

金沙江观音岩水库消落带绝对优势植物的表型可塑性与适应策略*

江维薇^{1,2}, 查子霞¹, 肖衡林^{1,2**}

(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, 武汉 430068)

摘要: 金沙江是长江上游梯级大库富集之地, 在金沙江地区选择典型水库开展植物表型可塑性和适应策略研究对该区一众水库生态治理具有重要的参考价值。本文以金沙江观音岩水库消落带为研究区, 定量比较了经多年周期性水淹干扰后, 绝对优势植物根茎叶性状的表型可塑性, 分析了绝对优势植物应对主导因子的关键性状及其协同响应特征和权衡策略。结果表明: 1) 调查共记录了植物种类 11 科 21 属 21 种, 优势度大于 0.1 的仅有狗牙根和苍耳, 为绝对优势种。2) 淹水对狗牙根和苍耳功能性状具有极显著影响, 是二者功能性状变异的主导因子。3) 狗牙根的株高、主茎长、分茎数量、主茎宽、叶片数量和叶面积, 以及苍耳的分茎数量、叶片数量、根冠比和比叶面积的表型可塑性指数均超过 0.6, 是应对淹水的敏感性性状。但是, 狗牙根的叶片数量、叶面积以及苍耳的比叶面积对淹水的可塑性响应表现出短期时效性, 为非适应性可塑性。4) 淹水深度调控狗牙根在“逃避”策略和“静默”策略之间的权衡选择, 并通过不同的性状组合以及地上和地下部分资源分配以协同响应。5) 淹水导致狗牙根和苍耳的生态对策趋同, 均采用 S/SR 策略。此外, 相比于狗牙根为水库消落带的普遍推荐种, 苍耳因其存在水质污染风险而褒贬不一, 但苍耳具有重要的药用价值, 能否在每次淹水来临前进行刈割值得进一步探讨。

关键词: 功能性状; 表型可塑性指数; 绝对优势种; 生态策略; 消落带

Phenotypic plasticity and adaptation strategies of dominant plants in the water-level-fluctuating zone of Guanyinyan Reservoir, Jinsha River*

Jiang Weiwei^{1,2}, Zha Zixia¹ & Xiao Henglin^{1,2**}

(1: School of Civil and Engineering, Architecture and Environment, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P.R. China)

(2: Key Laboratory of Intelligent Perception and Ecological Restoration of River and Lake Health, Ministry of Education, Wuhan 430068, P.R. China)

Abstract: The Jinsha River is rich in cascade reservoirs in the upper reaches of the Yangtze River. The selection of typical reservoirs in the Jinsha River area to carry out research on plant phenotypic plasticity and adaptation strategies has important reference value for the ecological management of reservoirs in this area. In this study, the riparian zone of Guanyinyan Reservoir in Jinsha River was taken as the study area. The phenotypic plasticity of root, stem and leaf traits of absolute dominant plants after years of periodic flooding disturbance was quantitatively compared, and the key traits of absolute dominant plants in response to dominant factors and their synergistic response characteristics and trade-off strategies were analyzed. The results showed that: 1) A total of 21 plant species belonging to 21 genera and 11 families were recorded. Only *Cynodon dactylon* (*C. dactylon*) and *Xanthium sibiricum* (*X. sibiricum*) were the absolute dominant species with dominance greater than 0.1. 2) Flooding had significant effect on the functional traits of *C. dactylon* and *X. sibiricum*. It was identified as the dominant factor contributing to the variation in functional traits of both species. 3) The plasticity index of plant height, main stem length, branch number, main stem width, leaf number and leaf area of *C. dactylon* and branch number, leaf number, root shoot ratio and specific leaf area of *X. sibiricum* exceeded 0.6, which were sensitivity traits to cope with flooding. However, the leaf number, leaf area of *C. dactylon* and the specific leaf area of *X. sibir-*

* 2023-05-14 收稿; 2023-06-29 收修改稿。

国家自然科学基金项目(42101375, 52078195)和国家自然科学基金联合基金重点项目(U22A20232)联合资助。

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

icum showed short-term timeliness in response to flooding, and they were non-adaptive plasticity. 4) Flooding depth regulated the trade-off between the 'escape' strategy and the 'silence' strategy of *C. dactylon*, and responding synergistically through different trait combinations and the allocation of aboveground and underground resources. 5) Flooding led to the convergence of ecological strategies of *C. dactylon* and *X. sibiricum*, and both adopted S/SR strategy. In addition, compared with *C. dactylon*, which is a commonly recommended species in the water-level-fluctuating zone of the reservoir, *X. sibiricum* has different opinions due to its risk of water pollution. However, *X. sibiricum* has important medicinal value, so mowing before each flooding is a consideration. **Keywords:** Functional traits; phenotypic plasticity index; absolute dominant species; adaptation strategy; water-level-fluctuating zone

在全球低碳经济背景下,我国水电开发得到了快速发展,建成了以三峡工程、金沙江梯级水电工程为代表的一系列大型水电站^[1]。库岸消落带生态保护和恢复是水库生态环境治理的重要举措,因此在消落带植物群落特征^[2]、土壤种子库^[3]、植被分布格局^[4]、水淹和干旱耐受性^[5-6]以及示范区种植试验^[7]等方面开展了大量研究和实践工作。为了进一步认识植物对消落带环境的适应策略,近年来研究者们逐渐将目光转向植物表型可塑性和功能性状方面。

表观遗传学表明,植物通常利用可塑性高的性状来快速响应环境的变化,表型可塑性和功能性状是植物在适应环境过程中形成的外在形态和内在生理的适应对策的体现,能够表征植物对环境变化的响应与适应。李晓玲等^[8]对三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片进行了表型可塑性和环境因子之间的探究,结果发现中华蚊母树主要通过全磷(TP)、水解氮(AN)、速效钾(AK)及土壤含水量(SWC)这些土壤环境因子的驱动来改变叶片结构性状,使其能在不同水文节律的异质生境中表现出最佳的适合度。Mizutani 和 Kanaoka^[9]研究发现植物能通过叶柄和叶片伸长、叶形变化、比叶面积增加和叶片变薄等形态变化来应对水淹。马凡强等^[10]研究了香根草的分蘖株数、平均株高、节间数量和叶片长等功能性状在三峡消落带不同海拔梯度的可塑性差异,结果发现 166~169 m 的低海拔区段香根草的植株矮小,分蘖、节间、叶片等构件趋于小型化,且将生物量更多地分配到茎和叶上,这种形态性状和生物量分配的可塑性是香根草在长期周期性变化生境中的生存适应策略。现有这些研究对于水库消落带植物表型可塑性多为零散、定性的描述,较少涉及表型可塑性的量化比较;在功能性状研究方面,多关注植物的叶性状^[11-12],缺乏植物对环境适应性表现的系统研究,对于消落带诱导植物形态或生理上性状变异的主导环境因子、植物应对主导因子的关键性状及其响应特征、植物如何调控水淹条件下资源投入,各器官(根、茎、叶等)功能性状间的内在联系,以及如何在不同的适应策略之间进行选择 and 权衡等问题认识尚浅。

另一方面,目前长江三峡库区的消落带植物研究时间最长,并在较多方面均有深入的探究,而金沙江库岸消落带植物表型可塑性和功能性状几乎未见相关文献。金沙江库区和长江三峡库区的气候、地形、土壤等自然地理条件差异较大,三峡库区的研究成果能否适用于金沙江库区尚不清楚。金沙江是长江上游梯级大库聚集之地^[1],在全国水电开发空间布局中占据着重要的地位,在金沙江地区选择典型水库开展植物表型可塑性和功能性状方面的研究具有重要的生态意义,对其他已建、在建和拟建水库生态治理具有一定的参考价值。因此,本文以金沙江水电基地中游河段“一库八级”中的观音岩水库消落带为研究区,通过群落调查、根茎叶功能性状测定和数量分析方法等查清库岸消落带绝对优势植物及其功能性状变异的主导环境因子,探明经历多年周期性水淹干扰后,绝对优势植物的表型可塑性、根茎叶各功能性状应对主导因子的协同响应特征,以及在不同适应策略之间的选择和权衡,从而为金沙江库岸消落带生态保护和恢复提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

