

## 三峡水库消落带狗牙根空间变异与适应策略\*

李桥<sup>1</sup>,王小晓<sup>2\*\*</sup>,易雪梅<sup>2</sup>,马晓冷<sup>3</sup>,蔡云龙<sup>2</sup>,吴文佑<sup>1</sup>,杨乃瑞<sup>1</sup>,李大松<sup>4</sup>,高屿涛<sup>1</sup>,吴胜军<sup>2</sup>

(1 中国电建集团成都勘测设计研究院有限公司, 成都 610072;

2 中国科学院重庆绿色智能技术研究院水库水环境重点实验室, 重庆 400714;

3 长江师范学院, 重庆 408100;

4 重庆河道事务中心, 重庆 401147)

**摘要:** 大型水库消落带优势植物的空间分布格局、表型响应及环境驱动机制, 是理解水陆交替生境下植被动态的关键。本研究以三峡水库消落带典型优势植物狗牙根 (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) 为研究对象, 通过不同区域及不同高程植物样方和土壤调查, 解析其空间分布、性状分异及环境驱动机制。结果表明: 狗牙根盖度呈现“库中高、库首库尾低”的空间格局, 其干流盖度与密度显著低于支流。沿高程梯度, 165-175 m 高程带的狗牙根盖度与密度显著低于其他高程。干流狗牙根各生物量组分平均值低于支流, 低海拔高程的各生物量组分平均值较低, 但其性状变异系数普遍更大, 表现出显著的表型可塑性。沿干流上溯, 狗牙根生物量分配呈现根生物量与花果比显著增加、根冠比显著降低的系统性变化。环境因子分析显示, 其盖度与密度主要受土壤容重和磷含量的调控, 而高氮环境则驱动其将生物量优先投资于叶片。狗牙根通过调整生物量分配策略和展现表型可塑性来适应消落带环境异质性, 可为水库消落带拟自然修复提供了理论依据。

关键词: 水库消落带 优势植物 狗牙根 性状 生态恢复

### Spatial Variation and Adaptive Strategies of *Cynodon dactylon* in the Riparian Zone of the Three Gorges Reservoir

Li Qiao<sup>1</sup>, Wang Xiaoxiao<sup>2\*\*</sup>, Yi Xuemei<sup>2</sup>, Ma Xiaoleng<sup>3</sup>, Cai Yunlong<sup>2</sup>, Wu Wenyou<sup>1</sup>, Yang Nairui<sup>1</sup>, Li Dasong<sup>4</sup>, Gao Yutao<sup>1</sup> & Wu Shengjun<sup>2</sup>

(1 PowerChina Chengdu Engineering Corporation Limited, Chengdu 610072, P.R.China

2 Key Laboratory of Reservoir Aquatic Environment, Chongqing Institute of Green and Intelligent Technology, Chinese Academy of Sciences, Chongqing 400714, P.R.China

3 Yangtze Normal University, Chongqing 408100, P.R.China

4 Chongqing Watercourse Affairs Center, Chongqing 401147, P.R.China)

**Abstract:** The spatial distribution patterns, phenotypic responses, and environmental driving mechanisms of dominant plants in the riparian zones of large reservoirs are critical for elucidating plant adaptation strategies and community succession in habitats alternating between terrestrial and aquatic conditions. This study focused on *Cynodon dactylon* (L.) Pers., a typical dominant plant in the riparian zone of the Three Gorges Reservoir. Through vegetation and soil surveys conducted across different regions and elevations, we analyzed

\* 2025-10-29 收稿; 2026-01-21 收修改稿。

三峡后续规划项目 (5000002024CC20004)、重庆市技术创新与应用发展专项 (CSTB2025TIAD-KPX0054) 和国家自然科学基金项目 (42371071) 联合资助。

\*\*通信作者: Email: wangxiaoxiao@cigit.ac.cn

its spatial distribution, trait variation, and associated environmental drivers. The results showed that the coverage of *C. dactylon* exhibited a longitudinal spatial pattern, characterized by high values in the mid-section and low values in both the upper and lower sections of the reservoir, with its coverage and density in the mainstream being significantly lower than those in the tributaries. Along the elevation gradient, the coverage and density of *C. dactylon* in the 165–175 m elevation zone was significantly reduced. Analysis of environmental factors revealed that its coverage and density were primarily regulated by soil bulk density and phosphorus content, whereas high-nitrogen environments promoted preferential biomass allocation to leaves. This study demonstrates that *C. dactylon* adapts to environmental heterogeneity in the hydro-fluctuation zone by modulating biomass allocation strategies and expressing phenotypic plasticity, providing a theoretical foundation for the near-natural restoration of reservoir riparian zones.

**Key words:** Reservoir riparian zone; dominant plant ; *Cynodon dactylon*; ecological restoration

三峡水库作为国家重大水利工程，为优化水资源配置与防洪调度，实行“蓄清排浊”的运行策略，即在冬季蓄水至正常蓄水位 175 m，夏季泄洪至防洪限制水位 145 m<sup>[1]</sup>。该策略使库区形成垂直高差达 30 m、面积约 284.65 km<sup>2</sup>的周期性淹没区-消落带<sup>[2]</sup>。此类生境在生态系统稳定性、抗干扰能力、对环境变化的敏感性与响应速率等方面表现出显著脆弱性<sup>[3]</sup>。受反季节水文调度影响，消落带土壤易发生水陆交叉污染，并引发严重水土流失、生态功能退化及物种多样性下降等问题<sup>[4]</sup>。因此，适生植物的适应机制和演替规律，已成为该区域生态修复与功能重建的核心目标。

植被作为消落带生态系统的关键组成部分，对维持该区域生态功能具有重要作用<sup>[5]</sup>。狗牙根(*Cynodon dactylon* (L.) Pers.)，作为一种多年生暖地型草本植物，在我国主要分布于黄河流域及以南地区，尤其常见于近江低海拔河岸<sup>[6-7]</sup>。该物种具有较强的耐淹能力<sup>[8-9]</sup>，能在自然河流和水库频繁水位变动中生长繁殖，同时在维护岸坡稳定与水土保持方面效果显著<sup>[10]</sup>。目前，狗牙根已从三峡水库消落带的先锋物种逐渐发展成为优势植物，其通过快速拓殖形成稳定群落，提升了新生消落带生态系统韧性和服务功能，不仅在自然恢复中起到关键作用，也被广泛用于该地区的生态修复工程<sup>[11]</sup>。

三峡水库运行十余年来，周期性的水位波动和异质的土壤环境，共同构成了一个时空异质性极高的生境梯度，成为驱动植物适应性分化的关键选择压力<sup>[12]</sup>。为适应此类异质的生境，植物种群不仅会表现出个体水平的表型可塑性，更可能通过种群内的遗传分化或表型选择，形成与局部环境相匹配的适应策略，从而导致功能性状在空间上产生种内分异<sup>[13]</sup>。上述适应与分异机制在消落带植物中已得到初步印证：如喜旱莲子草通过节间伸长的表型可塑性应对水淹<sup>[14]</sup>，苍耳通过土壤种子库蓄积繁殖潜力，并保持较高的种子萌发率以保证落干期的生长和定植<sup>[15]</sup>。更为重要的是，研究表明稗草种群沿高程梯度在种子耐淹性上已呈现显著的种内分化，直接证明了异质水文环境可以驱动植物种群在空间上产生遗传或表型上的适应分异<sup>[12]</sup>。作为三峡库区广布的优势种，狗牙根在抗逆生理与表型可塑性方面已表现出不同的响应策略。例如，浅淹水条件下狗牙根可通过促进茎部伸长和增加叶宽以提高耐淹性，从而维持露出水面的叶片进行正常光合作用<sup>[16,17]</sup>。在强淹水条件下，狗牙根则通过延缓不定根发育、抑制通气组织形成和茎伸长，降低代谢消耗并积累储能物质，以提升其生存能力<sup>[18]</sup>。然而，已有研究多集中于狗牙根对特定区域水淹胁迫的生理响应，尚未从种群生态与空间分异的角度，系统探讨其在三峡水库消落带全域尺度上是否形成了与环境梯度相匹配的性状变异及分布格局。

