J. Lake Sci.(湖泊科学), 2027, 39(4):000-000
DOI 10.18307/2027.0434
©2027 *by Journal of Lake Sciences*

丹江口水库消落带优势植物功能性状网络特征及其环境驱动因素*

余俊爽[1,3,4†]，周熙雅[2†]，刘　春[2**]
（1：中国科学院武汉植物园，武汉 430074）
（2：暨南大学生命科学技术学院生态学系，广州 510632）
（3：中国科学院大学，北京 101408）
（4：长江水利水电开发集团（湖北）有限公司，武汉 430010）

摘　要：水库消落带是受水位周期性涨落影响而形成的干湿交替区域。丹江口水库作为南水北调中线工程核心水源地，其消落带植被在反季节水位波动下的适应机制尚缺乏系统研究。本研究针对丹江口水库反季节水位波动的严酷环境，基于 770 个样方的野外调查与室内分析，系统研究了消落带植物优势种对反水位明显胁迫的适应策略及其生态功能位，并结合全局传递性、疏水系数、边密度及节点度等拓扑指标，利用功能性状网络分析方法构建了以各优势种为中心的性状-环境关联网络，系统研究了 12 种植物的优势适应机制。结果表明：（1）高频优势种如狗牙根（*Cynodon dactylon*）（频次 86，平均节点度 11.4）、苍耳（*Xanthium sibiricum*）及狗尾草（*Setaria viridis*）具有显着较高的网络连接性与性状良好性，其中狗牙根的平均节点度居首，体现出极强的环境适应能力，具有潜在的“枢纽种”作用。（2）黄花蒿（*Artemisia annua*）、香附子（*Cyperus rotundus*）及打碗花（*Calystegia hederacea*）等物种表现出明显的性状提示，环境分别对水体磷*含量*、盐度及土壤碳氮比等因子响应显著（$P<0.05$）（3）相比之下，野胡萝卜（*Daucus carota*）与酸模叶蓼（*Polygonum lapathifolium*）等物种的平均死亡率较低（0.21~0.23），网络连接度弱，性状协同性较弱，更易受环境扰动影响。本研究证实了植物功能状网络拓扑特征可有效表征其生态位策略，结果为丹江口水库消落带植被重建与科学化生态调度以及南水北调中线水源区消落带生态修复中的关键种筛选提供了重要的数据支撑。

关键词：功能性状；消落带；植物性状网络；生态适应；丹江口水库

Network Characteristics of Dominant Plant Functional Traits and Their Environmental Driving Mechanisms in the Water-Level Fluctuation Zone of Danjiangkou Reservoir*

Yu JunShuang[1,3,4†], Zhou XiYa[2†] & Liu Chun[2**]
(1:*Core Botanical Gardens/Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan* 430074, *P.R.China*)
(2:*Department of Ecology, School of Life Sciences and Technology, Jinan University,GuangZhou*510632, *P.R.*China)
(3:*University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 101408, *P.R.*China)
(4:*Changjiang Water Resources and Hydropower Development Group Co., Ltd., Wuhan* 430010, *P.R.*China)

Abstract: The reservoir drawdown zone is a wet-dry alternating habitat formed by periodic water level fluctuations. Danjiangkou Reservoir is the core water source of the Middle Route of the South-to-North Water Diversion Project. However, systematic studies on the adaptive mechanisms of vegetation in its drawdown zone under anti-seasonal water level fluctuations remain insufficient. This study focused on the harsh environmental conditions caused by anti-seasonal water level fluctuations in Danjiangkou Reservoir. It systematically

* 2026-04-01 收稿；2026-07-15 收修改稿；2026-08-10 录用。
国家自然科学基金项目（42577409）和南水北调中线水源公司项目（ZSY/YG-ZX-2023-025）联合资助。
†共同第一作者。
** 通讯作者；E-mail:cliu87@jnu.edu.cn

explored the adaptive strategies and ecological niches of dominant plant species under intense anti-seasonal water-level stress through field surveys of 770 quadrats and laboratory analyses. This study adopted a functional trait network analysis method and constructed trait-environment association networks for each dominant species. Four topological indicators, including global transitivity, clustering coefficient, edge density and node degree, were applied to clarify the dominance and adaptation mechanisms of 12 plant species. The results show that: (1) High-frequency dominant species including *Cynodon dactylon* (frequency = 86, average node degree = 11.4), *Xanthium sibiricum* and *Setaria viridis* present significantly higher network connectivity and trait centrality. *Cynodon dactylon* has the highest average node degree. This indicates its strong environmental adaptability and potential function as a hub species. (2) Species such as *Artemisia annua*, *Cyperus rotundus* and *Calystegia hederacea* show obvious trait specialization. They respond significantly to different environmental factors, including water phosphorus content, salinity and soil carbon-to-nitrogen ratio, respectively ($P<0.05$). (3) In comparison, *Daucus carota* and *Polygonum lapathifolium* have low average node degrees (0.21–0.23), weak network connectivity and poor trait coordination. This makes them more susceptible to environmental disturbances. This study verifies that topological characteristics of plant functional trait networks can effectively reflect the ecological niche strategies of plants. The findings provide reliable data support for vegetation restoration, ecological regulation and dominant species selection for ecological restoration in the drawdown zone of Danjiangkou Reservoir and the drawdown zones along the Middle Route of the South-to-North Water Diversion Project.
Keywords: Functional traits; Water-level fluctuation zone; plant trait network; ecological adaptation; Danjiangkou Reservoir

水库消落带是受水位周期性涨落影响而形成的干湿交替区域，作为连接陆地与水生生态系统的关键过渡带，在能量流动与养分循环中发挥着核心作用[1-2]，然而，该区域生境条件剧烈波动，且深受水库调度等高度人为干扰，导致优势植物对外界条件变化响应敏感。作为中国南水北调中线工程的战略水源地，丹江口水库自 2013 年大坝加高工程完成后经历了显著的水文变化[3]。水库正常蓄水位由 157 m 抬升至 170 m，在新的水库调度运行下，形成了落差大、面积广阔的新型消落带[4]。区别于自然河流的夏季洪水脉冲，部分拦河筑坝形成的大型水库出于解决洪水带来的泥沙淤积及防洪等特定调度需求，衍生出的“冬蓄夏排”反季节水位节律，构成了强烈的环境过滤作用，直接决定了能够耐受长期冬季淹没与夏季干旱的植物群落的物种筛选与定居演替[5]。在此极端生境中，植物功能性状不仅表征了植物对干湿交替胁迫的适应策略，更是联系物种生存适合度与生态系统功能的关键纽带[6]。特定功能性状的组合不仅决定了植物在水位剧烈波动下的存活率，也构成了消落带发挥水土保持、面源污染拦截及水源涵养等核心生态服务的生物学基础。因此，系统探究丹江口水库消落带植物功能性状的变异规律及其生态效应，不仅有助于揭示植被对反季节水文节律的响应机制，更可为水源地消落带的适生植物筛选、生态修复模式优化以及长期植被管理提供重要的科学依据。

当前，水库消落带植物生态学研究已逐渐从传统的群落分类与物种多样性调查，拓展至以植物功能性状为核心的适应机制探讨。国际学术界近年来提出的植物功能性状网络（Plant Trait Networks, PTN）理论，为解析植物对多维环境能力的适应提供了全新的分辨率[7]。与传统研究多依赖单一性状与环境因子的双变量相关性分析不同，PTN 方法能通过拓扑指标系统刻画性状间的协同与权衡关系，量化植物与环境的深度耦合特征,已广泛应用于干旱、高寒及水库消落带等生态系统的物种适应性评价中。