观音岩水电站(26°25'N, 101°27'E)位于云南省丽江市与四川省攀枝花市交界的金沙江中游河段,如图 1 所示,是金沙江水电基地中游河段“一库八级”水电开发方案的最后一个梯级水电站,库容量约 20.72 亿 m³。每年 8 月开始蓄水,正常蓄水位 1134 m,死水位 1122 m,汛期集中在 7—9 月,7 月初—8 月的防洪限制水位控制在 1122.3 m,8 月初—9 月按 1128.8 m 控制,年平均降雨量为 1078.1 mm^[13]。库区阳光充足,蒸发量大,年均温 20~23℃,属亚热带高原季风气候,年温差小,日温差大,干湿季分明^[14],土壤大多为褐红壤、红

壤土和黄壤土等,库岸消落带植被类型以草本植物为主。库首受水位变动影响最为显著,华坪县是观音岩库首县,沿华坪县金沙江干流布设样方具有典型性和代表性,如图 1 所示。

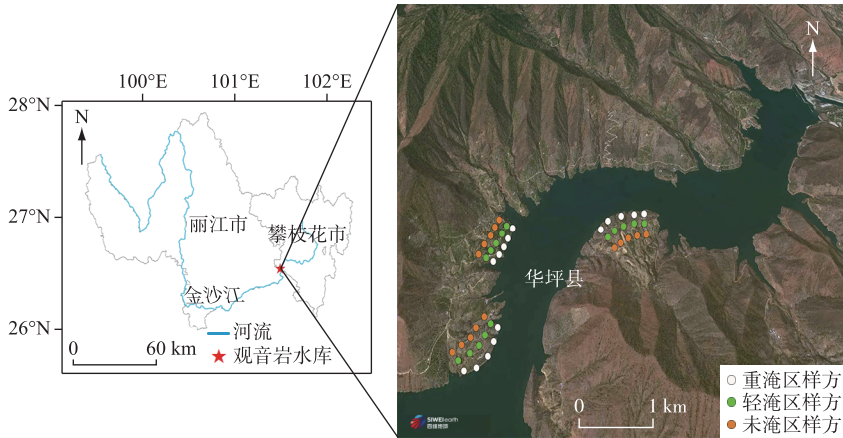


图 1 研究区概况

Fig.1 Overview of the study area

1.2 群落调查

消落带野外调查通常按照高程划分淹水梯度,以进行分区采样,如三峡库区消落带多被分为 3 个淹水梯度段:海拔<155 m、155 m≤海拔<165 m、165 m≤海拔<175 m^[15-18]。本文沿用通过高程划分淹水梯度的方法,考虑观音岩水库消落带落差最大仅 12 m(水位变化范围海拔 1122~1134 m),因此将研究区划分成两条淹水梯度带和一条对照带,分别为重度淹水区(SA,海拔 1122~1128 m)、轻度淹水区(MA,海拔 1128~1134 m)和未淹水区(UA,海拔>1134 m)。观音岩水库消落带表现出“冬水夏陆”的反季节水文情势,根据中华人民共和国长江水文网(http://www.cjh.com.cn/swyb_syqbg.html)的历史水位数据可知,重度淹水区通常 5—8 月为落干期,平均淹水时间长达 8 个月,最大淹水深度达 12 m;轻度淹水区成陆期通常为 2—9 月,平均淹水时间为 4 个月,最大淹水深度为 6 m。

为了调查研究区主要优势植物类型,沿每条淹水梯度带随机布设 15 个 1 m×1 m 的样方进行群落调查,记录植物的种类、盖度、密度和株数,并按公式(1)~(2)计算各物种重要值和 Mcnaughton 优势度指数。选取优势度大于 0.1 的绝对优势种^[19-21]作为研究对象。

$$\text{重要值}(Iv) = (\text{相对盖度} + \text{相对频度} + \text{相对密度}) / 3 \quad (1)$$

$$\text{优势度} = P_i \times f_i \quad (2)$$

式中,相对密度=(某种植物的个体数/全部植物的个体数)×100%;相对频度=(某个种在统计样方中出现的次数/所有种出现的次数)×100%;相对盖度=(某个种在统计样方中的总盖度/所有种的总盖度)×100%; $P_i = N_i / N$; N_i 为物种 i 的重要值; N 为样方内所有物种重要值之和; f_i 为物种 i 出现的频率。

此外,在每个淹水梯段随机设置 5 个 1 m×1 m 的样方,采用“梅花取样法”挖取 0~20 cm 的土壤样品,测定其理化性质。

1.3 植物功能性状的选取与测定

沿各淹水梯段分别取 10 株成熟无病害的目标植物,选取与生态适应策略密切相关的功能性状,如表 1 所示。现场直接测量并记录植物株高、叶片数量、分茎数量、主茎长、主茎宽以及叶绿素含量,其中主茎宽(粗度)用精度为 0.01 mm 的电子数显卡尺测定,叶绿素含量采用手持式 TYS-A 活体叶绿素测定仪测定;摘取 2~5 片完整、无虫害的叶片,称取鲜重后将其平铺展开,拍摄叶片图像并保存,基于 ImageJ 软件测量叶面积。之后,将叶片置于 80℃ 的烘箱中烘干至恒重^[22-23],测定叶片干重。比叶面积(SLA)=叶面积/叶片干重。选取 5 株植物样品,清洗并去除根系上的土壤杂质,待自然风干后测定其主根长、主根宽(粗度)以及根

表 1 植物功能性状及生态意义

Tab.1 Plant functional traits and ecological significance

植物功能性状	缩写	生态意义
比叶面积	SLA	反映植物对水分的利用效率和对光合作用的转化效率 ^[24-25]
叶面积	LA	反映植物的资源获取能力,和光合作用相关 ^[24]
叶片数量	NB	
叶绿素含量	CC	
分茎数量	NBS	反映植物对营养物质的获取、运输和贮存能力 ^[26]
主茎长	MSL	
主茎宽	MSW	
主根长	MRL	反映植物对土壤的水分、养分等资源的捕获能力 ^[27]
主根宽	MRW	
根冠比	RSR	反映植物的资源配置能力 ^[28]
茎叶比	SLR	
株高	PHE	反映不同植物的生存策略

茎叶 3 部分的重量。

1.4 数据处理

已有研究表明^[29]环境因子能够解释大部分植物功能性状的变异,通过 CANOCO 5.0 软件进行冗余分析(redundancy analysis, RDA),分析优势植物的功能性状和淹水时间(FT)、淹水深度(FD)、土壤 pH 值以及 N、P、K 含量等环境因子之间的关系,以探究影响优势植物功能性状的主导环境因子。为进一步分析优势植物具体是以哪些功能性状来应对、如何应对主导环境因子以及功能性状之间的协同作用,通过表型可塑性指数(phenotypic plasticity index, PPI)来解释表型可塑性的大小, PPI 值 = (最大平均值 - 最小平均值) / 最大平均值^[30];基于 SPSS 26.0 软件分析优势种的功能性状在不同淹水梯度下的变化情况,设显著性水平 $P=0.05$,用单因素方差分析(one-way ANOVA)、最小显著差异法(LSD)和邓肯多重比较分析植物各性状在高程上变化上的显著性;利用主成分分析(PCA)分析检验植物性状之

间的权衡关系。此外,采用 StrateFy 计算植物的 C、S 和 R 值^[31]。

2 结果与分析

2.1 绝对优势种的选取

优势度能表征一个物种在群落中的地位与作用^[15],一般优势度大于 0.1 的为绝对优势种,大于 0.01 的为主要优势种^[19]。本次调查共记录了植物种类 11 科 21 属 21 种,其中,主要优势植物有 11 种,绝对优势植物仅两种,将优势度大于 0.01 的主要植物按照优势度由大到小排序,如表 2 所示,可以看出狗牙根和苍耳的优势度明显大于其他物种,是绝对优势种,因此本研究选取狗牙根和苍耳作为研究对象。