三峡水库消落带并非环境均一的生境，其库首（临近坝前）、库中与库尾等不同区段因水文动态、淹水时长、土壤沉积特征及人为干扰强度等环境因子存在显著差异<sup>[19]</sup>，可能对狗牙根适应性策略的形成与表达产生梯度性影响。基于此，本研究通过三峡水库消落带全域多样点样方调查与监测，旨在：1）揭示狗牙根在三峡消落带异质性区段中的空间分布格局与性状变异特征，2）解析其关键性状沿环境梯度的响应规律，进而阐明其应对水淹胁迫的生态适应策略。研究结果有望深化对优势植物在变化生境中存活机制的理解，并为三峡库区消落带的生态修复与生态系统稳定提供切实的理论与实践依据。

## 1. 研究区域概况与研究方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于三峡水库，三峡水库由湖北秭归至重庆江津段660km长的长江干流及其支流组成，东起库首夷陵区，西至库尾江津区，包括主城九区、涪陵区、巴东县等26个区县。奉节以东地区多以中山、低山和峡谷为主，地形起伏较大，库岸坡度陡峭。奉节以西以低山丘陵和河谷为主，沟壑纵横<sup>错误!未找到引用源。</sup>。土壤类型以紫色土、石灰土和水稻土为主。根据库区水位周期性变化，消落带土壤亦会经历周期性的干-湿交替（图1）。

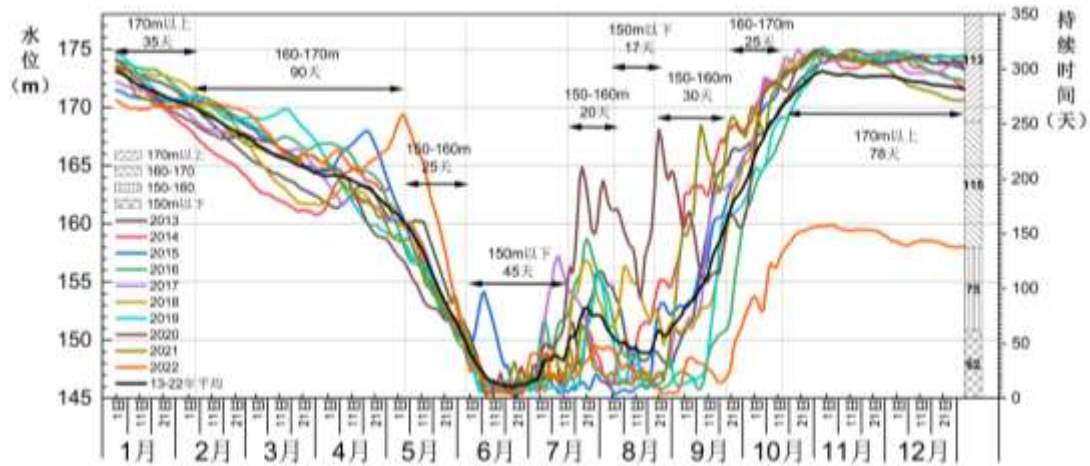


图1 三峡水库水位动态变化

Fig.1 Dynamic changes of the Three Gorges Reservoir water level

三峡水库消落带属于典型的亚热带湿润季风气候，多年平均气温15-18℃，气温年振幅和日振幅大，具有冬暖夏热、夏长秋短的特点。多年平均降雨量为1150.11mm，雨量充沛但降水的空间分布呈现出<sup>错误!未找到引用源。</sup>不均匀的特点。

### 1.2 样点与样方设置

样点选取三峡水库消落带为研究区域。为了更好地监测和分析不同海拔区间狗牙根<sup>错误!未找到引用源。</sup>的分布特征，本研究根据水库水位调度及水淹梯度，并参考相关研究采样高程设置<sup>[22, 23]</sup>，设置沿河流垂直梯度的高程区间：145m~155m、155m~165m、165m~175m，并在全面踏查样点环境因子的基础上选取典型地段设置样点，同时通过RTK-GPS精确定位设置样方，记录了每个样方的实际中心高程。采取典型抽样法和样线结合样方法，在每个样点的三个高程中分别设置3个1m×1m的样方。

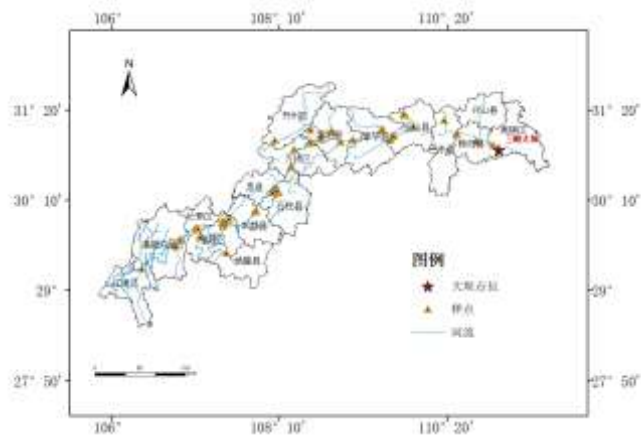


图2 三峡水库消落区样点分布图

Fig.2 Distribution of samples in the water-level fluctuation zone area of the Three Gorges Reservoir

根据代表性、可行性、均匀性等原则，系统覆盖三峡水库消落带的核心环境梯度，并结合实地狗牙根种群分布情况，研究共调查了47个样点（其中干流25个样点，支流22个样点），整理植物样方390个，其中选中39个样点探究性状特点（图2）。样点覆盖库首区域（大坝-巴东段）、库中（涪陵-巫山段）和库尾（江津-长寿段）。

### 1.3 样品采集

选取能够代表样点植物状况的样方进行样品采集，首先记录选中样方内狗牙根株数、种数和盖度，然后选择2~3个代表性的狗牙根植株，使用测量工具从地面到植株的最高点进行垂直测量。记录每个植株高度，并计算平均值以获得样方的植株高度数据。选取叶片、根茎较完整的植株，用密封盒保存，带回实验室检测目标指标。土壤样品在每个样方中按照梅花形设置方法采取0-20 cm土壤样品，同时每个样点采集环刀样，土壤样品的采集和保存参照《土壤环境监测技术规范》（HJ/J166-2004）。

### 1.4 样品检测与分析

#### （1）狗牙根各指标的测定

##### ① 株数、种数和盖度

狗牙根株高(cm)是指植物主要光合组织的上边缘到地面之间的垂直距离。本研究中狗牙根多为单一优势种，群落均质性好。群落的平均高度能够反映区域内狗牙根植株的整体生长趋势，因此选取狗牙根群落平均株高作为狗牙根的株高。狗牙根地上分蘖数和盖度在固定样方中通过计数和目测测量并记录。