传统单一维度分析的局限性在于它往往将植物性状视为孤立的响应单元，忽视了植物作为有机整体在面对极端胁迫时，内部性状间的联动效应。相比之下，植物功能性状网络分析具有以下三方面核心优势：其一，系统性——通过网络拓扑指标量化多性状间的协同与权衡关系，揭示传统双变量分析无法捕捉的“性状复合体”适应逻辑；其二，可量化——将植物的适应策略转化为可计算、可比较的网络参数，实现跨物种、跨生境的标准化评估；其三，可预测——通过识别网络中的关键节点，可为生态修复中的物种筛选和生境管理提供明确的靶向依据[8]。通过全局传递性和聚类系数等指标，可以量化植物的“生物保险”效应，即局部性状的微调如何触发整体生理状态的快速切换以抵御逆境。

现有研究多聚焦于单一或少数性状（如耐淹性、根系生物量等）与环境因子的相关性分析，证实了水位波动、土壤理化性质等生境过滤作用对植物群落结构的驱动效应。例如，Cheng 等[9]发现三峡水库消落带草本植物的株高、叶面积与淹没深度呈负相关；Li 等[10]揭示了丹江口水库消落带土壤碳氮含量对植物

分布的显著影响。然而，现有研究在揭示深层次生态适应机制方面仍存在一定局限：首先，以往研究多依赖于单一性状与环境因子的双变量分析，忽视了性状间的协同与权衡关系以及多性状-多生境因子的复合效应，难以刻画植物适应复杂生境的整体网络化逻辑[7]；其次，在“冬蓄夏排”反季节性水位调控这一剧烈扰动下，植物功能性状间的耦合规律及其网络拓扑特征尚未得到系统量化；最后，将功能性状网络应用于消落带生态修复实践、通过网络拓扑特征识别关键适应模块与先锋物种的研究尚处于起步阶段，导致现有的植被恢复工程多由经验主导，缺乏系统性的功能生态学依据。

基于上述认知，本研究以丹江口水库消落带为研究对象，旨在阐明反季节水位波动特殊生境扰动下，优势植物功能性状通过协同与权衡构建生态适应网络的机制，并揭示不同物种的网络拓扑结构与其生态适应策略之间的映射关系。为此，本研究基于系统的野外实地调查与室内分析测试，引入复杂网络分析方法，以丹江口水库消落带 12 种优势植物为对象，分别构建了各物种的性状-环境关联网络，通过横向对比不同物种网络的拓扑特征（全局传递性、聚类系数、边密度及节点度等），全面探讨了优势植物对反季节水位波动的差异化适应机制。本研究旨在实现以下三个核心目标：（1）定量表征消落带优势植物的功能性状矩阵与变异规律；（2）利用植物功能性状网络（PTN）分析方法，分别构建 12 种优势植物的性状-环境关联网络，并通过横向比较揭示不同物种网络拓扑特征的种间异质性；（3）甄别消落带生态修复的关键适生种与功能模块，为水源地植被重建与长期科学管理提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域与样本采集

1.1.1 研究区域 丹江口水库（32°30′~33°10′N,111°30′~112°40′E）位于汉江中游，是南水北调中线工程的核心水源地。该区域属副热带季风气候，多年平均降水量 873 mm，降水季节性差异显著。随着大坝加高，水库正常蓄水位升至 170 m，在 150 m（死水位）与 170m 之间形成了大面积受周期性水位涨落影响的消落区。受长期深度水淹胁迫影响，原有的乔灌木植被退化，目前以生长周期短、耐淹性强的草本植物为主要建群种。本研究选取该典型消落带作为样区，旨在为湿地生态系统动态评估及植被重建提供科学依据。

1.1.2 样本采集 本研究于 2023 年 12 月–2024 年 6 月对丹江口消落带进行了 4 次植被与土壤采样，共设置 118 个典型样地，每个样地沿河道平行方向布设 2~3 条样带（涵盖草本、灌木及乔木带），累计完成 770 个植物样方调查（草本/灌木为 1 m×1 m，乔木为 5 m×5 m）。调查内容包括物种组成、多度、盖度及形态、生理、养分等多维核心功能性状。采用五点采样法分两层开展土壤采样：在每个样地内以样点中心为基准，按中心点+四角点布设 5 个取样点，采用直径 5 cm 土钻分别采集表层（0~20 cm）和深层（20~50 cm）土壤样品。采样前清除地表枯落物与碎石。将各层 5 个点的土样分别充分混匀后合并为表层和深层各 1 份混合样，用于该样地土壤理化性质分析；同时记录样地位置、地形等信息，并将样品装入密封袋低温保存运输回实验室进行后续测定。

1.2 数据收集与测定

1.2.1 环境因子测定 本研究获取的环境指标涵盖样地地形特征、水体理化参数及土壤元素组成三个维度：（1）地理与地形数据：利用手持式 GPS 记录各样方的经纬度、海拔、坡向及坡度。测量时选取样方内具有代表性的位置，通过内置传感器读取数据，以表征样方尺度的地形条件。

（2）水环境原位测量：使用 YSI ProPlus 多参数水质分析仪（Xylem Inc.，Yellow Springs，OH，USA）在现场进行原位测量。将探头置于水面下约 0.3 m 处（避开表层漂浮物及瞬时波动的影响），待读数稳定后记录 pH、电导率、溶解氧（DO）、水温（T）及盐度（SAL）。

（3）环境理化分析：水质养分指标：使用洁净采样瓶采集水样并低温保存运输，利用总有机碳 / 总氮分析仪测定水体无机碳（TIC）、总碳（TC）、总有机碳（TOC）、总氮（TN）、水体总磷（TP）、颗粒态总磷（TPP）与颗粒态无机磷（PIP），采用高灵敏度分光光度法完成磷形态定量检测，保障水体磷养分数据精度。土壤养分指标：将分层采集的土壤混合样品经前处理后，利用碳氮元素分析仪测定土壤总氮（TN）、总碳（TC）、总氢（TH），并计算土壤碳氮比（C/N）、碳氢比（C/H）。

