# 湿地植物功能性状对水文过程的响应研究进展

李 雅[1,2] 于秀波[1,2*] 刘 宇[1] 张广帅[1,2] 张全军[1,2] 段后浪[1,2]

([1]中国科学院地理科学与资源研究所, 中国科学院生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; [2]中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100190)

**摘 要** 水文过程是湿地生态系统的关键过程,直接影响湿地植物的生长、发育、繁殖和分布,调控着湿地生态系统的功能。本文回顾了湿地植物功能性状研究历程,阐述研究湿地植物功能性状有助于理解湿地植物在不同环境下的分布特征,并可以根据植物性状和环境属性之间的联系来预测植物对环境条件变化的响应。地下水位、土壤干湿交替状况和水深等水文要素,以及水文变化过程中的水位波动和洪水对湿地植物功能性状均会产生影响,不同水文过程对湿地植物产生影响的主导因素不同,湿地植物会改变不同的性状如株高、叶性状及生物量分配等以适应环境变化,其中植物表型可塑性是决定植物在环境变化条件下生存能力的重要性状。但是对于湿地植物地下性状响应特点的研究较少。最后提出未来应该加强对湿地植物地下根部性状的研究,重点关注湿地水位控制湿地植物生长和分布的应用性研究。

**关键词** 湿地植物; 植物功能性状; 水文过程; 湿地生态系统

**Response of wetland plant functional traits to hydrological processes: A review.**

LI Ya[1,2], YU Xiu-bo[1,2*], LIU Yu[1], ZHANG Guang-shuai[1,2], ZHANG Quan-jun[1,2], DUAN Hou-lang[1,2]

([1]*Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*; [2]*College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100190, *China*).

**Abstract**: Hydrological processes play essential roles in driving the growth, development, reproduction and distribution of wetland plants, with consequences on ecosystem functioning of wetlands. Here, we reviewed the research of the functional traits of wetland plants and elaborated that the research on the wetland plant functional traits is conducive to understand the distribution characteristics of wetland plant in different environments. We could forecast the responses of plants to the environmental changes based on the connection between plant traits and the environment. Many hydrological factors, such as water table, wetting and drying alternation, water depth, water table fluctuation and flooding, may influence plant functional traits in wetlands. To adapt to environmental changes, wetland plants alter functional traits such as plant height, leaf and biomass allocation according to the dominating factors of hydrological processes. Plant phenotypic plasticity is a key trait in determining plant viability under different environments. However, few studies have examined the belowground traits of wetland plants. Future studies should strengthen the research in belowground traits of wetland plants, with emphasis on applied research of the growth and distribution of wetland plants controlled by water level.

**Key words**: wetland plant; plant functional trait; hydrological process; wetland ecosystem.

湿地水文、湿地植物和湿地土壤是形成湿地生态系统的三大基本要素。湿地水文过程通常指湿地水的流入流出过程及其与其他生境因素的相互作用(王兴菊等,2006),它控制着湿地的形成与演化,塑造着湿地环境的生物、物理和化学特征,从而影响到湿地类型的分异,调控湿地的结构与功能。湿地植

国家自然科学基金项目(41471088)资助。
收稿日期: 2017-06-19 接受日期: 2017-12-25
*通讯作者 E-mail: yuxb@igsnrr.ac.cn

物作为湿地生态系统的重要组成成分,其结构、功能和生态特征能综合反映湿地生态环境的基本特点和功能特性(陈宜瑜,1995;李冬林等,2011;Moor *et al.*,2015)。在湿地生态系统中,湿地水文过程直接决定湿地植物的生长和分布,对湿地植物群落的形成和演变有重要影响,并最终影响着湿地生态系统的结构和组成(章光新等,2008;胡振鹏等,2010)。湿地水文过程可以通过湿地水文要素来表达,不同水文要素会通过影响湿地土壤环境以及其他环境因素影响湿地植物的生长状况和分布特征(王兴菊等,2006;章光新等,2008),水位波动和极端水位如洪水等水位变化过程会影响湿地植物的生长状况,塑造具有不同组成、结构的植物群落,是造成湿地植被演替的主要驱动力(章光新等,2008;李亚芳等,2016;Lin *et al.*,2016)。

植物的功能性状可以反映植物对外界环境条件变化的适应能力(Moor *et al.*,2017),是跨区域和跨尺度比较植物特征的指标,可用于预测植物应对外界环境干扰的反应(Weither *et al.*,1999;Dawson *et al.*,2017),常用作研究湿地植物对水文过程变化的响应(Lou *et al.*,2016;Dawson *et al.*,2017)。已有一些学者报道了湿地植物对水位、水深等的响应(杨娇等,2014;姚鑫等,2014;徐金英等,2016),其研究侧重于描述湿地植物竞争关系及群落演替等与水位的关系,以及针对人工控水等角度进行总结,从植物功能性状角度对湿地植物的适应性的综述较少见。