##### ② 根、茎、叶干重

将采样的狗牙根植株分为根、茎、叶目标样本，用清水缓慢冲洗后，将样本放入烘箱中。在适当的温度下（60-80℃）进行烘干，直到样本完全干燥。样本完全干燥后，使用精确的电子天平对其进行称重，并按采样点记录数据，方便后续计算和分析。

$$\text{根冠比} = (\text{茎} + \text{叶}) / \text{根}$$

$$\text{茎叶比} = \text{茎} / \text{叶}$$

#### （2）土壤样品测定

土壤容重（BD）、土壤含水率（WC）分别采用环刀法、烘干法测定。土壤 pH 采用 1: 2.5 土水比混合浸提，电极法测定；土壤有机质（SOM）采用重铬酸钾氧化-外加热法测定；土壤全氮（TN）采用元素分析仪（Vario EL cube, Elementar, Germany）进行测定；土壤总磷（TP）采用 NaOH 碱熔-钼锑抗比色法测定，土壤总钾采用王水酸溶-火焰光度计法测定；土壤速效钾（Avai K）的测定采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定；土壤有效磷（Avai P）用碳酸氢钠提取磷钼兰比色法测定；土壤碱解氮（Anta N）采用扩散皿法测定。

#### （3）数据处理方法

使用Excel 2019对数据进行整理，基于ArcGIS软件绘制河岸带消落区、并运用普通克里金法和经验贝叶斯克里金法对狗牙根盖度开展空间插值分析。为评估模型精度与可靠性，采用交叉验证方法，将部分样本作为验证集，对比模型预测值与实测观测值，进而计算均方根误差与平均绝对误差等指标<sup>[24]</sup>；使用spss22.0软件对不同高程狗牙根群落盖度、株数、高度、密度、生物量、花果比、根冠比和茎叶比等进行单因素方差分析（one-way ANOVA），并且采用多重比较方法（LSD， $p \leq 0.05$ ）进行差异性分析。随后，借助 R 语言中的皮尔逊相关性分析来衡量不同性状之间的相关性，并制作了相关性热图，以便更直观地呈现性状间的相关性强呈现出数据用字母标注法表现显著性。

## 2. 结果与分析

### 2.1 狗牙根种群空间分布特征

狗牙根盖度的空间插值结果（图3）表明，其在消落区内整体呈现出库中高、库首库尾低的分布格局，库中狗牙根的盖度均值为 $57.65 \pm 23.05\%$ ，显著高于库首（ $24.47 \pm 16.40\%$ ）和库尾（ $38.17 \pm 23.90\%$ ）区域（图4）。经验贝叶斯克里金法的交叉验证结果为：插值的平均绝对误差（MAE）为20.25，均方根误差（RMSE）为24.44。经验贝叶斯克里金法RMSE较小，该值近似等于平均标准误差，且平均值误差和平均标准化误差更接近0，经验贝叶斯克里金法标准化误差的均方根接近1，综合判断经验贝叶斯克里金

法插值精度更高(表1)。使用经验贝叶斯克里金法空间生成预测误差图, 图层单位为狗牙根盖度覆盖率百分比, 设置预测误差 $\geq 15\%$ 为低置信区间。显示结果表明: 库首夷陵区和库尾江津区因有效样方数较少的原因, 其误差大于15% (图5)。

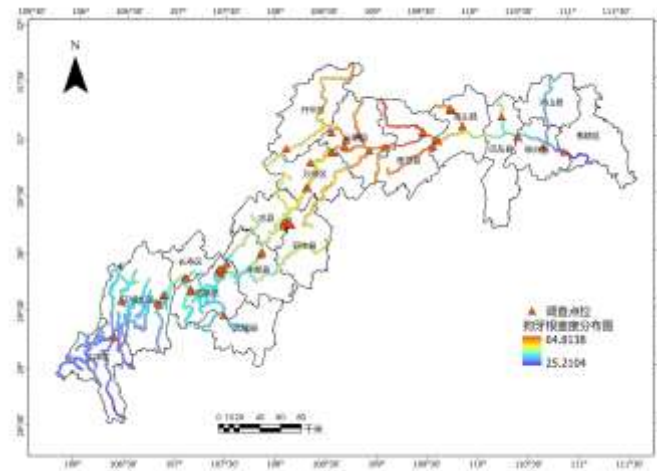


图3. 三峡水库消落区狗牙根盖度分布图

Fig.3 The coverage distribution of *C. dactylon* in the riparian zone of Three Gorges Reservoir

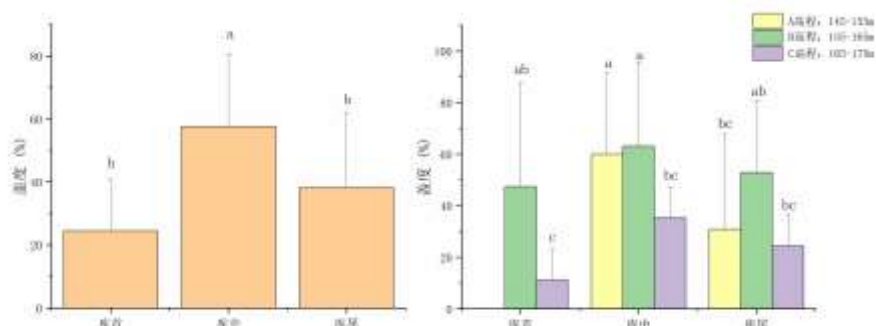


图4 三峡水库消落区不同区域狗牙根盖度比较(不同字母(a,b,c)表示显著性差异,  $p \leq 0.05$ )

Fig.4 Comparison of the *C. dactylon* in different areas in the riparian zone of Three Gorges Reservoir

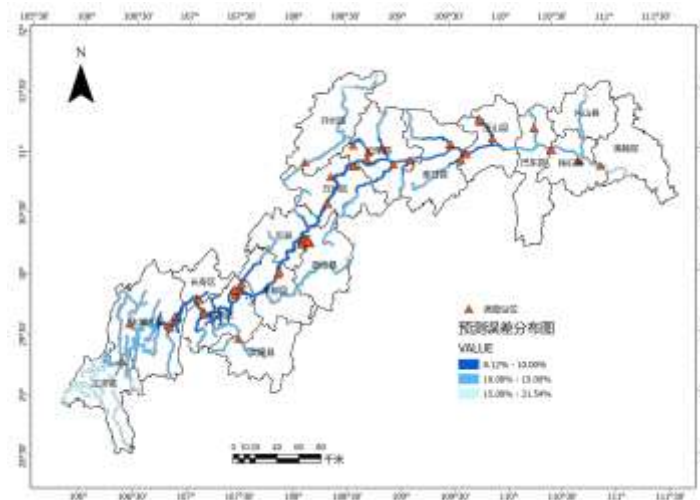


图5 预测误差空间分布图

Fig.5 Spatial distribution of prediction errors

表1 狗牙根盖度插值检验误差比较

Tab.1 Accuracy Assessment of Interpolation for the coverage of *C. dactylon*

插值方法	经验贝叶斯克里金法	普通克里金法
均方根误差 (RMSE)	24.44	24.90
平均标准误差 (MSE)	24.37	29.83
平均值误差 (ME)	0.65	-1.22
平均标准化误差	0.016	-0.029
标准化误差的均方根	1.00	0.86
平均绝对误差(MAE)	20.25	20.60

