

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

樊大勇¹ 熊高明¹ 张爱英^{1,2} 刘 曦^{1,3,4} 谢宗强^{1*} 李兆佳^{1,2}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³三峡大学生命与制药学院, 湖北宜昌 443002; ⁴三峡地区地质灾害与生态环境湖北省协同创新中心, 湖北宜昌 443002

摘 要 三峡库区消落带形成后面临多个生态学问题, 对消落带进行生态修复的实践是解决这些问题的关键。筛选物种是生态修复的关键, 但多年的群落学观察结果与采用模拟淹水试验、短期定位观测等方法所获结果不一致。产生这种差异的主要原因是许多模拟淹水试验方案在淹水季节性、水淹周期和水淹深度等方面的设计与三峡库区实际调水节律不一致。对重庆忠县4年的水位变化记录进行整理分析发现, 实际调水节律与理论调水方案之间差异巨大; 海拔146、152、158、164、170和176 m处, 非生长季淹水时间分别为294、266、223、167、101和0天, 生长季淹水时间分别为68、20、11、1、0、0天。海拔164 m以下, 出现生长季频繁淹水胁迫。目前许多模拟淹水试验方案只考虑生长季短期浅淹胁迫, 而未考虑非生长季长期深淹胁迫。研究表明生长季淹水、非生长季淹水、深淹和浅淹胁迫对植物适应性的影响有明显差异。模拟淹水试验仅考虑一次淹水过程, 不足以反映种的长期适应性。并且, 模拟淹水试验仅考虑了种的水淹耐受性, 而未考虑现实生境中的种间关系和群落组配过程。因此, 模拟淹水试验对物种筛选实践的指导意义有限。在未来进行物种筛选时, 需重视: 1)非生长季淹水胁迫下物种适应机制; 2)植物出露后的恢复生长、扩展和拓殖能力; 3)消落带形成多年后, 植物群落调查、实地种植植物的长期观察。根据消落带不同区域受水淹胁迫的程度, 筛选反映植物生活史对策的关键功能性状, 并进行植物功能型组划分, 以研究消落带不同区域物种分布、种群和群落动态、景观格局规律, 这对于消落带生态修复实践具有重要的指导意义, 是今后三峡库区消落带生态系统研究的一个发展方向。

关键词 三峡库区消落带, 生长季和非生长季淹水胁迫, 植物功能型组

引用格式: 樊大勇, 熊高明, 张爱英, 刘曦, 谢宗强, 李兆佳 (2015). 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, 39, 416–432. doi: 10.17521/cjpe.2015.0041

Effect of water-level regulation on species selection for ecological restoration practice in the water-level fluctuation zone of Three Gorges Reservoir

FAN Da-Yong¹, XIONG Gao-Ming¹, ZHANG Ai-Ying^{1,2}, LIU Xi^{1,3,4}, XIE Zong-Qiang^{1*}, and LI Zhao-Jia^{1,2}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³College of Biology and Pharmacy, Three Gorges University, Yichang, Hubei 443002, China; and ⁴Collaborative Innovation Center for Geo-Hazards and Eco-Environment in Three Gorges Area, Hubei Province, Yichang, Hubei 443002, China

Abstract

The water-level fluctuation zones in the Three Gorges Reservoir are facing a number of ecological problems following establishment. Ecological restoration practice is the key to solve these problems. Theoretically, species selection is critical for ecological restoration. However, the results of plant adaptation capability to the water-level fluctuation zone by yearly community observations in the past few years did not match those obtained from flooding simulation experiments, nor are they consistent with the short-term *in situ* planting experiments. One of the reasons leading to such inconsistency is that the practical water-level scheduling is different from the scheme adopted in the flooding simulation experiments with regards to the flooding rhythm, duration and depth. An analysis on the practical water level over four years in Zong Xian of Chongqing revealed that: a) there existed a large difference between the practical and theoretical water-level scheduling; b) the submerged days at the elevation of 146, 152, 158, 164, 170 and 176 m during the non-growing season (from October to the following April) were 294, 266, 223, 167, 101 and 0, respectively. The flooding days at those sites during the growing season

flooding were 68, 20, 11, 1, 0, and 0, respectively. Sites below the elevation of 164 m suffer frequent waterlogging during the growing season. Currently, most flooding simulation experiments only emphasized the short-term shallow submergence during growing season, neglecting deep submergence during non-growing season. In fact, many studies have proven that significant differences in the responses of plants to submergence existed between the growing and non-growing seasons, as well as between deep and shallow submergence. Further, flooding simulation experiments did not account for *in situ* inter-specific relationship and community assembly. Accordingly, the flooding simulation experiment for species selection strategy has some shortcomings. Based on the analysis, we suggest that the species selection strategy design in the future should emphasize on: 1) the mechanisms attributing to adaptation of species to the water fluctuation zone during non-growing season; 2) the growth recovery, expansion and colonization of species following release from submergence; and 3) long-term observations on plant community and field grown plants. Long-term observations of field grown plants need to be taken seriously. Studies of species distribution, population and community dynamics, as well as landscape pattern, using plant functional type method, have an important role in guiding the ecological restoration practice in the water fluctuation zone, and are an important part of ecological research in the Three Gorges Reservoir area.

Key words The fluctuating zones of the Three Gorges Reservoir area, growing and non-growing flooding stresses, plant functional group

Citation: Fan DY, Xiong GM, Zhang AY, Liu X, Xie ZQ, Li ZJ (2015). 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*, 39, 416–432. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0041

1 三峡库区消落带形成后面临的生态问题

1.1 三峡库区消落带的形成与特点

三峡工程正式运行后, 水位逐渐从原先的海拔 62 m 上升到 2008 年的 175 m, 形成了岸线长 5 578 km、面积达 34 900 km² 的消落带。消落带是指季节性水位涨落或者水库周期性蓄洪或行洪使得被淹没土地周期性地出露于水面的区域。三峡库区现在形成的消落带与三峡大坝工程未修建前自然消落带相比, 具有以下特点: 1) 非生长季节淹水, 水库调度方案为“蓄清排浊”型, 也就是冬季蓄水夏季泄洪。相对于自然消落带的水位变动节律, 这种调度方案导致的水位变化属于反季节淹水; 2) 淹水时间长, 如 146 m 设计淹水时间可长达 237 天, 而自然消落带淹水时间平均 3 个月左右; 3) 淹没深度大, 设计淹水深度最大可达 30 m, 而自然消落带淹没深度在 15 m 以下。此外, 三峡库区消落带还具有以下 2 个特点: 1) 库区消落带处于巴蜀文化核心圈内, 具有重要的人文和景观价值; 2) 库区消落带人地矛盾突出, 土地利用处于无序状态。

1.2 消落带形成后面临的生态问题

由于大部分原有植物不能忍受长时间高强度的反季节淹水胁迫, 从 2008 年水库蓄水达到正常水位后, 库区消落带原有植物大量消失, 消落带生境受到反复淹水浪涌侵蚀, 逐渐凸显了一些生态问题:

生物多样性下降(周明涛等, 2012)、群落结构单一化、库区消落带土壤侵蚀严重(鲍玉海和贺秀斌, 2011), 以及景观恶化等。这些生态学问题对水库水环境安全具有潜在的威胁作用, 迫切需要采取解决措施。三峡工程后期规划也明确提出要对消落带生态环境进行治理——加强库区生态环境建设与保护, 将水库水域、消落区、生态屏障区和库区重要支流作为整体, 综合采取控制污染、提高生态环境承载力、削减库区入库污染负荷等措施, 建设生态环境保护体系。

2 三峡库区消落带生态修复思路与实践

消落带生态问题的治理可以通过工程措施、生物措施或工程加生物措施来实现。工程措施费用昂贵, 又无景观价值, 破坏了消落带的水陆物质交换和能量流动, 使消落带失去了截污去污能力, 最好只应用于坡度较陡等不宜进行生物措施治理的区域(约占库区消落带总面积的 3%) (周永娟等, 2010)。相对于工程措施, 生物措施明显具有多重生态效益和景观效益, 是消落带生态修复的主要途径。只有在消落带构建具有自稳定维持机制的植被, 提高消落带植被覆盖率, 利用其降解吸收消落带的污染物质, 阻截消落带陆上污染物和降低土壤侵蚀, 稳定消落带库岸, 提高消落带的生态环境质量和景观质量, 才能从根本上解决消落带生态问题。

2.1 消落带生态修复思路

大量研究工作表明, 针对消落带生态修复首先需要库区消落带按生境(包括岩性、土壤、坡度、坡向、海拔、土地利用类型等环境因子)、人文景观特点等进行生态划区, 科学评价各区的生态脆弱性(周永娟等, 2010); 在此基础上, 按不同海拔、不同生态区, 以生物措施、生物+工程措施、工程措施分别进行治理; 最后建立较大规模的试验示范区, 系统研究不同治理措施对固土护岸、截污去污、景观环境、生物多样性维持等生态效益的贡献。在建立示范区后长期定点监测消落带植被格局变化过程, 研究消落带植物群落的分异与自维持机制, 确保消落带生态系统长期稳定发展, 稳定发挥其生态功能。事实上, 消落带生态恢复的核心在于适生物种的筛选, 因为只有先筛选出适生物种, 才能构建具有自稳定维持机制的植被, 进而发挥其生态功能。

2.2 消落带生态恢复实践

在国务院三峡工程建设委员会办公室等部委的支持下, 自2007年起, 国内多家科研单位积极开展了消落带生态修复的理论和实践研究。在物种优选研究这个关键环节上, 研究者通过文献查阅、模拟淹水实验、示范区实地种植等方式筛选出多个可供消落带生态修复的植物物种, 并在此基础上, 按不同海拔、不同坡度等环境梯度进行了多种生活型植物种类的配置, 重建消落带植被, 建立了大面积的试验示范区, 取得了很好的短期效果。

但在试验示范区进行实地种植方式筛选物种的长期定位观测研究发现, 部分普遍认为很耐淹的物种出现大面积死亡的现象, 与模拟淹水试验、短期定位观测的结果不同。如短期(1–2年)定位观测发现桑(*Morus alba*)根茎发达、萌发性较强, 长期完全淹水胁迫下不死亡, 在水位下降出露地表后恢复生长较快(贺秀斌等, 2007)。但是在重庆市开县渠口镇渠口村进行的“沧海桑田”试验示范多年的结果表明, 桑仅在海拔170 m以上有较高的成活率。而在忠县石宝寨试验示范区的长期定位观测发现, 桑在海拔165 m以上可以以矮化灌木的形式存活, 但逐年退化; 在海拔165 m以下基本无法存活。