探讨湿地植物功能性状对湿地水文过程的响应,对于预测由于湿地水文条件的改变而对植物的生长、繁殖以及分布等产生的影响至关重要,且湿地植物在水文变化过程中的适应机制也可以基于湿地植物功能性状给出很好的解释。本文基于水文过程-环境因素-湿地植物功能性状之间的关系,首先介绍了湿地植物功能性状的研究进展,综述了不同水文要素和水位变化过程通过影响环境因素而对湿地植物功能性状产生影响,系统总结湿地植物功能性状对水文过程响应的最新研究进展,并梳理未来需要加强和重点研究的方向,旨在为今后开展湿地植物功能性状相关研究和湿地生态学研究提供参考。

## 1　湿地植物功能性状研究进展

### 1.1　湿地植物功能性状的研究历程

植物功能性状是指通过影响植物的生长、繁殖和存活而间接影响植物适合度的形态、生理和物候性状(Violle *et al.*,2007),它既可以表征植物物种之间的差异性,又可以通过研究其性状变异体现植物对外界环境的适应性。对湿地植物性状的研究由来已久,早期的研究主要利用植物性状对湿地植物进行功能组的分类(Boutin *et al.*,1993;Hills *et al.*,1994),并利用植物功能群组来研究湿地植物对外界环境变化如营养物质输入及气候变化的响应(McJannet *et al.*,1995;Chapin *et al.*,1996;Diaz *et al.*,1997)。之后开始利用湿地植物功能组以及植物性状来探讨群落构建的形成机制(Weiher *et al.*,1998),物种间的竞争效应(competitive effect)和竞争反应等(competitive response)(Keddy *et al.*,1998;Wang *et al.*,2010),并利用不同物种间性状的种间变异来研究湿地物种的进化机理(Shipley *et al.*,2000)。由于对功能性状一词的界定模糊不清,Violle 在 2007 年将植物功能性状进行了明确的定义,所提出的概念也被大多数人所认可(Violle *et al.*,2007;周道玮,2009;王平等,2010;雷羚洁等,2016)。随着对湿地植物功能性状的应用和研究越来越广泛,对其应用涉及到多个方面,如湿地生态系统碳循环、湿地生态系统服务功能及生态系统服务价值评估等(Ward *et al.*,2009;Tripathee *et al.*,2015;Moor *et al.*,2017)。

### 1.2　研究湿地植物功能性状的生态学意义

研究湿地植物功能性状,可以用于解释湿地植物在不同水文梯度下的分布特征。如植物的株高和叶性状可以用来解释植物的光竞争假设,植株高度是影响植物对光竞争能力的决定性因素,株高较高的优势种会影响周围较矮植物的光获得性,进而影响该物种在群落中的竞争能力和物种丰富度(Westoby *et al.*,2002;Garnier *et al.*,2012;Luo *et al.*,2016);叶性状是表达植物个体之间竞争空间和光资源的重要功能性状(符辉等,2015;Hanke *et al.*,2015;Lou *et al.*,2016)。植物根部不仅是个体之间竞争基质资源的主要功能性状,还是植物生活史策略的重要体现,植物在根系水平的变异有助于更好地说明湿地植物独特的适应机制,揭示湿地植物在湿地生态系统的带状分布特征(符辉等,2015;Shi *et al.*,2015;Baastrup-Spohr *et al.*,2015)。湿地植物的表型可塑性如枝条伸长能力、比叶面积、通气组织的形成等对于植物在水淹环境下的存活至关重要(Visser *et al.*,2000;McDonald *et al.*,2002;Voesenek

*et al.*,2004)。因此,湿地植物物种之间的形态学、生理学和表现性状的差异可以用来指示湿地植物沿水文梯度的相对位置,研究湿地植物特有的性状特点有助于更好地理解并预测湿地植物在不同环境中的带状分布特征以及种群丰富度等(Baastrup-Spohr *et al.*,2015;Shi *et al.*,2015)。

湿地植物性状能够客观地表达植物对外部环境的适应性(McIntyre *et al.*,1999;Moor *et al.*,2017),植物性状和环境属性之间紧密联系,利用植物性状可预测某些物种的行为如入侵性,或者预测其在湿地恢复过程中的响应(Matthews *et al.*,2009)。植物功能性状是植物功能生态学研究的重要内容,有助于阐释和深入理解生物进化过程等(周道玮,2009),预测外界环境条件的变化对植物分布的影响(Fu *et al.*,2015;Luo *et al.*,2016)。植物功能性状表征植物的生长、存活和繁殖,可以用来解释随着环境梯度变化物种丰富度发生改变的潜在机制(Violle *et al.*,2007)。如根据湿地植物的株高和株重在不同水分梯度下的反应,可以预测在不同的湿地水文条件下植物的响应及分布(Luo *et al.*,2016);基于湿地植物功能性状与植物的生长环境相联系,可探讨植物的生态位分化以及植物与环境之间的协同进化(Forrestel *et al.*,2015)。

