

DOI: 10.5846/stxb201908011629

刘瑞雪, 陈龙清. 水淹干扰对水库水滨带植物群落稳定性与种间关系的影响. 生态学报, 2021, 41(16): 6566-6579.

Liu R X, Chen L Q. Effect of flooding disturbance on plant community stability and interspecific relationship in the riparian zone of reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(16): 6566-6579.

水淹干扰对水库水滨带植物群落稳定性与种间关系的影响

刘瑞雪¹, 陈龙清^{2,*}

1 深圳大学建筑与城市规划学院, 深圳 518060

2 西南林业大学西南风景园林工程技术研究中心, 昆明 650224

摘要:受城市化与人类活动等因素影响而退化的水滨带植被的恢复与重建是近年来生态环境的热点问题。植物群落的种间关系直接影响植被的演替与恢复。以南水北调中线一期工程通水前的丹江口水库原有水滨带植被为研究对象, 对年均多于 9 个月(海拔 142 m 以下)、6—9 个月(海拔 142—147 m)、3—6 个月(海拔 147—151 m)和少于 3 个月(海拔 151—157 m)的 4 种不同强度水淹干扰的水滨带植物群落的稳定性和种间关系进行分析, 探讨不同水淹干扰强度对水库水滨带植物群落稳定性及种间关系的影响。采用 M. Godron 稳定性测定法对植物群落稳定性进行分析, 通过方差比率(VR)、 χ^2 检验、联结系数(AC)以及 Spearman 秩相关检验对不同水淹干扰强度下的植物群落优势种进行种间关联分析。结果表明: (1) 水库水滨带植物群落稳定性从高到低依次为水淹时长 3—6 个月、水淹时长 6—9 个月、水淹时长少于 3 个月和水淹时长多于 9 个月。中度水淹干扰下的植物群落稳定性要好于重度和轻度水淹干扰的植物群落; (2) 不同水淹干扰强度下水滨带植物群落总体性关联表现为显著正相关。随着水淹时间增加, 群落中正联结种对占总对数的比例呈下降趋势, 负联结种对比例呈增加趋势, 正负联结比值降低, 群落内种间联结强度逐渐降低, 说明水淹干扰强度增加会导致水滨带植物群落种群间相互依存关系减弱或竞争关系加剧。在此基础上, 探讨不同水淹干扰强度下物种的空间分布和生态习性, 并提出针对不同水淹干扰强度的水滨带植被恢复的物种选择建议。

关键词:水滨带; 植物群落; 水淹干扰; 群落稳定性; 种间关系; 丹江口水库

Effect of flooding disturbance on plant community stability and interspecific relationship in the riparian zone of reservoir

LIU Ruixue¹, CHEN Longqing^{2,*}

1 School of Architecture and Urban Planning, Shenzhen University, Shenzhen 518060, China

2 Southwest Research Center for Landscape Architecture Engineering (State Forestry and Grassland Administration), Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

Abstract: The restoration and reconstruction of the degraded riparian vegetation affected by urbanization and human activities have been a hot issue of the ecological environment in recent years. The interspecific relationships of plant communities directly affect the succession and restoration of vegetation. To explore the impact of flooding disturbance on community stability and interspecific relationships in the riparian zone of reservoir, the original riparian vegetation in Danjiangkou Reservoir before the first phase of the Middle Route of the South-to-North Water Diversion Project was investigated. The stability and interspecific relationship of plant communities in the riparian zone under the influence of four

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2012BAC06B03)

收稿日期: 2019-08-01; 网络出版日期: 2021-05-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: clqhzau@126.com

different flooding durations were analyzed. Annual average flooding duration was categorized as: those of more than 9 months (below 142 m above sea level), 6 to 9 months (between 142 m and 147 m above sea level), 3 to 6 months (between 147 m and 151 m above sea level), and less than 3 months (between 151 m and 157 m above sea level). The stability of plant communities was analyzed by the M. Godron stability measurement method, and the interspecific correlation analysis of dominant species in plant communities under different flood disturbance was conducted by variance ratio, χ^2 test, association coefficient value, and Spearman rank correlation test. The results indicated that: (1) the order of community stability of riparian vegetation from high to low was: 3 to 6 months flooding duration, 6 to 9 months flooding duration, less than 3 months flooding duration, and more than 9 months flooding duration. In a word, the stability of plant community under moderate flooding disturbance was better than the stability of plant community under severe and mild flooding disturbance. (2) There were significantly positive correlations among riparian vegetation of Danjiangkou Reservoir at different flooding disturbance. With the increase of flooding duration, the ratio of the positive correlation species to the total species was decreased, the ratio of the negative correlation species to the total species was increased, the ratio of positive and negative correlations species was decreased, and the strength of interspecific association within the community decreased gradually. The results suggested that the interdependence of interspecific association was decreased or the competition of interspecific association was increased within the riparian plant communities along with the increase of flooding disturbance intensity. Based on the results, the spatial distribution and ecological habits of plant species under different flooding duration were discussed. Some suggestions on species selection for vegetation restoration in the riparian zone with different flooding duration were put forward.

Key Words: Riparian zone; plant community; flooding disturbance; community stability; interspecific relationship; Danjiangkou Reservoir

水滨带是由于水位涨落水陆交接地带的土地周期性淹没或出露于水面的区域^[1]。水滨带植被具有稳定堤岸、保护水质、保持陆地-水生生态系统连通性以及维持物种多样性等重要生态功能^[2-3]。由于快速城市化和人类活动等多种因素的影响,目前世界范围的水滨带植被均出现退化的现象,严重威胁水域的生态安全^[4-7]。出于对水资源和能源的迫切需求,长江成为世界上拥有已建或在建水利工程最多的河流^[8]。水利工程建设对社会经济发展和人民生活水平提高发挥着重要作用,同时也带来严重的生态问题,其中之一就是人工调节的水位波动严重影响水滨带植被的生长^[9-11]。水滨带植被的恢复重建已成为近年来生态环境的热点问题^[12-14]。

种间关系是群落内种群之间的相互关系,是种群间相互联系和影响的综合反映,决定了群落的组成、结构、功能以及动态变化特征^[15]。种间关系包括种间联结和种间相关两个方面。种间联结指不同物种在空间分布上的相互关联性,以物种的存在与否为依据,是物种之间相互吸引或排斥的表征属性;种间相关则以物种的数量信息为依据,体现物种之间的定量关系^[16]。种间联结和种间相关能够反映物种在生境中相互影响和作用的有机联系,是解释群落的组成、结构、功能和演替趋势以及物种-环境关系的重要基础,是植被恢复重建和生物多样性保护的重要科学依据^[17]。国内外对植物群落种间关系的研究多集中于针对同一生境条件下或同一干扰方式下的植物群落种间关联性^[15,18-20],关于不同强度水淹干扰对水滨带植物群落种间关系影响的相关研究尚鲜有报道。

丹江口水库位于长江最大支流汉江和最长支流丹江的交汇处,是我国南水北调中线工程的水源地和亚洲最大的人工湖。自 1974 年丹江口水利枢纽初期工程建成,丹江口水库平稳运行 40 年。经过 40 年的自然植被演替,丹江口水库水滨带上已形成独特的生态系统和明显不同于水生或陆生植被的以草本植物为主的植物群落。2014 年 12 月南水北调中线一期工程正式通水,曾经的水滨带植被被淹没,在更高的海拔上将形成新的水滨带植被。目前有关水淹干扰对水库水滨带植物群落影响的研究多集中在水淹干扰对物种组成、群落结

构及物种多样性的影响等方面^[8,21-22],有关水淹干扰对植物群落稳定性和种间关系的研究尚未见报道。本研究以南水北调中线一期工程通水前的丹江口水库原有水滨带植被为研究对象,分析不同水淹干扰强度下水滨带植物群落稳定性和种间关系,探讨不同水淹干扰强度影响下水滨带植物群落的组成结构和动态变化。以期揭示水库水滨带植物群落对水淹干扰的响应规律,从而为水库水滨带植被恢复重建、生物多样性保护和水域生态环境管理等提供科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