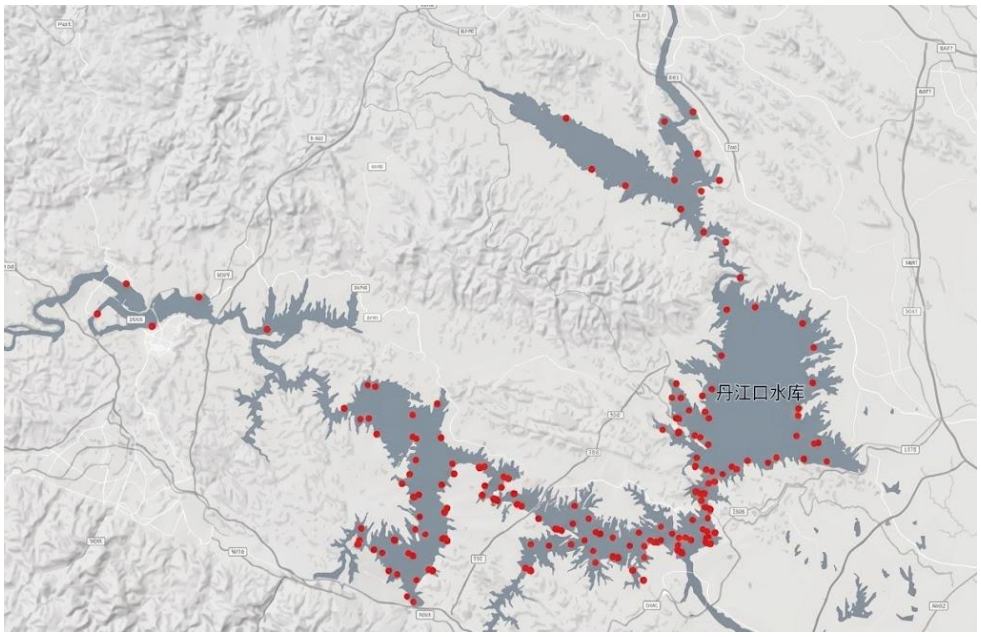

图 1 丹江口市郧阳区淅川县丹江口水库库区消落带样本采集点分布图

Fig.1 Distribution Map of Sample Collection Points in the Drawdown Zone of the Danjiangkou Reservoir (Danjiangkou City, Yunyang District, and Xichuan County)

1.2.2 植物功能性状测定 植物性状测定遵循重复测量取平均值的原则，涵盖了形态、生理及养分等维度的核心功能性状指标：

（1）形态性状（野外直接测定）：包括 a)株高：利用伸缩测高杆或激光测高仪（laser hypsometer）测量植株自地表至最高生长点的垂直距离。b)叶片形态：选取健康成熟叶片，通过 AreaAna 软件扫描并测量其最长轴与最大宽度，从而获取叶长、叶宽及叶面积数据。C)分枝特征：通过现场目视计数，记录单株植物的有效分枝数量。

（2）生理与养分性状（实验室理化分析）:包括 a）

含水量与生物量测定，在现场称量叶片鲜重后，带回实验室置于 65° C 烘箱内烘干至恒重（约 48 h），称取干重（DW）并计算叶片含水量及干物质含量。b)

植物组织养分定量分析：将烘干研磨后的植物组织样品，采用干燥燃烧法，使用碳氮元素分析仪（FXL950）测定植物总碳（TCp）；采用凯氏定氮法（Kjeldahl method）[11-12]消解测定植物总氮（TNp），作为植物养分功能性状核心指标。

1.3 数据分析方法

1.3.1 相关性网络分析方法 本研究对收集的数据进行标准化处理，确保不同量纲的数据具有可比性。然后使用 R 语言进行相关性分析及网络构建。使用皮尔逊相关系数[12]。计算植物功能性状与环境因子之间的相关性，并生成相关性矩阵，设定显著性水平（P<0.05）及相关系数（|r|>0.2），筛选出显著相关的功能性状与环境因子对构建网络。通过将所有的功能性状和环境因子作为网络中的节点，根据相关性矩阵中显著相关的对，连接相应的节点。边的权重根据相关系数的绝对值赋值，正负关系用正负权重表示。[13]

1.3.2 网络拓扑特征参数的选择与计算方法 选取全局传递性（Global Transitivity，GT）、平均聚类系数（Average Clustering Coefficient，AC）、节点度（Degree）、边密度（Edge Density，ED）和平均节点度（Average Degree，AD）五个关键参数对 12 种出现频次最高物种的网络拓扑结构进行分析，相关参数的定义与计算方法参考了 Newman 对复杂网络结构与功能的系统性论述。[14]

a)全局传递性(Global Transitivity)衡量网络中节点之间相互连接的程度，反映了网络的集成度。其计算步骤如下：

定义全局传递性是指在网络中，三元组（即由三个节点组成的连接）的比例，计算公式为：

$$T = \frac{3 \times \text{闭合三元组数量}}{\text{所有三元组数量}} \tag{1}$$

b)聚类系数 (Clustering Coefficient)是衡量网络中节点的邻居之间相互连接程度的指标，反映了网络的局部密集程度。全局聚类系数是所有节点的局部聚类系数的平均值：

$$C_i = \frac{2E_i}{k_i(k_i - 1)} \tag{2}$$

$$C_{\text{global}} = \frac{\sum C_i}{N} \tag{3}$$

其中，E_i为节点 i 的邻居之间的边数；k_i为节点 i 的度（连接的边的数量）；C_i为局部聚类系数；C_{global}—全局聚类系数；N为网络中节点的数量。

c)节点度(Degree)为网络中连接到该节点的边的数量，是网络中最基本的拓扑参数。

d)边密度(Edge Density)为网络中实际边数与最大可能边数之比，反映了网络的稠密程度。其计算步骤如下：

$$D = \frac{2E}{N(N-1)} \tag{4}$$

其中，E 为网络中的实际边数；N 为网络中的节点数。

1.3.3 数据筛选与优势种确定 针对丹江口库区植被及气候特征，本研究在数据处理中将冬季和夏季的调查数据进行了严格的分开处理与考量。三峡库区等大型人工领头水库的消落带相关研究表明，消落带植被在经历“反季节淹没”与“季节性气温交替”的双重多维生境过滤下，其冬季非生长季与夏季生长季的物种群落生活型组成、功能性状表达及地下养分分配（如根际土壤磷形态等）存在显著的异质性与不连续性[15-16]。若将两期跨度极大的调查数据强行揉合进行静态网络分析，极易因剧烈的季节性环境波动而产生“伪相关”，进而模糊或掩盖真实的性状-环境网络拓扑特征。

因此，本研究重点关注夏季调查所获数据。相较于冬季，夏季（5–6 月）气温适宜、植被处于生长旺盛期，物种丰富度及功能性状表达均处于全年最高水平，能够更充分地反映消落带植被在落干期的适应策略与性状网络特征。冬季（12 月–翌年 1 月）调查数据因植被多处于休眠或枯萎状态，功能性状表达不充分，仅在讨论中作为季节性参照进行定性比较。

优势种的确定采用出现频率与累积生物量占比相结合的双重标准：首先基于全部 770 个样方数据，统计各物种的出现频率并按降序排列；在此基础上，计算频率前 12 位物种的累积生物量占比，确认其超过调查区域总生物量的 75 %。选取 12 种的具体依据为：第 12 位出现频率（频次= 8）后存在明显断层（后续物种频次均< 5），且该 12 种植物均已涵盖消落带草本群落的主要建群种和常见种，能够客观反映该区域植被对水分生境波动的整体响应特征。

根据各调查样点的植被群落特征及优势种分布情况，针对丹江口库区植被及气候特征，由于该区域冬季寒冷，气温较低，冬季库区植被群落结构单一，植被功能性状不显著，夏季气温适宜，植被多样性及丰富度均处于较高水平，功能性状特征显著。因此，选取了调查样点中平均重要值（Importance Value，IV）排名前 12 位的物种（各物种在样方中的出现频次见表 1）。重要值综合了相对密度（多度）、相对高度和相对盖度（计算公式见 2.1），能够有效避免单一频次指标带来的优势度偏差，客观反映其在群落中的建群地位。