## 2 湿地植物功能性状对不同水文要素的响应

### 2.1 湿地植物功能性状对地下水位的响应

湿地地下水位是影响湿地植物群落分布格局、物种多样性和植物生物量的重要因素(Fan *et al.*,2013;Xu *et al.*,2015),地下水位过浅会导致土壤水分过饱和,使植物忍受土壤缺氧的限制,故通常分布耐缺氧型物种;地下水位过深则导致土壤缺水而使植物受干旱胁迫,通常分布耐旱型植物(Orellana *et al.*,2012;Fan *et al.*,2013)。地下水位下降会使湿地植物群落类型从水生植物向中生植物转化(Xu *et al.*,2015;Cao *et al.*,2017)。对三江平原湿地的研究表明,持续干旱将会使小叶章(*Calamagrostis angustifolia*)群落逐渐替代毛苔草(*Carex lasiocarpa*)和灰脉苔草(*Carex appendiculata*)植物群落(Lou *et al.*,2016)。地下水位对湿地植物生物量的影响显著。对毛苔草和灰脉苔草的研究表明,其地上生物量和物种丰富度与地下水位呈负相关(Lou *et al.*,2016),Moore 等(2002)研究表明,维管束植物的地上生物量与地下水位呈显著负相关。随着地下水位下降,水生植物莎草科和灯心草科植物的地上生物量减少,中生植物包括禾本植物和草本植物的地上生物量显著增加(Cao *et al.*,2017)。

湿地地下水位影响土壤含水率,造成土壤的盐碱化程度及土壤的温湿度不同,进而影响土壤有机质的矿化速率和分解速率(Van *et al.*,2006;盛宣才等,2015),而土壤盐度和有机质含量等因素会直接影响植物生长(马金妍等,2009),湿地植物会通过改变性状以适应不同的地下水位。对芦苇(*Phragmites australis*)生长与地下水位关系的研究显示,不同地下水位对芦苇的株高、茎粗和分蘖影响显著,地下水位越浅,芦苇植株生长越高,随着地下水位降低,芦苇叶长、叶宽和叶面积减小(刘玉等,2008;苏芳莉等,2010)。当地下水位下降到一定程度会导致芦苇植株枯萎死亡(刘玉等,2008)。对蛇床子(*Cnidium dubium*)的研究发现,其叶片长度受地下水位影响显著,存在一个最适地下水位,地下水位太深太浅都会影响叶片长度(Hanke *et al.*,2015)。地下水位通过调节土壤水分而改变土壤营养物质含量,影响植物养分条件,进而改变植物群落的物种组成。随着地下水位上升,土壤碳矿化速率增加,氮矿化速率减小,使得土壤养分供应率降低会导致富营养植物如芦苇、柳叶菜(*Epilobium hirsutum*)和水薄荷(*Mentha aquatica*)的丰富度减少,贫营养植物如普通苔草(*Carex nigra*)和莎生苔草(*Carex arenaria*)更丰富(Van *et al.*,2006)。地下水位对湿地植物的影响不仅取决于地下水位的高低,水位影响持续的时间、植物固有的生态位,以及不同的湿地环境等也是决定影响程度的重要因素。但目前在理解湿地植物功能性状对地下水位响应的内在机理性研究尚不充分,需要进行深入探索。

### 2.2 湿地植物功能性状对干湿交替过程的响应

湿地水位梯度不同会显著影响湿地土壤的干湿状况,水位高会使土壤处于水淹状况,当水位下降到湿地土壤暴露出来,会使湿地土壤处于相对干旱状况。湿地土壤干湿状况的变化会改变湿地地表植被类型与个体形态(Maltchik *et al.*,2007)。湿地土壤干旱会使湿地植物生物量和物种多样性减少,并促进耐旱型湿地物种的增加。长时间的严重干旱,会使湿地范围以及典型水生物种生态幅变窄,加速湿地物种的消失(Garssen *et al.*,2014)。干旱胁迫环境会使植物的生理过程受到一定的抑制,忍受光辐射强度增加和空气相对湿度的能力减弱,植物通过

气孔开度的减小来减少水分的过度消耗,从而限制其光合作用(栾金花,2008)。在淹水环境下土壤与空气之间的气体交换速率减少会导致土壤环境中氧气缺乏,使土壤处于厌氧环境中,降低土壤氧化还原电位,影响植物根系对营养物质的吸收和植物的新陈代谢(Pezeshki,2001)。湿地植物类群如香蒲、苔草和芦苇会通过形成通气组织和气生根以抵抗缺氧环境,其深而广阔的根系、营养繁殖特性等也可以增强其对干扰的适应(Catford *et al.*,2014),往往成为局地优势物种。