不同干支流狗牙根分布的单因素方差分析(表2)显示,虽然狗牙根的株高在干流与支流间无显著差异( $p > 0.05$ ),但其平均盖度与密度在干流均显著低于支流(干流盖度:  $44.45\% \pm 37.67\%$ , 密度:  $126.98 \pm 106.71$  shoots/m<sup>2</sup>; 支流盖度:  $54.18\% \pm 32.70\%$ , 密度:  $214.17 \pm 207.13$  shoots/m<sup>2</sup>)。

表2 三峡水库消落区干支流狗牙根分布特征

Tab.2 Distribution characteristics of *C. dactylon* in different areas of the riparian zone

干支流	样点数	株高(cm)	盖度 (%)	密度 (shoots/m <sup>2</sup> )
干流	25	25.50±9.82	44.45±37.67	126.98±106.71
支流	22	26.91±10.27	54.18±32.71	214.17±207.13
F	/	1.731	7.07	20.50
p	/	0.19	0.008**	<0.001***

图6结果表明,狗牙根分布特征沿高程梯度呈现显著变化。在干流消落带,狗牙根在145-155m高程范围内的平均株高显著低于155-160m,但165-175m高程范围内的狗牙根的盖度和密度都显著低于其他两个高程。在支流消落带上,165-175m高程范围内的狗牙根盖度和密度也都显著低于其他两个高程,株高都显著高于其他两个高程。总体而言,狗牙根盖度和密度在干支流基本呈现随着高程增加而减少的趋势。

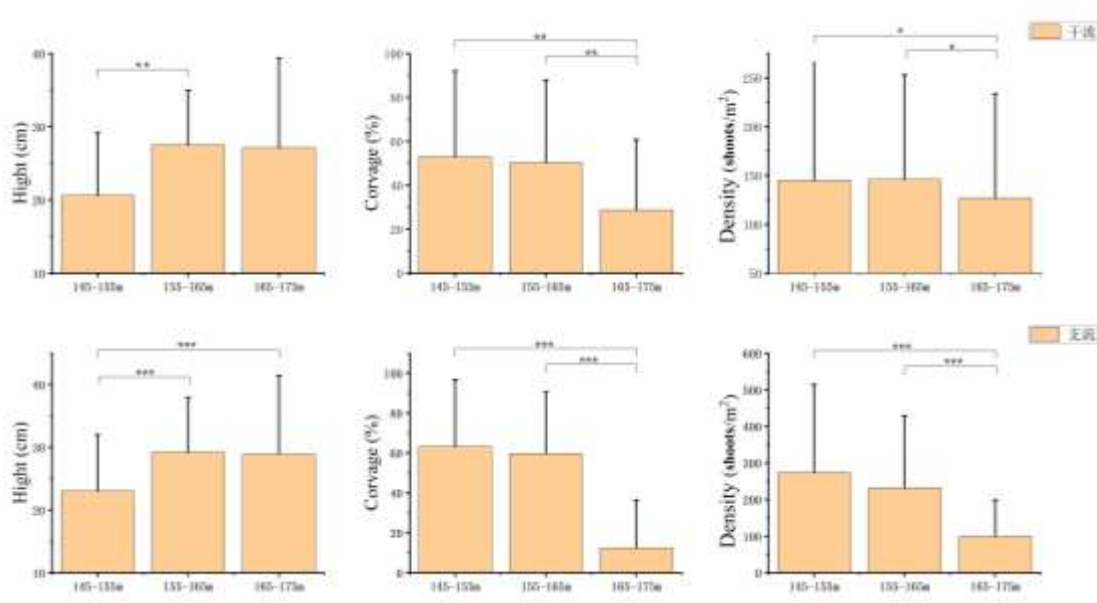


图6 不同水位高程下狗牙根分布特征\*,  $p \leq 0.05$ ; \*\*,  $p \leq 0.01$ ;\*\*\*,  $p \leq 0.001$ 。

Fig.6 The distribution of *C. dactylon* at different elevations

## 2.2 狗牙根的性状特征

表3结果显示：在生物量分配方面，干流的狗牙根地上生物量，以及根、茎和叶干重平均值都低于支流，但此差异未达到统计学显著水平 ( $p>0.05$ )。在性状变异方面，除了干流的狗牙根的花果比外，狗牙根植株各性状参数（如地上生物量、根生物量、茎生物量、叶生物量、根冠比和茎叶比）的变异系数均较大，数据的离散程度较高。干流和支流145-155m高程范围内，狗牙根植株根干重、茎干重、叶干重和茎叶比的平均值较高海拔高程范围低。165-165m高程范围有最高的叶干重和根冠比。但是干支流狗牙根的性状参数在不同高程间都没有呈现显著的差异性（图7）。

表3 三峡水库消落区狗牙根性状特点

Tab.3 Characteristics of *C. dactylon* in the Drawdown Zone of the Three Gorges Reservoir

区域	地上生物量 (g/shoot)	根生物量 (g/shoot)	茎生物量 (g/shoot)	叶生物量 (g/shoot)	花果比	根冠比	茎叶比
干流	0.72±0.47	0.23±0.26	0.50±0.35	0.22±0.15	4.12±1.10	5.20±4.27	2.58±2.07
变异系数	0.55	1.12	0.70	0.69	0.27	0.82	0.80
支流	0.96±0.92	0.34±0.51	0.564±0.54	0.40±0.46	5.38±0.18	7.39±11.47	2.05±1.43
变异系数	0.96	1.50	0.97	1.16	0.03	1.55	0.69
干支流差异性分析	$p>0.05$	$p>0.05$	$p>0.05$	$p>0.05$	$p>0.05$	$p>0.05$	$p>0.05$

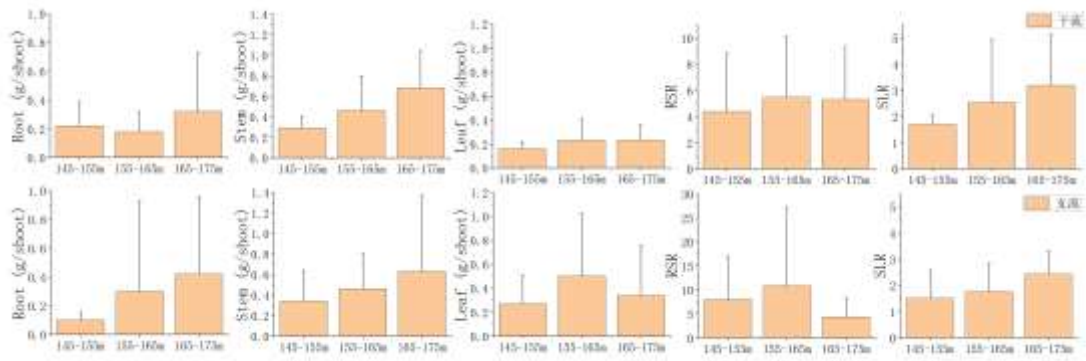


图7 不同水位高程狗牙根性状特征(RSR, 根冠比; LSR, 茎叶比)

Fig.7 The traits of *C. dactylon* at different water levels and elevations

对干流狗牙根样点性状与三峡水库大坝距离进行线性关系分析，结果表明（图8）：沿干流从库首到库尾的环境梯度（即距大坝距离增加），狗牙根的生物量分配策略呈现系统性变化。具体而言，库首种群的资源分配倾向于地上部分（根冠比显著增加， $p=0.004$ ），而库尾种群则倾向于投资根系（根干重显著增加 $p=0.018$ ）与繁殖（花果比显著增加， $p=0.02$ ）。叶、茎生物量及茎叶比在此梯度上未表现出显著的趋势性变化。