某些短期模拟淹水和群落学调查的长期定位观测结果也不一致。比如实地观察发现, 年际间重复淹水–落干(或称出露)循环会抑制实地种植的菖蒲(*Acorus calamus*)植株的生长及种群恢复(李强等,

2012)。周明涛等(2012)也发现实地种植的菖蒲经过两年的消落带逆境胁迫后逐渐消亡, 这与模拟淹水发现菖蒲在经历180天生长季淹水后存活率为100%(王海锋等, 2008a)的结果有区别。另外一个例子是喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)的筛选结果。生长季模拟淹水180天发现喜旱莲子草的存活率只有50%(王海锋等, 2008b), 然而群落学调查却发现喜旱莲子草对消落带生境的适应性较强(王强等, 2009; 王建超等, 2011; Ye *et al.*, 2013)。

卢志军等于2008年进行的全库区12条样带的群落学调查结果(卢志军等, 2010)表明, 消落带海拔156 m以下经过2次淹水过程后, 仍存在枫杨(*Pterocarya stenoptera*)、黄荆(*Vitex negundo*)和地瓜(*Pachyrhizus erosus*) 3种木本植物。王强等(2009)调查发现枫杨仍存活于海拔161 m以上; 黄荆存活于海拔156 m以上。然而Ye等(2013)于2010年进行的全库区11条样带(海拔156 m以下经历了4次淹水过程, 海拔174 m以下经历了2次淹水过程)的群落学调查结果却未发现以上3种木本植物, 暗示在消落带尤其是低海拔段木本植物已不能存活。因此, 某些模拟淹水实验推荐的枫杨(衣英华等, 2008; 贾中民等, 2009; 吕茜, 2010)、秋华柳(*Salix variegata*)(罗芳丽等, 2007; 陈芳清等, 2008; 秦洪文等, 2012)、地果(*Ficus tikoua*)(秦洪文等, 2012)、宜昌黄杨(*Buxus ichangensis*)(薛艳红等, 2007)、柳树(*Salix* sp.)(钟彦等, 2013)、落羽杉(*Taxodium distichum*)(李昌晓等, 2005)、羽脉山黄麻(*Trema levigata*)(王强等, 2009)、湿地松(*Pinus elliottii*)(张晔和李昌晓, 2011)及桑(贺秀斌等, 2007)等木本植物可能仅适于消落带中段以上海拔(王强等, 2009), 并且仍需多年观察确认。

多年生草本对消落带的适应性也需多年观察确认。某些模拟淹水试验推荐的多年生草本植物如双穗雀稗(*Paspalum distichum*)、喜旱莲子草、香附子(*Cyperus rotundus*)等, 在多年实地观察中发现, 其优势物种的地位正逐渐减弱(孙荣等, 2010; 陈忠礼等, 2012; 李波等, 2012; 张志永等, 2013)。

显然, 需要进一步评价短期模拟淹水试验筛选的物种的生态适应性。我们认为出现这种差异的主要原因应归结于: 一方面, 某些模拟淹水试验方案未考虑现实水位调度节律; 另一方面, 一次性短期模拟淹水不足以反映种的长期适应性。并且大部分模拟淹水试验仅考虑了种的水淹耐受性, 而未考虑

现实生境中的种间关系和群落组配。

2.3 消落带植物的水淹耐受机理

对自然消落带和水库消落带的研究均表明: 淹水开始日期、淹水持续时间、淹水强度、出露开始日期、出露持续时间以及生长季是否有频繁短期淹水胁迫等水位波动节律, 对物种适应性、群落生物多样性水平均有至关重要的影响(Nilson *et al.*, 1997)。

事实上, 物种的耐淹能力及机制与淹水季节有密切关系(Crawford, 2003)。目前, 国际上有关生长季淹水的耐受机理研究非常深入(Bailey-Serres & Voesenek, 2008; Jackson *et al.*, 2009; Perata *et al.*, 2011; Pedersen *et al.*, 2013; Bailey-Serres & Colmer, 2014; Pucciariello *et al.*, 2014)。这主要是因为从全球尺度上说大部分河流的自然消落带生态系统, 以及农田生态系统基本都受到生长季淹水胁迫的威胁。对生长季淹水有很强耐受力的物种一般采用“逃避”或“忍耐”两种策略, 采取“逃避”策略的物种剧烈消耗其碳水化合物储备, 增强茎伸长以使部分茎叶露出水面, 是一种忍耐长期浅淹的策略; 采取“忍耐”策略的物种减低其新陈代谢速率, 减缓碳水化合物的消耗, 以期度过淹水周期, 是一种忍耐短期深淹的策略。

与此相反, 有关非生长季淹水的耐受机制研究还不多, 主要是在北欧和英国的寒性湿地、北美寒性湿地、南美的亚马孙流域某些区域、地中海部分区域以及部分人造水库有非生长季淹水现象。对莱茵河消落带的群落调查证明冬季水淹对植被的影响较夏季水淹小(van Eck *et al.*, 2004, 2006)。三峡库区已有的物种筛选试验研究表明, 在重庆消落带的某些种(如南川柳(*Salix rosthornii*)), 在较长时间的冬季淹水后盖度增加(艾丽皎等, 2013), 但短期夏季淹水后盖度却明显降低, 说明不同季节的淹水胁迫导致种的生长响应不一致。这是因为: 相对于非生长季淹水, 某些植物对生长季淹水的敏感度要高得多(Jackson & Ram, 2003), 生长季较高温度下植物新陈代谢速率较高, 对氧的需求更大(Crawford, 2003), 而完全淹水胁迫的主要特征之一是水中氧气浓度及其扩散速率极低, 因此耐受非生长季淹水的植物可能采取的是“忍耐”策略。但也有研究表明, 冬季深淹的植物活性氧清除能力增强(Tan *et al.*, 2010), 说明增强活性氧清除机制也可能是关键策略。有研究

表明, 与水体氧气浓度以及植物的季节适应性相比, 水体温度才是植物响应冬天水淹的关键因素(van Eck *et al.*, 2006)。较低的水体温度能够提高植物的耐水淹能力(van Eck *et al.*, 2006; Wang *et al.*, 2013), 原因可能是低温减缓了植物的新陈代谢速率(Das *et al.*, 2009)。但“水温”假说需要在具体环境下进行验证, 比如, 三峡库区消落带处于亚热带, 其冬季水体温度并不低, 并且某些植物能耐冬季淹水而另外一些植物不能耐受与水温因子明显无关。

不同海拔的消落带植物也要面对不同淹水深度的胁迫。根据淹水的深度, 淹水胁迫可以分为水浸(waterlogging, 土壤水淹但植株地上部分与空气接触)、浅淹没(partial submergence或者shallow submergence, 植株大部分或全部浸于水中, 顶部距离水面不远)以及深淹没(deep submergence, 植株整体位于水中, 顶部距离水面较远, 难以生长到水面以上)。淹水深度以及持续时间长短在很大程度上影响着受胁迫植物能否维持对根部的供氧, 以及能否在胁迫期间通过光合作用提供碳水化合物。耐淹植物对此产生一系列性状变化和响应, 以达到逃避或者忍耐水淹胁迫的效果(Bailey-Serres & Voesenek, 2008; Bailey-Serres & Colmer, 2014)。

生长季短暂、频繁的淹水胁迫也会对消落带植物的生长产生重要影响。短暂、频繁的淹水胁迫中土壤和植物体氧含量大幅变化, 在从低氧和无氧条件向有氧条件过渡的情况下, 植物体内会出现活性氧爆发(oxidative burst), 而水淹期间保持存活的植物有可能无法在活性氧爆发中存活下来(Crawford, 2003)。

总之, 综合分析植物水淹耐受机理, 消落带物种的水淹耐受性与自然水位变动节律以及水库调水节律紧密相关。因此, 三峡库区消落带相关的模拟淹水试验应以水库实际调水节律为基础设计淹水开始时间、淹水周期和淹水深度等试验参数。

3 水位实际调度节律及其对生态修复实践的影响

3.1 水位实际调度节律

水位理论调度节律如图1。每年9月底水位从145 m上升到175 m, 在175 m水位保持2个月左右, 从12月底开始到第二年4月水位逐渐下降到160 m, 从4月初到5月初, 水位逐渐下降到145 m, 并保持到

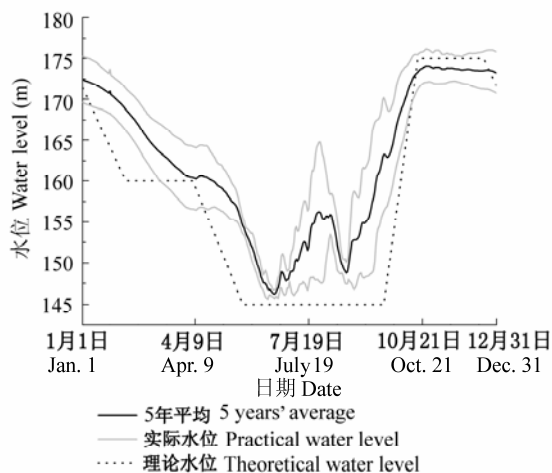


图1 2009–2013年重庆忠县平均水位及其变异性及三峡水库理论调水节律。理论调水节律资料来自长江水资源管理委员会和水利部1992年的三峡工程初步设计报告。

Fig. 1 Average annual water-level and fluctuations at the Zhongxian site during 2009–2013. The source of theoretical water-level regulation: Three Gorges Project Preliminary Design Report by Changjiang Water Resources Commission, The Ministry of Water Resources, China in 1992.