表 2 主要植物的重要值和优势度

Tab.2 Importance and dominance of main plants

物种	相对频度	相对密度	相对盖度	重要值	优势度
狗牙根	0.492	0.492	0.451	0.478	0.1569
苍耳	0.559	0.122	0.162	0.281	0.1050
过江藤	0.254	0.188	0.158	0.200	0.0340
牛筋草	0.186	0.039	0.051	0.092	0.0115
马唐	0.169	0.025	0.04	0.078	0.0089
莲子草	0.153	0.019	0.035	0.069	0.0070
地毯草	0.119	0.014	0.014	0.049	0.0039
蓼	0.068	0.013	0.021	0.034	0.0015
银胶菊	0.068	0.02	0.011	0.033	0.0015
马齿苋	0.068	0.019	0.006	0.031	0.0014
合萌	0.085	0.005	0.001	0.030	0.0017

2.2 环境因子对植物功能性状的影响

植物功能性状与环境因子的 RDA 排序如图 2 所示。狗牙根功能性状变异的 41.59% 能够被图中 6 个环境因子所解释,其中第 1 轴解释了 31.39%,第 2 轴解释了 10.2% (图 2a);苍耳功能性状变异的 26% 能够被

图中6个环境因子所解释,其中第1轴解释了18.65%,第2轴解释了7.35%(图2b)。红色箭头越长表示某一环境因子对植物功能性状的影响越大。淹水深度(FD)和淹水时间(FT)的箭头均明显长于其他环境因子,结合表3,二者的贡献度也显著大于其他环境因子,二者之和分别占到了总环境因子解释度的80.3%和81.5%,均对狗牙根和苍耳功能性状具有极显著影响($P < 0.01$)。这表明淹水是影响狗牙根和苍耳功能性状变异的主导因子,故本文将针对淹水因子开展植物功能性状研究。

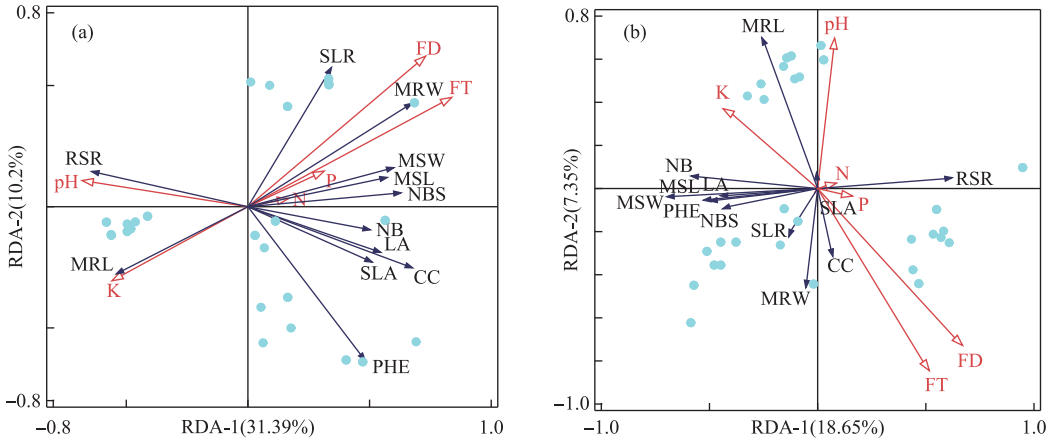


图2 环境因子与植物功能性状的 RDA 排序:(a)狗牙根;(b)苍耳
(红色箭头代表环境因子,蓝色箭头代表功能性状(对应名称见表1,下同))

Fig.2 RDA ordination of environmental factors and plant functional traits

表3 环境因子对植物功能性状的解释量

Tab.3 Explanation of environmental factors on plant functional traits

	环境因子	FT	TD	P	pH	K	N
狗牙根	解释量/%	25.0 **	13.2 **	3.1 *	3.1 *	1.0	2.2
	贡献度/%	52.6	27.7	6.5	6.5	1.0	4.6
苍耳	解释量/%	12.7 **	12.4 **	2.3 *	1.0	1.4	1.0
	贡献度/%	41.2	40.3	7.5	3.3	4.5	3.2

* 和 ** 分别表示 0.05、0.01 水平上的显著性。

2.3 植物功能性状的表型可塑性分析

狗牙根和苍耳的12个功能性状的表型可塑性排序如图3所示,其中,功能性状表型可塑性指数PPI值 > 0.6 为敏感性状,PPI值 < 0.2 为惰性性状^[32]。根据图3a,狗牙根的株高(PPI值=0.72)、主茎长(PPI值=0.68)、分茎数量(PPI值=0.66)、主茎宽(PPI值=0.64)、叶片数量(PPI值=0.63)和叶面积(PPI值=0.62)的可塑性指数均大于0.6,说明狗牙根主要通过这6个敏感性状来应对淹水干扰。根据图3b,苍耳的可塑性指数大于0.6的功能性状有4个,依次是分茎数量(PPI值=0.85)、叶片数量(PPI值=0.72)、根冠比(PPI值=0.71)和比叶面积(PPI值=0.64),这些性状的种内变异幅度较大,说明这4个性状的适应能力较强,是苍耳应对淹水干扰的敏感性状。

2.4 植物功能性状沿淹水梯度的变化

植物功能性状随淹水梯度的变化如图4所示,在轻度淹水区,狗牙根的株高、叶片数量、叶绿素含量、主茎长、叶面积和比叶面积均显著大于未淹水区,而主根长和根冠比显著小于未淹水区,说明在淹水干扰较轻时,狗牙根主要通过地上部分伸长生长,以逃避淹水环境进行光合作用来适应。在重度淹水区,狗牙根的株高显著小于轻度淹水区,分茎数量、主茎长和主茎宽显著大于未淹水区,茎叶比和主根宽显著大于轻度淹水区和未淹水区,说明当淹水干扰较重时,狗牙根主要通过减缓生长和克隆繁殖来应对。

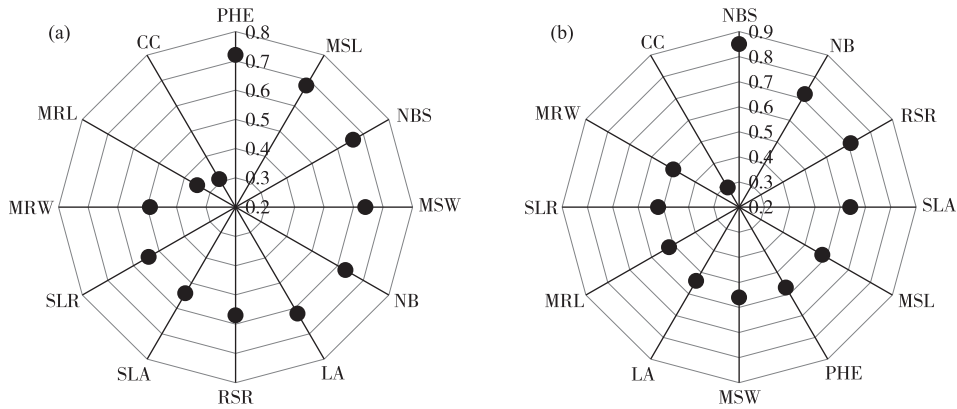


图3 狗牙根(a)和苍耳(b)功能性状的可塑性指数(PPI)

Fig.3 Plasticity index (PPI) of functional traits of *Cynodon dactylon* (a) and *Xanthium sibiricum* (b)

在轻度淹水区,苍耳的株高、叶片数量、分茎数量、主茎长和主茎宽均显著大于未淹水区,而主根长和根冠比显著小于未淹水区,说明苍耳和狗牙根一样,都是通过地上部分伸长生长来逃避轻度淹水的环境。在重度淹水区,苍耳的株高、叶片数量、分茎数量、主茎长、主茎宽和叶面积均显著小于轻度淹水区和未淹水区,而根冠比显著大于轻度淹水区和未淹水区,主根长显著小于未淹水区,说明当淹水比较严重时,苍耳主要通过控制根长和扩大根冠比等方式克服氧气供应不足,同时减缓地上部分的生长来维持。