## 2.3 狗牙根分布影响因素分析

植物样方土壤性状与狗牙根特征参数的相关性分析结果（图9）表明：三峡水库消落带狗牙的各生物量组（包括地上生物量、根、茎和叶生物量）之间存在显著的正相关关系 ( $p<0.05$ )，体现了其生长的整体协同性。其次，狗牙根与土壤因子呈现出特定的关联模式：其盖度与土壤容重 (BD) 呈显著负相关、与土壤有效磷含量显著正相关，密度与土壤含水率 (WC)、有机质 (SOM)、全钾与有效磷 (Avai P) 含量呈显著正相关，叶干重、地上干重与全磷 (TP) 呈显著正相关，茎叶比与土壤总氮 (TN) 全钾 (TK) 和碱解氮 (Anta N) 呈显著负相关 ( $p<0.05$ )。

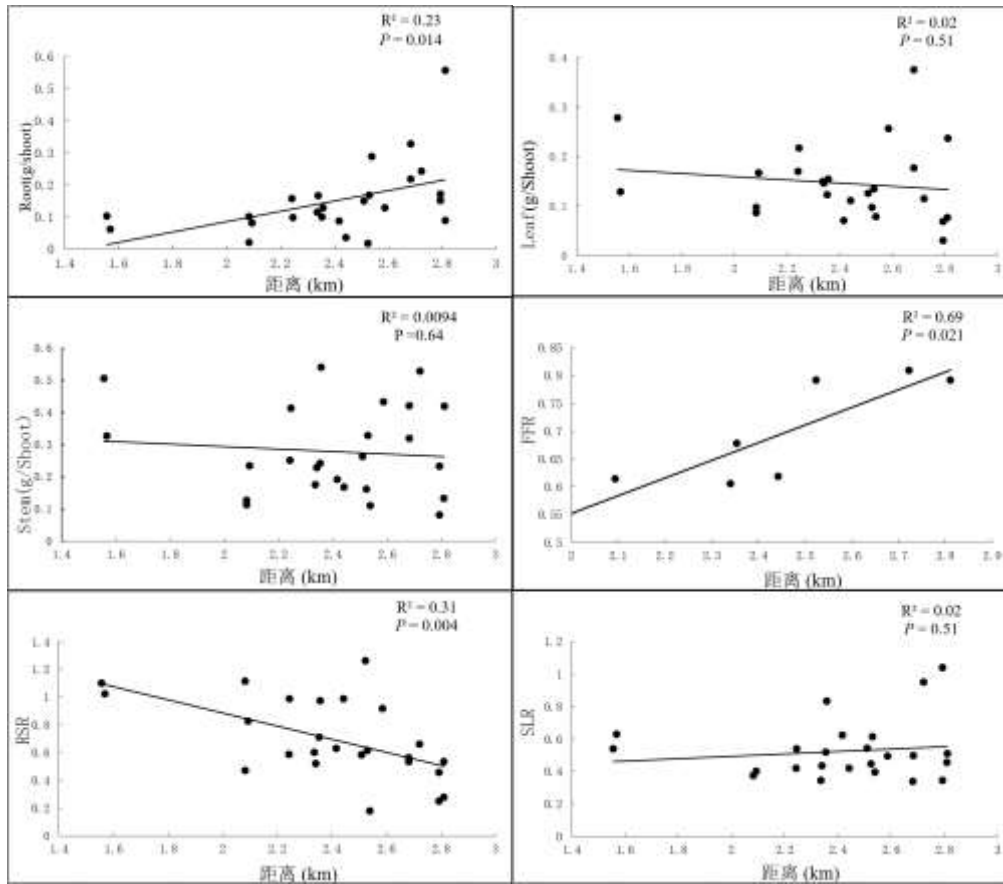


图8 消落带狗牙根性状随水库大坝距离的变化(RSR, 根冠比; LSR, 茎叶比; FFR, 花果比)

Fig. 8 Spatial differentiation characteristics in *C. dactylon* vary with the distance from the reservoir dam

### 3 讨论

#### 3.1 狗牙根的空间分布异质性

狗牙根在三峡水库消落带分布受到地理区位（横向）与高程梯度共同塑造的格局影响，反映了其对水库周期性水位变动的多维适应策略。狗牙根盖度呈现的“库中高、库首库尾低”的宏观横向格局，凸显了消落带地貌、土质与水文条件的空间异质性。有研究发现三峡消落带土壤厚度与植物生物量呈正相关<sup>[25]</sup>，随着坡度的增加，土层厚度呈递减的趋势<sup>[26]</sup>。亦有研究表明，水位波动幅度大的河流比水位波动幅度小的河流具有明显更粗糙的消落带基质和较低的物种覆盖率<sup>[27]</sup>。库中宽缓的土质岸坡可能为狗牙根提供了更稳定的锚定基质和更充裕的营养条件<sup>错误:未找到引用源。</sup>，而库首库尾两段分别受沙质岸带和岩质岸带的影响，或人类活动干扰与库首深水环境的限制，共同导致了狗牙根在这些区域的低盖度与低密度<sup>[2]</sup>。交叉验证显示狗牙根盖度在库首夷陵区和库尾江津区预测误差较高 (>15%)，因此这些区域的精确空间格局以及与其他区域的定量比较，有待未来研究通过加密采样进一步验证。干流狗牙根的盖度、密度都较支流小，原因是在干流主河道，水动力冲刷的物理干扰可能取代水分可利用性成为主导因子<sup>[29]</sup>。在支流，相对静水环境下的狗牙根种群能够发展得更茂盛，从而在低高程形成近乎单一的优势群落。

狗牙根在三峡水库消落带不同高程的分布格局是其对非生物环境过滤与生物竞争关系共同响应的综合体现。狗牙根是匍匐型克隆植物，具有较强的耐水淹和耐旱胁迫能力<sup>[30]</sup>。随着高程增加，水淹持续时间、深度和强度随之减少。狗牙根的竞争能力随高程增加而系统性减弱，表现为145-155 m高程的盖度和密度均显著高于高高程区域，这与朱姿涵<sup>[31]</sup>在丰都-巫山段植物调查结果相似，这说明水淹程度越高，狗牙根凭借其独特的抗逆性在此类生境中占据主导，竞争能力相对增加。然而，在165-175 m的最高高程带，环境条件发生了根本性转变：淹水时间最短，土壤条件更接近常态陆生环境。这使得许多无法在低高程存活的陆生植物或中生植物得以在此定居和生长，特别是高大多年生植物占比增加<sup>[32]</sup>。狗牙根在竞争共