9月底。

2006和2007年属于试验性蓄水期，每年10月末水位上升到155 m，并在该水位保持到第二年4月，随后水位下降到146 m，并持续4个月(图1)。从2008年9月往后，水库正式蓄水到175 m。2008年9月以后5年的水位变动平均数据表明，实际水位调度方案导致冬季水位175 m，夏季水位145 m。值得注意的是，夏季植物生长期出现水位短期上升现象，导致消落带低海拔地区出露时间变短(图1)。5年实际水位变异性分析结果表明冬春消落带年际间变异幅度小于2%，同一海拔处水位年际间变化幅度不大。但是在夏季，也就是在植物的生长旺季，水位波动的变异系数较大，在7月下旬和9月下旬出现高达6%的变异性(图1)，在2012年8月11日，水位甚至上升到159.22 m，与理论调度的145 m相差甚远。出现这种水位剧烈波动可能是由于三峡地区夏季降水量大而水库调度泄洪不及时导致的。

研究水位理论调度和实际调度下不同高程消落带出露时间可以发现两者之间差异很大(表1)。理论调度下，146、152、158、164、170、176 m的出露时间分别是128、152、176、260、286和365天，而实际调度下各海拔的出露时间分别是2.25、78.5、130.25、196、263.75和365天。理论调度在160 m处

有近2个月的稳定期，但实际调度160 m处并未驻留。随着海拔的降低，理论调度与实际调度之间的差异逐渐变大，比如146 m实际出露时间不足3天，但理论上出露时间应长达128天。更为重要的是，理论调度水位在植物生长季内应一直保持在145 m，而实际调度水位在植物生长季内出现明显波动，尤其是158 m以下的消落带不仅出露时间少于130天，而且在生长季期间还会出现频繁淹水干扰。

3.2 实际调度节律对消落带生态修复实践的影响

在消落带生态修复上，多年生物种在固土护岸、截污去污、景观和生态经济价值、群落自稳定性等各方面都明显优于一年生草本，目前国内相当多的研究集中在多年生物种的筛选上，因此本文综述分析主要集中在多年生物种上，有关消落带一年生草本的适应性及相应的筛选暂未考虑。

综合分析目前国内已有的相关模拟和实地淹水实验结果，从实验手段上可分为两类：一类以模拟淹水为实验手段；另一类以盆栽苗或栽植苗放置在消落带方式以及长期的群落学调查为实验手段。研究指标以物种的存活和生长状况为核心，涵盖了生物量分配、光合、活性氧清除和碳水化合物消耗动态等反映植物淹水耐受性的关键过程，取得了大量重要成果，对于物种耐淹水胁迫的生物学机制有重要的学术贡献。然而，综合分析已发表的相关研究论文结果，基于消落带生态修复实践，大部分物种筛选实践仍存在一些局限性。

3.2.1 大部分模拟淹水方式开展的物种筛选实验均未按照水库实际调度节律设计实验

从生长季淹水处理开始的时间上看，许多模拟淹水方案从7–8月开始进行淹水胁迫处理(李昌晓和钟章成, 2005; 罗芳丽等, 2006, 2007, 2008; 王海锋等, 2008a, 2008b, 2008c; 衣英华等, 2006, 2008; 张艳红等, 2006; 贾中民等, 2009; 陈芳清等, 2010; 吕茜, 2010; 李川等, 2011; 刘泽彬等, 2013; 王振夏等, 2013; 许建平等, 2014)，时间从20到180天不等。但第一，从库区实际调度节律来说，7月淹水处理的实验周期不宜过长，这是因为实际水位在低海拔处也基本不超过46天，而高海拔尤其超过165 m处基本未受到夏季淹水的影响。第二，从总体来看，半淹情况下淹水时间不会很长，因而一些实验采用的半淹处理在自然情况下没有很大的实践意义(图2)。第三，一些实验采用的全淹条件(淹水深度数厘米之

表1 重庆市忠县消落带不同海拔处理理论和实际淹水天数
Table 1 The practical and theoretical submergence period of sites at different altitudes at Zhongxian, Chongqing City

海拔 Altitude (m)	实际淹水天数 Submerged days in practice (d)					理论淹水天数 Theoretical submerged day (d)	
	2009年	2010年	2011年	2012年	平均值 Average	方差 Sd.	
176	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
170	63 (0)	81 (0)	122 (0)	139 (0)	101.3 (0)	35.3 (0)	79 (0)
164	145 (0)	134 (0)	185 (0)	207 (5)	167.8 (1.3)	34.1 (2.5)	105 (0)
158	217 (0)	196 (15)	222 (0)	258 (31)	223.3 (11.5)	25.8 (14.8)	189 (0)
152	251 (9)	277 (23)	261 (7)	276 (42)	266.3 (20.3)	12.5 (16.2)	213 (0)
146	277 (84)	307 (56)	294 (68)	298 (67)	294 (68.8)	12.6 (11.5)	237 (0)

无括号数据是非生长季(每年10月到第2年4月)淹水天数; 括号内数据是生长季(5月到9月)淹水天数。
Data without brackets represent the submergence days in non-growing season (from October to next April). Data within brackets represent the submergence days in growing season (from May to September). Sd, standard deviation.

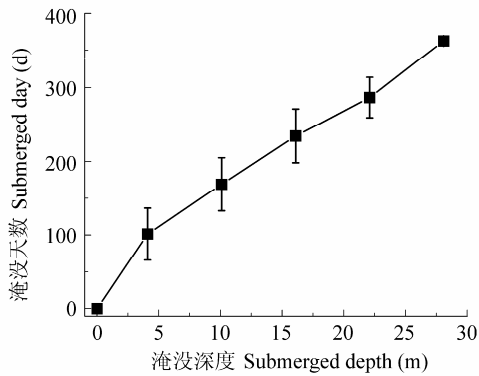


图2 淹水深度与淹水时间之间的关系(平均值±标准偏差)。
Fig. 2 Relationship between submergence depth and duration (mean ± SD).

内)淹水时间也不会很长(图2), 并且未考虑随淹水深度的增加光照强度以及水体中氧浓度会发生变化(许建平等, 2014)。因此, 这些文献所推荐的种对治理实践的指导意义不大。

一些文献根据生长季水位节律设计了模拟淹水方案, 并获得了部分种对生长季淹水的存活率(张艳红等, 2006; 罗芳丽等, 2006, 2008; 王海锋等, 2008a, 2008b; 许建平等, 2014), 其统计结果如表2。由表2可见, 狗牙根(*Cynodon dactylon*)等9种多年生植物在生长季短期淹水胁迫下均表现出较好的适应性。但需要强调的是, 这些实验的存活率调查是基于淹水胁迫处理后不再有再次的淹水胁迫, 并在长时间恢复后进行观察的结果, 与实际调水节律不尽一致。此外, 菖蒲和秋华柳在长期植物群落调查中并未出现, 说明这两个种尽管可以忍耐夏季淹水胁迫却不能适应消落带环境。由于三峡库区消落带生

长季淹水的特点是短期浅淹, 有关这些种采取何种策略(“忍耐”、“逃避”还是其他策略, 比如克隆整合作用(张想英等, 2010))应对生境胁迫目前还没有定论, 需要进一步的试验加以确定。

从非生长季淹水处理开始的时间上看, 淹水时间通常从第1年的10月开始到第2年的3—4月(谭淑端等, 2009a; 李秋华等, 2013)。但需要注意的是, 在设计淹水方案时需考虑淹水时间长短与淹水深度之间的内在联系(图2)。目前根据非生长季水位节律设计的试验还非常少(谭淑端等, 2009a, 2009b, 2013; Tan *et al.*, 2010; 郭泉水等, 2012; 秦洪文等, 2012; 李秋华等, 2013), 我们对部分种对非生长季淹水的存活率统计结果见表3。由表3可见, 狗牙根、牛鞭草(*Hemarthria altissima*)、藨草(*Phalaris arundinacea*)对非生长季深淹胁迫适应能力较强, 而硬秆子草(*Capillipedium assimile*)、双穗雀稗在淹水超过一定深度(25 m)后其存活率出现下降趋势。在三峡库区, 由于非生长季淹水周期相对于生长季淹水周期要长得多, 因此消落带适宜物种对非生长季淹水的适应机制也应为研究的重点。已有的研究表明, 对消落带适应的某些物种在冬季水淹情况下叶片出现失绿和落叶现象, 从而降低新陈代谢速率、减缓碳水化合物消耗(Crawford, 2003), 有的种加强了对活性氧的清除能力(Tan *et al.*, 2010), 并且休眠越早的物种对非生长季淹水的耐受力越强(Nicoll & Coutts, 1998)。通过这些研究结果可推知非生长季长期深淹的物种适应机制可能与“忍耐”或活性氧清除增强机制相关。

此外, 从水位实际调度节律上看, 某些模拟淹水方案设计的淹水起始时间是从1月(李娅等, 2008;

表2 根据实际调水节律进行的生长季淹水的多年生物种的筛选结果

Table 2 Selection of perennial species tolerant to submergence in growing season based on the actual water regulation rhythm

物种 Species	淹水深度 Submergence depth (m)	淹水天数 Submergence days (d)	存活率 Survival rate (%)	筛选方法 Screening method	文献来源 Reference
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	2	30	100	SW	Wang <i>et al.</i> , 2008c
香根草 <i>Vetiveria zizanioides</i>	1	30	100	SW	Wang <i>et al.</i> , 2008a
菖蒲 <i>Acorus calamus</i>	1.5	30	100	SW	Wang <i>et al.</i> , 2008a
喜旱莲子草	2	30	100	SW	Wang <i>et al.</i> , 2008a
<i>Alternanthera philoxeroides</i>	2	23	100	SW	Xu <i>et al.</i> , 2014
牛鞭草 <i>Hemarthria altissima</i>	2	30	100	SW	Wang <i>et al.</i> , 2008c
地果 <i>Ficus tikoua</i>	2	30	100	SW	Wang <i>et al.</i> , 2008c
荻 <i>Triarrhena sacchariflora</i>	2	30	100	SW	Wang <i>et al.</i> , 2008c
野古草 <i>Arundinella anomala</i>	2	20–40	100	SW	Luo <i>et al.</i> , 2006 Luo <i>et al.</i> , 2008
秋华柳 <i>Salix variegata</i>	2	20–40	100	SW	Luo <i>et al.</i> , 2008 Zhang <i>et al.</i> , 2006

夏季最高水位156.69 m。仅考虑淹水时间与深度符合实际调水节律的实验和观察结果。淹水处理的半淹实验结果未考虑在内。SW, 模拟淹水。
Maximum water-level in summer was 156.69 m. Experiments with design in accordance with the water-level scheduling were included. Experiments with only root-flooded design were not included. SW, simulated water logging.