湿地土壤干湿交替变化还会改变植物生物量的分配,在干旱条件下,湿地植物地下生物量和地上生物量之比增大,植物将更多的生物量分配在地下,通过增加根系的比例来促进植物对水分的吸收以适应干旱的环境(Maltchik *et al.*,2007)。湿地植物根深度的可塑性,是决定湿地植物应对湿地土壤干旱响应的重要因素,植物可以通过将根系延长至地下水来抵抗干旱,或通过快速繁殖的特性以度过干旱期(Catford *et al.*,2014;Garssen *et al.*,2014)。在淹水环境下湿地植物会减少根系的重量以减少氧气的消耗,同时增加叶部的生物量分配比例以增加植物与空气的接触面积提高氧的获得性(Visser *et al.*,2000;罗文泊等,2007)。

### 2.3　湿地植物功能性状对水深的响应

湿地不同的水深梯度会改变水下光照和底泥特性,并会影响土壤水分、供氧等环境条件,这些因素会通过影响植物的生长而对植物功能性状产生影响。随着水深增加,可利用的光资源会减少,水体透明度降低,各组织间气体传输的阻力增加,会使植物消耗地下部分的营养,更多沿垂直方向生长,减少水平方向的生长,如增加株高、降低分枝数量与密度,使深水区植株地上部分生物量的比率增加(符辉等,2012;李威等,2014;符辉等,2015)。不同水深梯度下的植物会通过改变自身形态性状如株高、叶片性状、茎杆性状以及生物量分配等来适应不同水深的胁迫(谭学界等,2006)。研究发现,水深不同显著影响荇菜(*Nymphoides peltatum*)的如叶柄长度,叶片长度和宽度等性状(Khanday *et al.*,2017)。锯齿草、荸荠和北美香睡莲(*Nymphaea odorata*)在不同水深处生长的植物其生物量显著不同,植物功能性状如茎的数量,茎秆长度、叶片长度及宽度和叶面积等也有所不同(Serna *et al.*,2015)。穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)在深水中生长时,会改变茎的结构使茎伸长,其植株高度和分枝长显著增加、分枝数量显著降低,以适应水深的变化(Strand *et al.*,2001;罗文泊等,2007)。对生长在不同水深环境下的芦苇对比发现,深水中(如 70 cm)生长的芦苇茎秆更高数量更少,地上生物量比地下生物量大(Vretare *et al.*,2001;Dolinar *et al.*,2016)。水深对植物生物量的影响也因植物种类不同而有差别,水葱(*Scirpus validus*)、菖蒲(*Acorus calamus*)、香蒲(*Typha orientalis*)、茭草(*Zizania caduciflora*)和三棱草(*Bolboschoenus medianus*)在不同的水深梯度下生长时会增加地上部分生物量、减少地下部分生物量及增加地上部分的伸长生长来适应水深的增加(Blanch *et al.*,1999;袁桂香等,2011),以获取更多的 $CO_2$满足植物生长。

水位太深对植物的生长和繁殖有显著的抑制作用,淹水环境下水深变化会通过限制植物可利用的资源如二氧化碳(Blanch *et al.*,1999)和氧气(Armstrong,1999)的量影响植物的生长、繁殖与分布(符辉等,2012;李威等,2014)。研究发现,当水深超过 3 m 时荇菜基本上不能生存(Khanday *et al.*,2017)。氧气是湿地生态系统的限制性元素之一,当湿地植物完全被水淹后会通过重新分配生物量的方式来度过不利的环境,比如将更多的生物量分配给地上部分来增加氧气的吸收,并减少地下生物量以减少氧气的消耗(Yan *et al.*,2015)。植物性状对水深梯度的适应性响应只是外在表现形式,根本原因可能是支配这些性状的个体发育和异速生长过程与环境因子之间的相互作用(符辉等,2012)。

## 3　湿地植物功能性状对水位变化过程的响应

### 3.1　湿地植物功能性状对水位波动的响应

水位变化过程中的水体波动会通过影响水环境中气体溶解量而对湿地植物产生影响。在水体静止的状态下,植物的光合作用会因为水体中营养物质和气体扩散传播的速度慢而受到限制。但在水体波动的状况下,水体流动会促进水中气体和营养物质的输送与传播,从而促进植物的光合作用以及植物的生长(Bornette *et al.*,2011)。有研究表明,在水体波动状态下生长的锯齿草(*Cladium jamaicense*)和荸荠(*Eleocharis cellulose*),其生物量明显比静水状态下要大(Serna *et al.*,2015),水体波动和持续时间会影响白睡莲(*Nymphaea alba*)的地上生物量和植物性状(Paillisson *et al.*,2006)。