丹江口水库(32°36'—33°48' N,110°59'—111°49' E)位于河南省和湖北省交界处,主要包括河南省淅川县的丹库和湖北省丹江口市的汉库。地处亚热带温暖半湿润季风区,年均气温 13.7℃,年均蒸发量 854 mm,年均降水量 873.3 mm,降雨主要集中在 5—10 月。地带性植被主要为亚热带落叶阔叶林,以及部分常绿阔叶林和针阔混交林^[8]。

1.2 样地设置与群落调查

于 2013 年 5—7 月对丹江口水库水滨带植被进行实地调查。根据库区 1:1 万地形图,结合高分辨率遥感影像,综合考虑水滨带植被情况和生境特点以及可达性,均匀设置 51 个调查区域,每个调查区域面积为 1 km² (1 km×1 km)(图 1)。在调查区域内从水面以上有植物出现的地方起至海拔 157 m 的范围内,根据植物物种组成的变化设置植物群落调查样地。

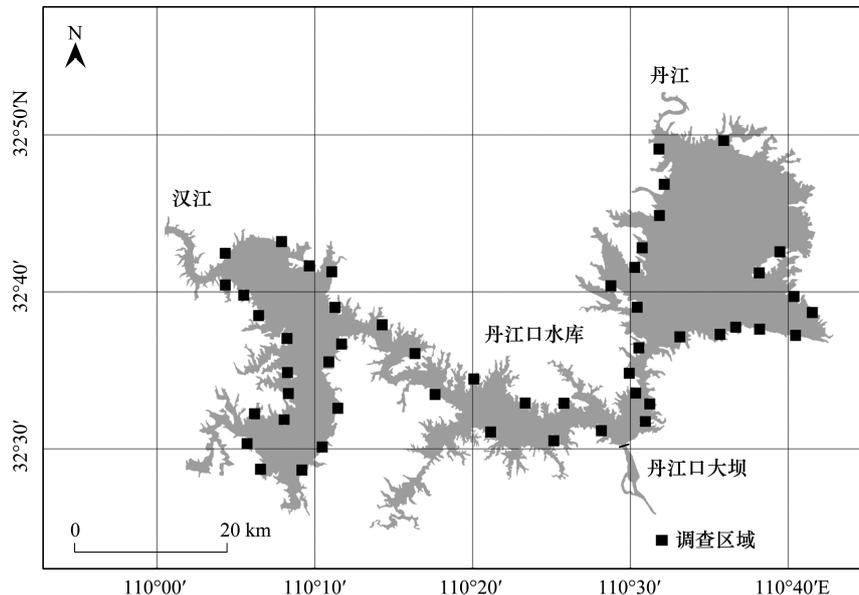


图 1 调查区域分布图

Fig.1 Distribution of 51 sampling sites in the riparian zone of Danjiangkou Reservoir

采用样方法对植物群落进行调查。由于水滨带植物群落以草本植物为主,针对每个植物群落随机布设 5 个 2 m×2 m 草本植物群落样方,记录样方中出现的所有维管植物,测定盖度、高度和多度。植物种类鉴定依据《中国植物志》和《湖北植物志》。使用手持 GPS 对每个群落进行空间定位,记录海拔高度。

为了研究水淹干扰强度对水滨带植物群落的影响,利用丹江口水库初期 30 年(1979—2009 年)的水位数据,将水滨带的水淹干扰分为 4 种类型:1)年均水淹时长多于 9 个月(FD 9):植物群落生长在海拔 142 m 以下,年平均水淹时长超过 9 个月,较少露出水面;2)年均水淹时长 6—9 个月(FD 6—9):植物群落生长在海拔 142—147 m 之间,从秋季到第二年春季被水淹没,年平均水淹时长在 6 到 9 个月之间;3)年均水淹时长 3—

6 个月 (FD 3—6): 植物群落生长在海拔 147—151 m 之间, 年平均水淹时长在 3 到 6 个月之间; 4) 年均水淹时长少于 3 个月 (FD 0—3): 植物群落生长在海拔 151—157 m 之间, 年平均水淹时间少于 3 个月, 且存在干旱期。

1.3 数据分析

1.3.1 物种重要值

植物的重要值反映了植物在群落中的优势程度, 是种间关系分析的基础。计算群落中每个物种的重要值: 重要值 = (相对盖度 + 相对多度 + 相对高度) / 3

其中, 相对盖度 = 某物种在一个样方中的盖度 / 该样方所有物种盖度之和;

相对多度 = 某物种在一个样方中的多度 / 该样方所有物种多度之和;

相对高度 = 某物种在一个样方中的平均高度 / 该样方物种平均高度之和。

1.3.2 群落稳定性分析

采用 M. Godron 稳定性测定法^[23], 对不同水淹干扰强度下植物群落的物种数量倒数百分率和对应的累积相对频度, 建立平滑曲线模型 ($y = ax^2 + bx + c$, 其中 y 表示某一群落物种累积相对频度, x 表示群落中物种总数倒数的累积), 再与直线 $y = 100 - x$ 相交, 得到交点坐标。交点坐标即为植物群落的稳定性比值。计算出的稳定性比值越接近于 20/80, 该植物群落越稳定。

1.3.3 种间总体关联性检验

采用 Schluter 提出的方差比率 VR 对植物群落进行总体关联性检验^[24]。根据物种在群落的存在与否, 将原始数据转换成二元数据矩阵。 VR 值表征植物群落内物种间的总体关联性指数, W 用来检验总体关联性是否显著。具体计算公式为:

$$VR = \frac{S_T^2}{\delta_T^2}$$

$$S_T^2 = 1/N \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2$$

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i (1 - P_i)$$

$$P_i = n_i / N$$

式中, S 为总物种数; N 为总样方数; P_i 为物种 i 出现的频度; T_j 为样方 j 内出现的所研究物种总数; t 为样方中种的平均数; n_i 为物种 i 出现的样方数。

假设群落内物种间无显著关联, 在独立性假设条件下 VR 期望值为 1。若 $VR = 1$, 则接受原假设, 即表示所有物种之间无关联; 若 $VR > 1$ 或者 $VR < 1$, 则拒绝原假设, 即种间表现为正关联或负关联。利用统计量 W 来检验方差比率 VR 偏离 1 的显著程度, $W = VR \times N$ 。若 $\chi^2_{(0.95, N)} < W < \chi^2_{(0.05, N)}$, 表明研究对象的种间总体关联不显著, 反之若 $W > \chi^2_{(0.05, N)}$ 或 $W < \chi^2_{(0.95, N)}$, 则种间总体关联显著。

1.3.4 种对间关联性检验

(1) χ^2 检验

用 χ^2 统计量来判断种对间的关联性。由于样方是非连续性取样, 所以采用 Yates 的连续校正公式计算 χ^2 值^[16]:

$$\chi^2 = \frac{N[|ad - bc| - 0.5N]^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

式中, N 为总样方数, a 为 2 个种均出现的样方数, b 为物种 B 出现而物种 A 不出现的样方数, c 为物种 A 出现而物种 B 不出现的样方数, d 为 2 个物种均不出现的样方数。

根据 2×2 列联表 χ^2 的统计量, 检验物种对间关联性的显著性。依据 $V = [(a+d) - (b+c)] / (a+b+c+d)$ 。

若 $V > 0$, 种间关联性为正关联; 若 $V < 0$, 种间关联性为负关联。若 $\chi^2 < \chi_{0.05,1}^2 (3.841)$ 则为种对间关联不显著; 当 $\chi_{0.05,1}^2 (3.841) < \chi^2 < \chi_{0.01,1}^2 (6.635)$, 种对间有显著关联性; 当 $\chi^2 > \chi_{0.01,1}^2 (6.635)$, 种对间有极显著关联性。