表3 根据实际调水节律进行的非生长季淹水的多年生物种筛选结果

Table 3 Selection of perennial species tolerant to submergence in non-growing season based on the actual water regulation rhythm

物种 Species	淹水深度 Submerged depth (m)	淹水天数 Submerged days (d)	存活率 Survival rate (%)	筛选方法 Screening method	文献来源 Reference
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	25	216	100	野外种植 Field planting (FP)	Tan <i>et al.</i> , 2009a, 2010
	5	41	100	FP	Tan <i>et al.</i> , 2009b
硬秆子草 <i>Capillipedium assimile</i>	25	216	80	FP	Tan <i>et al.</i> , 2009b
双穗雀稗 <i>Paspalum paspaloides</i>	25	216	80	FP	Tan <i>et al.</i> , 2009b
	15	150	100	FP	Tan <i>et al.</i> , 2013
牛鞭草 <i>Hemarthria altissima</i>	0.5	30	100	FP	Li <i>et al.</i> , 2013
蒭草 <i>Phalaris arundinacea</i>	0.5	30	100	FP	Li <i>et al.</i> , 2013
香根草 <i>Vetiveria zizanioides</i>	11	169	100	FP	Guo <i>et al.</i> , 2012
秋华柳 <i>Salix variegata</i>	10	180	100	FP	Qin <i>et al.</i> , 2012
地果 <i>Ficus tikoua</i>	10	180	100	FP	Qin <i>et al.</i> , 2012

李娅和曾波, 2012; Ye & Zeng, 2013)、3月(秦洪文等, 2012)、4月(陈芳清等, 2008)、5月(薛艳红等, 2007; 冯大兰等, 2008)、9月(类淑桐等, 2009)开始的, 或未介绍淹水起始时间(朱启红和夏红霞, 2012; 钟彦等, 2013), 均不符合水位实际调度节律, 对消落带物种筛选的指导意义有限。

3.2.2 大部分模拟淹水实验只考虑了一次淹水过程

综合分析已有的文献报道, 大部分模拟淹水实验不仅只考虑了一次淹水过程(或生长季淹水, 或非生长季淹水), 而且没考虑年际间重复淹水–落干循环对植物生长影响的差异及产生差异的机制。事实上, 年际间重复淹水–落干循环可能对植物的长期定居和生长产生显著影响, 采用长期定位或者采用以空间代替时间的群落学调查方法可以观察到这

种影响。有研究表明: 在瑞典, 水库建成后34年内消落带的物种丰富度会上升, 随后下降, 在60–70年后趋于稳定(Nilson *et al.*, 1997)。年际间重复淹水–落干循环导致物种丰富度出现动态变化的生物学机制很复杂: 首先, 多次淹水–落干循环可能导致某些消落带植物储存的碳水化合物消耗殆尽, 从而无法支持淹水后落干过程其恢复生长所需的能量基础; 第二, 多次干扰后某些物种的竞争能力及对下次胁迫的忍耐力会发生变化(Lenssen *et al.*, 2004), 从而影响到物种丰富度; 第三, 多次循环后对种群持续性、种间关系以及种的扩散等都会造成影响, 从而影响到消落带生态系统结构和功能; 第四, 多次循环后土壤等其他环境因子也会发生变化, 可能无法满足某些物种生长的基本要求。可见, 模拟淹

水不仅在实验周期上很难模拟实际调水节律中的多个淹水-落干循环,也无法精确地模拟淹水导致的环境因子的变化,因此,采用模拟淹水实验设计的方式尽管在物种耐淹的生物学机制上有重要意义,但对于三峡库区消落带物种筛选实践的指导意义有限。

鉴于模拟淹水实验设计方案本身的局限性,在进行物种筛选方面,消落带形成多年后的植物群落调查、实地种植植物的长期观察结果需要得到重视。由于三峡库区消落带形成时间较短,相关的研究工

作还不多,我们综合分析已有文献,获得了部分种对消落带生境适应性的统计结果(表4)。可见,狗牙根、三棱草(*Pinellia ternata*)、喜旱莲子草(*Alternanthera Philoxeroides*)、香根草(*Vetiveria zizanioides*)和疏花水柏枝等可以分布在消落带较低海拔段,而草木樨(*Melilotus suaveolens*)、野胡萝卜(*Daucus carota*)、暗绿蒿(*Artemisia atrovirens*)、野菊(*Dendranthema indicum*)、垂序商陆(*Phytolacca americana*)等可以分布在消落带海拔156 m以上区域。木本植物可能仅适于消落带中段以上海拔(王强

表4 采用群落学调查方法获得的部分多年生种对消落带生境的适应性统计结果

Table 4 Adaptability of some perennials to riparian habitat investigated by community survey method

物种 Species	优势区域 Dominant site (m)	观察年份 Year of observation	调查范围 Investigation region	文献来源 Reference
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	145-172	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
	145-177	2010	香溪河 Xiangxi River	Zhou <i>et al.</i> , 2012
	145-175	2009	石宝寨 Shibaozhai	Wang <i>et al.</i> , 2011
	145-173	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2009
	145-165	2010	白夹溪 Baijia Creek	Chen <i>et al.</i> , 2012
	150-170	2011	白夹溪 Baijia Creek	Li <i>et al.</i> , 2012
	145-175	2010	全库区 Full reservoir range	Liu <i>et al.</i> , 2012
	145-175	2011	小江 Xiaojiang River	Zhang <i>et al.</i> , 2013
半夏 <i>Pinellia ternata</i>	145-172	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	145-176	2010	全库区 Full reservoir range	Ye <i>et al.</i> , 2013
	145-175	2009	石宝寨 Shibaozhai	Wang <i>et al.</i> , 2011
	155-173	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
	155-165	2010	全库区 Full reservoir range	Liu <i>et al.</i> , 2012
野苜蓿 <i>Medicago falcata</i> ¹⁾	156-176	2010	全库区 Full reservoir range	Ye <i>et al.</i> , 2013
野胡萝卜 <i>Daucus carota</i> ¹⁾	156-176	2010	全库区 Full reservoir range	Ye <i>et al.</i> , 2013
暗绿蒿 <i>Artemisia atrovirens</i>	156-176	2010	全库区 Full reservoir range	Ye <i>et al.</i> , 2013
野菊 <i>Dendranthema indicum</i>	156-176	2010	全库区 Full reservoir range	Ye <i>et al.</i> , 2013
垂序商陆 <i>Phytolacca americana</i>	156-176	2010	全库区 Full reservoir range	Ye <i>et al.</i> , 2013
香根草 <i>Vetiveria zizanioides</i>	145-177	2010	香溪河 Xiangxi River	Zhou <i>et al.</i> , 2012
疏花水柏枝 <i>Myricaria laxiflora</i>	145-177	2010	香溪河 Xiangxi River	Zhou <i>et al.</i> , 2012
黄茅 <i>Heteropogon contortus</i>	160-173	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
硬秆子草 <i>Capillipedium assimile</i>	165-170	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
扁穗牛鞭草 <i>Hemarthria compressa</i>	165-173	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
蒹草 <i>Phalaris arundinacea</i>	170-173	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
莲子草 <i>Alternanthera sessilis</i>	145-150	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	145-150	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
	150-160	2011	白夹溪 Baijia Creek	Li <i>et al.</i> , 2012
	145-155	2010	全库区 Full reservoir range	Liu <i>et al.</i> , 2012
双穗雀稗 <i>Paspalum paspaloides</i>	150-173	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
木贼状荸荠 <i>Heleocharis equisetina</i>	160-170	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
鸭舌草 <i>Monochoria vaginalis</i>	165-170	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
宽叶香蒲 <i>Typha latifolia</i>	155-173	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
蔗草 <i>Scirpus triquetar</i>	155-160	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012
萤蔺 <i>Scirpus juncooides</i>	155-160	2009	全库区 Full reservoir range	Wang <i>et al.</i> , 2012

1) 二年生草本。短期淹水周期(1-2次淹水)的文献(如卢志军等, 2010; 胡波等, 2010; 郭泉水等, 2013)未考虑在内。

1) biennials. Field investigations after only one or two flooding accidents were not included (eg. Lu *et al.*, 2010; Hu *et al.*, 2010; Guo *et al.*, 2013).

等, 2009), 并且仍需多年观察以确认。

3.2.3 相关筛选实验需加强出露后的恢复生长、扩展性及出露期生长方面的研究内容

消落带形成后, 多年生植物利用出露期能进行正常生长发育是其在消落带长期定居、存活和扩散的重要基础, 也是消落带植物群落可以自我维持的关键。消落带水退后其恢复生长快慢、整个出露期植株个体对裸露地表的拓殖能力及出露期的生长状况决定了植物对消落带生态位的占据能力, 因此是消落带物种筛选的核心指标。有研究表明, 对于自

然消落带(生长季淹水)而言, 植物出水后第二周的恢复程度与植物沿海拔的分布密切相关(van Eck *et al.*, 2004)。国内有关这些物种的恢复生长、扩散性及出露期生长速率相关的机制研究还不多, 仍需要进一步加强。

目前与实际调水节律相符的有关多年生植物出露后的恢复生长方面的研究还很少。综合分析已有研究结果(表5)发现: 1)由于有关恢复程度的测定指标不一致, 同一种耐淹植物的恢复速度各报道并不一致; 2)淹水深度越深, 淹水时间越长, 恢复速度有

表5 三峡库区消落带多年生植物出露后恢复生长统计

Table 5 Growth recovery of some riparian perennials after release from submergence in the fluctuating zones of the Three Gorges Reservoir region

物种 Species	淹水深度 Submergence depth (m)	淹水开始时间 Beginning of submergence	淹水天数 Submergence day (d)	恢复时间 Recovery time (d)	恢复指标 Recovery parameters	文献来源 Reference
芦苇 <i>Phragmites australis</i>	0.2	8月 August	30	30	长出新叶 New leaves appear	Bai <i>et al.</i> , 2012
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	0.1	8月 August	45	26	光合能力增强 Photosynthesis is enhanced	Chen <i>et al.</i> , 2010
	25	10月 October	216	6.7	出新芽 Sprouts appear	Tan <i>et al.</i> , 2009a
	25	10月 October	216	30	光合能力恢复到对照水平 Photosynthesis is recovered to the control level	Tan <i>et al.</i> , 2009b
	2	7月 July	30–90	20	总枝长、总枝数、叶片数的RGR与对照无显著差异 Total branch length, total number of branches and leaves are not different from the control	Wang <i>et al.</i> , 2008c
	17	10月 October	207	24	SOD、POD、CAT酶活恢复到对照 Activity of SOD, POD and CAT are recovered to the control level	Li <i>et al.</i> , 2013
秋华柳 <i>Salix variegata</i>	2	1月 January	120	7	长新叶 New leaves appear	Li <i>et al.</i> , 2008
	10	9月 September	180	50	覆盖度上升 ¹⁾ Coverage increase ¹⁾	Qin <i>et al.</i> , 2012
野古草 <i>Arundinella anomala</i>	2	1月 January	90	20	分蘖数恢复到对照 ²⁾ Tillers are returned to the control ²⁾	Li <i>et al.</i> , 2012
硬秆子草 <i>Capillipedium assimile</i>	25	10月 October	216	8.3	出新芽 Sprouts appear	Tan <i>et al.</i> , 2009b
	25	10月 October	216	30	光合能力恢复到对照水平 Photosynthesis is recovered to the control level	Tan <i>et al.</i> , 2009b
双穗雀稗 <i>Paspalum paspaloides</i>	25	10月 October	216	10.7	出新芽 Sprouts appear	Tan <i>et al.</i> , 2009b
	25	10月 October	216	30	光合能力恢复到对照 Photosynthesis is recovered to the control level	Tan <i>et al.</i> , 2009b
喜旱莲子草 <i>Alternanthera philoxeroides</i>	2	7月 July	30–60	10	总枝长、总枝数、叶片数与对照一样 Total branch length, total number of branches and leaves are not different from the control	Wang <i>et al.</i> , 2008c
牛鞭草 <i>Hemarthria altissima</i>	2	7月 July	30–90	20	总枝长、总枝数、叶片数的RGR与对照无显著差异 Total branch length, total number of branches and leaves are not different from the control	Wang <i>et al.</i> , 2008c
	17	10月 October	207	24	SOD、POD、CAT酶活恢复到对照 Activity of SOD, POD and CAT are recovered to the control level	Li <i>et al.</i> , 2013
荻 <i>Triarrhena sacchariflora</i>	2	7月 July	30–90	20	总枝长、总枝数、叶片数的RGR与对照无显著差异 Total branch length, total number of branches and leaves are not different from the control	Wang <i>et al.</i> , 2008c

1) 无对照处理。2) 但总生物量到出露水面60 d后都未恢复到对照。CAT, 过氧化氢酶; POD, 过氧化物酶; RGR, 相对生长速率; SOD, 超氧化物歧化酶。
1) no control treatment. 2) total biomass did not recover to the control level after release from submergence for 60 days. CAT, Catalase; POD, Peroxidase; RGR, relative growth rate; SOD, superoxide dismutase.