计算物种的相对密度、相对高度和相对盖度：(1)相对密度=物种的数量/该样带的物种总数量×100%;(2)相对高度=物种的高度/该样带的物种总高度×100%;(3)相对盖度=物种的盖度/该样带物种的总盖度×100%。在此基础上上，得出每个物种在该样带的重要值（相对密度+相对高度+相对盖度）/3。

表 1 调查样点出现频次最高的前 12 种植物种

Tab.1 Top 12 plant species with the highest occurrence frequencies at the survey sites

中文名	拉丁名	出现频次
狗牙根	*Cynodon dactylon*	86
风车草	*Cyperus involucratus*	69
苍耳	*Xanthium sibiricum*	20
狗尾草	*Setaria viridis*	19
打碗花	*Calystegia hederacea*	13
光头稗	*Echinochloa colona*	13
香附子	*Cyperus rotundus*	12
柘	*Maclura tricuspidata*	12
喜旱莲子草	*Alternanthera philoxeroides*	10
黄花蒿	*Artemisia annua*	8
野胡萝卜	*Daucus carota*	8
酸模叶蓼	*Polygonum lapathifolium*	8

2 结果

2.1 网络结构特征分析

根据野外调查的频次分布与重要值特征，本研究将前 12 位物种划分为三个具有不同群落地位的层级：核心建群种（狗牙根、风车草，频次 ＞ 60）、常见伴生种（苍耳、狗尾草、打碗花、光头稗、香附子、柘，频次 12~20）以及偶见/局部定居种（喜旱莲子草、黄花蒿、野胡萝卜、酸模叶蓼，频次 ≤ 10）。

相关性分析（图 2）显示，核心建群种狗牙根与表层土壤碳氢含量呈显著正相关（ $P<0.05$），这种强关联契合了其在全库区大面积定居后的养分高效利用策略；风车草与深层土壤碳氮比显著相关（ $P<0.05$），对土壤质量变化的敏感性使其能精准适配不同肥力的生境。在常见伴生种中，苍耳与表层土壤氢含量、水体总氮含量显著正相关（ $P<0.05$）；狗尾草则与水体无机碳含量呈显著正相关（ $P<0.05$）；打碗花与深层土壤碳氮比呈显著正相关（ $P<0.05$）；香附子与水体盐度、总氮含量显著相关（ $P<0.05$）。

相比之下，偶见/局部定居种（如喜旱莲子草、黄花蒿、野胡萝卜、酸模叶蓼）其性状网络普遍表现出较低的拓扑连接性与稀疏的网络特征。例如，黄花蒿局部表现出与水体磷含量、坡度的显著相关（ $P<0.05$）；酸模叶蓼表现出与表层及深层土壤磷含量的相关（ $P<0.05$）；野胡萝卜与深层土壤碳含量、水体盐度显著相关（ $P<0.05$）。这表明低频次物种与特定环境因子的强相关，更可能反映了这些偶见种在退水后进入局部微生境时，其生长发育和生理可塑性对局部养分斑块的依附性，而非群落层面广谱性的生境过滤结果。

2.2 网络拓扑特征及其生态功能分析

根据本次调查的现状，对 12 种出现频次最高物种的网络拓扑结构进行分析。

2.2.1 全局传递性分析 12 个物种网络的全局传递性如图 5 所示。研究表明，狗尾草、柘和狗牙根的性状网络表现出较高的全局传递性，其值分别为 0.5402、0.5367 和 0.515。高全局传递性意味着这三种植物的诸多功能性状不仅与各自的环境因子密切相关，同时还通过其他性状形成了复杂的网络状协同关系，这种拓扑结构能够有效增强植物在复杂生境中的适应能力。具体而言，狗尾草的网络节点高度协同，反映出其功能性状在适应环境变化时具有高效的互补机制，从而能显著增强其生存竞争力；柘的全局传递性虽然略低于狗尾草，但其网络的复杂性与互联性依旧维持在较高水平，这与其适应多样化环境的能力密切相关；狗牙根的性状间也呈现出良好的连接性，这一拓扑特征可能是其在草地生态系统中占据竞争优势的关键机制。上述结果不仅阐明了不同优势物种在相似环境下的生态适应策略分化，也凸显了功能性状网络结构对物种多维适应潜能的表征作用，为理解生态系统中的复杂交互提供了重要视角。

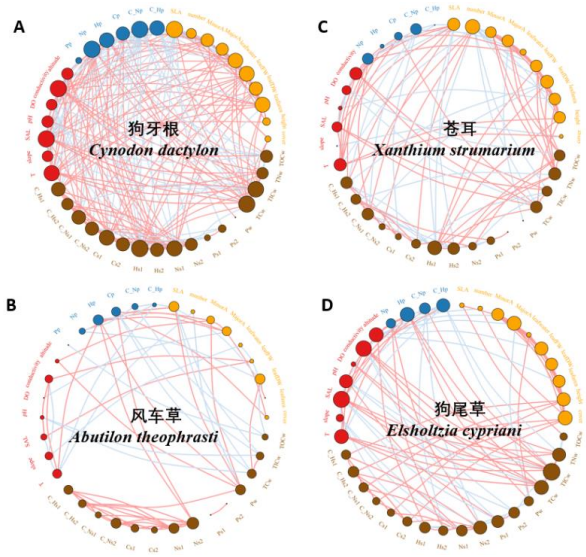

图 2 狗牙根(A)、风车草(B)、苍耳(C)和狗尾草(D)四种植物功能性状及其与环境理化性质相关性网络图（节点大小表示该节点在关系网络中的重要性，节点越大重要性越强，节点颜色表示性状类别，黄色-植物形态性状，蓝色-植物养分性状，红色-环境物理性状，棕色-环境养分性状；红色线条表示元素之间呈正相关关系（P<0.05），蓝色线条表示元素之间呈现负相关关系（P<0.05），线条越粗相关系越紧密。）

Fig. 2 Network diagrams of plant functional traits and their correlations with environmental physicochemical properties:*Cynodon dactylon* (A), *Cyperus alternifolius* (B), *Xanthium sibiricum* (C), and *Setaria viridis* (D)

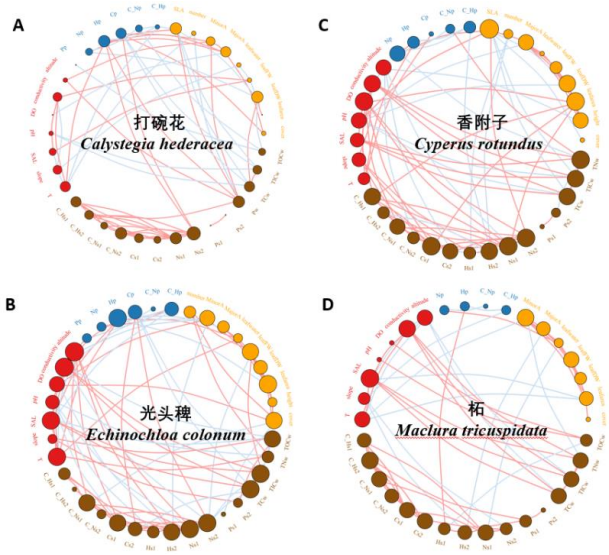

图 3 打碗花(A)、光头稗(B)、香附子(C)和柘(D)四种植物功能性状及其与环境理化性质相关性网络图（节点大小表示该节点在关系网络中的重要性，节点越大重要性越强，节点颜色表示性状类别，黄色-植物形态性状，蓝色-植物养分性状，红色-环境物理性状，棕色-环境养分性状；红色线条表示元素之间呈正相关关系（P<0.05），蓝色线条表示元素之间呈负相关关系（P<0.05），线条越粗相关关系系越紧密）