水位变化的振幅、水位波动的周期和时间都会对湿地植物产生影响。当水位变化明显时,植物会呈现出一些形态变化如改变茎的寿命,以及改变植物地上-地下生物量的分配,在较大的水文波动情况下,植物会增加地下生物量的分配比例从而更好地适应环境(Blanch *et al.*,1999;Vretare *et al.*,2001)。水位波动强烈会破坏或者折断芦苇的干茎秆,由于干茎秆对芦苇根系统通气过程有重要影响,因此水位波动变化剧烈会通过减少氧气向根部的输送来影响芦苇的生存能力(White *et al.*,2002;Dolinar *et al.*,2016)。

### 3.2 湿地植物功能性状对洪水的响应

极端水位如洪水会对植物的生长和分布造成影响,如1998年夏天长江发生特大洪水,洪水过后鄱阳湖湿地马来眼子菜(*Potamogeton malaianus*)、苦草(*Vallsineria spiralis*)和灰化苔草的密度以及生物量都显著下降,洪水对湿地植物地上生物量的影响远大于地下生物量,严重影响沉水植物第二年的生长(Cui *et al.*,2000)。洪水发生的时间不同会对湿地植物的生长和分布产生不同的影响,在春季发生洪水会影响湿地植物萌发(Armstrong *et al.*,1999),在夏季发生洪水会导致水体中有些湿地物种消失(Cui *et al.*,2000),在秋季发生洪水则会影响植物的营养积累过程,并影响湿地植物第二年的生长和生物量(Dolinar *et al.*,2016)。在洪水淹没条件下有氧代谢使得植物在细胞水平上可以耐受缺氧的环境,水淹可以使得植物从有氧代谢向厌氧代谢方向转化,湿地植物通过预存营养物质以及减少对碳水化合物(包括淀粉和可溶性糖)的消耗来适应缺氧的淹水环境(Yan *et al.*,2015)。随着洪水泛滥的增加,为减缓水位过高对自身的伤害,茜草(*Genipa spruceana*)会产生自我保护策略如减少植物叶片的生物量,增加茎秆的生物量等(Carvalho *et al.*,2013)。

洪水泛滥会使植物处于水淹环境下,促使植物产生一系列形态和生理的变化以适应水环境下光照、氧气和二氧化碳缺乏,概括起来主要包括两种策略,即"逃避"和"沉默"两种适应策略(Bailey-Serres *et al.*,2012;Garssen *et al.*,2015)。"逃避"策略是指植物改变一些形态特征通过重新与空气接触来提高光、氧气和二氧化碳的可获得性,以适应洪水泛滥造成其不适的生长环境。有研究表明,水位线以上的植株高度,植株伸长枝条的能力以及根孔隙度的可塑性是决定植物在长时间水淹环境下存活率和生长速率的关键性状(Catford *et al.*,2014;Fan *et al.*,2015;Garssen *et al.*,2015)。"沉默"策略是指植物在不利的环境条件下,尤其是在显著缺氧的环境下通过调整自身的生理机能来使得植物能够延长其存活时间,包括降低增长率,减缓新陈代谢活动等(Geigenberger,2003;Catford *et al.*,2014)。在被水淹期间,植物体内存储的糖类可以延长植物的存活时间,当植物完全适应水淹的环境后,植物维持生物量待水退后植物再重新生长(Garssen *et al.*,2015;Voesenek *et al.*,2015)。植物在洪水淹没条件下产生的适应性策略与植物被水淹的程度有关,在部分被水淹环境下空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)会产生"逃避"策略如伸长枝条,在完全被淹没时则会产生"沉默"策略以适应淹水环境(Fan *et al.*,2015)。

## 4 结论与展望

研究湿地植物功能性状对水文过程的响应可以为有效地进行湿地管理提供理论依据,水位管理是改变湿地物种功能平衡和群落结构的有效工具。探讨湿地植物功能性状与水文条件之间的关系,不仅为预测全球气候变化对湿地植物分布的影响提供了有效的研究手段,还能根据功能性状的指示作用来制定生物多样性保护策略、植被恢复方案等,为湿地生态系统的保护提供建议。国内外关于湿地植物功能性状及其与水文要素的作用关系已进行了大量研究,从最初研究水文过程影响湿地植物的分布格局、群落演替,发展到对植物生长和生存策略的影响,湿地植物通过性状改变来适应水文过程的变化。近年来提出基于植物功能性状建立湿地植物与湿地功能之间的联系,来研究水文过程对湿地生态系统功能以及湿地生态系统服务价值评估等方面。湿地植物功能性状可为湿地生态系统的研究提供有效的手段,但还存在一些不足,今后的研究需要关注以下三点:

(1)对湿地植物性状的研究多集中于地上易测量的性状如株高、叶片长度和比叶面积等,但是对于湿地植物的地下性状如根部特性的研究较少,对根部进行分级的研究也有欠缺,今后的研究应该加强湿地植物根部特性对水位梯度变化的响应研究。

(2)研究尺度不同对功能性状的影响不同,不同生态尺度如湖泊、样带和个体对植物功能性状的

影响有显著差异,时间尺度如水位的年际和年内变化对植物性状的影响不同,不同研究尺度对植物影响的主要环境驱动因子不同,今后的研究应该加强多尺度长时间序列的系统性研究。

(3)要加强应用性的研究,湿地植物生长和分布直接受水位的影响,在湿地管理中可以通过控制水位限制繁殖能力较强植物的生长,研究植物功能性状及特点对水文过程的响应可以更好地为湿地的管理提供理论依据,有助于湿地生态系统功能更好的发挥。

**参考文献**


陈宜瑜. 1995. 中国湿地研究. 长春: 吉林科学技术出版社.