越慢的趋势; 3)淹水后植物恢复的快慢可能与耐淹植物体内的碳水化合物储存水平相关; 4)深淹之后, 供试的耐淹植物可以在10天之内发出新芽(谭淑端等, 2009a), 20–30天之内在生理过程方面光合(谭淑端等, 2009a; 陈芳清等, 2010)和活性氧代谢(李兆佳等, 2013)恢复到对照水平, 同时在10–50天之内在形态学方面长出新叶、总枝长、总枝数和总叶片数恢复到对照水平(王海锋等, 2008a, 2008b)。

因为相关研究较少, 在恢复生长方面以下问题仍不太清楚: 1)非生长季淹水与生长季淹水后的恢复过程是否存在差异? 2)恢复速率快慢的关键生理生态机制是什么? 尽管有研究认为碳水化合物储存水平和利用效率是关键, 但也有研究认为活性氧代谢过程是关键(Crawford, 2003; 李兆佳等, 2013)。考虑到活性氧代谢中活性氧的清除过程需要同化力(ATP、NAD(P)H)参与, 而同化力一方面与碳水化合物储存水平和利用效率相关, 另一方面与光合能力相关。因此, 恢复期间: 1)碳水化合物储存水平及转化形式与活性氧清除之间可能有协调关系; 2)植物快速长出具有光合功能的叶片可能对恢复能力有重要贡献。有关这两方面的研究目前还未见相关报道。

目前与实际调水节律相符的有关多年生植物出露后的拓殖能力方面的研究也很少。王海锋等(2008a, 2008b)对狗牙根、牛鞭草、喜旱莲子草和荻在完全淹水处理后恢复过程中的总枝长、总枝数和叶片数的动态进行了观察, 发现在10–20天之内它们都恢复到对照水平, 暗示其恢复生长的速度非常快。李强在2009年的群落调查结果(李强等, 2010)表明, 库区水位变化显著促进了150 m 处狗牙根地下茎节伸长、芽形成、芽萌发和分株的生长, 表明低水位的狗牙根具有很强的拓殖能力。事实上, 消落带低海拔处现存的一些多年生草本(如狗牙根、牛鞭草、喜旱莲子草等)均具有克隆习性, 而有研究表明克隆习性可以部分增强植物的耐淹能力(张想英等, 2010)及个体拓殖能力(Humphrey & Pyke, 1998), 这说明克隆习性对于消落带物种筛选可能具有重要的地位。此外, 从拓殖能力而言, 游击型的克隆植物要强于密集型的克隆植物(Humphrey & Pyke, 1998)。

有关出露期生长方面的研究较少。从光合生理上看, 与浅淹胁迫(淹水超过土壤表面数厘米)和深淹胁迫(淹水没顶)下光合呈下降趋势的结果(李昌晓

等, 2005; 罗芳丽等, 2006, 2007, 2008; 衣英华等, 2006, 2008; 贾中民等, 2009; 吕茜, 2010; 刘泽彬等, 2013; 赵竑绯等, 2013)不同。有研究表明消落带植物在出露期(没有淹水胁迫)整体出现光合能力增强效应(Angelov *et al.*, 1996; 陈芳清等, 2010; 郭泉水等, 2012; 揭胜麟等, 2012), 但谭淑端等(2009a)未观察到狗牙根的光合能力增强效应, 这可能与其在出水恢复1个月后即开始测定光合速率有关, 植物可能正处于光合能力建成期, 其最大光合能力还没有体现出来。有关光合能力增强效应的内在机制目前还不清楚, 可能与胁迫后的补偿生长相关, 而补偿生长可能与植物个体的源库调节有密切关系。光合增强效应有助于消落带植物在淹水前进行较好生长, 并储存较多的碳水化合物以抵御下一次淹水胁迫(Das *et al.*, 2005), 缓解淹水胁迫下的“能量危机”, 进而提高其淹水胁迫下的生存率。当然, 也有研究表明供糖能力不是限制因子, 缺氧的根对同化物的利用效率是决定耐淹能力的关键因子(Barta, 1987)。因此, 有关光合增强效应的意义还需进一步研究。

3.2.4 相关筛选实验需重视植物功能型组(functional group)方面的研究内容

植物功能型组是指具有相似的形态与生理特性, 利用相同资源, 对环境的响应与适应机制相似, 在生态系统中起到相似作用的物种的集合(Golluscio & Sala, 1993; Pausas, 2003; Seifan *et al.*, 2013)。在不同组织层面上根据相关的核心功能性状进行植物功能型的划分, 可用作监测环境质量的有效生物学工具应用于生态保护与恢复实践。比如, 一项对于英国低地野生种的研究表明: 植物的某些功能性状可以在恢复生态学中用于预测该物种在植被恢复过程中的表现及恢复效果(Pywell *et al.*, 2003)。

物种筛选实践应重点参考有关消落带自然分布的植物功能型组方面的调研结果。事实上, 有关人工水库及自然消落带植物功能型组的组成与海拔之间的关系已经有大量的报道。根据Grime (1979)有关植物应对干扰/胁迫环境的对策分类原则(CRS功能型组划分), 有研究认为消落带下部分布的物种以可以忍耐胁迫的R对策的多年生草本以及可以在多次干扰之间快速完成生活史的S对策的一年生草本为主, 而随着海拔的升高淹水干扰频度降低, 出现了可以快速生长和具有很强竞争能力的C对策植物

(主要是具有竞争能力的一年生、多年生和木本植物)(Menges & Walker, 1983), 并逐渐占据优势地位。尽管从目前的三峡库区消落带植物群落的调查结果来看, 生活型分布上较符合Menges和Walker的描述结果(卢志军等, 2010), 但这些种可能并不太符合Menges和Walker所归纳的CRS类型, 这是因为: 1) Mengs和Walker定义的竞争能力仅考虑光照因素, 事实上, 在库区消落带的拓殖能力也可能是消落带植物竞争能力的重要体现。2) 有研究认为竞争性与忍耐性之间存在互补性(Petraitis, 1989), 因此R对策的多年生草本应该竞争能力较弱。但在消落带低海拔分布的R对策的多年生草本(如狗牙根、牛鞭草)也表现出很强的竞争性, 这不仅体现在其拓殖能力上(实地观察结果), 也体现在其相对生长速率很高(张想英, 2010)。3) CRS分类系统划分物种对环境的响应和适应性过于简单, 导致理论上认为的多种权衡现象与实际观察不一致。事实上, 采用更复杂的以功能性状为指标划分功能型组的研究方法也发现能适应淹水胁迫的物种基本上以高忍耐性和高竞争力为特点(Seifan *et al.*, 2013)。此外, 一些观察结果还支持了所谓“竞争能力变化”假说, 即淹水干扰导致的物种间的空间、种群大小、相对丰富度的变化, 导致某些在非干扰环境下竞争力弱的种竞争能力增强(Lenssen *et al.*, 2004)。也有相反研究结果表明: 在三江源自然消落带, 三种湿地草本植物竞争能力与淹水胁迫程度成反比, 而种间互惠关系与淹水程度成正比(Luo *et al.*, 2010), 显然, 有关消落带物种的功能型组划分及其与海拔分布之间的关系还没有定论。

除CRS理论外, 按植物生活史对策的不同, 植物功能型组划分的依据很多。如按生殖对策划分可划为有性生殖和无性生殖, 按生活型划分可划为一年生草本、多年生草本和木本植物, 按光合代谢途径划分可划分为C₃和C₄植物等。三峡水库消落带的环境过滤和种间关系如何影响种的适应性以及群落组配过程目前还不得而知, 由于相关的核心功能性状目前还未得到有效鉴别, 采用何种生活史对策划分消落带植物功能型组还有待于进一步的研究确定。

有关干扰/胁迫下植物功能型组的划分, 有研究认为可按生态系统的不同层次来划分, 每个层次的关键功能型不一样(Pausas & Lavorel, 2003)。从个

体层次来说, 物种在干扰/胁迫条件下的拓殖能力最为关键, 因此体现拓殖能力的对干扰和胁迫的忍耐力的功能性状指标(如胁迫下的生存率)是划分的核心指标; 从种群水平来说, 种群在干扰/胁迫条件下的持续能力最为关键, 体现持续能力的功能性状指标(如种子休眠时间)是划分的核心指标; 从群落水平来说, 种间关系中的竞争能力最为关键, 体现竞争能力的功能性状指标(如高生长和种子大小)是划分的核心指标; 从景观尺度来说, 种的扩散能力最为关键, 体现扩散能力的功能性状指标(如种子传播距离)是划分的核心指标。

从治理实践的角度来说, 由于水库消落带不同海拔受到的淹水胁迫程度不同, 需要考虑的功能型组也应该不一样。对于低海拔的消落带区域, 由于受到胁迫的程度最大, 因此首先要考虑的问题是种可否定居以及种群可否持续。有关种的拓殖能力可以根据长期群落学定位调查或者模拟淹水实验结果(长期淹水胁迫下的生存率)来确定, 有关种群是否能持续生长, 可以测定种子休眠时间或者种的无性繁殖能力(克隆性)。对于高海拔的消落带区域, 淹水可能是一种轻度干扰而不是胁迫, 这种情况下更需考虑群落尺度的种间关系和景观尺度的种的扩散问题。有关种间关系可以测定种的竞争能力(如高生长和种子重量), 有关种的扩散可测定种的种子传播距离、扩散潜力。根据消落带不同海拔受淹水胁迫程度的不同, 确定各区域有代表性的功能型组, 并根据功能型组的核心功能性状指标, 来筛选合适的物种进行群落组配, 可能是三峡库区消落带生态修复途径的一个重要发展趋势。