Fig.3 Network diagrams of plant functional traits and their correlations with environmental physicochemical properties: *Calystegia hederacea* (A), *Echinochloa colonum* (B), *Cyperus rotundus* (C), and *Cudrania tricuspidata* (D)

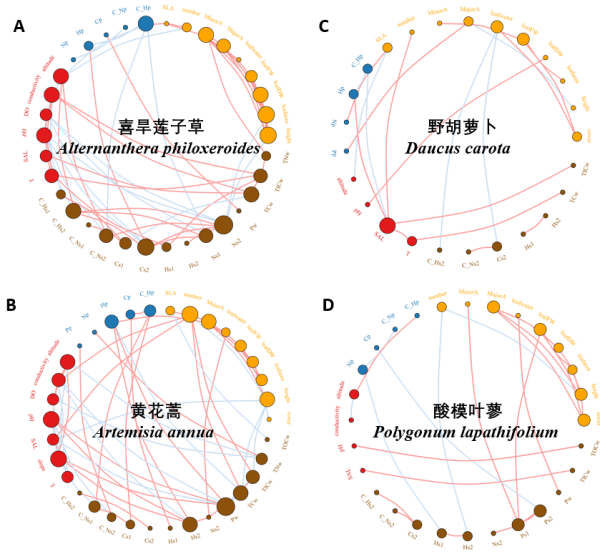

图 4 喜旱莲子草(A)、黄花蒿(B)、野胡萝卜(C)和酸模叶蓼(D)四种植物功能性状及其与环境理化性质相关性网络图（节点大小表示该节点在关系网络中的重要性，节点越大重要性越强，节点颜色表示性状类别，黄色-植物形态性状，蓝色-植物养分性状，红色-环境物理性状，棕色-环境养分性状；红色线条表示元素之间呈正相关关系（P <0.05），蓝色线条表示元素之间呈现负相关关系（P<0.05），线条越粗相关系越紧密。

Fig.4 Network diagrams of plant functional traits and their correlations with environmental physicochemical properties:*Alternanthera philoxeroides* (A), *Artemisia annua* (B), *Daucus carota* (C), and *Polygonum lapathifolium* (D)

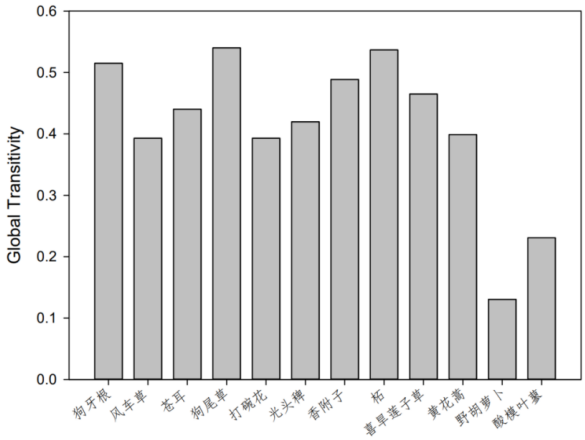

图 5 出现频次最高的 12 种植物性状网络结构 GT(纵坐标表示网络拓扑结构 GT 的值)

Fig.5 GT of the trait network structure for the 12 species with the highest occurrence frequency(The abscissa represents the species name, and the ordinate represents the value of GT of the network topology)

2.2.2 平均聚类系数分析 12 个物种网络的平均聚类系数如图 6 所示。各优势物种功能性状网络的平均聚类系数存在明显的分化，其值介于 0.21~0.5452 之间。其中，狗牙根的 AC 值最高（0.5452），香附子（0.5188）、风车草（0.5093）、打碗花（0.5093）、光头稗（0.5022）及狗尾草（0.5001）也维持在较高水平。高 AC 值表明这些物种性状网络的邻居节点间具有极强的相互连接性与复杂的协同机制，其多种功能性状倾向于高度模块化地协同表达，这为其在水分与养分剧烈波动的消落带生境中提供了稳健的适应策略，从而显著

增强了其生态适应性与竞争优势。喜旱莲子草（0.4877）、苍耳（0.4379）、柘（0.4346）和黄花蒿（0.3995）的 AC 值居中，表现出中等强度的性状连接性。相比之下，酸模叶蓼（0.2381）与野胡萝卜（0.21）的 AC 值显著偏低，表明其性状间的拓扑连接较为稀疏，邻居节点间的协同效应较弱，这种性状网络内部互补性的匮乏可能导致其在面对强烈的环境扰动时，往往表现出较低的生态韧性与生存竞争力。上述结果通过平均聚类系数这一拓扑指标，定量化地揭示了不同优势物种功能性状网络的内部紧密程度，深入阐明了物种间生态位策略与环境适应机制的异质性。

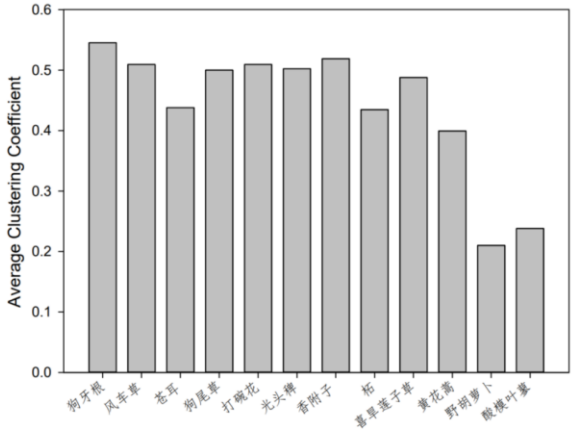

图 6 出现频次最高的 12 种植物性状网络结构的 AC（纵坐标表示网络拓扑结构 AC 的值）

Fig. 6 AC of the network structure for the top 12 species traits by occurrence frequency(Abscissa: species name; Ordinate: value of the network topological index AC)

2.2.3 边密度分析 对 12 个物种的网络进行分析得到的边密度如图 7 所示，各优势物种功能性状网络的边密度呈现出明显的分化特征，其值介于 0.0317~0.1462 之间。其中，狗牙根的 ED 值最高（0.1462），表明其性状网络内部的实际连接极为紧密，具有最高的网络稠密性，这种高度集成的网络结构赋予了狗牙根在剧烈环境波动下形成高效生长策略与多维协同适应的能力。苍耳（0.0833）与狗尾草（0.0768）的 ED 值次之，显示出较强的网络连接性，这有助于其在水分和养分受限的反季节消落带生境中维持相对稳定的生长状态与竞争优势。相比之下，香附子（0.0635）、光头稗（0.0605）、柘（0.0561）、喜旱莲子草（0.0517）、风车草（0.0516）、打碗花（0.0516）及黄花蒿（0.0481）的 ED 值居中且分布较为集中，表现出中等强度的性状依赖性。而野胡萝卜（0.0333）和酸模叶蓼（0.0317）的 ED 值处于最低水平，表明其功能性状网络连接性非常薄弱，性状间的协同作用存在局限性，这种拓扑结构上的稀疏性可能导致其在面对外界环境扰动时缺乏足够的网络模块互补性，进而表现出较低的生态竞争能力。上述结果通过边密度这一指标定量化地评估了不同优势物种性状网络的稠密程度与稳定性，深刻揭示了各物种在维持群落生态平衡和生态系统功能中的异质性策略。