2.5 植物功能性状的 PCA 分析

狗牙根在不同淹水梯度下功能性状的 PCA 分析结果如图 5a 所示,前两个主成分共解释了所有变量的 58.2%,第 1 主成分解释了所有变量的 38.6%,第 2 主成分解释了所有变量的 19.6%。绿色区域内(重度淹水区)的性状主要包括主茎长、分茎数量、主根宽、主茎宽、茎叶比和根冠比等,这些性状主要为茎和根组织部分,与狗牙根的克隆繁殖和能量存储相关。橙色区域内(轻度淹水区)主要为叶性状,包括叶面积、叶片数量、叶绿素含量和株高,主要与资源利用相关。紫色区域内(未淹水区)的性状为主根长,结合图 4 可见,主根长与淹水干扰强度成反比,在未淹水区,狗牙根通过主根深入地下吸收水分抵抗干旱环境。根据图 5b,在苍耳性状的 PCA 分析结果中,前两个主成分共解释了所有变量的 60.8%。第 1 主成分解释了所有变量的 48.5%,第 2 主成分解释了所有变量的 12.3%。其中重度淹水区内的性状为主根宽、叶绿素、茎叶比和根冠比,主要反映了苍耳地上部分和地下部分的能量分配,轻度淹水区内的性状包括比叶面积、叶面积、分茎数量、株高、主茎宽、主茎长和叶片数量,主要为苍耳的生长组织。

植物对环境的适应性不是通过单一的功能性状来表达,而是通过多个性状相互合作、相互平衡形成多种性状组合来适应的。从主成分 PCA 分析(图 5)中可以看出;狗牙根和苍耳的茎叶性状,即主茎长、主茎宽、分茎数量、株高、叶面积、叶绿素、叶片数量和比叶面积之间均呈正联结;而它们的主根长和主根宽均呈负联结;此外,狗牙根的根冠比和茎叶比呈正联结,而苍耳呈负联结。这说明植物在面对淹水胁迫时,会通过地上、地下等不同的功能器官来分配资源以及通过形成不同的性状组合来使自身朝着有利方向发展。

3 讨论

3.1 多年周期性水淹干扰后优势植物的表型可塑性与表型进化

表型可塑性是指同一个基因型对不同环境应答而产生不同表型的特性,是生物个体表型变异和生态适应的基础,体现在基因型相同的个体因外部环境条件状况可以形成不同的表现型^[33]。在比较研究中常用的可塑量化指标主要包括基于最大最小平均值的可塑性指数、基于中位数的变异系数、对数响应系数、相对距离可塑性指数等,其中 PPI 应用最为广泛^[34]。目前,水库消落带有关植物表型可塑性的研究多为植物部分性状沿高程变化的定性描述,较少涉及可塑性的量化比较。此外,虽然大量不同年份的研究均显示,狗牙

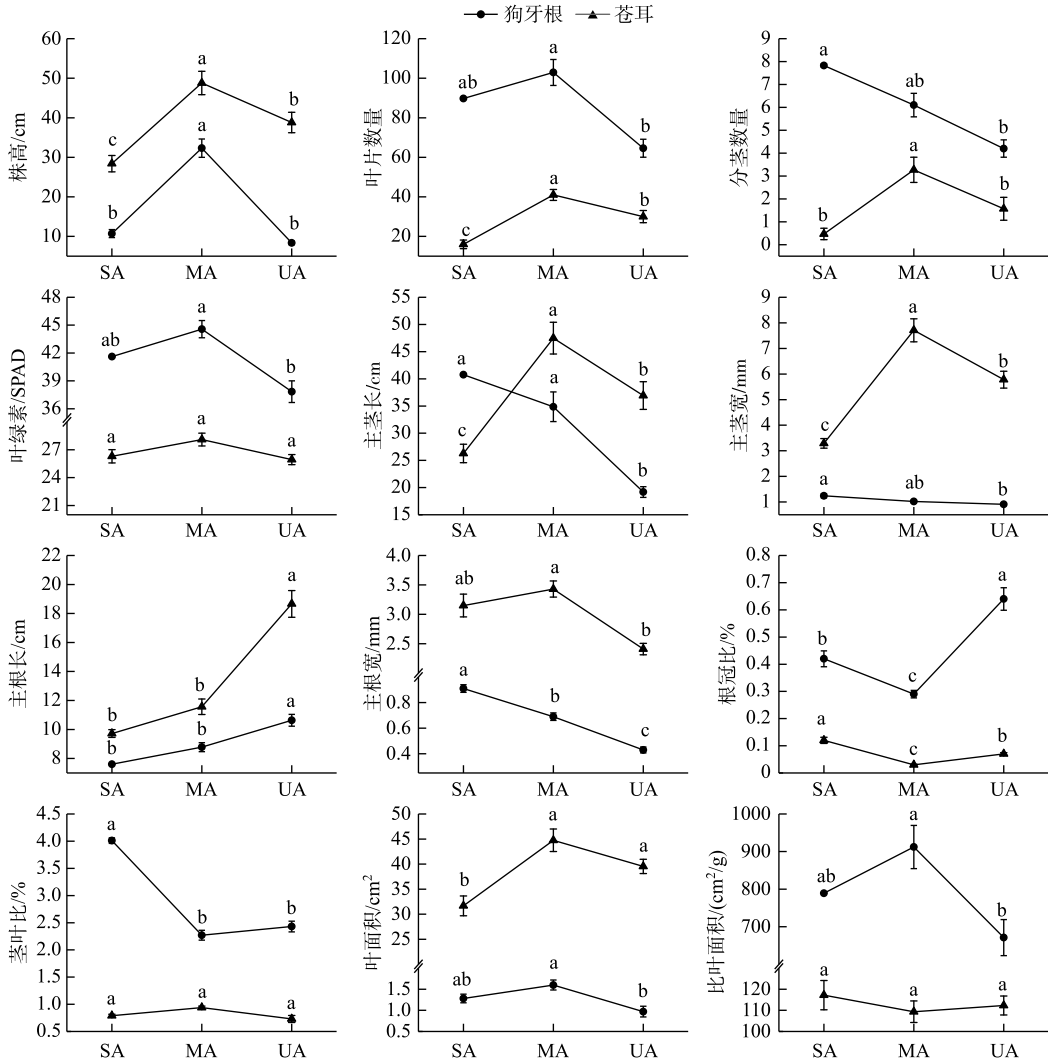


图4 不同淹水梯度下植物的功能性状变化(平均值±标准误差)
(不同小写字母代表各功能性状在不同淹水梯度上的差异显著, $P < 0.05$)

Fig.4 Changes of plant functional traits under different flooding gradients (mean ± standard error)

根和苍耳是三峡水库消落带的主要优势物种^[35-36],但是目前对于二者表型可塑性的定量研究仍较少。本研究基于PPI的根、茎、叶表型可塑性分析显示,狗牙根的株高、主茎长、分茎数量、主茎宽、叶片数量和叶面积,以及苍耳的分茎数量、叶片数量、根冠比和比叶面积的表型可塑性指数均超过0.6,一般来说,植物主要通过可塑性高的功能性状来调节自身的性状特征,进而适应生境的变化^[37],因此,这些性状分别是二者各自适应消落带环境的重要性状。已有充分的证据表明,消落带植物通常采取“逃避”或“静默”策略来应对淹水^[38-41]，“逃避”策略主要通过地上部分性状的协同变异来应对,例如通过枝条加速伸长生长来躲避浅淹等;“静默”策略主要通过增加存储和降低能耗来应对。张立冬等^[38]研究发现周期性水淹能改变狗牙根非结构性碳水化合物(NSC)分配模式,由分配至根中储存改变为分配至匍匐茎进行储存,且多年适应株可提前储备NSC,其积累量显著高于两年及三年短期适应株。由此可见,经过多年周期性水淹干扰,无论是“逃避”还是“静默”策略,植物地上部分的可塑性较高,这从侧面印证了本文关于可塑性的研究结果。