4 结语

对三峡库区消落带生态系统进行人工治理和恢复重建, 才能从根本上解决消落带生态问题。消落带生态修复实践的核心是生态系统的重建, 构建的重要内容为人工植被重建中的植物物种选择与实践。而物种筛选试验方案应该根据水库实际调水节律来设计。目前有关模拟淹水试验设计方案符合水库实际调水节律的还很少, 对恢复治理的指导作用有限。考虑到在多个淹水–落干循环下种的适应能力可能发生变化, 长期群落学定位观察对于消落带治理实践的指导作用更大。此外, 综述分析目前已有的研究结果, 在今后的物种筛选与培育的实验设计

中, 应加强有关消落带适应物种对非生长季淹水胁迫的忍耐机制、出水后的恢复生长机制以及落干期间生长方面的研究。根据消落带不同区域受水淹胁迫的程度, 筛选反映植物生活史对策的关键功能性状, 并进行植物功能型组划分, 研究消落带不同区域物种分布、种群和群落动态、景观格局规律, 对于消落带生态修复实践具有重要指导意义, 是今后三峡库区消落带生态系统研究的一个发展方向。

基金项目 中国科学院知识创新工程项目(KZCX2-XB3-09)。

参考文献

- Ai LJ, Wang S, Zhang YL (2013). Effects of drought stress and recovery on antioxidant enzyme activities of *Salix rosthornii* Seemen. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 29, 14–19. (in Chinese with English abstract) [艾丽皎, 王胜, 张银龙 (2013). 消落带植物南川柳对于旱胁迫的生理响应. 中国农学通报, 29, 14–19.]
- Angelov MN, Sung SJS, Doong RL, Harms WR, Kormanik PP, Black CC Jr (1996). Long- and short-term flooding effects on survival and sink-source relationships of swamp-adapted tree species. *Tree Physiology*, 16, 477–484.
- Bailey-Serres J, Colmer TD (2014). Plant tolerance of flooding stress-recent advances. *Plant, Cell & Environment*, 37, 2211–2215.
- Bailey-Serres J, Voesenek LACJ (2008). Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 313–339.
- Bai X, Chen KL, Ren KX, Huang W, Chen XM, Yang H (2012). Physiological response of *Phragmites communis* seedling to two types of sediment under submergence and its recovering growth. *Journal of Lake Sciences*, 24, 562–570. (in Chinese with English abstract) [柏祥, 陈开宁, 任奎晓, 黄蔚, 陈效民, 杨华 (2012). 淹水环境中芦苇幼苗对两种底质的生理响应及其恢复状况. 湖泊科学, 24, 562–570.]
- Bao YH, He XB (2011). Study on soil erosion at the water-level-fluctuating zone of the Three-Gorges Reservoir. *Research of Soil and Water Conservation*, 18, 190–195. (in Chinese with English abstract) [鲍玉海, 贺秀斌 (2011). 三峡水库消落带土壤侵蚀问题初步探讨. 水土保持研究, 18, 190–195.]
- Barta AL (1987). Supply and partitioning of assimilates to roots of *Medicago sativa* L. and *Lotus corniculatus* L. under anoxia. *Plant, Cell & Environment*, 10, 151–156.
- Chen FQ, Huang YZ, Fan DY, Xie ZQ (2010). Ecophysiological responses of vegetative propagule of *Cynodon dactylon* to simulated summer flooding. *Guihaia*, 30, 488–492. (in Chinese with English abstract) [陈芳清, 黄友珍, 樊大勇, 谢宗强 (2010). 水淹对狗牙根营养繁殖植株的生理生态学效应. 广西植物, 30, 488–492.]
- Chen FQ, Guo CY, Wang CH, Xu WN, Fan DY, Xie ZQ (2008). Effects of waterlogging on ecophysiological characteristics of *Salix variegata* seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 1229–1233. (in Chinese with English abstract) [陈芳清, 郭成圆, 王传华, 许文年, 樊大勇, 谢宗强 (2008). 水淹对秋华柳幼苗生理生态特征的影响. 应用生态学报, 19, 1229–1233.]
- Chen ZL, Yuan XZ, Liu H, Li B (2012). Effects of water level fluctuation on plant communities in the littoral zone of the Three Gorges Reservoir. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 21, 672–677. (in Chinese with English abstract) [陈忠礼, 袁兴中, 刘红, 李波 (2012). 水位变动下三峡库区消落带植物群落特征. 长江流域资源与环境, 21, 672–677.]
- Crawford RMM (2003). Seasonal differences in plant responses to flooding and anoxia. *Canadian Journal of Botany*, 81, 1224–1226.
- Das KK, Panda D, Sarkar RK, Reddy JN, Ismail AM (2009). Submergence tolerance in relation to variable floodwater conditions in rice. *Environmental and Experimental Botany*, 66, 425–434.
- Das KK, Sarkar RK, Ismail AM (2005). Elongation ability and non-structural carbohydrate levels in relation to submergence tolerance in rice. *Plant Science*, 168, 131–136.
- Feng DL, Liu Y, Zhong ZC, Yang J, Xie J (2008). Photosynthesis and chlorophyll II fluorescence parameters of the reed (*Phragmites communis*) grown in the hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2013–2021. (in Chinese with English abstract) [冯大兰, 刘芸, 钟章成, 杨娟, 谢君 (2008). 三峡库区消落带芦苇(*Phragmites communis* (reed))的光合生理响应和叶绿素荧光特性. 生态学报, 28, 2013–2021.]
- Golluscio RA, Sala OE (1993). Plant functional types and ecological strategies in patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science*, 4, 839–846.
- Grime JP (1979). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. Wiley, New York.
- Guo QS, Hong M, Pei SX, Wang XF, Nie BH, Yang YM, Liang HH (2012). Form traits and photosynthesis characteristics of *Vetiveria zizanioides* response to flooding-drying habitat changes in the hydro-fluctuation belts of the Three Gorges Reservoir. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 32, 2328–2335. (in Chinese with English abstract) [郭泉水, 洪明, 裴顺祥, 王祥福, 聂必红, 杨永明, 梁洪海 (2012). 香根草形态性状和光合特性对三峡库区消落带水陆生境变化的响应. 西北植物学报, 32, 2328–2335.]
- He XB, Xie ZQ, Nan HW, Bao YH (2007). Developing ecological economy of sericulture and vegetation restoration

- in the water-level-fluctuating zone of the Three Gorges Reservoir. *Science & Technology Review*, 25(23), 59–63. (in Chinese with English abstract) [贺秀斌, 谢宗强, 南宏伟, 鲍玉海 (2007). 三峡库区消落带植被修复与蚕桑生态经济发展模式. 科技导报, 25(23), 59–63.]
- Humphrey LD, Pyke DA (1998). Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. *Journal of Ecology*, 86, 854–865.
- Jackson MB, Ram PC (2003). Physiological and molecular basis of susceptibility and tolerance of rice plants to complete submergence. *Annals of Botany*, 91, 227–241.
- Jackson MB, Ishizawa K, Ito O (2009). Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. *Annals of Botany*, 103, 137–386.
- Jia ZM, Wei H, Tian XF, Li CX (2009). Effects of long-term flooding on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Pterocarya stenoptera* seedlings. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 31, 124–129. (in Chinese with English abstract) [贾中民, 魏虹, 田晓峰, 李昌晓 (2009). 长期水淹对枫杨幼苗光合生理和叶绿素荧光特性的影响. 西南大学学报(自然科学版), 31, 124–129.]
- Jie SL, Fan DY, Xie ZQ, Zhang XY, Xiong GM (2012). Features of leaf photosynthesis and leaf nutrient traits in reservoir riparian region of Three Gorges Reservoir, China. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 1723–1733. (in Chinese with English abstract) [揭胜麟, 樊大勇, 谢宗强, 张想英, 熊高明 (2012). 三峡水库消落带植物叶片光合与营养性特征. 生态学报, 32, 1723–1733.]
- Lei ST, Zeng B, Xu SJ, Ren QF (2009). Effects of submergence on resistance physiology of *Salix virens* Franch in Three Gorges Reservoir Region. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 26, 30–33. (in Chinese with English abstract) [类淑桐, 曾波, 徐少君, 任秋芳 (2009). 水淹对三峡库区秋华柳抗性生理的影响. 重庆师范大学学报(自然科学版), 26, 30–33.]
- Lenzen JPM, Van Kleunen M, Fischer M, de Kroon H (2004). Local adaptation of the clonal plant *Ranunculus reptans* to flooding along a small-scale gradient. *Journal of Ecology*, 92, 696–706.
- Li B, Xiong S, Huang YZ, Yuan XZ (2012). Changing patterns of plant communities in the drawdown zone of Baijia creek under the influence of Three Gorges Reservoir impoundment. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 29(3), 70–74. (in Chinese with English abstract) [李波, 熊森, 黄亚洲, 袁兴中 (2012). 三峡水库蓄水对白夹溪消落区的植物群落格局的影响. 重庆师范大学学报(自然科学版), 29(3), 70–74.]
- Li CX, Zhong ZC, Liu Y (2005). Effect of soil water change on photosynthetic characteristics of *Taxodium distichum* seedlings in the hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 1953–1959. (in Chinese with English abstract) [李昌晓, 钟章成, 刘芸 (2005). 模拟三峡库区消落带土壤水分变化对落羽杉幼苗光合特性的影响. 生态学报, 25, 1953–1959.]
- Li CX, Zhong ZC (2005). Simulative study on photosynthetic physio-response of *Taxodium ascendens* seedlings to soil water change in the hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir Area. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 29, 712–716. (in Chinese with English abstract) [李昌晓, 钟章成 (2005). 三峡库区消落带土壤水分变化条件下池杉幼苗光合生理响应的模拟研究. 水生生物学报, 29, 712–716.]
- Li C, Zhou Q, Wang DM, Gu XR (2011). Effects of flooding on the growth and physiological and biochemical characteristics of *Taxodium ascendens* Brongn and *Sapium sebiferum* (Linn.) Roxb seedlings in the Three Gorges reservoir Area. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 33(10), 46–50. (in Chinese with English abstract) [李川, 周倩, 王大铭, 辜夕容 (2011). 模拟三峡库区淹水对植物生长及生理生化方面的影响. 西南大学学报(自然科学版), 33(10), 46–50.]
- Li Q, Ding WQ, Zhu QH, Song L, Cao YM, Jiang SQ (2010). Influence of water level fluctuating on *Cynodon dactylon* population of low water level zone in Three Gorges Reservoir. *Ecology and Environmental Sciences*, 19, 652–656. (in Chinese with English abstract) [李强, 丁武泉, 朱启红, 宋力, 曹优明, 蒋山泉 (2010). 水位变化对三峡库区低位狗牙根种群的影响. 生态环境学报, 19, 652–656.]
- Li Q, Gao X, Ding WQ, Zhu QH, Ou R, Liu Y (2012). Influence of perennial flooding and drought on growth restoration of *Acorus calamus* in water-level-fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *Environmental Science*, 33, 2628–2633. (in Chinese with English abstract) [李强, 高祥, 丁武泉, 朱启红, 欧媛, 刘瑜 (2012). 常年淹水和干旱对三峡库区消落带菖蒲生长恢复的影响. 环境科学, 33, 2628–2633.]
- Li QH, Liu SP, Zhi CY, Li XF, Chen FF, Zeng QK (2013). Adaptation mechanism of three herbs in the water-level-fluctuation-zone of reservoir to complete submergence. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 21, 459–465. (in Chinese with English abstract) [李秋华, 刘送平, 支崇远, 李小峰, 陈峰峰, 曾庆凯 (2013). 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, 21, 459–465.]
- Li Y, Zeng B, Ye XQ, Qiao P, Wang HF, Luo FL (2008). The effects of flooding on survival and recovery growth of the riparian plant *Salix variegata* Franch. in Three Gorges Reservoir Region. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 1923–1930. (in Chinese with English abstract) [李娅, 曾波, 叶小齐,