2.2.4 平均节点度分析 对 12 个物种的性状网络计算得出的平均节点度如图 8 所示，各优势物种功能性状网络的平均节点度存在显著的层级分化，其值介于 1.6~11.4 之间。其中，狗牙根的 AD 值高居首位（11.4），远超其他物种，表明其性状网络中的节点连接数量最多、结构最为复杂，这种高密度的节点交织赋予了狗牙根极强的资源利用效率与多维环境适应能力，是其在消落带复杂生境中维持绝对生长优势与竞争力的重要拓扑支撑。苍耳（6.0）与狗尾草（5.6842）的 AD 值次之，表现出良好的网络连接性与适度的性状关联，有助于其在反季节水位波动及资源稀缺的环境中保持生态位稳定。相比之下，香附子（4.4444）、光头稗（4.4737）、柘、喜旱莲子草、风车草以及打碗花的 AD 值处于中低水平，反映出这些物种功能性状间的内部联系不够紧密，网络协同效应相对有限。而野胡萝卜（1.6）与酸模叶蓼（1.7143）的 AD 值最低，网络连接性极度薄弱，表明其性状响应多呈孤立状态，缺乏网络互补性，这在拓扑学上解释了其在强扰动消落带环境中生态适应能力不足、生存竞争力受限的内在机制。上述结果通过平均节点度这一指标，定量化

地阐明了不同优势物种性状网络的复杂程度与连接特征，为深入解析物种间生态适应策略的异质性提供了关键的复杂网络证据。

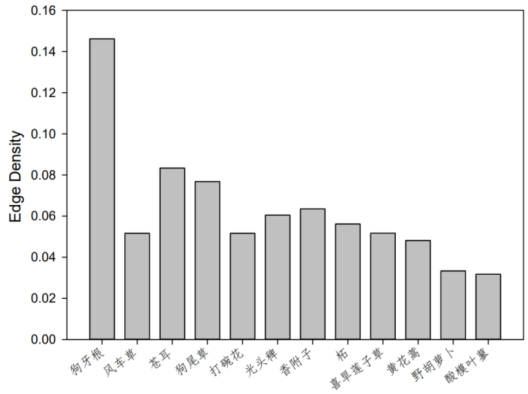

图 7 出现频次最高的 12 种植物性状网络结构的 ED（纵坐标表示网络拓扑结构 ED 的值）

Fig. 7 ED of the network structure for the top 12 species traits with the highest occurrence frequency(Abscissa: species name; Ordinate: value of the network topological index ED)

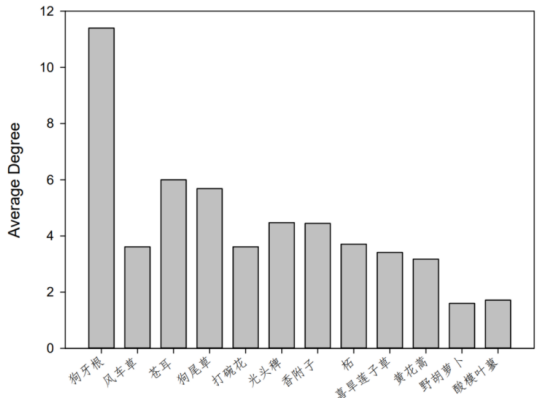

图 8 出现频次最高的 12 种植物性状网络结构的 AD（纵坐标表示网络拓扑结构 AD 的值）

Fig. 8 AD of the network structure for the top 12 species traits by occurrence frequency (Abscissa: species name; Ordinate: value of the network topological index AD)

2.2.5 节点度分析 12 个物种性状网络各节点的节点度的相对大小如图 9 所示。12 个优势物种功能性状网络中各环境因子节点的相对节点度呈现出显著的物种特异性分化，定量化地揭示了各物种对特定环境因子的敏感性与多维生态位偏好。在环境养分与物理因子的耦合驱动下：（1）水体因子响应方面，黄花蒿和香附子对水体营养与理化指标极为敏感，分别对水体磷含量（伴随坡度特征）及水体盐度与总氮表现出最显著的响应；苍耳亦对水体总氮（及表层土氢）响应显著；狗尾草则特异性地聚焦于对水体无机碳含量的响应；（2）深层土壤因子响应方面，深层土的碳、氮、氢及其比例是驱动多数草本及灌木性状网络的核心因子。其中，打碗花和风车草均对深层土碳氮比响应显著，喜旱莲子草对深层土碳氮含量响应显著，柘则聚焦于深层土的碳氢比；此外，光头稗对深层土的氮氢含量（及水体总有机碳）响应显著，野胡萝卜对深层土碳含量（及水体盐度）响应显著；（3）多层土壤及广谱养分响应方面，狗牙根展现出对表层土碳氢含量的强敏感性，反映了其对表层土壤有机质的高效利用策略；而酸模叶蓼则表现出广谱的磷素依赖性，对表层土及深层土的磷含量均具有显著的响应特征。上述节点度拓扑特征表明，不同优势物种通过将其性状网络核心节点与差异化的环境因子相耦联，形成了高度分化的生态适应策略与资源利用格局。

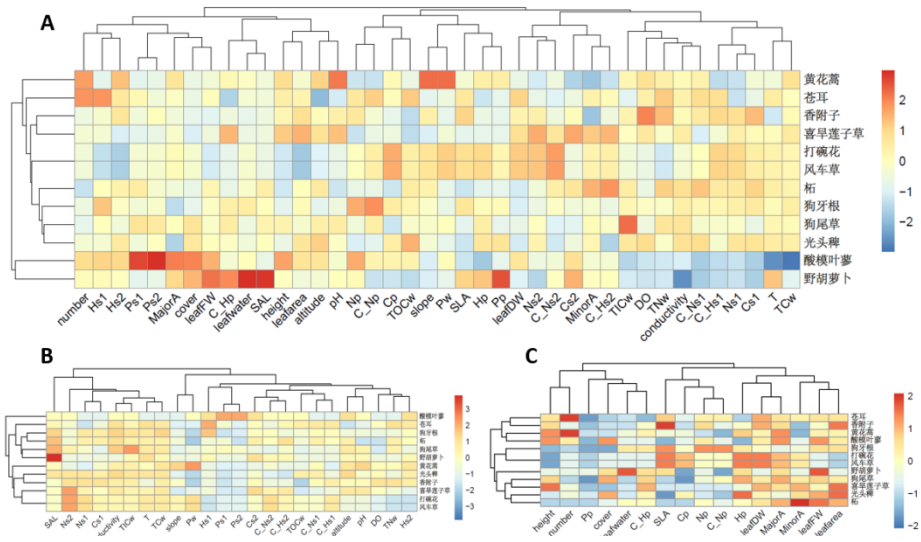

图 9 出现频次最高的 12 种优势种网络结构各节点的 Degree 热图

（A 为所有节点（植物性状和环境因子）的相对 degree 值及聚类，B 为环境因子节点的相对 degree 值及聚类，C 为植物功能性状的相对 degree 值及聚类。Degree 相对值越大，红色越深。横坐标为网络中的各个节点，纵坐标为物种名。）

Fig. 9 Heat map of node degree for the network structure of the top 12 dominant species by occurrence frequency (A represents the relative degree values and clustering of all nodes (plant traits and environmental factors), B represents the relative degree values and clustering of environmental factor nodes, and C represents the relative degree values and clustering of plant functional trait nodes. A darker red color indicates a larger relative degree value. The horizontal axis represents each node in the network, and the vertical axis represents the species.)

