学支撑。

4 参考文献

- [1] Chen JA, Wang JF, Yu J *et al.* Ecological environment characteristics and research prospects of reservoirs in southwest China. *The Earth and the Environment*, 2017, 45(2): 115-125. DOI: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2017.02.001. [陈敬安, 王敬富, 于佳等. 西南地区水库生态环境特征与研究展望. *地球与环境*, 2017, 45(2): 115-125.]
- [2] Wang JC, Zhu B, Wang T. The natural recovery characteristics of herbaceous vegetation in the typical drainage zone of the Three Gorges Reservoir Area after flooding. *Resources and Environment in the Yangtze River Basin*, 2011, 20(5): 603-610. [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.]
- [3] Rao J, Tang Q, Feng Y *et al.* Habitat characteristics and vegetation restoration patterns of the Three Gorges Reservoir's water dissipation zone. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2024, 38(01): 310-318. DOI: 10.13870/j.cnki.stbxb.2024.01.040. [饶洁, 唐强, 冯韞等. 三峡水库消落带生境特征与植被恢复模式. *水土保持学报*, 2024, 38(1): 310-318.]
- [4] Jiang WW, Pan HM, Yang N *et al.* Dam inundation duration as a dominant constraint on riparian vegetation recovery. *Science of The Total Environment*, 2023, 904(000): 11. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.166427.
- [5] He RT, Yang K, Zeng B *et al.* The distribution pattern of vegetation in the water dissipation area of the Three Gorges Reservoir in the differential waterlogging environment. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(3): 834-842. [何蕊廷, 杨康, 曾波等. 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.]
- [6] Guo YF, Wan RR, Gong LQ *et al.* The biodiversity and influencing factors of typical plant communities in the low and medium beaches of Poyang Lake Wetland. *Lake science*, 2023, 35(4): 1370-1379. [郭宇菲, 万荣荣, 龚磊强等. 鄱阳湖湿地中低滩典型植物群落的生物多样性及影响因子. *湖泊科学*, 2023, 35(4): 1370-1379.]
- [7] Fortney RH, Benedict M, Gottgens JF *et al.* Aquatic plant community composition and distribution along an inundation gradient at two ecologically-distinct sites in the Pantanal region of Brazil. *Wetlands Ecology & Management*, 2004, 12(6): 575-585. DOI: 10.1007/s11273-005-1763-0.
- [8] Liu YX, Nan XN, Zhang GJ *et al.* The relationship between species diversity and functional diversity of plant communities in Alpine Meadows on different slopes. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(13): 5398-5407. [刘昱霞, 南笑宁, 张国娟等. 高寒草甸不同坡向植物群落物种多样性与功能多样性的关系. *生态学报*, 2021, 41(13): 5398-5407.]
- [9] Liu H, Yin D, He P *et al.* Linking plant functional traits to biodiversity under environmental change. *Biological Diversity*, 1:22. DOI: 10.1002/bod2.12004.
- [10] Zhang SB, Ren QW, Wang X *et al.* Analysis of functional traits and functional diversity of aquatic plant communities in baiyangdian wetland. *Forestry Science and Technology*, 2023, 48(2): 21-27. DOI: 10.19750/j.cnki.1001-9499.2023.02.006. [张树彬, 任启文, 王鑫等. 白洋淀湿地水生植物群落功能性状和功能多样性分析. *林业科技*, 2023, 48(2): 21-27.]
- [11] Wang DX, Wang XW, Tan WW *et al.* Functional traits and functional diversity of typical shrubby-cyperus peatland plants in the Greater Xing'an Range. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(0): 962-973. DOI: 10.20103/j.stxb.202403190565. [王东旭, 王宪伟, 谭稳稳等. 大兴安岭典型灌丛-莎草泥炭地植物功能性状和功能多样性. *生态学报*, 2025, 45(2): 962-973]
- [12] Zhang JT, Fan LH. Species functional diversity and its research methods. *Journal of Mountain Science*, 2011, 29(5): 513-519. DOI: 10.16089/j.cnki.1008-2786.2011.05.007. [张金屯, 范丽宏. 物种功能多样性及其研究方法. *山地学报*, 2011, 29(5): 513-519.]