- 乔普, 王海锋, 罗芳丽 (2008). 水淹对三峡库区岸生植物秋华柳(*Salix variegata* Franch.)存活和恢复生长的影响. 生态学报, 28, 1923–1930.]
- Li Y, Zeng B (2012). Research on dynamics of the recovery growth of *Arundinella anomala* Steud. after submergence in water. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 40, 10112–10114. (in Chinese with English abstract) [李娅, 曾波 (2012). 野古草水淹后恢复生长动态研究. 安徽农业科学, 40, 10112–10114.]
- Li ZJ, Xiong GM, Deng LQ, Xie ZQ, Fan DY (2013). Dynamics of antioxidant enzyme activities in roots of *Cynodon dactylon* and *Hemarthria altissima* recovering from annual flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 3362–3369. (in Chinese with English abstract) [李兆佳, 熊高明, 邓龙强, 谢宗强, 樊大勇 (2013). 狗牙根与牛鞭草在三峡库区消落带水淹结束后的抗氧化酶活力. 生态学报, 33, 3362–3369.]
- Liu ZB, Chen RM, Xiao WF, Guo QS, Wang XR, Feng XH (2013). Effects of submergence on the growth and photosynthetic characteristics of *Rhizoma cyperi* in hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir Area. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2015–2022. (in Chinese with English abstract) [刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 郭泉水, 王晓荣, 封晓辉 (2013). 淹水对三峡库区消落带香附子生长及光合特性的影响. 生态学杂志, 32, 2015–2022.]
- Liu WW, Wang J, Wang Y, Yang F (2012). The differences of plant community diversity among the different altitudes in the Water-Level-Fluctuating Zone of the Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5454–5466. (in Chinese with English abstract) [刘维璋, 王杰, 王勇, 杨帆 (2012). 三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异. 生态学报, 32, 5454–5466.]
- Lu ZJ, Li LF, Huang HD, Tao M, Zhang QF, Jiang MX (2010). Preliminary effects of impounding on vegetation in draw-down zone of the Three Gorges Reservoir Region. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 28, 303–314. (in Chinese with English abstract) [卢志军, 李连发, 黄汉东, 陶敏, 张全发, 江明喜 (2010). 三峡水库蓄水对消涨带植被的初步影响. 武汉植物学研究, 28, 303–314.]
- Luo FL, Wang L, Zeng B, Ye XQ, Chen T, Liu D, Zhang YH (2006). Photosynthetic responses of the riparian plant *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges Reservoir Region as affected by simulated flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 3602–3609. (in Chinese with English abstract) [罗芳丽, 王玲, 曾波, 叶小齐, 陈婷, 刘巖, 张艳红 (2006). 三峡库区岸生植物野古草(*Arundinella anomala* Steud.)光合作用对水淹的响应. 生态学报, 26, 3602–3609.]
- Luo FL, Zeng B, Chen T, Ye XQ, Liu D (2007). Response to simulated flooding of photosynthesis and growth of riparian plant *Salix variegata* in the Three Gorges Reservoir Region of China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 910–918. (in Chinese with English abstract) [罗芳丽, 曾波, 陈婷, 叶小齐, 刘巖 (2007). 三峡库区岸生植物秋华柳对水淹的光合和生长响应. 植物生态学报, 31, 910–918.]
- Luo FL, Zeng B, Ye XQ, Chen T, Liu D (2008). Underwater photosynthesis of the riparian plants *Salix variegata* Franch. and *Arundinella anomala* Steud. in Three Gorges Reservoir Region as affected by simulated flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 1964–1970. (in Chinese with English abstract) [罗芳丽, 曾波, 叶小齐, 陈婷, 刘巖 (2008). 水淹对三峡库区两种岸生植物秋华柳(*Salix variegata* Franch.)和野古草(*Arundinella anomala* Steud.)水下光合的影响. 生态学报, 28, 1964–1970.]
- Luo WB, Xie YH, Chen XS, Li F, Qin XY (2010). Competition and facilitation in three marsh plants in response to a water-level gradient. *Wetlands*, 30, 525–530.
- Lü Q (2010). *Photosynthesis and Growth Responses of Pterocarya stenoptera C. DC. and Pinus elliottii Engelm. Seedlings to Different Soil Water Conditions in the Three Gorges Reservoir Region*. Master degree dissertation, Xinnan University, Chongqing. (in Chinese with English abstract) [吕茜 (2010). 三峡库区两种适生树种幼苗对土壤水分含量变化的光合与生长响应. 硕士学位论文, 西南大学, 重庆.]
- Menges ES, Walker DM (1983). Plant strategies in relation to elevation and light in floodplain herbs. *The American Naturalist*, 122, 454–473.
- Nicoll BC, Coutts MP (1998). Timing of root dormancy and tolerance to root waterlogging in clonal Sitka spruce. *Trees-Structure and Function*, 12, 241–245.
- Nilson C, Jansson R, Zinko U (1997). Long-term responses of river-margin vegetation to water-level regulation. *Science*, 276, 798–800.
- Pausas JG (2003). The effect of landscape pattern on Mediterranean vegetation dynamics: A modelling approach using functional types. *Journal of Vegetation Science*, 14, 365–374.
- Pausas JG, Lavorel S (2003). A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 14, 409–416.
- Pedersen O, Colmer TD, Sand-Jensen K (2013). Underwater photosynthesis of submerged plants—Recent advances and methods. *Frontiers in Plant Science*, 4, 140.
- Perata P, Armstrong W, Voisenek LACJ (2011). Plants and flooding stress. *New Phytologist*, 190, 269–273.
- Petratits PS (1989). Effects of the Periwinkle *Littorina littorea* (L.) and of intraspecific competition on growth and survivorship of the Limpet *Notoacmea testudinalis* (Müller). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 125, 99–115.
- Pucciariello C, Voisenek LACJ, Perata P, Sasidharan R (2014).

- Plant responses to flooding. *Frontiers in Plant Science*, 5, 226.
- Pywell RF, Bullock JM, Roy DB, Warman L, Walker KJ, Rothery P (2003). Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, 40, 65–77.
- Qin HW, Liu YF, Liu ZX, Zhou DX, Li YJ, Liu RH, Yang JN, Shi RJ, Gan LP, Hu L, Wan CY, Wang J (2012). On effects of simulate submerged test in the Three Gorges Reservoir hydro-fluctuation area on growth of 2 species of Herbs: *Salix variegata* and *Ficus tikoua*. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science Edition)*, 37, 77–81. (in Chinese with English abstract) [秦洪文, 刘云峰, 刘正学, 周大祥, 李彦杰, 刘仁华, 杨俊年, 石汝杰, 甘丽萍, 胡莲, 万成炎, 王敬 (2012). 三峡水库消落区模拟水淹对2种木本植物秋华柳 *Salix variegata* 和地果 *Ficus tikoua* 生长的影响. 西南师范大学学报 (自然科学版), 37, 77–81.]
- Seifan M, Seifan T, Schiffrs K, Jeltsch F, Tielbörger K (2013). Beyond the competition-colonization trade-off: Linking multiple trait response to disturbance characteristics. *The American Naturalist*, 181, 151–160.
- Sun R, Yuan XZ, Ding JJ (2010). Plant communities in water-level-fluctuating-zone of Baijia Stream in Three Gorges Reservoir after its initiate impounding to 156 m height. *Wetland Science*, 8, 1–7. (in Chinese with English abstract) [孙荣, 袁兴中, 丁佳佳 (2010). 三峡水库蓄水至156 m水位后白夹溪消落带植物群落生态学研究. 湿地科学, 8, 1–7.]
- Tan SD, Zhu MY, Zhang QF (2010). Physiological responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon*) to submergence. *Acta Physiologiae Plantarum*, 32, 133–140.
- Tan SD, Zhang SJ, Zhang KR, Dang HS, Li M, Zhang QF (2009a). Effect of long-time and deep submergence on recovery growth and photosynthesis of three grass species in Three Gorges Reservoir Area. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 27, 391–396. (in Chinese with English abstract) [谭淑端, 张守君, 张克荣, 党海山, 黎明, 张全发 (2009a). 长期深淹对三峡库区三种草本植物的恢复生长及光合特性的影响. 武汉植物学研究, 27, 391–396.]
- Tan SD, Zhu MY, Dang HS, Wang Y, Zhang QF (2009b). Physiological responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) to deep submergence stress in the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 3685–3691. (in Chinese with English abstract) [谭淑端, 朱明勇, 党海山, 王勇, 张全发 (2009b). 三峡库区狗牙根对深淹胁迫的生理响应. 生态学报, 29, 3685–3691.]
- Tan SD, Zhu MY, Zhang KR, Zhu JW, Wei GX, Zhang QF (2013). Effects of submergence on the antioxidative enzymes and carbohydrate contents of *Paspalum distichum*. *Acta Prataculturae Sinica*, 22, 217–224. (in Chinese with English abstract) [谭淑端, 朱明勇, 张克荣, 朱佳文, 魏杲霞, 张全发 (2013). 水淹对双穗雀稗抗氧化酶活性及碳水化合物含量的影响. 草业学报, 22, 217–224.]
- van Eck WHJM, van de Steeg HM, Blom CWPM, de Kroon H (2004). Is tolerance to summer flooding correlated with distribution patterns in river floodplains? A comparative study of 20 terrestrial grassland species. *Oikos*, 107, 393–405.
- van Eck WHJM, Lenssen JPM, van de Steeg HM, Blom CWPM, de Kroon H (2006). Seasonal dependent effects of flooding on plant species survival and zonation: A comparative study of 10 terrestrial grassland species. *Hydrobiologia*, 565, 59–69.
- Wang AF, Roitt M, Lehto T, Zwiazek JJ, Calvo-Polanco M, Repo T (2013). Waterlogging under simulated late-winter conditions had little impact on the physiology and growth of Norway spruce seedlings. *Annals of Forest Science*, 70, 781–790.
- Wang HF, Zeng B, Qiao P, Li Y, Luo FL, Ye XQ (2008a). Survival and growth response of *Vetiveria zizanioides*, *Acorus calamus* and *Alternanthera philoxeroides* to long-term submergence. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2571–2580. (in Chinese with English abstract) [王海锋, 曾波, 乔普, 李娅, 罗芳丽, 叶小齐 (2008a). 长期水淹条件下香根草 (*Vetiveria zizanioides*)、菖蒲 (*Acorus calamus*) 和空心莲子草 (*Alternanthera philoxeroides*) 的存活及生长响应. 生态学报, 28, 2571–2580.]
- Wang HF, Zeng B, Li Y, Qiao P, Ye XQ, Luo FL (2008b). Effects of submergence on growth, survival and recovery growth of *Alternanthera philoxeroides*. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 26, 147–152. (in Chinese with English abstract) [王海锋, 曾波, 李娅, 乔普, 叶小齐, 罗芳丽 (2008b). 完全水淹条件下空心莲子草的生长、存活及出水后的恢复动态研究. 武汉植物学研究, 26, 147–152.]
- Wang HF, Zeng B, Li Y, Qiao P, Ye XQ, Luo FL (2008c). Effects of long-term Submergence on survival and recovery growth of four riparian plant species in Three Gorges Reservoir Region, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 977–984. (in Chinese with English abstract) [王海锋, 曾波, 李娅, 乔普, 叶小齐, 罗芳丽 (2008c). 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, 32, 977–984.]
- Wang JC, Zhu B, Wang T (2011). Characteristics of restoration of natural herbaceous vegetation of typical water-level fluctuation zone after flooding in the Three Gorges Reservoir Area. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 20, 603–610. (in Chinese with English abstract) [王建超, 朱波, 汪涛 (2011). 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, 20, 603–610.]