(2) 联结系数 AC 值

采用联结系数 AC 值进一步检验由 χ^2 所测结果并说明种间联结程度^[25]。AC 的值域为 $[-1, 1]$, AC 值趋近于 1, 表明物种间的正联结性越强, 即在同样方中 2 个物种同时出现的概率较大, 物种对生境适应性相似, 物种之间存在较为激烈的竞争关系; 相反 AC 值越趋近于 -1, 表明物种间的负联结越强, 即物种几乎不可能同时出现; 若 AC 值为 0, 则表示物种间完全独立。其计算公式如下: 若 $ad \geq bc$, 则 $AC = (ad - bc) / (a + b)(b + d)$; 若 $bc > ad$ 且 $d \geq a$, 则 $AC = (ad - bc) / (a + b)(a + c)$; 若 $bc > ad$ 且 $d < a$, 则 $AC = (ad - bc) / (b + d)(c + d)$ 。

(3) Spearman 秩相关检验

种间联结的 χ^2 检验仅使用物种存在与否的二元数据来描述种间关联是否显著, 无法判别联结强度的大小, 不能清晰反映种间关联性的差异。相比之下, 相关性检验可基于数量数据, 能清晰反映种间相关性大小, 是 χ^2 检验的有效补充。基于前人研究, Spearman 秩相关分析较 Pearson 相关分析的灵敏高^[26]。因此本研究以物种重要值作为数量数据, 计算种间 Spearman 秩相关系数来衡量种间相关程度。

2 结果与分析

2.1 水淹干扰下水滨带植物群落物种组成

调查共记录水滨带草本植物群落 166 个, 其中年均水淹时长多于 9 个月的植物群落 37 个, 6—9 个月的植物群落 52 个, 3—6 个月的植物群落 41 个, 少于 3 个月的植物群落 36 个。水滨带植物种类组成较为丰富, 共有植物 118 种。其中 42 种植物 (35.59%) 为共有种, 32 种植物 (27.12%) 仅出现在 1 种水淹干扰强度的水滨带上, 说明水淹干扰对水滨带植物种类组成影响较明显。

2.2 不同水淹干扰强度下植物群落稳定性

根据 M. Godron 稳定性测定方法, 对不同水淹干扰强度下水滨带植物群落的总种数累积和对应的累积相对频度的散点图进行平滑曲线模拟, 结果如表 1 和图 2。结果可知, 不同水淹干扰强度的植物群落模拟回归方程的 R^2 值均为极显著相关。4 个回归模型的交点到稳定点的距离分别是 8.46、4.74、4.67、6.39。结果表明植物群落稳定性为 FD 3—6 > FD 6—9 > FD 0—3 > FD 9, 中度水淹干扰强度下植物群落的稳定性要好于重度和轻度干扰强度的植物群落。

表 1 群落稳定性分析

Table 1 Community stability analysis

水淹时长 Flooding duration	回归模型 Regression model	拟合度 R^2 R-Squared	交点坐标 Intersection coordinate	交点到稳定点距离 Distance of intersection point and stable point
FD 9	$Y = -0.012X^2 + 2.007X + 13.782$	0.972 **	(25.98, 74.02)	8.46
FD 6—9	$Y = -0.015X^2 + 2.228X + 16.429$	0.975 **	(23.35, 76.65)	4.74
FD 3—6	$Y = -0.015X^2 + 2.290X + 15.212$	0.972 **	(23.30, 76.70)	4.67
FD 0—3	$Y = -0.014X^2 + 2.178X + 13.655$	0.981 **	(24.52, 75.48)	6.39

** 表示极显著相关; FD9: 年均水淹时长多于 9 个月 The average annual flooding duration is more than 9 months; FD 6—9: 年均水淹时长 6—9 个月 The average annual flood duration ranges from 6 to 9 months; FD 3—6: 年均水淹时长 3—6 个月 The average annual flood duration ranges from 3 to 6 months; FD 0—3: 年均水淹时长少于 3 个月 The average annual flooding duration is less than 3 months

2.3 种间关系

在 4 种水淹干扰强度的植物群落中, 分别选取频度大于 5% 且重要值较高的 20 个优势种进行种间联结与相关性分析 (表 2)。

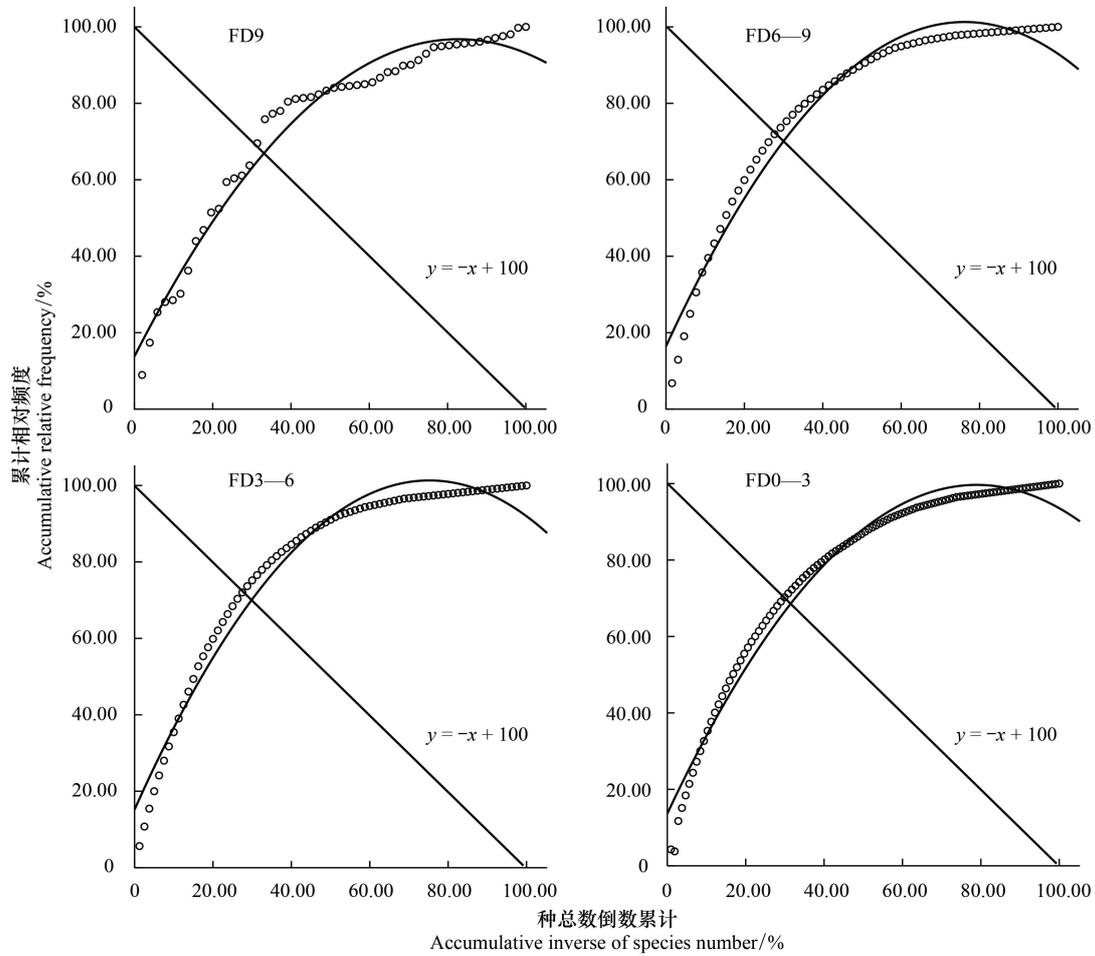


图 2 群落稳定性分析

Fig.2 Community stability analysis

FD 9: 年均水淹时长多于 9 个月 The average annual flooding duration is more than 9 months; FD 6—9: 年均水淹时长 6—9 个月 The average annual flood duration ranges from 6 to 9 months; FD 3—6: 年均水淹时长 3—6 个月 The average annual flood duration ranges from 3 to 6 months; FD 0—3: 年均水淹时长少于 3 个月 The average annual flooding duration is less than 3 months