3 讨论

3.1 优势种群生活型差异与环境因子的耦合驱动机制

3.1.1 *核心物种与偶见物种的定居演替与生态位分化机制* 消落带植物功能性状网络的拓扑特征差异，本质上是对其生活型特征、耐淹生理以及群落定居演替机制的量化映射。多年生核心建群种（以狗牙根为例）在性状网络中表现出极高的节点度和网络稠密性，处于核心“枢纽种”地位。这直接取决于其多年生克隆生长特性与极强的生理耐淹能力[15]。作为核心建群种，狗牙根能够耐受反季节长期深度的水淹胁迫并完好存活。这种长期生存在时空上的连续性，使其能全方位地与表层及深层土壤养分建立稳健的耦合关系，从复杂网络角度表征出一种“抗逆过滤后深度占据”的基盘稳定型策略。一年生常见伴生及偶见种（以黄花蒿、野胡萝卜为例）其性状网络连接度较弱、拓扑结构松散且邻居节点间的协同效应较弱。这类一年生草本在消落带的分布，本质上并非由植物体的耐淹生理决定，而是由淹水期间种子的耐淹（耐缺氧）存活能力与落干后种子的扩散限制）共同驱动的“机会主义定居”。它们在水库蓄水期以种子形式在水下耐受淹没，待落干期生境出露后随机散布、萌发，从而表现出显著的空间斑块性。

3.1.2 *水文环境过滤与环境养分的协同驱动作用* 驱动消落带群落构建与空间分布的首要因子，是周期性反季节水文节律剧烈波动的生境过滤作用。而土壤 C/N 比及水体磷、氮等环境养分状况，在消落带群落中扮演的则是“分布面积与种群多度的决定者”，而非绝对的物种筛选因子。当水文节律筛选出能够存活的多年生植物或散布成功的种子后，生境中的养分条件通过调控其生理代谢，直接决定了其性状网络的模块化表达程度与生长扩张面积。例如，低 C/N 比环境加速了养分释放，驱动群落向“高投入-高产出”的性状投资演利；而高 C/N 比则扮演了严苛的养分限制角色[17]。同时，水体磷含量作为水生-陆生交错带的核心驱

动因子[18-19]，决定了定居后植物的生理代谢与抗逆模块表达。高磷或富氮等养分充裕的局部斑块环境，可显著刺激一年生植物在短落干期内的生物量和盖度快速爆发，从而在局部扩大其分布面积与多度，形成拓扑学上的局部显著关联。

3.1.3 基于网络特征的科学配置与生态修复方案　本研究基于上述多年生与一年生草本定居机制的本质分化，并结合大型水库水位调度对消落带适生植物筛选的实践要求[16]，提出以下生态修复物种的科学配置方案：（1）强化多年生基盘种地位：应优先选用具备高节点度、高边密度、多年生克隆生长且具备高耐淹过滤弹性的狗牙根作为绝对的植被重建先锋物种。利用其稳固的网络结构构建地表与地下生态基盘，以发挥强固土护坡能力并缓冲生境压力，这也是人工辅助修复和水位调度下筛选适生先锋物种的必然选择。（2）界定一年生偶见种的微观参考价值：鉴于黄花蒿在消落带的出现频次极低，其空间分布深受种子扩散随机性的影响。因此，修复工程中不宜将其作为全库区大尺度修复的主导配置或核心指示物种。由于其局部性状对水土养分（特别是土壤 C/N 比）及环境胁迫具有极高的敏感性，其环境敏感性应定位为局部特定斑块微生境土壤肥力恢复或磷面源污染拦截效益的“微观斑块参考指标”。

3.2 研究局限性与不确定性分析

尽管本研究利用功能性状网络（PTN）方法系统解析了丹江口消落带植物的适应策略，但仍存在一定的局限性，需在未来研究中加以深化：首先，在时空梯度的覆盖范围与采样设计上仍有提升空间。由于本研究重点选取夏季气温适宜、植被功能性状显著时期的调查数据进行静态网络分析，尚未充分考量反季节水位波动背景下，性状网络随“淹没-落干”周期演替的动态演化规律。同时，预调查发现消落带草本植被深受淹水时长控制，导致同一高程带上植被组成呈现出相对均质化的特征。由于本研究在部分特定生境的样方数量上存在一定局限，为了尽量减弱样方规模对统计推断和网络拓扑结构结果的影响，我们在草本植物多样性分析中主要采用了存在-缺失数据为主、辅以频度分析的方法。这种数据处理策略虽然在最大程度上保证了当前统计结果的稳健性，但后续研究仍需进一步扩大采样范围与样方密度，以更全面地捕捉消落带生态系统的微生境异质性。其次，非生物因子的驱动作用具有多维性，且修复物种的筛选指标体系有待进一步完善。虽然研究已纳入土壤养分与水体理化参数，但消落带作为高度异质性生境，微地形起伏、水流剪切力及极端气温等非理化扰动对野胡萝卜（*Daucus carota*）、酸模叶蓼（*Polygonum lapathifolium*）等“弱连接物种”空间分布的驱动机制仍需进一步量化。在此基础上，本研究在优势度评估和物种网络拓扑分析中存在明显的局限性。本研究主要采用“出现频率与累积生物量占比”作为常见种确定的标准，未能充分剔除一年生植物因种子扩散限制和偶然定居所带来的统计噪声。这导致少数低频次的偶见种（如黄花蒿、野胡萝卜）在静态网络中可能由于样本量较小而包含一定的统计噪声，在一定程度上夸大了其在群落环境过滤下的指示功能。实际上，消落带植物的广谱分布首先由水分过滤决定，而养分更多地决定了定居后的多度与面积。后续研究必须跨越单季静态调查，系统地结合相对多度、相对频度和相对盖度来计算多季度的综合重要值（IV）体系；同时，需针对多年生物种（水分过滤主导）与一年生物种（种子扩散主导）分别建模以构建多层功能网络，严格区分群落核心建群种与季节性机会主义定居种，从而为水源地消落带的生态重建提供更为稳健、科学的功能生态学依据。

最后，在网络分析模型的分析维度与微观机制的实测深度方面仍需拓展。本研究虽提出了包含根际微生物在内的“扩展表型网络”概念，但目前对于“植物-微生物共生体”在极端缺氧条件下协同进化的分子生物学证据，如氮磷循环相关基因的表达定量等，仍主要基于理论推导，缺乏原位多组学数据的直接支撑。此外，从网络结构本身来看，当前的分析框架主要聚焦于单物种内的拓扑表征，尚无法直接建立跨物种的“性状-性状”或“物种-性状”二分网络，这在一定程度上限制了对群落多维生态位协同演化机制的挖掘。这需要在后续研究中整合更多物种数据，并积极引入更复杂的多层网络分析方法，从多物种、多性状耦合的更深维度深化对消落带生态修复机制的系统认知。