- [13] Jiang XL, Zhang WG. Functional diversity and its research methods. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(10): 2766-2773. DOI: 10.20103/j.stxb.2010.10.028. [江小雷, 张卫国. 功能多样性及其研究方法. *生态学报*, 2010, 30(10): 2766-2773.]
- [14] Han TT, Tang X, Ren H *et al.* Research methods and prospects of community/ecosystem functional diversity. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(8): 3286-3295. [韩涛涛, 唐玄, 任海等. 群落/生态系统功能多样性研究方法及展望. *生态学报*, 2021, 41(8): 3286-3295.]
- [15] Lv ZL, Liu S, Chang F *et al.* The relationship between plant functional diversity and ecosystem multifunctionality in the alpine meadow of Bayanbulak along the altitude gradient. *Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(6): 822-832. [吕自立, 刘彬, 常凤等. 巴音布鲁克高寒草甸植物功能多样性与生态系统多功能性关系沿海拔梯度的变化. *植物生态学报*, 2023, 47(6): 822-832.]

- [16] Diaz S, Lavorel S, Bello FD *et al.* Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(52): 20684-20689. DOI: 10.1073/pnas.0704716104.
- [17] Pan LJ, Xu H, li YP *et al.* The influence of different tree species configuration patterns on the restoration of species and functional diversity in planted forests. *Forestry and Environmental Science*, 2023, 39(1): 55-64. [盘李军, 许涵, 李艳朋等. 不同树种配置模式对人工林物种和功能多样性恢复的影响. *林业与环境科学*, 2023, 39(1): 55-64.]
- [18] Li J, Hao MH, Fan CY *et al.* The influence of tree species and functional diversity of temperate forests in Northeast China on ecosystem multifunctionality. *Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(11): 1507-1522. [李杰, 郝珉辉, 范春雨等. 东北温带森林树种和功能多样性对生态系统多功能性的影响. *植物生态学报*, 2023, 47(11): 1507-1522.]
- [19] Esquivel J, Cristian Echeverria, Saldaa A *et al.* High functional diversity of forest ecosystems is linked to high provision of water flow regulation ecosystem service. *Ecological indicators: Integrating, monitoring, assessment and management*, 2020. DOI: 10.1016/j.ecolind.2020.106433.
- [20] Chen YX, Huang XB, Lang XD *et al.* Functional diversity of different growth types of woody plants in Xishuangbanna tropical rainforest. *Forestry Science Research*, 2024, 37(3): 37-48. [陈燕旋, 黄小波, 郎学东等. 西双版纳热带雨林不同生长型木本植物功能多样性. *林业科学研究*, 2024, 37(3): 37-48.]
- [21] Li ML, Song ZP, Liu YH *et al.* The influence of fire intensity on the functional traits and functional diversity of leaves in *Larch* Xing'an communities. *Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(12): 4021-4030. DOI: 10.13287/j.1001-9332.201912.006. [栗马玲, 宋沼鹏, 刘艳红等. 火烧强度对兴安落叶松群落叶片功能性状及功能多样性的影响. *应用生态学报*, 2019, 30(12): 4021-4030.]
- [22] Zhao Y, Wu Z, Zhao Y *et al.* Inferring scalable productivity-related grassland functional diversity in combination with in-situ leaf spectra and sentinel-2 data. *Fundamental Research*. DOI: 10.1016/j.fmre.2024.01.012.
- [23] Xi YY. The influence of topography in the Yalong River, Jinsha River, Lancang River and Nujiang River Basins on hydroclimate. *Journal of Chengdu Institute of Meteorology*, 1988, (1): 18-28. [奚玉英. 雅砻江、金沙江、澜沧江、怒江流域地形对水文气候的影响. *成都气象学院学报*, 1988, (1): 18-28.]
- [24] Jiang WW, Xiao N, Xiao HL. Ecological niches and interspecific relationships of dominant plants in the drainage zone of reservoirs in the Jinsha River Basin. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(01): 236-246. [江维薇, 肖宁, 肖衡林. 金沙江流域水库消落带优势植物生态位及种间关系. *湖泊科学*, 2023, 35(1): 236-246.]