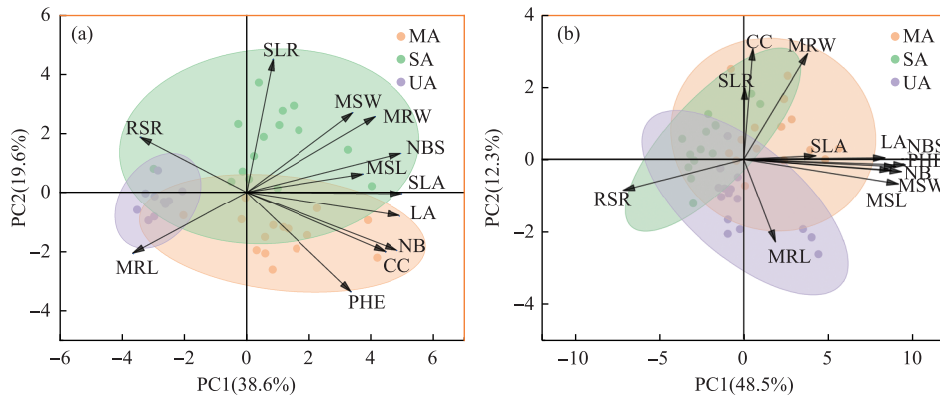


图5 狗牙根(a)和苍耳(b)的PCA分析

Fig.5 PCA analysis of *Cynodon dactylon* and *Xanthium sibiricum*

表观遗传学研究发现,绝大多数环境因子无法直接改变生物体DNA序列,但环境因素的变化会影响生物体表观修饰过程,从而影响生物体表型^[34]。相比于基因突变,表观突变发生频率更高,且表观突变也可跨代遗传^[42]。表观遗传学和经典遗传学都可以解释生物体表型变异产生的原因。环境波动诱导高可塑性的性状快速响应环境变化^[43],但是这种响应往往表现出短期时效性,稳定的环境选择压力是其性状进化的前提条件。根据RDA分析,淹水是影响消落带狗牙根和苍耳功能性状变异的主导因子。经历水淹干扰后,消落带植物表型可塑性一方面可能是本次淹水选择产生的短期效应,另一方面可能是多年周期性淹水选择压力下性状进化的体现。性状是否发生适应性进化受到多方面的限制,除了稳定的环境选择压力之外,可塑性的响应是否具有适应意义也是必要条件^[44]。适应性可塑性与自然选择的作用方向相同,从而产生更适合不断变化的环境表型^[45]。周期性淹水干扰下,植物通过表型的调整来维持或提高适合度,则认为这样的可塑性响应是适应性的表型可塑性,反之,如果可塑性变化是被动的、受限的,不具有适应意义,则很难诱导适应性进化^[34]。如狗牙根叶片在水淹7天后发黄凋落,无新叶长出,叶片数量明显减少等^[46],这种可塑性响应多是短暂的,甚至可逆的。这在本研究中得到了有力的佐证。本研究显示,叶片数量是狗牙根的高可塑性性状,然而,水淹过后在重度淹水区与未淹水区恢复生长中并无显著差异,暗示叶片数量在淹水中的可塑性响应并未发生适应性进化。与此类似的性状还包括狗牙根的叶面积以及苍耳的比叶面积等。而对于在淹水区和未淹水区具有显著差异的性状,它们是否由于多年周期性稳定淹水压力而发生了适应性进化,从而能够稳定遗传,又或者仅是一次淹水的可塑性响应在退水后的短暂延续,尚无法确定,需要更长期的观测来揭示。

3.2 观音岩水库消落带绝对优势植物的生态策略

目前,水库消落带关于植物功能性状及其适应策略的相关研究已较丰富,然而,不同研究时常得出不一致的结论。如陈芳清等^[47]、韩文娇等^[46]研究发现水淹使狗牙根茎快速伸长以加快与空气的接触,从而躲避水淹;王海峰等^[48]、李秋华等^[49]证实了全淹环境中,狗牙根通过减缓生长、降低能量代谢速率等静默策略来应对水淹。以上控制实验不同的结论主要源于淹水条件的设置差异,本研究也得出一致的结论,狗牙根在不同淹水环境中采取不同的应对策略。目前对于植物如何调控水淹条件下资源投入,进而选择不同的适应策略,仍缺乏系统性了解。本研究中PCA分析显示,在不同淹水深度,狗牙根和苍耳通过不同的性状组合以及地上和地下部分资源分配,以形成不同的权衡策略来应对环境胁迫;在淹水较浅时,狗牙根主要通过地上部分伸长生长,以逃避淹水环境进行光合作用来适应,而当淹水较深时,狗牙根主要通过减缓生长和克隆繁殖来应对。相似的结论在已有研究中也可见。大量的证据表明,狗牙根在浅淹/半淹水时,由于植株体内乙烯的快速积累导致生长素向下运输受阻,局部积累于接近水面的茎部,进而诱导茎节伸长生长以及不定根和通气组织生成,为植物从环境中获得额外的氧气^[50]。同时,CAT、SOD、POD、APX和GR等多种活性抗氧化相关酶也随淹水深度的增加而增加^[51],以清除多余氧自由基,进而保护植株免受氧自由基损伤^[52]。

狗牙根在深淹/全淹时,可通过静默策略降低储能物质消耗,并且积累大量非结构性碳水化合物^[39],为水淹胁迫解除后植株快速生长提供必要的物质基础。值得注意的是,以上这些研究来自不同的水库消落带和不同实验室模拟分析,在不同的自然地理环境或不同实验室环境下,狗牙根应对淹水的策略均指向“逃避”策略或“静默”策略,印证了本文对于淹水是狗牙根功能性状变异的主导因子的结论,并且综上可见,淹水深度极可能是狗牙根选择不同适应策略的关键。关于库岸消落带苍耳功能性状的研究相对较少,根据已有研究,当水淹来临,苍耳以种子的形态漂浮在水面1~30天^[53-54]以躲避水淹,沉入水中后仍能休眠存活较长时间。王强等^[55]的研究发现,苍耳的种子具有较强的耐淹能力,在经受将近8个月的淹水试验后,仍有90%以上的种子具有活性。由此可见,苍耳种子同样是采取“逃避”和“静默”策略来应对淹水,且对于两种策略的切换可能取决于种子的漂浮时间,这需要后续针对种子功能性状的进一步研究证实。

在各项植物功能性状中,叶片常被用来探究植物在不同环境条件下的适应策略。基于植物比叶面积、干物质质量和叶面积3个叶片核心功能性状之间的数量关系,Grime提出了Competitor(C)-Stress tolerator(S)-Ruderal(R)策略理论,以判定植物的生态适应策略^[56]。本研究对观音岩消落带绝对优势种狗牙根和苍耳进行CSR计算发现(图6),狗牙根的C:S:R=0.3%:70%:29.7%,苍耳的C:S:R=0.3%:70.2%:29.5%,二者均表现为S选择和R选择,且以S选择为主。这表明消落带恶劣的淹水环境对植物功能性状产生了强烈的筛选作用,导致绝对优势物种在总体CSR对策类型上趋同,均采用忍耐策略(S)为主,杂草策略(R)为辅,即忍耐/忍耐-杂草策略(S/SR策略)。

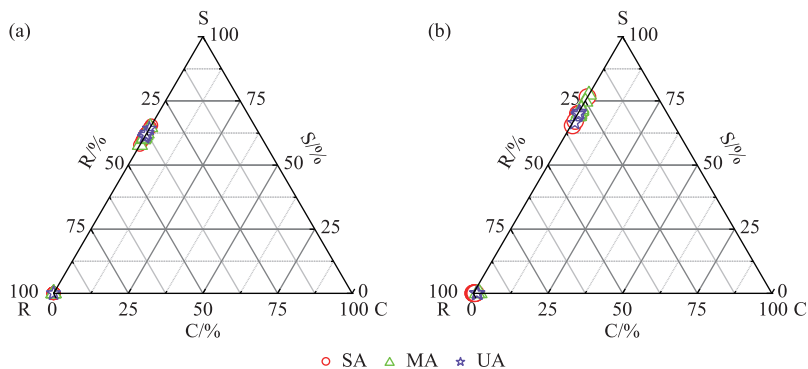


图6 不同水淹梯度下狗牙根(a)和苍耳(b)的CSR策略图
(C 竞争策略,S 忍耐策略,R 杂草策略)

Fig.6 CSR strategies of *Cynodon dactylon* (a) and *Xanthium sibiricum* (b) under different flooding gradients