表 2 优势种、缩写、重要值及频度

Table 2 Dominant species, abbreviation, importance value and frequency

物种 Species	缩写 Abbreviation	FD 9		FD 6—9		FD 3—6		FD 0—3	
		重要值 Importance value	频度 Frequency	重要值 IV	频度 F	重要值 IV	频度 F	重要值 IV	频度 F
白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	IC	—	—	—	—	—	—	1.17	0.22
稗 <i>Echinochloa crusgalli</i>	EC	0.50	0.16	1.45	0.40	—	—	—	—
蒺藜 <i>Polygonum aviculare</i>	PA	5.70	0.95	4.79	0.83	1.64	0.66	1.42	0.44
朝天委陵菜 <i>Potentilla supina</i>	PS	3.53	0.89	3.48	0.87	2.39	0.83	1.52	0.75
齿果酸模 <i>Rumex dentatus</i>	RD	1.76	0.65	1.33	0.54	0.55	0.39	—	—
打碗花 <i>Calystegia hederacea</i>	CH	0.90	0.30	2.93	0.56	1.51	0.59	0.76	0.58

续表

物种 Species	缩写 Abbreviation	FD 9		FD 6—9		FD 3—6		FD 0—3	
		重要值 Importance value	频度 Frequency	重要值 IV	频度 F	重要值 IV	频度 F	重要值 IV	频度 F
短叶水蜈蚣 <i>Kyllinga brevifolia</i>	KB	1.34	0.19	0.73	0.25	—	—	—	—
附地菜 <i>Trigonotis peduncularis</i>	TP	—	—	0.64	0.31	1.31	0.61	0.75	0.64
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	SV	0.26	0.19	—	—	—	—	—	—
狗牙根 <i>Cynodon dactylon</i>	CD	5.79	1	11.84	1	11.3	1	5.17	0.94
广州蔺菜 <i>Rorippa cantoniensis</i>	RC	2.08	0.70	1.14	0.56	—	—	—	—
救荒野豌豆 <i>Vicia sativa</i>	VS	0.47	0.19	1.07	0.42	0.97	0.68	0.78	0.67
绵毛酸模叶蓼 <i>Polygonum lapathifolium</i> var. <i>salicifolium</i>	PLS	1.16	0.68	1.21	0.52	0.38	0.37	—	—
泥胡菜 <i>Hemistepta lyrata</i>	HL	—	—	—	—	0.52	0.34	0.90	0.61
牛繁缕 <i>Stellaria aquaticum</i>	SA	0.29	0.16	—	—	—	—	—	—
苘麻 <i>Abutilon theophrasti</i>	AT	7.07	0.86	5.05	0.90	2	0.73	0.62	0.39
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	GA	0.27	0.32	0.46	0.40	1.01	0.63	1.50	0.83
酸模叶蓼 <i>Polygonum lapathifolium</i>	PL	0.20	0.05	—	—	—	—	—	—
蔺草 <i>Beckmannia syzigachne</i>	BS	0.22	0.08	1.32	0.39	1.16	0.59	0.67	0.53
细叶水芹 <i>Oenanthe dielsii</i> var. <i>stenophylla</i>	OD	1.28	0.51	3.52	0.77	3.59	0.9	2.80	0.81
香附子 <i>Cyperus rotundus</i>	CR	0.29	0.19	0.58	0.33	0.67	0.39	0.61	0.53
小巢菜 <i>Vicia hirsuta</i>	VH	—	—	0.60	0.35	1.44	0.63	1.03	0.64
小藜 <i>Chenopodium ficifolium</i>	CF	1.86	0.78	3.48	0.90	2.1	0.8	0.59	0.39
小苜蓿 <i>Medicago minima</i>	MM	0.69	0.30	1.39	0.56	1.2	0.66	1.82	0.72
野艾蒿 <i>Artemisia lavandulaefolia</i>	AL	—	—	—	—	—	—	1.54	0.31
野老鹳草 <i>Geranium carolinianum</i>	GC	—	—	0.60	0.23	1.08	0.46	1.47	0.58
蔺草 <i>Phalaris arundinacea</i>	PU	—	—	—	—	0.41	0.2	0.85	0.31
蚤缀 <i>Arenaria serpyllifolia</i>	AS	—	—	—	—	—	—	0.63	0.47
猪殃殃 <i>Galium aparine</i> var. <i>tenerum</i>	GT	—	—	—	—	0.52	0.39	—	—

IV: Important value; F: Frequency

2.3.1 种间总体关联性

从表 3 可知, 4 种不同水淹干扰强度的水滨带植物群落种间联结指数 VR 均大于 2, 且检验统计量 W 值均没有落入 χ^2 临界值范围, 说明不同水淹干扰强度下水滨带植物群落种间总体呈现显著正关联。由此看出丹江口水库水滨带植被经过 40 年的自然演替已达到相对稳定阶段。

表 3 种间总体关联性

Table 3 The overall association of interspecific relationships

水淹时长 Flooding duration	种间联结指数 VR Variance ratio	检验统计量 W Statistic W	χ^2 临界值 Critical value of χ^2	检验结果 Result
FD 9	2.69	99.42	(23.27, 51.00)	显著正关联
FD 6—9	2.80	145.39	(35.60, 68.67)	显著正关联
FD 3—6	2.00	82.01	(26.51, 55.76)	显著正关联
FD 0—3	2.97	106.94	(22.47, 49.80)	显著正关联

2.3.2 种对间关联性

(1) χ^2 检验

采用物种出现与否的二元数据建立优势种关联矩阵进行 χ^2 检验,结果如图 3 和图 4。由 20 个物种构成的 190 个种对中,随着水淹时间的增加,水淹干扰强度增强,正联结种对数所占的比例总体呈降低趋势,负联结种对比例增加,正负联结种对数之比呈降低趋势,说明水淹干扰强度增加会导致水滨带植物群落内部的种群间依存关系减弱或竞争关系加剧。

(2) 联结系数 AC 值分析

根据表 4 可知,水淹时长多于 9 个月的植物群落中,49 个种对之间的关联性较大($AC > 0.6$),说明种对间正关联性强,这些物种出现在同一生境中的概率极大。20 个种对之间的 AC 值为 -1,这些种对几乎不会同时出现。121 个种对之间正负关联性不明显,AC 值在 $[-0.6, 0.6]$ 区间。其中 19 个种对之间的 AC 值为 0,如狗牙根与其它 19 种植物,说明狗牙根与其它物种之间是完全独立的关系。水淹时长 6—9 个月的植物群落中,31 个种对之间的正关联性强($AC > 0.6$),4 个种对之间的 AC 值为 -1,155 个种对之间 AC 值在 $[-0.6, 0.6]$ 区间,正负关联性不明显,其中 20 个种对之间的 AC 值为 0,如狗牙根与其它 19 种植物及细叶水芹与短叶水蜈蚣,表明两者完全独立,几乎不同时出现。水淹时长 3—6 个月的植物群落中,13 个种对之间的正关联性强($AC > 0.6$),5 个种对之间的 AC 值在 $[-1, -0.6]$ 之间,说明这些种对负关联性较强,彼此之间相对独立,几乎不会同时出现。172 个种对之间正负关联性不明显($-0.6 \leq AC \leq 0.6$),其中 19 个种对之间的 AC 值为 0,如狗牙根与其它 19 种植物,表明狗牙根与其它物种之间是完全独立的关系,生境中狗牙根占据绝对优势,几乎是单一种群。水淹时长少于 3 个月的植物群落中,24 个种对之间的正关联性强($AC > 0.6$),17 个种对之间的 AC 值在 $[-1, -0.6]$ 之间,说明这些种对相对独立,几乎不会同时出现。149 个种对之间正负关联性不明显($-0.6 \leq AC \leq 0.6$),其中救荒野豌豆与野老鹳草之间的 AC 值为 0,表明两者之间完全独立,不在同一个样方中出现。