- [25] Jiang WW, Yang N, Xiao HL. Comparison of plant diversity and community construction in the waterlogging zone between the Three Gorges Reservoir Area and the Southwest Reservoir Area. *Journal of Lake Sciences*, 2023, 35(2): 564-579. [江维薇, 杨楠, 肖衡林. 三峡库区与西南库区消落带植物多样性及群落构建比较. *湖泊科学*, 2023, 35(2): 564-579.]
- [26] 莫傲. 糯扎渡电站建设对自然保护区景观影响浅析. *内蒙古林业调查设计*, 2009, 32(5): 24-26.
- [27] 万丹, 周火明, 卢阳等. 金沙江干热河谷库区消落带植被恢复研究: 进展与展望. *三峡生态环境监测*, 2021, 6(3): 9-21.
- [28] Cheng WD, Yuan XZ, Sun K *et al.* Responses of plant communities and their functional traits in the waterlogging zone of the Three Gorges Reservoir Area to waterlogging intensity. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(11): 4795-4807. DOI: 10.20103/j.stxb.202307041432. [程莅登, 袁兴中, 孙阔等. 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.]
- [29] Ma F, Yang L, Zhang C *et al.* Functional evenness and community-weighted mean traits have strong correlation with macrophyte community productivity. *Aquatic Sciences*, 2022, 84(1): 1-10. DOI: 10.1007/s00027-021-00833-4.
- [30] Sébastien Villéger, Mason NWH, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8). DOI: 10.1890/07-1206.1.
- [31] Pan L, Xue L. Research progress on the physiological mechanism of waterlogging stress in plants. *Journal of Ecology*, 2012, 31(10): 2662-2672. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2012.0393. [潘澜, 薛立. 植物淹水胁迫的生理学机制研究进展. *生态学杂志*, 2012, 31(10): 2662-2672.]
- [32] Wu L, Zhang WW, Ge XM *et al.* Research progress on the response mechanism of plants to waterlogging stress. *World Forestry Research*, 2012, 25(6): 27-33. DOI: 10.13348/j.cnki.sjlyyj.2012.06.009. [吴麟, 张伟伟, 葛晓敏等. 植物对淹水胁迫的响应机制研究进展. *世界林业研究*, 2012, 25(06): 27-33.]

- [33] Chen LZ, Lin P, Wang WQ. Research progress on the response of *Mangrove* plants to waterlogging stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, (02): 586-593. [陈鹭真, 林鹏, 王文卿. 红树植物淹水胁迫响应研究进展. *生态学报*, 2006, (02): 586-593.]
- [34] Rodríguez ME, Achinelli FG, Luquez VMC. Leaf traits related to productivity in *Populus deltoides* during the post-flooding period. *Trees*, 2015. DOI: 10.1007/s00468-015-1189-0.
- [35] Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA. Resource limitation in plants-an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16(1): 363-392. DOI: 10.1146/annurev.es.16.110185.002051.
- [36] Wang MJ, Han GD, Cui GW et al. The influence of grazing intensity on the productivity and diversity of meadow steppe. *Journal of Ecology*, 2010, 29(5): 862-868. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2010.0157. [王明君, 韩国栋, 崔国文等. 放牧强度对草甸草原生产力和多样性的影响. *生态学杂志*, 2010, 29(5): 862-868.]
- [37] Lu QB, You WY, Zhao CJ et al. The influence of tourism disturbance on plant diversity in Qingshan Lake Scenic Area. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(02): 295-302. DOI: 10.13287/j.1001-9332.2011.0051. [鲁庆彬, 游卫云, 赵昌杰等. 旅游干扰对青山湖风景区植物多样性的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(2): 295-302.]
- [38] Gao W, Han MM, Xin X et al. Interference theory and its impact on forest resources. *Urban Forestry in China*, 2009, 7(05): 16-18. [高伟, 韩孟孟, 辛秀等. 干扰理论及其对森林资源的影响. *中国城市林业*, 2009, 7(5): 16-18.]