- Wang Q, Yuan XZ, Liu H, Zhang YW, Cheng ZL, Li B (2012). Effect of long-term winter flooding on the vascular flora in the drawdown area of the Three Georges Reservoir, China. *Polish Journal of Ecology*, 60, 95–106.
- Wang Q, Liu H, Yuan XZ, Sun R, Wang JX (2009). Pattern and biodiversity of plant community in water-level-fluctuation zone of Pengxi River after impoundment of Three Gorges Reservoir. *Journal of Chongqing Normal University (Natural Science)*, 26, 48–54. (in Chinese with English abstract) [王强, 刘红, 袁兴中, 孙荣, 王建修 (2009). 三峡水库蓄水后澎溪河消落带植物群落格局及多样性. 重庆师范大学学报(自然科学版), 26, 48–54.]
- Wang ZX, Wei H, Lü Q, Li CX, Zhou J, Gao W, Chen W (2013). Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Pterocarya stenoptera* seedlings to submergence and drought alternation. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 888–897. (in Chinese with English abstract) [王振夏, 魏虹, 吕茜, 李昌晓, 周珺, 高伟, 陈伟 (2013). 枫杨幼苗对土壤水分“湿-干”交替变化光合及叶绿素荧光的响应. 生态学报, 33, 888–897.]
- Xu JP, Zhang XP, Zeng B, Yuan SH, Liu JH, Liu MZ (2014). Effects of light and dissolved oxygen on the phenotypic plasticity of *Alternanthera philoxeroides* in submergence conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 258–268. (in Chinese with English abstract) [许建平, 张小萍, 曾波, 袁慎鸿, 刘建辉, 刘明智 (2014). 完全水淹环境中光照和溶氧对喜旱莲子草表型可塑性的影响. 生态学报, 34, 258–268.]
- Xue YH, Chen FQ, Fan DY, Xie ZQ (2007). Ecophysiological responses of *Buxus ichangensis* to summer waterlogging. *Biodiversity Science*, 15, 542–547. (in Chinese with English abstract) [薛艳红, 陈芳清, 樊大勇, 谢宗强 (2007). 宜昌黄杨对夏季淹水的生理生态学响应. 生物多样性, 15, 542–547.]
- Ye C, Zhang KR, Deng Q, Zhang QF (2013). Plant communities in relation to flooding and soil characteristics in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir, China. *Environmental Science and Pollution Research*, 20, 1794–1802.
- Ye XQ, Zeng B (2013). Survival and carbohydrate storage in two tolerant plant species exposed to prolonged flooding in the Three Gorges Reservoir Region. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 37, 450–457.
- Yi YH, Fan DY, Xie ZQ, Chen FQ (2006). Effects of waterlogging on the gas exchange, chlorophyll fluorescence and water potential of *Quercus variabilis* and *Pterocarya stenoptera*. *Acta Phytocologica Sinica*, 30, 960–968. (in Chinese with English abstract) [衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 陈芳清 (2006). 模拟淹水对枫杨和栓皮栎气体交换、叶绿素荧光和水势的影响. 植物生态学报, 30, 960–968.]
- Yi YH, Fan DY, Xie ZQ, Chen FQ (2008). The effects of waterlogging on photosynthesis-related eco-physiological processes in the seedlings of *Quercus variabilis* and *Taxodium ascendens*. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 6025–6033. (in Chinese with English abstract) [衣英华, 樊大勇, 谢宗强, 陈芳清 (2008). 模拟淹水对池杉和栓皮栎光合生理生态过程的影响. 生态学报, 28, 6025–6033.]
- Zhang XY (2010). *The Responses of Local Clonal Plants to Different Moisture Content in the Reservoir Riparian of the Three Gorges Region*. Master degree dissertation, Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract) [张想英 (2010). 三峡水库消落带典型克隆植物对不同水分条件的响应. 硕士毕业论文, 中国科学院研究生院, 北京.]
- Zhang XY, Fan DY, Xie ZQ, Xiong GM, Li ZJ (2010). Clonal integration enhances performance of *Cynodon dactylon* subjected to submergence. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1075–1083. (in Chinese with English abstract) [张想英, 樊大勇, 谢宗强, 熊高明, 李兆佳 (2010). 克隆整合有助于狗牙根抵御水淹. 植物生态学报, 34, 1075–1083.]
- Zhang YH, Zeng B, Fu TF, Ye XQ (2006). Effects of long-term flooding on non-structural carbohydrates content in roots of *Salix variegata* Franch. *Journal of Southwest China Normal University (Natural Science)*, 31(3), 153–156. (in Chinese with English abstract) [张艳红, 曾波, 付天飞, 叶小齐 (2006). 长期水淹对秋华柳(*Salix variegata* Franch.)根部非结构性碳水化合物含量的影响. 西南师范大学学报(自然科学版), 31(3), 153–156.]
- Zhang Y, Li CX (2011). Effects of submergence and drought alternation on photosynthesis and growth of *Pinus elliottii* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 47(12), 158–164. (in Chinese with English abstract) [张晔, 李昌晓 (2011). 水淹与干旱交替胁迫对湿地松幼苗光合与生长的影响. 林业科学, 47(12), 158–164.]
- Zhang ZY, Wang CY, Zhen ZW, Zhou X, Pan XJ, Hu L, Feng K, Chen XJ (2013). Effects of habitat heterogeneity on plant community in water level fluctuation zone of Xiaojiang River in Three Gorges Reservoir. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 22, 1506–1513. (in Chinese with English abstract) [张志永, 万成炎, 郑志伟, 邹曦, 潘晓洁, 胡莲, 冯坤, 陈小娟 (2013). 三峡水库小江消落区生境异质性对植物群落影响. 长江流域资源与环境, 22, 1506–1513.]
- Zhao HF, Zhao Y, Zhang C, Xu XN (2013). Effect of flooding stress on growth and photosynthesis characteristics of *Salix integra*. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 898–906. (in Chinese with English abstract). [赵斌, 赵阳, 张驰, 徐小牛 (2013). 模拟淹水对杞柳生长和光合特性的影响. 生态学报, 33, 898–906.]
- Zhong Y, Liu ZX, Qin HW, Xiong Y, Xiang LX, Liu R, Yang

- Y, Ma R (2013). Effects of winter submergence and waterlogging on growth and recovery growth of *Salix babylonica*. *Journal of Southern Agriculture*, 44, 275–279. (in Chinese with English abstract) [钟彦, 刘正学, 秦洪文, 熊琰, 向丽霞, 刘锐, 杨艳, 马睿 (2013). 冬季淹水对柳树生长及恢复生长的影响. 南方农业学报, 44, 275–279.]
- Zhou MT, Yang P, Xu WN, Xiao H (2012). Plant management measures on water-level-fluctuating-zone in Three Gorges Reservoir Area. *Science of Soil and Water Conservation*, 10(4), 90–94. (in Chinese with English abstract) [周明涛, 杨平, 许文年, 肖海 (2012). 三峡库区消落带植物治理措施. 中国水土保持科学, 10(4), 90–94.]
- Zhou YJ, Qiu JX, Wang J, Wang XK, Wu QB (2010). Assessment of eco-environmental vulnerability of water-level fluctuation belt in Three-Gorges Reservoir area. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6726–6733. (in Chinese with English abstract) [周永娟, 仇江啸, 王姣, 王效科, 吴庆标 (2010). 三峡库区消落带生态环境脆弱性评价. 生态学报, 30, 6726–6733.]
- Zhu QH, Xia HX (2012). Effect of flooding stress on antioxidant enzyme system of *Acorus tatarinowii* Schott. *Journal of Hydroecology*, 33, 138–141. (in Chinese with English abstract) [朱启红, 夏红霞 (2012). 淹水胁迫对石菖蒲抗氧化酶系统的影响. 水生态学杂志, 33, 138–141.]
- 责任编辑: 程晓莉 责任编辑: 王 葳