表 4 优势种联结系数 AC 值统计

Table 4 The association coefficients among the dominant species

联结系数 AC Association coefficient	FD 9		FD 6—9		FD 3—6		FD 0—3	
	种对数 Species pairs	占比/% Percentage						
$AC = 1$	42	22.11	15	7.89	7	3.68	10	5.26
$0.6 < AC < 1$	7	3.68	16	8.42	6	3.16	14	7.37
$0 < AC \leq 0.6$	73	38.42	88	46.32	90	47.37	98	51.58
$AC = 0$	19	10.00	20	10.53	19	10.00	1	0.53
$-0.6 \leq AC < 0$	29	15.26	47	24.74	63	33.16	50	26.32
$-1 < AC < -0.6$	0	0	0	0	3	1.58	2	1.05
$AC = -1$	20	10.53	4	2.11	2	1.05	15	7.89

(3) Spearman 秩相关分析

Spearman 秩相关分析结果如图 5 和图 6。由结果可知,Spearman 秩相关与 χ^2 检验的结果基本一致,呈显

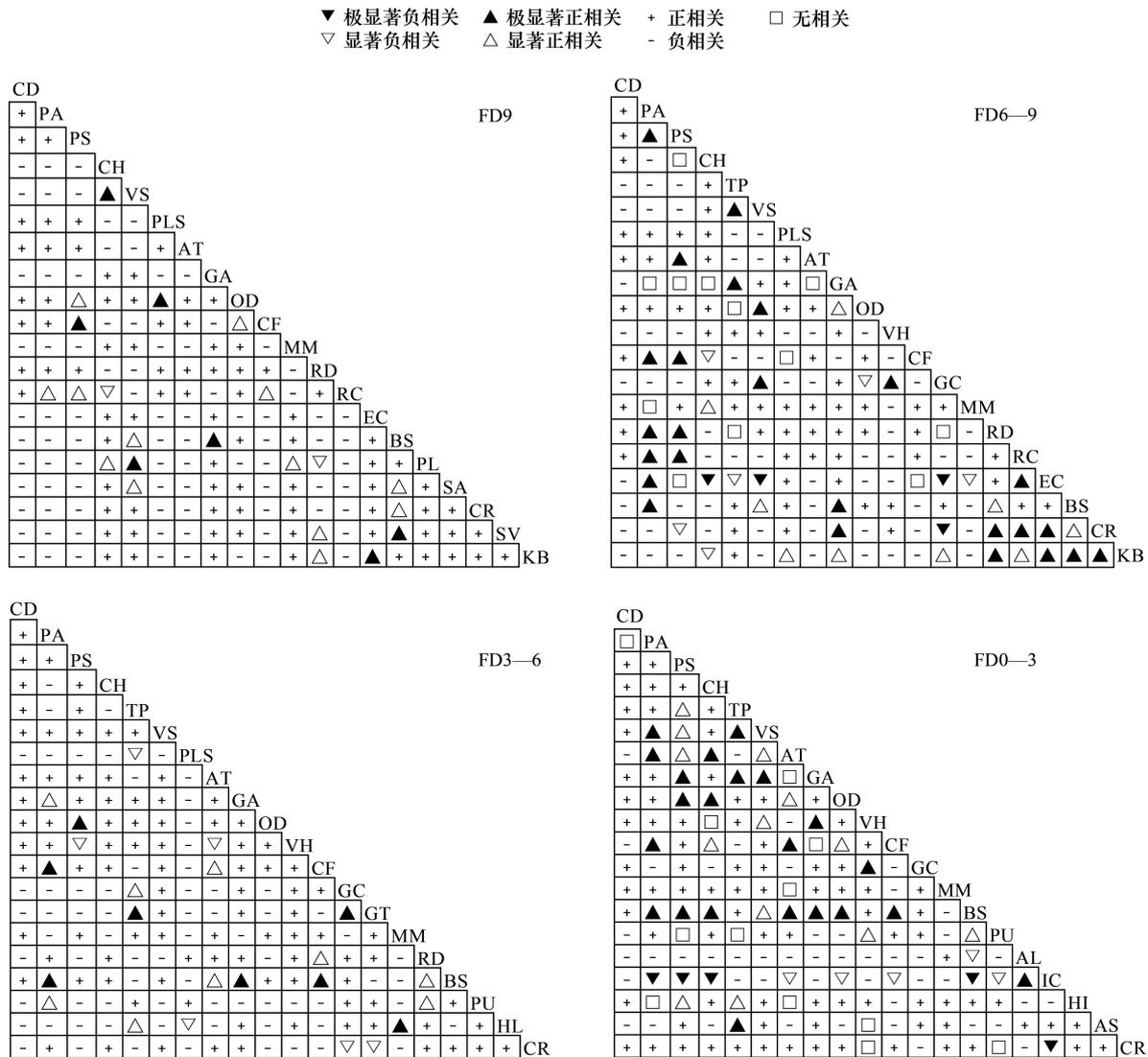


图3 χ^2 检验半矩阵图

Fig.3 Semi-matrix of χ^2 -test for the dominant species

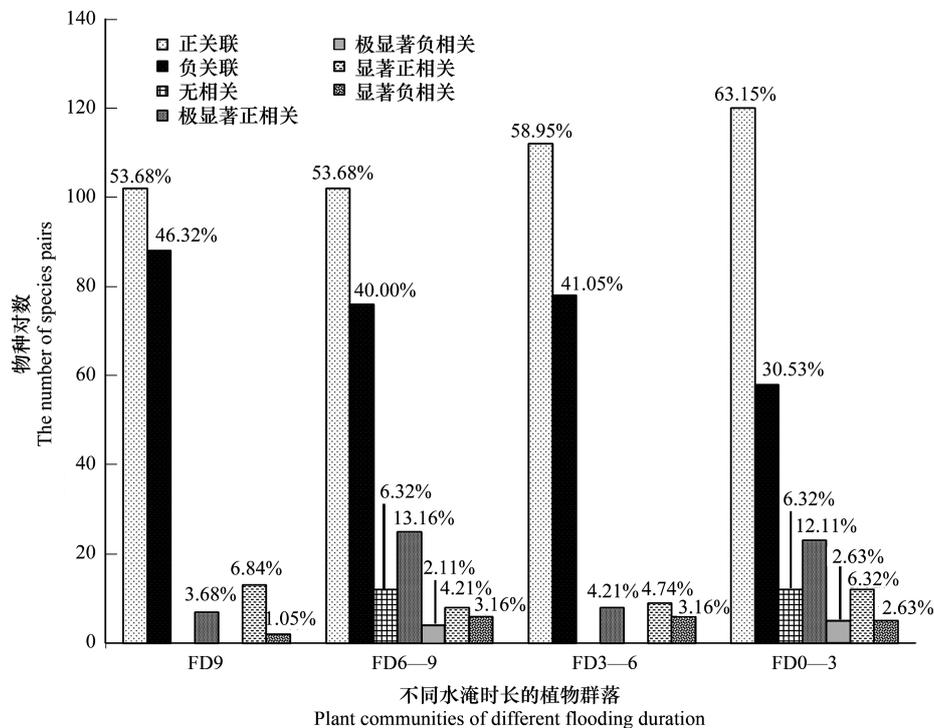
CD: 狗牙根 *Cynodon dactylon*; PA: 篇蓄 *Polygonum aviculare*; PS: 朝天委陵菜 *Potentilla supina*; CH: 打碗花 *Calystegia hederacea*; TP: 附地菜 *Trigonotis peduncularis*; VS: 救荒野豌豆 *Vicia sativa*; PLS: 绵毛酸模叶蓼 *Polygonum lapathifolium* var. *salicifolium*; AT: 苘麻 *Abutilon theophrasti*; GA: 鼠麴草 *Gnaphalium affine*; OD: 细叶水芹 *Oenanthe dielsii* var. *stenophylla*; VH: 小巢菜 *Vicia hirsute*; CF: 小藜 *Chenopodium ficifolium*; GC: 野老鹳草 *Geranium carolinianum*; MM: 小苜蓿 *Medicago minima*; RD: 齿果酸模 *Rumex dentatus*; RC: 广州蔊菜 *Rorippa cantoniensis*; EC: 稗 *Echinochloa crusgalli*; BS: 茵草 *Beckmannia syzigachne*; PL: 酸模叶蓼 *Polygonum lapathifolium*; SA: 牛繁缕 *Stellaria aquaticum*; SV: 狗尾草 *Setaria viridis*; KB: 短叶水蜈蚣 *Kyllinga brevifolia*; PU: 藨草 *Phalaris arundinacea*; HL: 泥胡菜 *Hemistepta lyrata*; AL: 野艾蒿 *Artemisia lavandulaefolia*; IC: 白茅 *Imperata cylindrica*; AS: 蚤缀 *Arenaria serpyllifolia*; CR: 香附子 *Cyperus rotundus*