3.3 未来湖泊生态系统的管理启示

基于性状网络分析的研究结果，本研究针对以丹江口水库为代表的消落带生态系统管理提出以下建议。第一，在生态修复实践中，应优先筛选具有高节点度与边密度的狗牙根（*Cynodon dactylon*）作为植被重建的唯一基盘先锋物种，利用其多年生克隆生长特性与极强的生境鲁棒性实现消落带的稳固与覆盖。对于

苍耳（*Xanthium sibiricum*）等一年生植物，虽在演替初期表现出较强的空间占据能力，但鉴于其枯死残体在冬季久立不倒、严重影响库岸景观并易形成水库漂浮垃圾，同时其对其他优质多年生物种（如狗牙根）存在竞争压制效应，不建议作为人工辅助修复的主导物种。建议将其定位为自然演替过程中的伴生种，并在水位上涨前对其地上生物量进行科学收割，以降低凋落物分解带来的二次污染风险。第二，由于消落带群落定居和多度分布受到“水文节律过滤为主、局部养分调控多度”的因果机制驱动，修复方案应采取分级监测策略。鉴于黄花蒿（*Artemisia annua*）等一年生草本在消落带的出现频次较低、空间分布受种子扩散限制影响较大，在管理实践中不宜将其作为广谱性的库区环境指示种。然而，鉴于其局部功能性状网络对生境中养分波动（如土壤 C/N 比、水体磷含量及盐度）的高度敏感性，可将其策略性地定位为局部特定斑块微生境的“生物指示种”。通过立体监测这些偶见伴生种在特定斑块内的性状网络模块化响应特征，能够对水源地局部面源污染风险、斑块状土壤肥力恢复效益进行微观、精准的早期预警与动态评估。

4 结论

1）证实了物种生活型与性状网络拓扑特征的映射关系，明确了消落带生态位分化机制。多年生核心建群种狗牙根凭借高连接度、高中心性的枢纽型网络结构，成为反季节淹没环境下系统稳定的核心，展现出“抗逆过滤后深度占据”的稳健策略；而野胡萝卜、黄花蒿等一年生草本植物则由于种子扩散限制等因素，其功能性状网络呈现出稀疏与孤立的拓扑特征，表现出机会主义的局部定居策略。

2）厘清了水文节律与环境养分对性状网络的因果驱动机制。 周期性反季节水文节律是驱动消落带植物群落构建与空间定居的首要生境过滤因子；而土壤 C/N 比以及水体与土壤中的磷、氮等养分状况，扮演的则是“分布面积与种群多度的决定者”角色。物种通过在不同养分斑块下建立特异性的“性状-环境”协同关系，实现了消落带异质生境中的生态位分化与生物量扩张。

3）基于网络拓扑特征与生活型机制，提出了精细化的消落带生态修复与配置方案。在南水北调中线水源地消落带的生态修复实践中，应优先选用具有高鲁棒性、多年生克隆生长的狗牙根作为植被重建的绝对基盘先锋物种以稳固生境。由于一年生草本黄花蒿的分布具有极强的种子散布随机性，工程中不宜将其作为大尺度的全库区指示物种，但可策略性地将其定位为局部特定斑块微生境养分波动与面源污染拦截效益的微观生物指示种，以实现消落带的多维动态监测。

5 参考文献

[1] Ren H. Herbaceous plant community composition and its spatial distribution characteristics of water-level-fluctuation zone in Danjiangkou Reservior. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2024, **30**(22): 68-73. [任华. 丹江口库区消落带草本植物群落构成与空间分布特征. 安徽农学通报, 2024, **30**(22): 68-73.]

[2] 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.]

[3] Ye S, Tan DB, Zhang Y. Investigation and analysis on the characteristics of land-use status of Danjiangkou water level fluctuating zone. *Journal of Changjiang River Scientific Research Institute*, 2016, **33**(11): 17-20. [叶松, 谭德宝, 张煜. 丹江口水库消落带土地利用现状调查及特点分析. 长江科学院院报, 2016, **33**(11): 17-20.]

[4] Song XX, Zhuang YH, Wang XL *et al*. Combined effect of Danjiangkou Reservoir and cascade reservoirs on hydrologic regime downstream. *Journal of Hydrologic Engineering*, 2018, **23**(6): 05018008. DOI: 10.1061/(asce)he.1943-5584.0001660.

[5] Li XL, He D, Chen G *et al*. Responses of leaf functional traits to different hydrological regimes and leaf economics spectrum in the water level fluctuation zone of Three Gorges Reservoir, China. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 939452. DOI: 10.3389/fpls.2022.939452.

[6] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, **16**(5): 545-556. DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.

[7] He NP, Li Y, Liu CC *et al*. Plant trait networks: Improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, **35**(10): 908-918. DOI: 10.1016/j.tree.2020.06.003.

[8] Laughlin DC. Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 2014, **17**(7): 771-784. DOI: 10.1111/ele.12288.

[9] Cheng LD, Yuan XZ, Sun K *et al*. Responses of plant communities and their functional traits in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir area to different flooding intensities. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, **44**(11): 4795-4807. DOI: 10.20103/j.stxb.202307041432. [程莅登, 袁兴中, 孙阔等. 三峡库区消落带植物群落及其功能性状对水淹强度的响应. 生态学报, 2024, **44**(11): 4795-4807.]

[10] Xu B, Li YF, Liu Y. Spatial distribution of soil carbon and nitrogen content in the Danjiangkou Reservoir area and their responses to land-use types. *Sustainability*, 2024, **16**(1): 444. DOI: 10.3390/su16010444.

[11] Wang H, Wu Q, Han YP. Effects of drying-flooding alternation on sediment–water nitrogen fluxes in hydro-fluctuation belt of the Danjiangkou Reservoir. *Water*, *Air*, *& Soil Pollution*, 2022, **233**(3): 71. DOI: 10.1007/s11270-022-05546-4.

[12] Hicks TD, Kuns CM, Raman C *et al*. Simplified method for the determination of total Kjeldahl nitrogen in wastewater. *Environments*, 2022, **9**(5): 55. DOI: 10.3390/environments9050055.

[13] Brown JH. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 1984, **124**(2): 255-279. DOI: 10.1086/284267.

[14] Newman MEJ. The structure and function of complex networks. *SIAM Review*, 2003, **45**(2): 167-256. DOI: 10.1137/s003614450342480.

[15] Fan DY, Xiong GM, Zhang AY *et al*. Effect of water-lever 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.]

[16] 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.]

[17] Luo FL, Wang L, Zeng B *et al.* Phenotypic plasticity and adaptive strategies of plants suited to the drawdown zone of the Three Gorges Reservoir in response to flooding. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(8): 3405-3413. [罗芳丽, 王玲, 曾波等. 三峡库区消落带适生植物对水淹的表型可塑性与适应策略. 生态学报, 2007, **27**(8): 3405-3413.]

[18] Wang XF, Liu TT, Gong XJ *et al*. Phosphorus forms in rhizosphere soils of four typical plants in the Littoral Zone of the Three Gorges Reservoir. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(4): 1342-1356. DOI: 10.5846/stxb201812032635. [王晓锋, 刘婷婷, 龚小杰等. 三峡库区消落带典型植物根际土壤磷形态特征. 生态学报, 2020, **40**(4): 1342-1356.]

[19] Wang J, Wang X, Jiang B *et al.* Plant community distribution patterns and its driving factors in the water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. *Science of the Total Environment*, 2020, 738: 139962. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.139962.