符　辉, 袁桂香, 曹　特, 等. 2012. 水深梯度对苦草(*Vallisneria natans*)克隆生长与觅食行为的影响. 湖泊科学, **24**(5): 705-711.

符　辉, 钟家有, 袁桂香, 等. 2015. 沉水植物功能性状变异的来源与结构以微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)为例. 湖泊科学, **27**(3): 429-435.

胡振鹏, 葛　刚, 刘成林, 等. 2010. 鄱阳湖湿地植物生态系统结构及湖水位对其影响研究. 长江流域资源与环境, **19**(6): 597-605.

雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 等. 2016. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望. 生物多样性, **24**(8): 922-931.

李冬林, 王　磊, 丁晶晶, 等. 2011. 水生植物的生态功能和资源应用. 湿地科学, **9**(3): 290-296.

李　威, 何　亮, 朱天顺, 等. 2014. 洱海苦草(*Vallisneria natans*)水深分布和叶片 C、N、P 化学计量学对不同水深的响应. 湖泊科学, **26**(4): 585-592.

李亚芳, 陈心胜, 项文化, 等. 2016. 不同高程短尖苔草对水位变化的生长及繁殖响应. 生态学报, **36**(7): 1959-1966

刘　玉, 王国祥, 潘国权. 2008. 地下水位对芦苇叶片生理特征的影响. 生态与农村环境学报, **97**(4): 53-56.

栾金花. 2008. 干旱胁迫下三江平原湿地毛苔草光合作用日变化特性研究. 湿地科学, **6**(2): 223-228.

罗文泊, 谢永宏, 宋凤斌. 2007. 洪水条件下湿地植物的生存策略. 生态学杂志, **26**(9): 1478-1485.

马金妍, 石　冰, 王开运, 等. 2009. 崇明东滩湿地围垦区芦苇生物量影响因素初探. 生态与农村环境学报, **25**(4): 100-102.

盛宣才, 邵学新, 吴　明, 等. 2015. 水位对杭州湾芦苇湿地土壤有机碳、氮、磷含量的影响. 生态与农村环境学报, **31**(5): 718-723.

苏芳莉, 张潇予, 郭成久, 等. 2010. 地下水埋深与芦苇生长的响应机制研究.灌溉排水学报, **29**(6): 129-132.

谭学界, 赵欣胜. 2006. 水深梯度下湿地植被空间分布与生态适应. 生态学杂志, **25**(12): 1460-1464.

王　平, 盛连喜, 燕　红, 等. 2010. 植物功能性状与湿地生态系统土壤碳汇功能. 生态学报, **30**(24): 6990-7000.

王兴菊, 许士国, 张　奇. 2006. 湿地水文研究进展综述. 水文, **26**(4): 1-5.

徐金英, 陈海梅, 王晓龙. 2016. 水深对湿地植物生长和繁殖影响研究进展. 湿地科学, **14**(5): 725-732.

杨　娇, 厉恩华, 蔡晓斌, 等. 2014. 湿地植物对水位变化的响应研究进展. 湿地科学, **12**(6): 807-813.

姚　鑫, 杨桂山, 万荣荣, 等. 2014. 水位变化对河流、湖泊湿地植被的影响. 湖泊科学, **26**(6): 813-821.

袁桂香, 吴爱平, 葛大兵, 等. 2011. 不同水深梯度对 4 种挺水植物生长繁殖的影响. 环境科学学报, **31**(12): 2690-2697.

章光新, 尹雄锐, 冯夏清. 2008. 湿地水文研究的若干热点问题. 湿地科学, **6**(2): 105-115.

周道玮. 2009. 植物功能生态学研究进展. 生态学报, **29**(10): 5644-5655.

Armstrong J, Afreen-Zobayed F, Blyth S, *et al*. 1999. *Phragmites australis*: Effects of shoot submergence on seedling growth, and survival and radial oxygen loss from roots. *Aquatic Botany*, **64**: 275-289.

Baastrup-Spohr L, Sand-Jensen K, Nicolajsen SV, *et al*. 2015. From soaking wet to bone dry: Predicting plant community composition along a steep hydrological gradient. *Journal of Vegetation Science*, **26**: 619-630.