著相关的种对数明显多于 χ^2 检验的结果,说明 Spearman 秩相关检验灵敏度要高于 χ^2 检验。

3 结论与讨论

3.1 不同水淹干扰强度下水滨带植物群落稳定性

目前对群落稳定性的测度仍缺乏统一认识和方法体系,其中 Godron 法是一种较系统全面的群落稳定性测度方法,在反映群落发展变化趋势中具有较高的可信度^[19, 27]。本研究采用 Godron 法对丹江口水库水滨带

图 4 χ^2 检验结果统计Fig.4 Results of χ^2 -test for the dominant species

植物群落稳定性的分析表明(表 1 和图 2),随着植物群落所处海拔的降低,其受到的年均水淹时长增加,水淹干扰强度增加,群落稳定性交点坐标由海拔 142 m 以下水淹时长少于 3 个月的(24.52, 75.48)到海拔 142—147 m 之间水淹时长 3—6 个月的(23.30, 76.70),到海拔 147—151 m 水淹时长 6—9 个月的(23.30, 76.65),至海拔 151—157 m 水淹时长多于 9 个月的(25.98, 74.02),离模型稳定点坐标(20, 80)虽存在一定距离,但距离较近,说明水滨带植物群落整体较稳定。此结论与水滨带植物群落种间总体联结性的结果一致。最接近模型稳定点坐标的是水淹时长 3—6 个月的交点,其次为水淹时长 6—9 个月和水淹时长少于 3 个月的交点,距离稳定点最远的是水淹时长多于 9 个月的交点,结果表明中度水淹干扰下植物群落的稳定性要好于重度和轻度水淹干扰的植物群落。此结果与徐海鹏等对高原鼠兔干扰对高寒草甸植物群落稳定性影响的研究结果较为相似,即当干扰强度从轻度增加到中度时,植物群落稳定性增加,但干扰强度从中度增加到重度时,植物群落稳定性降低^[28]。本研究中水滨带位于水陆交界带,自然环境复杂多变,由于受到周期性水位波动的影响,植物群落的环境因素存在较大的波动性。水库的水位波动受人工调节,较为规律,经过 40 年的自然演替,植物群落整体达到较为稳定的状态。不同水淹干扰强度对水滨带植物群落的影响,可能是改变植物群落的物种组成,也可能是促进或抑制某些植物的生存,改变物种在植物群落中的地位和作用,从而导致植物群落稳定性发生变化。相对于重度和轻度干扰,中度干扰更能维持植物群落的稳定性。

3.2 种间关联性与种间相关性分析

本研究基于物种在群落的出现与否以及物种的重要值,采用种间关联 χ^2 检验和种间相关 Spearman 秩相关两种分析方法,并且利用种间联结系数 AC 值对 χ^2 检验的结果进一步验证。种间关联 χ^2 检验通过物种在样方中的存在与否来定性分析物种之间的关系,而种间相关 Spearman 秩相关分析不局限于物种的存在与否,更多关注物种的重要值,是物种之间的定量关系。本研究中由图 4 和图 6 可知, χ^2 检验和 Spearman 秩相关检验的结果较为相似,但 Spearman 秩相关检验中呈显著相关的种对数明显多于 χ^2 检验的结果,说明其灵敏度要高于 χ^2 检验。这与前人的研究结果一致^[15,26]。以年均水淹时长 6—9 个月的植物群落为例,在 χ^2 检验中有