享资源（如光、氮、磷）方面，可能不敌这些专性于更温和环境的物种<sup>[33]</sup>，导致其在高程梯度上呈现出随竞争压力增加而优势度减小的趋势。

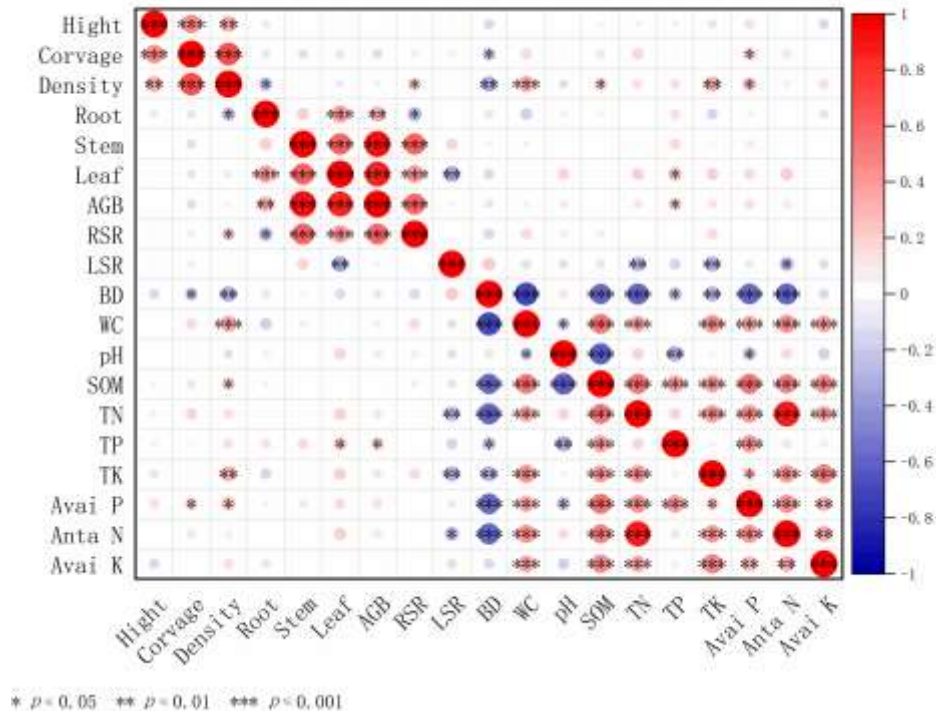


图9 三峡水库消落带影响狗牙根特征的土壤因素分析

(AGB, 地上生物量; RSR, 根冠比; LSR, 茎叶比; BD, 土壤容重; WC, 土壤含水率; SOM, 土壤有机质; TN, 土壤总氮; TP, 土壤全磷; TK, 土壤全钾; Avai P, 土壤有效磷; Anta N, 土壤碱解氮; Avai K, 土壤速效钾.ZO

Fig.9 Analysis of soil factors affecting the characteristics of Bermuda grass in the water-level-fluctuating zone, Three Gorges Reservoir

### 3.2梯度的淹水胁迫促使狗牙根性状变化

洪水胁迫会对植物产生缺氧、渗透胁迫和氧化胁迫，破坏狗牙根叶、茎、根的结构和功能，从而发生适应性变异<sup>[34]</sup>。根据多项研究表明，消落带的植物采取“逃避”和“静默”两种策略来适应水淹环境<sup>错误!未找到引用源。</sup>，“逃避”策略是指通过形态解剖结构及生理生化水平调整，通常为伸长茎和叶宽，来躲避水淹和增加光合面积。“静默”策略是指通过增加存储和降低能耗来应对。因此，功能性状是狗牙根适应消落带环境的重要性状。植物株高是植物生长速度的重要因子，由图3可知，在155m-165m区间，狗牙根整体高度最高，该结果与澎溪河消落带优势植物趋势相似<sup>[37]</sup>，表明狗牙根具有一定的耐水淹性，在中等水淹下条件下，反而表现出生长速率提高，符合中度胁迫假说。145-155m高程范围内狗牙根整体高度显著低于其他高程，主要是因为长时间的淹没，狗牙根表现为地下根茎的保留，使其能够在落干后利用储存资源，完成克隆再生和恢复生长<sup>[38]</sup>。

本研究对狗牙根生物量分配与性状变异的分析表明，尽管干流种群的生物量在数值上普遍低于支流，但二者并未形成显著的差异格局，且在干支流的同一高程区间内也未找到显著性差异。这暗示了狗牙根在面对异质生境时，可能采取了一种更为灵活的适应策略。干流种群在生物量组分上全面但微弱的偏低趋势，客观反映了干流生境中更强水文动力、更高坡度或更贫瘠土壤对其生长的整体性抑制<sup>[29]</sup>。然而，这种抑制并未导致其在分配策略上（如根冠比、茎叶比）与支流种群产生统计学上的分异。并且在干支流不同高程上也没有显著差异，可能意味着，在库区消落带干支流和垂向不同干扰强度范围内，狗牙根维持了其核心资源分配策略的稳定性，或者说，这些生境的差异尚未强大到足以迫使种群在“投资根还是

叶”等关键决策上发生可检测的定向转变<sup>[39]</sup>。另外，干支流消落带狗牙根普遍的高性状变异，揭示了其表型在应对复杂环境时产生的广泛离散，这揭示了狗牙根应对复杂环境的核心适应机制——高度的表型可塑性<sup>[40]</sup>。生物量在种群平均水平上趋同，而性状变异在个体水平上分异的格局，暗示了狗牙根可能通过增强个体间的性状差异，而非改变种群平均策略，来适应干流更具波动性的环境。

### 3.3 大坝距离远近对狗牙根的性状分布和生长策略的影响

对干流狗牙根性状与距大坝距离的线性关系分析揭示，狗牙根的生物量分配策略沿库首至库尾梯度呈现出清晰的、方向性的系统变化（图8）。这一规律表明，大坝的运行通过塑造沿河廊道的环境条件，对克隆植物的资源投资策略产生了强烈的筛选作用。

具体而言，靠近大坝种群显著较高的根冠比，反映了其在资源分配上倾向于地上部分的策略，这很可能是对这一特殊生境的一种适应性响应。库中库首段水深，水文动力强劲，且受水位调度引发的频繁涨落影响尤为剧烈<sup>[41]</sup>。在这种高干扰环境下，将资源优先投向地上部分的快速生长，有助于在水位退去后的短暂窗口期内迅速占领空间、恢复冠层以进行有效的光合作用，是保障碳收益和种群维持的关键<sup>[42]</sup>。

与之形成对比的是，远离大坝狗牙根种群则显著增加了对根系（根干重）和繁殖（花果比）的投资。随着距大坝距离的增加，水文干扰强度可能减弱，而土壤水分有效性、养分状况或稳定性可能随之改变。在这种相对稳定的生境中，构建强大的根系网络有利于锚定植株、吸收更广范围内的水分与养分，从而增强个体的抗逆性与竞争能力<sup>[33]</sup>。同时，花果比的增加标志着其有性繁殖投入的加大，这不仅有助于产生具有新基因型的后代以应对可能的环境异质性，也为其种子的长距离传播、开拓新生境创造了条件，是种群在更为多变的岸线环境中实现长期延续的重要策略<sup>[43]</sup>。值得注意的是，叶、茎生物量及茎叶比在此环境梯度上未表现出显著变化趋势，说明狗牙根的资源分配调整具有器官特异性，体现了其对异质环境的精准适应策略<sup>[40]</sup>。