Bailey-Serres J, Lee SC, Brinton E. 2012. Waterproofing crops: Effective flooding survival strategies. *Plant Physiology*, **160**: 1698-1709.

Blanch SJ, Ganf GC, Walker KF. 1999. Growth and resource allocation in response to flooding in the emergent sedge *Bolboschoenus medianus*. *Aquatic Botany*, **63**: 145-160.

Bornette G, Puijalon S. 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: A review. *Aquatic Sciences*, **73**: 1-14.

Boutin C, Keddy P. 1993. A functional classification of wetland plants. *Journal of Vegetation Science*, **4**: 591-600.

Cao R, Wei X, Yang YHS, *et al*. 2017. The effect of water table decline on plant biomass and species composition in the Zoige peatland: A four-year *in situ* field experiment. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **247**: 389-395.

Carvalho G, Jose F, de Freitas M, *et al*. 2013. Growth, biomass partitioning and photosynthesis of young plants of *Genipas pruceana* subjected to flooding. *Cerne*, **19**: 193-200.

Catford JA, Jansson R. 2014. Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist*, **204**: 19-36.

Chapin FS, BretHarte MS, Hobbie SE, *et al*. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 347-358.

Cui XH, Zhong Y, Chen JK. 2000. Influence of a catastrophic flood on densities and biomasses of three plant species in Poyang Lake, China. *Journal of Freshwater Ecology*, **15**: 537-541.

Dawson SK, Warton DI, Kingsford RT, *et al*. 2017. Plant traits of propagule banks and standing vegetation reveal flooding

alleviates impacts of agriculture on wetland restoration. *Journal of Applied Ecology*, doi: 10.1111/1365-2664.12922.

Diaz S, Cabido M. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **8**: 463-474.

Dolinar N, Regvar M, Abram D, *et al*. 2016. Water-level fluctuations as a driver of *Phragmites australis* primary productivity, litter decomposition, and fungal root colonisation in an intermittent wetland. *Hydrobiologia*, **774**: 69-80.

Fan SF, Yu HH, Liu CH, *et al*. 2015. The effects of complete submergence on the morphological and biomass allocation response of the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*. *Hydrobiologia*, **746**: 159-169.

Fan Y, Li H, Miguez-Macho G. 2013. Global patterns of groundwater table depth. *Science*, **339**: 940-943.

Forrestel EJ, Ackerly DD, Emery NC. 2015. The joint evolution of traits and habitat: Ontogenetic shifts in leaf morphology and wetland specialization in Lasthenia. *New Phytologist*, **208**: 949-959.

Fu H, Zhong JY, Yuan GX, *et al*. 2015. A functional-trait approach reveals community diversity and assembly processes responses to flood disturbance in a subtropical wetland. *Ecological Research*, **30**: 57-66.

Garnier E, Navas ML. 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **32**: 365-399.

Garssen AG, Baattrup-Pedersen A, Voesenek LACJ, *et al*. 2015. Riparian plant community responses to increased flooding: A meta-analysis. *Global Change Biology*, **21**: 2881-2890.

Garssen AG, Verhoeven JTA, Soons MB. 2014. Effects of climate-induced increases in summer drought on riparian plant species: A meta-analysis. *Freshwater Biology*, **59**: 1052-1063.

Geigenberger P. 2003. Response of plant metabolism to too little oxygen. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**: 247-256.

HankeJM, LudewigK, Jensen K. 2015. Effects of water level and competition on the endangered river corridor plant *Cnidium dubium* in the context of climate change. *Wetlands Ecology and Management*, **23**: 215-226.

Hills JM, Murphy KJ, Pulford ID, *et al*. 1994. A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups. *Functional Ecology*, **8**: 242-252.

Keddy P, Fraser LH, Wisheu IC. 1998. A comparative approach to examine competitive response of 48 wetland plant species. *Journal of Vegetation Science*, **9**: 777-786.

Khanday SA, Yousuf AR, Reshi ZA, *et al*. 2017. Management of *Nymphoides peltatum* using water level fluctuations in freshwater lakes of Kashmir Himalaya. *Limnology*, **18**: 219-231.

Lin HJ, Huang CH, Hwang GW, *et al*. 2016. Hydrology drives vegetation succession in a tidal freshwater wetland of subtropical Taiwan. *Wetlands*, **36**: 1109-1117.

Lou Y, Pan Y, Gao C, *et al*. 2016. Response of plant height, species richness and aboveground biomass to flooding gradient along vegetation zones in floodplain wetlands, Northeast China. *PLoS One*, **11**: e0153972.

Luo FL, Huang L, Lei T, *et al*. 2016. Responsiveness of performance and morphological traits to experimental submergence predicts field distribution pattern of wetland plants. *Journal of Vegetation Science*, **27**: 340-351.

Maltchik L, Rolon AS, Schott P. 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology*, **8**: 23-28.