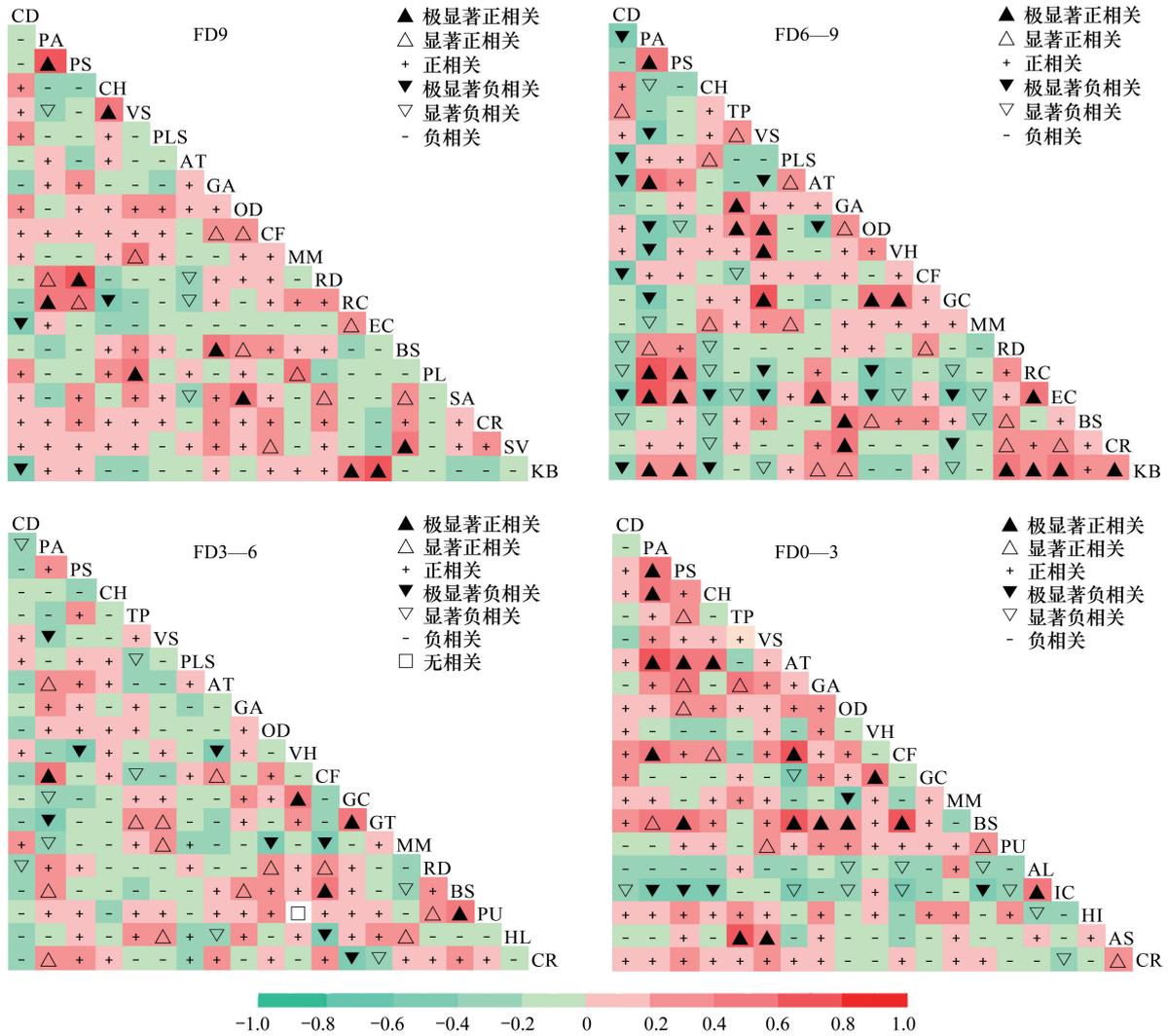


图5 Spearman 秩相关系数半矩阵图

Fig.5 Semi-matrix of Spearman's rank coefficients

43 对呈显著关联,其中显著正关联 33 对,显著负关联 10 对,而 Spearman 秩相关分析中有 76 对呈显著关联,显著正关联 38 对,显著负关联 38 对,明显多于 χ^2 检验的结果。190 个种对中,65.26% 的种对在 χ^2 检验和 Spearman 秩相关检验的种对正负关联保持一致,12 个 χ^2 检验中无关联的种对在 Spearman 秩相关检验中呈现正负相关,其中 3 个呈现显著关联性。这一结果表明种间关联 χ^2 检验所使用的存在与否二元数据,能够大致判定群落之间的物种种间关系,但不能完全表现物种种群的生物学特性,对相关性大小及是否显著较难做出准确判断,需要利用种间联结系数 AC 值做进一步检验;种间相关 Spearman 秩相关检验建立在物种重要值的基础上,能够对种对之间的相关性进行定量分析,明确表现物种间相互关系的实际情况,结果更加客观合理。但对物种数量信息不足的植物群落进行研究时, χ^2 检验能快速判断群落基本的种间关系,也是植物群落种间关系研究必要的方法。因此在研究植物群落种间关系时,将种间关联性分析与种间相关性分析结合,能更全面多样地反映物种间的相互关系及对环境的适应情况。

3.3 不同水淹干扰强度下水滨带植物群落种间关系

前人研究表明干扰等逆境条件会导致不同物种间对限制性资源的竞争加剧,使不同物种间呈现出负关联,而另一方面有限的资源也促使物种间生态位分离而在群落中共存,呈现出共同出现或利他的正关联特

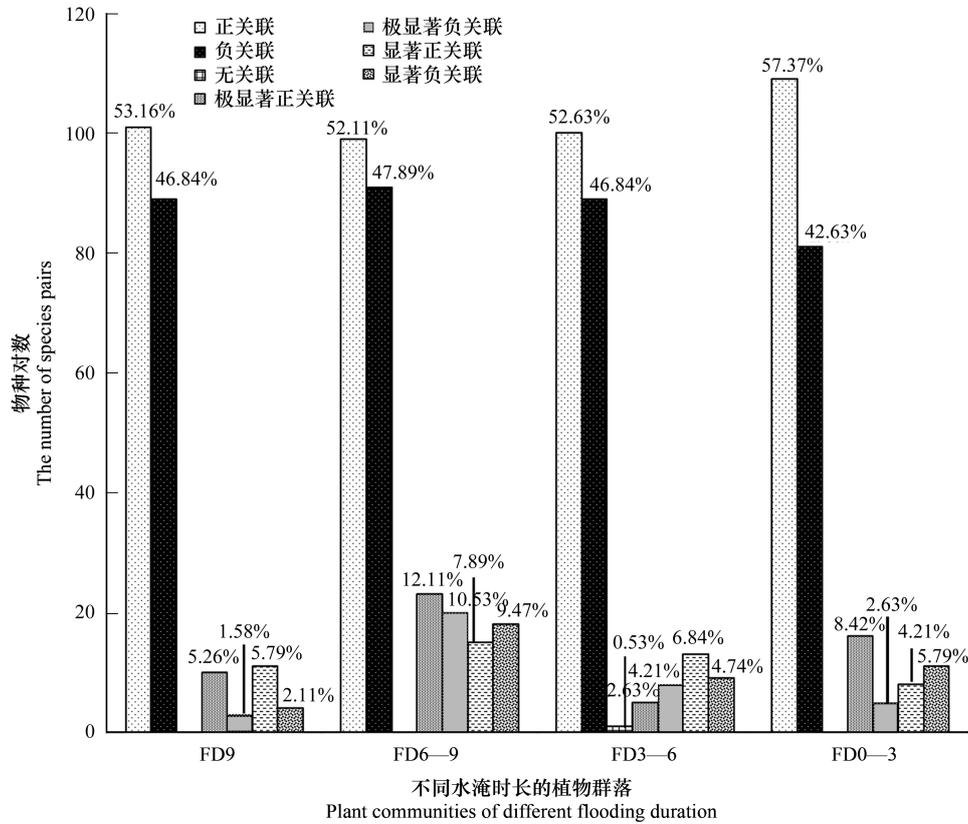


图 6 Spearman 秩相关检验结果统计

Fig.6 Results of Spearman's rank coefficients for the dominant species

征^[29-31]。本研究发现丹江口水库水滨带植物群落种间呈现显著的正关联,说明水滨带植物群落物种间存在较高的相互依存。优势物种组成的种对间联结关系的 χ^2 检验、AC 值和 Spearman 秩相关检验的结果显示(图 3—6 和表 4),不同水淹干扰强度下 20 个优势种种对间呈正关联的种对多于呈负关联的种对,且呈显著正关联的种对多于呈显著负关联或无关联的种对,表明种间联结性较强,水滨带植物群落物种间存在较高的相互依存关系。随着植物群落所处海拔的降低,年均水淹时长增加,水淹干扰的强度增大,呈正关联的种对数减少,呈负关联的种对数增加,说明随着干扰强度的增加,优势种种对间的关联性减弱,种群之间相互依存的关系减弱。然而秦先燕等人的研究表明随着胁迫强度的增加,植物种间关系一般会从竞争转向促进,即优越环境中以竞争为主,胁迫环境中以促进为主^[32]。显然本研究中在水淹干扰下植物物种间的关系与以上理论不符。此结果可能与水库水滨带独特的环境条件、所处演替阶段、物种生态学特性和外界干扰等因素有关。水库水滨带受人工调节的周期性水位波动的影响,而且地形地貌复杂多变,造成生境类型多样,形成了明显的生境异质性,这种生境异质性为水滨带植物群落物种多样性的形成与维持提供了重要的机制。同时本研究中植物种类众多,生物学特性各异,物种对生境的生态适应性不同,造成物种在空间分布上的变化。在干扰严重的生境中,物种由于生物学特性的不同以及物种对环境需求的差异,物种对资源的竞争较为激烈,导致负关联的比例会相对较高;在干扰较小的生境中,植物的生长状况较好,具有相近的生物学特性,表现出相互依存的生态关系,因此正联结的比例会相对较高。各物种在水淹干扰下表现出的相对竞争力随着干扰强度增加所发生的变化也较复杂,具体机制需要进一步研究。

3.4 不同水淹干扰强度下物种的空间分布和生态习性

从不同水淹干扰强度的植物群落优势种重要值和频度分析结果可知(表 2),12 种共有种植物,分别为蒿薷、朝天委陵菜、打碗花、狗牙根、救荒野豌豆、苘麻、鼠麴草、茵草、细叶水芹、香附子、小藜、小苜蓿。随着水淹