从消落带生态修复的角度,据不完全统计^[2,18,54,57-61],三峡水库近10年来,狗牙根和苍耳始终是消落带主要优势植物。狗牙根不仅耐淹性强,而且在水淹退后,能够通过快速繁殖、增加分茎数量、萌生大量不定芽实现消落带快速复绿,因此在消落带生态修复中得到广泛推荐和应用^[62-63]。苍耳在退水后主要利用其宽大的叶片进行光合作用以快速生长。已有研究发现,苍耳和狗牙根具有相似的资源利用需求,可能存在竞争的风险。然而,CSR对策分析显示,研究区现阶段二者竞争关系较弱。三峡水库消落带相关研究表明,苍耳和狗牙根的分布常表现出空间分离的特点^[61],各自聚集形成单优种群^[2],在金沙江溪洛渡和向家坝水库消落带也观察到一致的现象^[64]。也有研究认为^[55],苍耳被淹后,枯秆进入水体污染水质,但苍耳具有重要的药用价值,苍耳草与苍耳子均具有抑菌、镇咳、抗肿瘤、抗炎镇痛及抗氧化等药理活性^[65-66],不仅是一味常见解表中药材,也是许多复方制剂,如鼻渊丸、通窍鼻炎片等的一味重要成分。能否考虑在消落带水淹来临前,将苍耳进行地上部分的刈割,既可以避免进入水体污染水质,又可发挥苍耳的药用价值,这个问题值得进一步探讨。

4 结论

观音岩水库消落带经过7年周期性淹水干扰,现存群落中绝对优势种为狗牙根和苍耳,淹水是影响二

者功能性状变异的主导因子($P < 0.01$), 狗牙根的株高、主茎长、分茎数量、主茎宽、叶片数量和叶面积, 以及苍耳的分茎数量、叶片数量、根冠比和比叶面积可塑性较高。其中, 狗牙根的叶片数量、叶面积以及苍耳的比叶面积在淹水区和未淹水区并无显著差异, 这些性状对淹水的可塑性响应表现出短期时效性。异质、波动的环境往往选择高可塑性的性状, 然而, 稳定的环境选择压力以及可塑性响应是否具有适应性意义是性状进化的必要条件。在消落带多年周期性水淹压力下, 一些性状在淹水区与非淹水区表现出显著差异, 它们是否发生了适应性进化, 又或者仅是近次淹水的可塑性响应在退水后的短暂延续, 需要后续更长期的研究。虽然关于水库消落带植物功能性状及其适应策略方面的研究已较丰富, 但是对于植物如何调控水淹条件下资源投入, 进而选择不同的适应策略, 仍缺乏系统性了解。本研究 PCA 分析显示, 在不同淹水深度, 狗牙根和苍耳通过不同的性状组合以及地上和地下部分资源分配, 以形成不同的权衡策略来应对环境胁迫。淹水深度可能对狗牙根选择“逃避”或“静默”策略起决定性作用。叶性状的 CSR 对策分析显示, 消落带恶劣的淹水环境对植物功能性状产生了强烈的筛选作用, 导致绝对优势物种在总体 CSR 对策类型上趋同, 均采取忍耐/忍耐-杂草策略(S/SR 策略)。从消落带修复的角度, 狗牙根是国内许多大型水库消落带生态修复的推荐物种。而苍耳由于秸秆淹水后容易污染水质备受争议, 考虑其重要的药用价值, 能否在每年淹水来临前进行刈割, 值得进一步探讨。

5 参考文献

- [1] Zhang CR, Chen XM. The position of hydropower development in the upper reaches of the Yangtze River in China's low-carbon economy. *China Three Gorges*, 2012, (3): 2, 5-11. [张超然, 陈先明. 长江上游流域水电开发在我国低碳经济中的地位. 中国三峡, 2012, (3): 2, 5-11.]
- [2] Ke ZY, Wang Q, Shen QY *et al.* Characteristics of plant community in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir at the Zhong to Zigui section. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2020, 29(9): 1975-1985. [柯智溢, 王琴, 沈秋月等. 三峡水库忠县至秭归县段消落带植被群落特征研究. 长江流域资源与环境, 2020, 29(9): 1975-1985.]
- [3] 武晓菲. 丹江口水库岸带土壤种子库研究[学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [4] Tong XX, Chen CD, Wu SJ *et al.* Spatial distribution pattern of plant community and habitat impact analysis of the drawdown zone of Pengxi River in the Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(2): 571-580. [童笑笑, 陈春娣, 吴胜军等. 三峡库区澎溪河消落带植物群落分布格局及生境影响. 生态学报, 2018, 38(2): 571-580.]
- [5] 贺燕燕. 三峡库区消落带周期性水淹对池杉和落羽杉生长、光合及营养元素含量的影响[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2018.
- [6] 张晔. 水淹与干旱胁迫对三峡库区消落带几种适生树种的生理生态影响[学位论文]. 重庆: 西南大学, 2012.
- [7] Kong QJ, Fu QH, Yu L *et al.* Planting trials of feed mulberry on exploitation and ecological restoration of reservoir irrigation zone. *South China Forestry Science*, 2013, 221(5): 27-29. [孔琼菊, 傅琼华, 余雷等. 饲料桑树在水库消落带开发利用与生态修复中的种植试验. 南方林业科学, 2013, 221(5): 27-29.]
- [8] Li XL, Wen HR, Wang XS *et al.* Phenotypic plasticity of *Distylium chinense* leaves in relation to soil environmental factors in heterogeneous habitats in the Three Gorges Reservoir Region. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(10): 3581-3591. DOI: 10.5846/stxb201703030353. [李晓玲, 温浩然, 王雪松等. 三峡库区不同生境下中华蚊母树叶片表型可塑性及其与土壤环境因子的关系. 生态学报, 2018, 38(10): 3581-3591.]
- [9] Mizutani M, Kanaoka MM. Environmental sensing and morphological plasticity in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 2018, 83: 69-77. DOI: 10.1016/j.semcdb.2017.10.029.
- [10] Ma FQ, Jian ZJ, Guo QS *et al.* Plasticity in phenotype and biomass allocation of *Vetiveria zizanioides* under long-term alternate flooding and drying. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(2): 672-680. DOI: 10.5846/stxb202007041736. [马凡强, 简尊吉, 郭泉水等. 长期水陆周期性变化条件下香根草形态性状和生物量分配的可塑性. 生态学报, 2023, 43(2): 672-680.]
- [11] Sun XX, Yi XM, Huang YY *et al.* Variation features of plant leaf functional traits for four main species in the hydro-fluctuation zone of Three Gorges Reservoir. *Ecology and Environmental Monitoring of Three Gorges*, 2021, 6(4): 1-10. [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.]
- [12] Zhang AY, Fan DY, Ma L *et al.* Intra-annual variations in leaf traits of *Cynodon dactylon* (L.) Pers. during exposure period in riparian zone of Three Gorges Reservoir Area. *Plant Science Journal*, 2022, 40(4): 453-461. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2022.40453. [张爱英, 樊大勇, 马良等. 三峡消落带优势植物狗牙根在水库落干期的叶性状变化. 植物科学学报, 2022, 40(4): 453-461.]
- [13] Wei NH. Flood control operation and disaster reduction measures of Guanyinyan Reservoir. *Hongshui River*, 2021, 40(2): 57-61. [韦妮恒. 观音岩水库防洪调度及减灾措施. 红水河, 2021, 40(2): 57-61.]
- [14] Jiang WW, Xiao N, Xiao HL. Niche and interspecific associations of dominant plants in the water-level-fluctuating zones of the reservoirs in