Matthews JW, Peralta AL, Soni A, *et al*. 2009. Local and landscape correlates of non-native species invasion in restored wetlands. *Ecography*, **32**: 1031-1039.

McDonald MP, Galwey NW, Colmer TD. 2002. Similarity and diversity in adventitious root anatomy as related to root aeration among a range of wetland and dryland grass species. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 441-451.

McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, *et al*. 1999. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 621-630.

McJannet CL, Keddy PA, Pick FR. 1995. Nitrogen and phosphorus tissue concentrations in 41 wetland plants: A comparison across habitats and functional groups. *Functional Ecology*, **9**: 231-238.

Moor H, Hylander K, Norberg J. 2015. Predicting climate change effects on wetland ecosystem services using species distribution modeling and plant functional traits. *Ambio*, **44**: S113-S126.

Moor H, Rydin H, Hylander K, *et al*. 2017. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, **105**: 1623-1635.

Moore TR, Bubier JL, Frolking SE, *et al*. 2002. Plant biomass and production and $CO_2$ exchange in an ombrotrophic bog. *Journal of Ecology*, **90**: 25-36.

Orellana F, Verma P, Loheide II SP, *et al*. 2012. Monitoring and modeling water-vegetation interactions in groundwater-dependent ecosystems. *Reviews of Geophysics*, **50**: RG3003

Paillisson JM, Marion L. 2006. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany*, **84**: 259-266.

Pezeshki SR. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, **46**: 299-312.

Serna A, Richards JH, Troxler TG, *et al*. 2015. Vegetation and soil response to hydrology in a recreated Everglades. *Hydrobiologia*, **757**: 167-183.

Shi FX, Song CC, Zhang XH, *et al*. 2015. Plant zonation patterns reflected by the differences in plant growth, biomass partitioning and root traits along a water level gradient among four common vascular plants in freshwater marshes of the Sanjiang Plain, Northeast China. *Ecological Engi-*

*neering*, **81**: 158-164.

Shipley B, Lechowicz MJ. 2000. The functional coordination of leaf morphology, nitrogen concentration, and gas exchange in 40 wetland species. *Ecoscience*, **7**: 183-194.

Strand JA, Weisner SEB. 2001. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant *Myriophyllum spicatum*. *Journal of Ecology*, **89**: 166-175.

Tripathee R, Schaefer KVR. 2015. Above- and belowground biomass allocation in four dominant salt marsh species of the Eastern United States. *Wetlands*, **35**: 21-30.

van Bodegom PM, Oosthoek A, Broekman R, *et al*. 2006. Raising groundwater differentially affects mineralization and plant species abundance in dune slacks. *Ecological Applications*, **16**: 1785-1795.

Violle C, Navas ML, Vile D, *et al*. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**: 882-892.

Visser EJW, Bögemann GM, van de Streeg HM, *et al*. 2000. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. *New Phytologist*, **148**: 93-103.

Voesenek LACJ, Bailey-Serres J. 2015. Flood adaptive traits and processes: An overview. *New Phytologist*, **206**: 57-73.

Voesenek LACJ, Rijnders JHGM, Peeters AJM, *et al*. 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: From genes to communities. *Ecology*, **85**: 16-27.

Vretare V, Weisner SEB, Strand JA, *et al*. 2001. Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. *Aquatic Botany*, **69**: 127-145.

Wang P, Stieglitz T, Zhou DW, *et al*. 2010. Are competitive effect and response two sides of the same coin, or fundamentally different? *Functional Ecology*, **24**: 196-207.

Ward SE, Bardgett RD, McNamara NP, *et al*. 2009. Plant functional group identity influences short-term peatland ecosystem carbon flux: Evidence from a plant removal experiment. *Functional Ecology*, **23**: 454-462.

Weiher E, Clarke GDP, Keddy PA. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, **81**: 309-322.

Weiher E, van der Werf A, Thompson K, *et al*. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 609-620.

Westoby M, Falster DS, Moles AT, *et al*. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 125-159.

White SD, Ganf GG. 2002. A comparison of the morphology, gas space anatomy and potential for internal aeration in *Phragmites australis* under variable and static water regimes. *Aquatic Botany*, **73**: 115-127.

Xu XL, Zhang Q, Tan ZQ, *et al*. 2015. Effects of water-table depth and soil moisture on plant biomass, diversity, and distribution at a seasonally flooded wetland of Poyang Lake, China. *Chinese Geographical Science*, **25**: 739-756.

Yan H, Liu R, Liu Z, *et al*. 2015. Growth and physiological responses to water depths in *Carex schmidtii* Meinsh. *PLoS One*, **10**: e0128176.

**作者简介**　李　雅, 女, 1989 年生, 博士研究生, 主要从事湿地植物功能性状相关研究。E-mail: liy.14b@ igsnrr.ac.cn

**责任编辑**　魏中青