相关性分析（图9）揭示了狗牙根生长策略及其对土壤环境响应的双重特征。一方面，其地上生物量、根、茎、叶生物量间的高度协同正相关，反映了资源在器官间分配的稳健性，符合植物功能均衡理论中关于资源在器官间存在稳定分配模式的论述<sup>[44]</sup>。另一方面，狗牙根通过不同的形态特征响应特定的土壤养分：盖度与土壤容重显著负相关，并在土壤有效磷（Avai P）含量较高的地方占优，表明磷有效性可能促进了狗牙根的横向扩展，这与磷在促进植物早期生长和能量代谢中的作用一致<sup>[45]</sup>；密度也与土壤容重显著负相关，与土壤含水率、有机质、全钾与有效磷含量密切相关，说明土壤物理结构和多养分协同作用共同调控种群建立<sup>[46]</sup>，且长时间的沉积作用降低了低水位高程段土壤容重，改善了土壤松紧程度与孔隙状况，从而促进狗牙根根系和根茎的存活与扩展<sup>[47]</sup>；叶干重、地上干重受全磷（TP）影响显著，进一步印证了磷在生物量积累中的关键地位<sup>[48]</sup>；而较低的茎叶比则与高氮环境相关联，反映出在氮充足条件下狗牙根通过增加光合器官投资以提升碳获取的适应策略，符合功能性状中“氮驱动光合投资”的经典理论<sup>[42]</sup>。

本研究基于点位实测数据推断了狗牙根在消落带断面尺度上的连续分布格局，这一“点-面”转换过程易受空间异质性影响，可能导致局部（如江津区、夷陵区）盖度被高估或低估（图5），当前对格局的空间表征仍存在一定的尺度不确定性。为更精确刻画狗牙根的空间分布及其驱动机制，后续研究可结合高分辨率无人机遥感影像进行大范围连续监测，并依据沿岸地貌、基质与水文特征进行生境分区，在各区内实施加密采样，从而实现多尺度观测数据的融合，提升格局分析的可信度与生态学解释的可靠性。

## 4 结论

本研究以三峡水库消落带优势植物狗牙根为研究对象，分析了其种群和性状在三峡水库消落带的分布特征。狗牙根的分布呈现明显的空间异质性，在横向梯度上表现为库中区县（忠县、万州、云阳等）盖度最高，库尾和库首区县（江津、主城九区及兴山、巴东等）较低的格局；在垂向梯度上，165-175 m 高程带的盖度和密度显著低于较低高程带。在干流区域，狗牙根的地上生物量、根、茎、叶干重均低于支流，但未达显著水平，而其各性状参数的变异系数普遍较大，表现出较强的表型可塑性。沿干流上溯，狗牙根的生物量分配策略发生系统性变化，表现为根干重和花果比随距大坝距离增加而显著增加，根冠

比显著降低。狗牙根的生长特征受环境因子显著影响，其盖度与土壤pH值和全钾含量呈正相关，密度与有效磷含量呈正相关，而茎叶比与总氮和碱解氮含量呈负相关。这些发现表明，狗牙根通过调整生物量分配策略和展现表型可塑性来适应消落带的异质环境，为三峡水库消落带的生态修复提供了科学依据。

## 5 参考文献

- [1] Fan DY, Xiong GM, Zhang AY, et al. Effect of water-level regulation on species selection for ecological restoration practice in the water-level fluctuation zone of Three Gorges Reservoir. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(4): 416-432. DOI:10.17521/cjpe.2015.0041. [樊大勇, 熊高明, 张爱英, 等. 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.]
- [2] 吴胜军, 陈吉龙, 陈明, 等. 三峡水库消落区生态环境状况报告 (2024). 重庆: 科学出版社, 2025.
- [3] Li SZ, Wang YC, Zhang JY, et al. Research progress on key processes of nitrogen cycling under soil-plant-microbial interactions in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *Journal of Lake Science*. 2023, 35(02): 398-410. DOI:10.18307/2023.0203. [李姗泽, 王雨春, 张家晕, 等. 三峡消落带土壤-植物-微生物作用下的氮循环关键过程研究进展. *湖泊科学*, 2023, 35(02): 398-410.]
- [4] Guo Y, Yang S, Shen YF, et al. Study on the natural distribution characteristics and community species diversity of existing plants in the Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(12): 4255-4265. DOI:10.5846/stxb201801240190. [郭燕, 杨邵, 沈雅飞, 等. 三峡水库消落带现存植物自然分布特征与群落物种多样性研究. *生态学报*, 2019, 39(12): 4255-4265.]
- [5] Guo QS, Kang Y, Hong M, et al. Responses of Terrestrial Plants in Hydro-Fluctuation Belt of the Three Gorges Reservoir Area to the First Time Flooding-Drying Habitat Change. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(5): 1-9. DOI:10.11707/j.1001-7488.20130501. [郭泉水, 康义, 洪明, 等. 三峡库区消落带陆生植被对首次水陆生境变化的响应. *林业科学*, 2013, 49(5): 1-9.]
- [6] Zhang XA, Zhang XQ. Study on the morphological characteristics of native wild *Cynodon dactylon* in south western region of China. *Grassland and Turf*, 2006, (3): 35-38. DOI:10.3969/j.issn.1009-5500.2006.03.010. [张小艾, 张新全. 西南区野生狗牙根形态多样性研究. *草原与草坪*, 2006, (3): 35-38.]
- [7] Ma YN, Zang GZ, Zhao J, et al. Clone Architecture and Biomass Characteristics of *Cynodon dactylon* Population in Different Habitats. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2019, 40(08): 1495-1500. DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2019.08.006. [马艳娜, 臧国长, 赵荆, 等. 不同生境狗牙根种群克隆构型和生物量的特征研究. *热带作物学报*, 2019, 40(8): 1495-1500.]
- [8] Li Q, Ding WQ, Wang SM, et al. Influence of multi-year high water level running on growth recovery of *Cynodon dactylon* population in water-level-fluctuating zone of the Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(3):985-992. DOI:10.5846/stxb201809061909. [李强, 丁武泉, 王书敏, 等. 三峡库区多年高水位运行对消落带狗牙根生长恢复的影响. *生态学报*, 2020, 40(3):985-992.]
- [9] Xi Y, Chen JY, Ji DB, et al. Research progress on eco-environmental impacts of the water-level-fluctuation zone in the Three Gorges Reservoir Area. *Journal of Wuhan University (Natural Science Edition)*, 2024, 70(01): 1-6. DOI:10.14188/j.1671-8836.2023.0259. [席颖, 陈婧怡, 纪道斌, 等. 三峡库区消落带生态环境影响研究进展. *武汉大学学报(理学版)*, 2024, 70(01): 1-6.]
- [10] Dou WQ, Jia WT, Zhang JH, et al. Research progress on vegetation status, adaptive strategies, and ecological restoration in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *Chinese Journal of Ecology*, 2023, 42(01): 208-218. DOI:10.13292/j.1000-4890.202301.018. [窦文清, 贾伟涛, 张久红, 等. 三峡水库消落带植被现状、适生策略及生态修复研究进展. *生态学杂志*, 2023, 42(01): 208-218.]
- [11] 罗高行. 三峡水库消落区外来入侵植物与本地植物的性状差异及其对水淹强度的响应[学位论文]. 重庆: 重庆交通大学, 2023.
- [12] Liu SP, Feng L, 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.
- [13] Luis Santamaría. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a