- [39] Bongers F, Poorter L, Hawthorne WD et al. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*, 2010, 12(8): 798-805. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01329.x.
- [40] Su XL, Bejarano MD, Yi X et al. Unnatural flooding alters the functional diversity of riparian vegetation of the Three Gorges Reservoir. *Freshwater Biology*, 2020(20). DOI: 10.1111/fwb.13523.
- [41] Fu C, Qian R, Jansson R et al. A guild-based framework for restoring plant diversity in reservoir shorelines through active plant introduction. *Journal of Applied Ecology*, 2025, 62(5). DOI: 10.1111/1365-2664.70032.
- [42] Guntram W, Norbert W, Ursula G. The intermediate disturbance hypothesis—species diversity or functional diversity? *Journal of Plankton Research*, 2001(10): 1147-1155(9). DOI: 10.1093/plankt/23.10.1147.
- [43] Chesson, Peter. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 2000, 31(1): 343-366. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.31.1.343.
- [44] Ackerly DD, Cornwell WK. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2). DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x.
- [45] Grime JP. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(2). DOI: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x.
- [46] Connell, Joseph H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310. DOI: 10.1126/science.199.4335.1302.
- [47] Gough CM, Buma B, Jentsch A et al. Disturbance theory for ecosystem ecologists: a primer. *Ecology & Evolution* (20457758), 2024, 14(6). DOI: 10.1002/ece3.11403.
- [48] Reich PB, Cornelissen H. The world-wide 'fast—slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275–301. DOI: 10.1111/1365-2745.12211.
- [49] Chen FY, Gu YB, Bai JS et al. Effects of flooding and salt stress on the growth of wetland plant *Zizania latifolia*. *Journal of Ecology*, 2020, 39(5): 1484-1491. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202005.037. [陈方圆, 古勇波, 白江珊等. 淹水和盐胁迫对湿地植物菰生长的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(5): 1484-1491.]
- [50] 孙小祥, 易雪梅, 黄远洋等. 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.
- [51] Yang Y, Wang H, Harrison SP et al. Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes. *New Phytologist*, 2018, 221(Suppl.2). DOI: 10.1111/nph.15422.
- [52] Chen XY, Zhang ST, Niu KC. Cross-scale deduction of trait association: coordination and trade-off of intra-species and inter-species traits in alpine meadow plants. *Science Bulletin*, 2022, 67(10): 986-996. [陈馨悦, 张世挺, 牛克昌. 性状关联跨尺度推演: 高寒草甸植物种内及种间性状的协同与权衡. *科学通报*, 2022, 67(10): 986-996.]
- [53] Dayoub E, Lamichhane JR, Céline Schoving et al. Early-stage phenotyping of root traits provides insights into the drought tolerance

- level of soybean cultivars. *Agronomy*, 2021, 11(1): 188. DOI: 10.3390/agronomy11010188.
- [54] Ryser P, Wahl S. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. *New Phytologist*, 2000, 148(3): 459-471. DOI: 10.2307/2588712.
- [55] Poorter H, Niklas KJ, Reich PB *et al.* Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1). DOI: info:doi/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x.
- [56] Freschet GT, Swart EM, Cornelissen JHC. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above-and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist*, 2015, 206(4). DOI: 10.1111/nph.13352.
- [57] Comas LH, Becker SR, Cruz VMV *et al.* Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4(442): 442. DOI: 10.3389/fpls.2013.00442.
- [58] Ristova D, Busch W. Natural variation of root traits: from development to nutrient uptake. *Plant Physiology*, 2014, 166(2): 518-27. DOI: 10.1104/pp.114.244749.
- [59] Colmer TD, Voesenek LACJ. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. *Functional Plant Biology*, 2009, 36(8): 665-681. DOI: 10.1071/FP09144.
- [60] Bailey-Serres J, Voesenek LACJ. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59(1): 313. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092752.
- [61] 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[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2014.