- the Jinshajiang River watershed. *J Lake Sci*, 2023, **35**(1): 236-246. DOI: 10.18307/2023.0117. [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.]
- [15] Zhang Z, Xiang L, Wan CY *et al.* Structure of plant community and its seasonal variation in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *J Lake Sci*, 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.]
- [16] 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.]
- [17] Chen G, Li XL, Huang J *et al.* Characteristics of plant communities and their relationships with environmental factors in the water level fluctuation zone of the Zigui region of the Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(2): 688-699. DOI: 10.5846/stxb202008272233. [陈功, 李晓玲, 黄杰等. 三峡水库秭归段消落带植物群落特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 2022, **42**(2): 688-699.]
- [18] Dong Z, Li LB, Xiang GW *et al.* Characteristics of plant communities and their relationships with environmental factors in the riparian zone of Zhong County of the Three Gorges Reservoir area. *Journal of Southwest University: Natural Science Edition*, 2022, **44**(7): 2-13. [董智, 李留彬, 向国伟等. 三峡库区忠县消落带植物群落特征及其与环境因子的关系. 西南大学学报: 自然科学版, 2022, **44**(7): 2-13.]
- [19] Jiao YH, Yu QZ, Liu EF *et al.* The characteristics of and causes to spatiotemporal evolution *Potamogeton crispus* L. community in Nansi Lake based on remote sensing data. *Forest Resources Management*, 2020, (1): 70-78, 91. [焦银合, 于泉洲, 刘恩峰等. 基于遥感的南四湖菹草群落时空演变特征及其原因分析. 林业资源管理, 2020, (1): 70-78, 91.]
- [20] Wu JM, Xu NN, Zhang WJ *et al.* Seasonal analysis of the niche and interspecific association of dominant species of phytoplankton in the Dinghai Moat, Zhoushan City. *J Lake Sci*, 2019, **31**(2): 429-439. DOI: 10.18307/2019.0212. [吴佳梦, 徐娜娜, 张文珺等. 浙江舟山定海护城河浮游植物优势种生态位与种间联结性季节性分析. 湖泊科学, 2019, **31**(2): 429-439.]
- [21] Lin Y, Ding XY, Lv H *et al.* Ecological niche and interspecific association of phytoplankton during the ice-on period of Ulansuhai Lake. *Journal of Hydroecology*, 2023, **44**(3): 102-109. DOI: 10.15928/j.1674-3075.202109170330. [林岩, 丁晓宇, 吕航等. 冰封期乌梁素海浮游植物生态位和种间联结性研究. 水生态学杂志, 2023, **44**(3): 102-109.]
- [22] Pang SL, Ou ZY, Ling FC *et al.* Leaf trait variations and leaf economic spectrum of 18 plant species suitable in a Karst area of Southwest Guangxi. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, **40**(10): 3041-3049. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202110.020. [庞世龙, 欧芷阳, 凌福诚等. 桂西南岩溶区 18 种适生植物叶性状变异及经济谱. 生态学杂志, 2021, **40**(10): 3041-3049.]
- [23] Yuan GQ, Liu Y, Wu JC *et al.* Response of growth of mulberry and birch under three soil types to simulated flooding in the Three Gorges Reservoir Region. *Journal of Northwest A & F University: Natural Science Edition*, 2018, **46**(6): 65-74. [袁贵琼, 刘芸, 鄯静淳等. 模拟三峡库区消落带水淹对 3 类土壤中桑树和水桦生长的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2018, **46**(6): 65-74.]
- [24] Ma YB, Huang YR, Zhao YM *et al.* Relationship between specific leaf area and water use efficiency of strain *Populus simonii* × *P. euphratica* in Ulanbuh Desert. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2021, **35**(12): 150-155. [马迎宾, 黄雅茹, 赵英铭等. 乌兰布和沙漠小叶杨与胡杨杂交种(小×胡杨)比叶面积与水分利用效率的关系. 干旱区资源与环境, 2021, **35**(12): 150-155.]
- [25] Li Q, Zhao CZ, Zhao LC *et al.* The correlation analysis between specific leaf area and photosynthetic efficiency of *Phragmites australis* in salt marshes of Qinwangchuan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, **39**(19): 7124-7133. DOI: 10.5846/stxb201807271607. [李群, 赵成章, 赵连春等. 秦王川盐沼湿地芦苇叶片比叶面积与光合效率的关联分析. 生态学报, 2019, **39**(19): 7124-7133.]
- [26] Sun XM, He MZ, Yang RZ *et al.* Correlation of non-structural carbohydrates with C : N : P stoichiometry among the organs of *Nitratia tangutorum*. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(3): 1081-1091. [孙小妹, 何明珠, 杨睿哲等. 白刺器官间非结构性碳水化合物与 C : N : P 计量比的关联性. 生态学报, 2021, **41**(3): 1081-1091.]
- [27] 宋清华. 高寒退化草地西北针茅生物量分配和根系功能性状的环境适应性[学位论文]. 兰州: 西北师范大学, 2016.
- [28] An JY, Li XL, Ding Y *et al.* The response of *Stipa krylovii* functional traits to different grazing intensities and allometric growth analysis. *Chinese Journal of Grassland*, 2020, **42**(6): 50-57. DOI: 10.16742/j.zgdx.20200100. [安景源, 李西良, 丁勇等. 克氏针茅功能性状对放牧强度的响应及其异速生长分析. 中国草地学报, 2020, **42**(6): 50-57.]
- [29] Zhao GS, Liu M, Shi PL *et al.* Variation of leaf and root traits and ecological adaptive strategies along a precipitation gradient on Changtang Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(1): 295-309. DOI: 10.5846/stxb201811262562. [赵广帅, 刘珉, 石培礼等. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策. 生态学报, 2020, **40**(1): 295-309.]
- [30] Valladares F, Wright SJ, Lasso E *et al.* Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, **81**(7): 1925-1936. DOI: 10.1890/0012-9658(2000)081[1925: pprtdl] 2.0.co;2.
- [31] Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL *et al.* A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide. *Functional Ecology*, 2017, **31**(2): 444-457. DOI: 10.1111/1365-2435.12722.
- [32] Li XL, Hou XY, Wu XH *et al.* Plastic responses of stem and leaf functional traits in *Leymus chinensis* to long-term grazing in a meadow steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(5): 440-451. DOI: 10.3724/SP.J.1258.2014.00040. [李西良, 侯向阳, 吴新宏等.]