- stressful environment. *Acta Oecologica*, 2002, 23(3):137-154. DOI:10.1016/S1146-609X(02)01146-3.
- [14] Vretare V, Weisner SEB, Strand JA, et al. Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. *Aquatic Botany*, 2001, 69(2): 127-145. DOI:10.1016/S0304-3770(01)00134-6.
- [15] Wang C, Yuan XZ, Liu H. Influence of the Three Gorges Reservoir on the vegetation of its drawdown area: Effects of water submersion and temperature on seed germination of *Xanthium sibiricum* (Compositae). *Polish Journal of Ecology*, 2014, 62(1): 25-36. DOI:10.3161/104.062.0104.
- [16] 李晓雪. 水淹和密度配置对狗牙根与牛鞭草生长、竞争及生理特性的影响[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [17] Zhang ZY, Xiang L, Wan CY et al. Evolutionary trend of plant community and adaptive strategies of dominant plants in the water-level-fluctuation zone of Three Gorges Reservoir. *Journal of Lake Science*, 2023, 35(2): 553-563. DOI:10.18307/2023.0213. [张志永, 向林, 万成炎, 等. 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.]
- [18] 张立冬, 李新, 秦洪文等. 三峡水库消落区周期性水淹对狗牙根非结构性碳水化合物积累与分配的影响. *三峡生态环境监测*, 2018, 3(2): 27-33.
- [19] Sun K, Yuan XZ, Wang XF, et al. Characteristics Soil Nutrient Content and Ecological Stoichiometry in the Littoral Zone of the Three Gorges Reservoir Area. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*. 2023, 32(2):403-414. DOI:10.11870/cjlyzyyhj202302016. 孙阔, 袁兴中, 王晓锋, 等. 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.
- [20] 熊兴政. 水淹对三峡库区消落带三种木本植物生长及光合作用的影响 [学位论文]. 重庆: 西南大学, 2016.
- [21] Zhang YY, Zhou ZF, Cheng JH, et al. Soil moisture characteristics of several types of shrubs in different anchored dune positions in Maowusu sandy land. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2010, 41(06): 73-78. DOI:10.3969/j.issn.1005-9369.2010.06.014. [张友焱, 周泽福, 程金花, 等. 毛乌素沙地不同沙丘部位几种灌木地土壤水分动态. *东北农业大学学报*, 2010, 41(6): 73-78.]
- [22] Zhang ZY, Xiang L, Wan CY, et al. Evolutionary trend of plant community and adaptive strategies of dominant plants in the water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. 2023. *Journal of Lake Sciences*, 35(2):553-563. DOI:10.18307/2023.0213. [张志永, 向林, 万成炎等. 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.]
- [23] Nilsson C, Svedmark M. Basic Principles and Ecological Consequences of Changing Water Regimes: Riparian Plant Communities. *Environmental Management*, 2002, 30(4):468-480. DOI:10.1007/s00267-002-2735-2.
- [24] Yang GH, Feng WX, Meng B. Influence of different spatial interpolation methods on the analysis results of groundwater nitrogen pollution in an irrigated area. *Journal of Chengdu University of Technology (Science & Technology Edition)*, 2021, 48(04):488-496. DOI:10.3969/j.issn.1671-9727.2021.04.12. [杨国华, 冯文新, 孟博. 不同空间插值方法对某灌区地下水氮浓度分析结果的影响. *成都理工大学学报(自然科学版)*, 2021, 48(4):488-496.]
- [25] Wohl E. Identifying and mitigating dam-induced declines in river health: Three case studies from the western United States. *International Journal of Sediment Research*, 2012, 27(3): 271-287. DOI:CNKI:SUN:GJNS.0.2012-03-003.
- [26] 张志永. 三峡水库消落区、河岸带土壤和植被特征差异及其影响因素分析[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [27] Steiger J, Tabacchi E, Dufour S, et al. Hydrogeomorphic processes affecting riparian habitat within alluvial channel-floodplain river systems: a review for the temperate zone. *River Research and Applications*, 2010, 21(7):719-737. DOI:10.1002/rra.879.
- [28] 江小青, 孔繁忠. 三峡库区库岸稳定与岸线变化趋势分析. *长江技术经济*, 2020, 4(2): 5-11.
- [29] 宠宇. 三峡库区干支流排蓄水时期溶解有机质来源、组成及其调控因素[学位论文]. 杭州: 浙江大学, 2021.
- [30] Wang XX, Huang P, Ma MH, et al. Effects of riparian pioneer plants on soil aggregate stability: Role of root traits and rhizosphere microorganisms. *Science of The Total Environment*, 2024, 940: 173456. DOI:10.1016/j.scitotenv.2024.173584.
- [31] 朱姿涵. 三峡水库消落带植物功能性状对水位变动的响应机制研究 [学位论文]. 重庆: 重庆大学, 2022.
- [32] 吉冬冬. 三峡水库消落带植被高程分布格局及其影响因素分析[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2021.

- [33] Tian RJ, Yang YC, Li H. Study on the vegetation characteristics change in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir area. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(16): 8178-8188. DOI:10.20103/j.stxb.202409052131. [田瑞杰, 杨永川, 李宏. 三峡库区消落带植被特征变化研究. *生态学报*, 2025, 45(16): 8178-8188.]
- [34] Wang YF, Li Y, Ma MH, et al. Dam-induced difference of invasive plant species distribution along the riparian habitats. *Science of The Total Environment*, 2022, 808: 152103. DOI:10.1016/j.scitotenv.2021.152103.
- [35] Gonzalez-Ollauri A, Mickovski SB. Using the root spread information of pioneer plants to quantify their mitigation potential against shallow landslides and erosion in temperate humid climates. *Ecological Engineering*, 2016, 95: 302-315. DOI:10.1016/j.ecoleng.2016.06.028.
- [36] Luo FL, Nagel KA, Scharr H, et al. Recovery dynamics of growth, photosynthesis and carbohydrate accumulation after de-submergence: a comparison between two wetland plants showing escape and quiescence strategies. *Annals of Botany*, 2011, 107(1): 49-63. DOI:10.1093/aob/mcq212.
- [37] Cheng LD, Yuan XZ, Sun K, et al. Responses of plant communities and their functional traits in the water level fluctuational zone of the Three Gorges Reservoir area to different flooding intensities. *Acta ecological Sinica*, 2024, 44(11):4795-4807. 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.]
- [38] Wang HF, Zeng B, Li Y, et al. Effect of long-term submergence on survival and recovery growth of four riparian species in three gorges reservoir region, China. *Journal of Plant Ecology*, 2008,32(5):977-984. DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.05.001. [王海峰, 曾波, 李娅, 等. 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.]
- [39] Pigliucci M. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, 2010, 6(3):265-272. DOI:10.1046/j.1461-0248.2003.00428.x.
- [40] Kleunen MV, Fischer M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 2010, 166(1): 49-60. DOI:10.1111/j.1469-8137.2004.01296.x.
- [41] 姬晶. 三峡水库下游水文情势分析及生态调度研究[学位论文]. 武汉: 武汉大学, 2017.
- [42] Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827. DOI:10.1038/nature02403.
- [43] Sun C, Wu JY, Yuan XH. Irrigation of *Carex leucochlora* during flowering and fruiting period under different soil water potentials. *Acta Agrestia Sinica*, 2013, 21(5): 928-932. DOI:10.11733/j.issn.1007-0435.2013.05.014. [孙川, 武菊英, 袁小环. 不同土壤水势条件下青绿苔草花果期灌水量研究. *草地学报*, 2013, 21(5): 928-932.]
- [44] Meziane BS. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 2010, 16(3): 326-331. DOI:10.1046/j.1365-2435.2002.00626.x.
- [45] Lynch J. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiology*, 2011, 156(3): 1041-1049. DOI:10.1104/pp.111.175414.
- [46] Hodge A. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 2010, 162(1): 9-24. DOI:10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x.
- [47] 刘明智. 长期水淹对三峡水库消落区植被和土壤理化性质的影响[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2020.
- [48] Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142. DOI:10.1111/j.1461-0248.2007.01113.x.