- [62] Liu GH, Xiao Z, Chen SF *et al.* The role of soil seed bank in wetland restoration and biodiversity conservation in the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Progress in Natural Science*, 2007, 17(6): 7. DOI: 10.3321/j.issn:1002-008X. [刘贵华, 肖藏, 陈漱飞等. 土壤种子库在长江中下游湿地恢复与生物多样性保护中的作用. 自然科学进展, 2007, 17(6): 7.]
- [63] 李婷婷. 三峡水库消落带土壤种子库研究[学位论文]. 重庆: 重庆大学, 2023.
- [64] Wang XR, Cheng RM, Tang WP *et al.* Monthly dynamics of soil seed bank in the early stage of flooding in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(10): 11. DOI: 10.5846/stxb201104120479. [王晓荣, 程瑞梅, 唐万鹏等. 三峡库区消落带水淹初期土壤种子库月份动态. 生态学报, 2012, 32(10): 11.]
- [65] Wang ZW, Zhu TC. The seed bank features and its relations to the established vegetation following flooding disturbance on Songnen steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9): 7. DOI: 10.3321/j.issn:1000-0933. [王正文, 祝廷成. 松嫩草地水淹干扰后的土壤种子库特征及其与植被关系. 生态学报, 2002, 22(9): 7.]
- [66] Liu JH, Lin F, Shi SH *et al.* Effects of water level regulation on the seed germination and production of annual plant *Xanthium sibiricum* in the water-level-fluctuating-zone of Three Gorges Reservoir. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 5056. DOI: 10.1038/s41598-017-04599-4.
- [67] Shen JH, Zeng B, Lei ST *et al.* The waterlogging tolerance of seeds of four annual plants in the drawdown zone of the Three Gorges Reservoir and the effects of waterlogging on their seed germination. *Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(3). DOI: 10.3724/SP.J.1258. [申建红, 曾波, 类淑桐等. 三峡水库消落区 4 种一年生植物种子的水淹耐受性及水淹对其种子萌发的影响. 植物生态学报, 2011, 35(3).]
- [68] 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[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2015.
- [69] 林锋. 极端水淹干扰生境中一年生植物种子的行为—性状关系研究[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2021.
- [70] Liu SP, Lin F, Su XL *et al.* Intraspecific differentiation in seed flooding tolerance of *Echinochloa crusgalli* var. *zelayensis* population in shores of a giant reservoir along altitudinal gradients. *Journal of Plant Ecology*, 2020(1): 1. DOI: 10.1093/jpe/rtaa073.
- [71] Bao YH, He XB, Zhong RH *et al.* Vegetation reconstruction pathways in the Three Gorges Reservoir declining zone and its soil consolidation and revetment effect. *Soil and water conservation research*, 2014, 21(6): 171-174+180. [鲍玉海, 贺秀斌, 钟荣华等. 三峡水库消落带植被重建途径及其固土护岸效应. 水土保持研究, 2014, 21(6): 171-174+180.]
- [72] Wang HF, Zeng B, Qiao P *et al.* The survival and growth response of *Vetiveria zizanioides*, *Acorus calamus* and *Alternanthera philoxeroides* under long-term flooding conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6): 2571-2580. [王海锋, 曾波, 乔普等. 长期水淹条件下香根草、菖蒲和空心莲子草的存活及生长响应. 生态学报, 2008, 28(6): 2571-2580.]

- [73] Li Y, Zeng B, Ye XQ *et al.* Effects of flooding on the survival and restoration of the growth of the coastal plant *Salix variegata* Franch in the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(5): 1923-1930. DOI: 10.7666/d.y1262427. [李娅, 曾波, 叶小齐等. 水淹对三峡库区岸生植物秋华柳存活和恢复生长的影响. *生态学报*, 2008, 28(5): 1923-1930.]
- [74] Jin K, Lu Y, Zhang QZ *et al.* Discussion on the ecological restoration mode of the reservoir sinking zone in the lower reaches of the Jinsha River. *Three Gorges ecological environment monitoring*, 2025, 10(01): 25-33. DOI: 10.19478/j.cnki.2096-2347. [金可, 卢阳, 张乾柱等. 金沙江下游流域水库消落带生态修复模式探讨. *三峡生态环境监测*, 2025, 10(1): 25-33.]