- 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. 植物生态学报, 2014, 38(5): 440-451.]
- [33] Lu XM, Zhou CF, An SQ *et al.* Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(9): 1438-1444. [陆霞梅, 周长芳, 安树青等. 植物的表型可塑性、异速生长及其入侵能力. 生态学杂志, 2007, 26(9): 1438-1444.]
- [34] 王朔. 表型可塑性与外来植物入侵性: 量化方法、物种、性状及环境的影响[学位论文]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022.
- [35] Sun PF, Shen YF, Wang LJ *et al.* Herb species diversity in the water-level-fluctuation zone in Zigui section of Three Gorges Reservoir area. *Forest Research*, 2020, 33(6): 96-104. [孙鹏飞, 沈雅飞, 王丽君等. 三峡库区秭归段水位消落带草本植物多样性分析. 林业科学研究, 2020, 33(6): 96-104.]
- [36] Jian ZJ, Ma FQ, Guo QS *et al.* Niche of dominant plant populations in the water level fluctuation zone of canyon landform area of the Three Gorges Reservoir. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(2): 328-334. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201702.018. [简尊吉, 马凡强, 郭泉水等. 三峡水库峡谷地貌区消落带优势植物种群生态位. 生态学杂志, 2017, 36(2): 328-334.]
- [37] Zhang R, Zhao FX. Effects of dominant species functional traits on ecosystem function in Li mountain meadow. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2019, 32(12): 2955-2961. [张瑞, 赵峰侠. 历山山地草甸优势种功能性状对生态系统功能的影响. 西南农业学报, 2019, 32(12): 2955-2961.]
- [38] 张立冬. 3种三峡水库消落区多年生草本植物生理生化适应机制研究[学位论文]. 重庆: 重庆三峡学院, 2018.
- [39] Zhang LD, Li X, Qin HW *et al.* Effects of seasonal submergence on the accumulation and allocation of non-structural carbohydrate of *Cynodon dactylon* (linn.) pers. in the water-fluctuation-zone of Three Gorges Reservoir. *Ecology and Environmental Monitoring of Three Gorges*, 2018, 3(2): 27-33. [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.]
- [40] Song X, Xu S, Xiong Q. Research progress on Bermuda grass. *Journal of Grassland and Forage Science*, 2021, 263(6): 9-14. [宋鑫, 徐杉, 熊芹. 狗牙根抗逆研究进展. 草学, 2021, 263(6): 9-14.]
- [41] 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.
- [42] Skinner MK. Endocrine disruptor induction of epigenetic transgenerational inheritance of disease. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 2014, 398(1/2): 4-12. DOI: 10.1016/j.mce.2014.07.019.
- [43] Scheiner SM, Holt RD. The genetics of phenotypic plasticity. X. Variation versus uncertainty. *Ecology and Evolution*, 2012, 2(4): 751-767. DOI: 10.1002/ece3.217.
- [44] Acasuso-Rivero C, Murren CJ, Schlichting CD *et al.* Adaptive phenotypic plasticity for life-history and less fitness-related traits. *Proceedings Biological Sciences*, 2019, 286(1904): 20190653. DOI: 10.1098/rspb.2019.0653.
- [45] Li L, Li A, Song K *et al.* Divergence and plasticity shape adaptive potential of the Pacific oyster. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(11): 1751-1760. DOI: 10.1038/s41559-018-0668-2.
- [46] Han WJ, Bai LL, Li CX. Effects of flooding on photosynthesis, growth and nutrient content of *Cynodon dactylon*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(5): 49-59. DOI: 10.11686/cyxb2015472. [韩文娇, 白林利, 李昌晓. 水淹胁迫对狗牙根光合、生长及营养元素含量的影响. 草业学报, 2016, 25(5): 49-59.]
- [47] Chen FQ, Huang YZ, Zeng X. Biological response of *Cynodon dactylon* vegetative propagule to simulated flooding. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2010, 18(1): 15-20. [陈芳清, 黄友珍, 曾旭. 狗牙根营养繁殖体对模拟水淹的生物学响应. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(1): 15-20.]
- [48] Wang HF, Zeng B, Li Y *et al.* Effects of long-term submergence on survival and recovery growth of four riparian plantspecies in Three Gorges Reservoir Region. *China Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(5): 977-984. [王海锋, 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.]
- [49] Li QH, Liu SP, Zhi CY *et al.* Adaptation mechanism of three herbs in the water-level-fluctuation-zone of reservoir to complete submergence. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2013, 21(5): 459-465. [李秋华, 刘送平, 支崇远等. 三种水库消落带草本植物对完全水淹的适应机制研究. 热带亚热带植物学报, 2013, 21(5): 459-465.]
- [50] Tan SD, Zhu MY, Zhang KR *et al.* Response and adaptation of plants to submergence stress. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(9): 1871-1877. [谭淑端, 朱明勇, 张克荣等. 植物对水淹胁迫的响应与适应. 生态学杂志, 2009, 28(9): 1871-1877.]
- [51] Tan SD, Zhu MY, Zhang QF. Physiological responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon*) to submergence. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(1): 133-140. DOI: 10.1007/s11738-009-0388-y.
- [52] Liu ZB, Cheng RM, Xiao WF *et al.* Growth and physiological responses of *Distylium chinense* seedlings to autumn and winter flooding. *J Lake Sci*, 2016, 28(2): 405-413. DOI: 10.18307/2016.0221. [刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发等. 中华蚊母树(*Distylium chinense*)幼苗对秋、冬季淹水的生长及生理响应. 湖泊科学, 2016, 28(2): 405-413.]
- [53] 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
- [54] Gao T, Dong R, Huang HM *et al.* Plant community dynamic characteristics during exposed period in hydro-fluctuation belt of Three Gorges

- Reservoir. *Journal of Chongqing Normal University: Natural Science*, 2017, **34**(5): 38-43. DOI: 10.11721/cqnuj20170453. [高婷, 董蓉, 黄慧敏等. 三峡水库消落带出露期植物群落动态特征. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2017, **34**(5): 38-43.]
- [55] Wang Q, Yuan XZ, Liu H *et al.* The effect of flooding on the germination of *Xanthium sibiricum* seed in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *Wetland Science*, 2011, **9**(4): 328-333. [王强, 袁兴中, 刘红等. 水淹对三峡水库消落带苍耳种子萌发的影响. 湿地科学, 2011, **9**(4): 328-333.]
- [56] Jiang YR, Yuan T, Wu LY. Species selection and community construction of flower meadows based on CSR theory. *Chinese Landscape Architecture*, 2022, **38**(10): 104-109. DOI: 10.19775/j.cla.2022.10.0104. [蒋亚蓉, 袁涛, 吴璐瑶. 基于 CSR 理论的草花混播种类选择及混播群落构建. 中国园林, 2022, **38**(10): 104-109.]
- [57] Sun R, Yuan XZ, Liu H *et al.* Floristic composition and species diversity of plant communities along an environment gradient in drawdown area of Three Gorges Reservoir after its initial impounding to the water level of 156 m. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(2): 208-214. DOI: 10.13292/j.1000-4890.2011.0033. [孙荣, 袁兴中, 刘红等. 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.]
- [58] Zhu NN, Qin AL, Guo QS *et al.* Spatial heterogeneity of plant community in Zigui and Wushan typical hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir areas. *Forest Research*, 2015, **28**(1): 109-115. [朱妮妮, 秦爱丽, 郭泉水等. 三峡水库巫山-秭归段典型消落带植被空间分异研究. 林业科学研究, 2015, **28**(1): 109-115.]
- [59] Jiang WW, Yang N, Xiao HL. Comparison of plant diversity and community assembly between drawdown zone of Three Gorges Reservoir and its southwest reservoir area. *J Lake Sci*, 2023, **35**(2): 564-579. DOI: 10.18307/2023.0214. [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.]
- [60] Zhang LM, Lan B, Zhang DS *et al.* Niche and interspecific association of dominant herbaceous plants in the water-level-fluctuating zone of Fuling—Fengjie section of the Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(8): 3228-3240. DOI: 10.5846/stxb202011162953. [张乐满, 兰波, 张东升等. 三峡水库涪陵—奉节段消落带优势草本植物生态位与种间联结性研究. 生态学报, 2022, **42**(8): 3228-3240.]
- [61] Xiao ZH, Zhang ZW, He YJ *et al.* Distribution characteristics of natural vegetation communities in the drawdown zone of the Three Gorges Reservoir. *Heilongjiang Environmental Journal*, 2022, **35**(1): 1-5, 11. [肖志豪, 张仲伟, 何云蛟等. 三峡水库消落区自然植被群落分布特征. 黑龙江环境通报, 2022, **35**(1): 1-5, 11.]
- [62] Lu ZJ, Jiang MX. Vegetation restoration strategies in the subsidence zone of Three Gorges Reservoir. *Journal of Chongqing Normal University: Natural Science*, 2012, **29**(3): 27-30. DOI: 10.11721/cqnuj20120306. [卢志军, 江明喜. 三峡库区消落带植被恢复策略. 重庆师范大学学报: 自然科学版, 2012, **29**(3): 27-30.]
- [63] Tan SD, Zhu MY, Dang HS *et al.* Physiological responses of Bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) to deep submergence stress in the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(7): 3685-3691. [谭淑端, 朱明勇, 党海山等. 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应. 生态学报, 2009, **29**(7): 3685-3691.]
- [64] Sun L, Lu T, Sun T *et al.* Vegetation restoration pattern of water-level-fluctuation zone in two cascaded reservoirs in the lower Jinsha River. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, **43**(2): 826-837. DOI: 10.5846/stxb202202160364. [孙龙, 卢涛, 孙涛等. 金沙江下游典型库区消落带植被恢复模式. 生态学报, 2023, **43**(2): 826-837.]
- [65] Li YX, Han YQ, Hong Y *et al.* Research progress on main chemical constituents and pharmacological activities of *Xanthium sibiricum*. *China Pharmacy*, 2015, **26**(34): 4868-4871. [李钰馨, 韩燕全, 洪燕等. 苍耳子的主要化学成分及药理活性研究进展. 中国药房, 2015, **26**(34): 4868-4871.]
- [66] Han YC. Medicinal value of *Xanthium sibiricum*. *Practical Journal of Medicine & Pharmacy*, 2005, **22**(3): 262-263. [韩迎辰. 苍耳的药价值. 实用医药杂志, 2005, **22**(3): 262-263.]