时长的增加, 篇蓄、朝天委陵菜、苘麻的重要值和频度都逐渐增加, 说明它们喜水湿, 适宜生长在水淹的环境中; 而随着水淹时长的增加, 鼠麴草、香附子和小苜蓿的重要值和频度都逐渐减少, 说明它们不喜水湿而喜干燥, 不适宜生长在水淹环境中。另外, 打碗花和茵草的重要值和频度的最大值出现在中度水淹干扰的植物群落中, 在重度和轻度水淹干扰的植物群落中其重要值和频度都较低, 说明它们不喜干旱也不喜水湿, 适宜生长在水分适中的环境中。救荒野豌豆和细叶水芹的重要值和频度的最大值也出现在中度水淹干扰的植物群落中, 但在轻度水淹干扰的植物群落中其重要值和频度要明显大于重度水淹干扰植物群落中, 说明它们不喜水淹但耐干旱, 适宜生长在水分适中且偏干燥的环境中。小藜的重要值和频度的最大值也出现在中度水淹干扰的植物群落中, 但在重度水淹干扰的植物群落中其重要值和频度要明显大于在轻度水淹干扰植物群落中, 说明它们耐水淹但不耐干旱, 适宜生长在湿润的环境中。狗牙根几乎出现在水滨带的所有植物群落中, 其重要值在中度水淹干扰的植物群落中有最大值, 在重度和轻度水淹干扰的植物群落中稍低, 但明显大于其他物种的重要值, 说明狗牙根抗性强, 在水淹或干旱环境下均可生长, 在适宜的水分条件下长势旺盛。剩下 17 种非共有种植物, 各自有适宜的生存环境。狗尾草、牛繁缕和酸模叶蓼仅出现在重度水淹的植物群落中, 齿果酸模、短叶水蜈蚣和绵毛酸模叶蓼仅出现在重度和中度水淹的植物群落中, 且其重要值在重度水淹的植物群落中明显大于中度水淹的群落中, 说明它们喜水湿不耐旱, 适宜生长在水淹的环境中; 白茅、野艾蒿和蚤缀仅出现在轻度水淹的植物群落中, 说明它们喜干燥不耐水湿, 适宜生长在干燥的环境中; 泥胡菜、野老鹳草、藨草、附地菜和小巢菜出现在中度和轻度水淹的植物群落中, 且其重要值和频度在轻度水淹的植物群落中明显大于中度水淹的群落中, 说明它们喜干燥稍耐水湿, 适宜生长在稍干燥的环境中。

从种间关系分析看出, 随着水淹干扰强度的增加, 有些物种之间的关系从最初的正关联演变成无关联, 又进一步演变成负相关, 如朝天委陵菜与打碗花; 有些物种之间由负关联演变成正关联, 又进一步演变成显著正关联, 如绵毛酸模叶蓼与细叶水芹, 有些物种之间由正相关演变成显著正相关, 如朝天委陵菜与小藜。说明不同强度的水淹干扰会使同一种对有不同的种间关系。由竞争理论可知, 物种对资源的相似或者不相似的需求使物种之间存在相关关系, 不同物种对同一资源获取的难易程度影响物种间的关系, 即使是同一种对在不同的生境环境下也可能表现出不同的相关关系^[33-35]。在重度水淹干扰下篇蓄和广州蕻菜/细叶水芹/小藜、苘麻和细叶水芹呈正关联, 这些物种喜水湿, 可混合用于水滨带长期水淹地区的植被恢复; 在中度水淹干扰下篇蓄和朝天委陵菜/广州蕻菜/稗、附地菜和救荒野豌豆/鼠麴草、齿果酸模与香附子和短叶水蜈蚣、鼠麴草和茵草、小苜蓿和泥胡菜/救荒野豌豆呈正关联, 可混合用于水滨带中度水淹地区植被恢复; 在轻度水淹干扰下白茅和野艾蒿、鼠麴草和茵草/救荒野豌豆、蚤缀和附地菜/救荒野豌豆呈正关联, 这些物种不耐水淹耐干旱, 可混合用于水滨带轻度水淹地区植被恢复。而种对呈显著负关联或负关联的物种, 是由于对生境具有相异的生态适应性或互相竞争所造成, 在植被恢复中不宜混种, 如在重度水淹干扰下稗和打碗花/救荒野豌豆/野老鹳草。

本研究针对水滨带植物群落种间关系采用数理统计的方法进行测度, 揭示了植物群落的现状及物种之间的关系, 但不能揭示其形成过程, 难以解释物种种间关系形成的具体原因。但利用数理统计测度种间关系是进行生物多样性保护和生态系统恢复的基本前提, 可为水滨带植物群落恢复重建提供依据。研究主要基于群落调查对水淹干扰下水滨带植物群落种间关系进行分析, 尚未能将种间关系与其他环境因素结合进行定量研究, 研究结果是所有环境因素共同作用的结果。因此还需要进一步借助野外控制试验研究等多种方法对群落进行动态监测。

致谢: 华中农业大学庞宏东、王万平、张辛阳、詹娟和朱良艳在植物群落调查中给予帮助, 特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Naiman R J, Decamps H. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 621-658.
- [2] Gundersen P, Laurén A, Finér L, Ring E, Koivusalo H, Sætersdal M, Weslien J O, Sigurdsson B D, Högbom L, Laine J, Hansen K.

- Environmental services provided from riparian forests in the Nordic countries. *Ambio*, 2010, 39(8): 555-566.
- [3] Kuglerová L, Agren A, Jansson R, Laudon H. Towards optimizing riparian buffer zones: ecological and biogeochemical implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 2014, 334: 74-84.
- [4] Nilsson C, Jansson R, Zinko U. Long-term responses of river-margin vegetation to water-level regulation. *Science*, 1997, 276(5313): 798-800.
- [5] Pennington D N, Hansel J R, Gorchov D L. Urbanization and riparian forest woody communities: diversity, composition, and structure within a metropolitan landscape. *Biological Conservation*, 2010, 143(1): 182-194.
- [6] Modiba R V, Joseph G S, Seymour C L, Seymour C L, Fouché P, Foord S H. Restoration of riparian systems through clearing of invasive plant species improves functional diversity of Odonate assemblages. *Biological Conservation*, 2017, 214: 46-54.
- [7] Zema D A, Bombino G, Denisi P, Lucas-Borja M E, Zimbone S M. Evaluating the effects of check dams on channel geometry, bed sediment size and riparian vegetation in Mediterranean mountain torrents. *Science of the Total Environment*, 2018, 642: 327-340.
- [8] 刘瑞雪, 陈龙清, 史志华. 丹江口水库水滨带植物群落空间分布及环境解释. *生态学报*, 2015, 35(4): 1208-1216.
- [9] New T, Xie Z Q. Impacts of large dams on riparian vegetation: applying global experience to the case of China's Three Gorges Dam. *Biodiversity and Conservation*, 2008, 17(13): 3149-3163.
- [10] Christof S, Martina F, Lucia D S, Jacob P. Hydrological threats to riparian wetlands of international importance - a global quantitative and qualitative analysis. *Hydrology & Earth System Sciences*, 2017, 21(6): 1-35.
- [11] Turune J, Aroviita J, Marttila H, Louhi P, Laamanen T, Tolkkinen M, Luhta P, Kløve B, Muotka T. Differential responses by stream and riparian biodiversity to in-stream restoration of forestry-impacted streams. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54: 1505-1514.
- [12] Richardson D M, Holmes P M, Esler K J, Galatowitsch S M, Stromberg J C, Kirkman S P, Pyšek P, Hobbs R J. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, 2007, 13(1): 126-139.
- [13] González E, Sher A A, Tabacchi E, Masip A, Poulin M. Restoration of riparian vegetation: a global review of implementation and evaluation approaches in the international, peer-reviewed literature. *Journal of Environmental Management*, 2015, 158: 85-94.
- [14] González E, Felipe-Lucia M R, Bourgeois B, Boz B, Nilsson C, Palmar G, Sher A A. Integrative conservation of riparian zones. *Biological Conservation*, 2017, 211: 20-29.
- [15] 刘润红, 姜勇, 常斌, 李娇凤, 荣春艳, 梁士楚, 杨瑞岸, 刘星童, 曾惠帆, 苏秀丽, 袁海莹, 傅桂焕, 吴燕慧. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种间联结与相关分析. *生态学报*, 2018, 38(19): 6881-6893.
- [16] 张金屯. 数量生态学(第二版). 北京: 科学出版社, 2011.
- [17] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. *生态学报*, 2016, 36(24): 8224-8233.
- [18] Liu L, Wang X, Wen Q, Jia Q, Liu Q. Interspecific associations of plant populations in rare earth mining wasteland in southern China. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2017, 118: 82-88.
- [19] 江沙沙, 孙宗玖, 杨静, 董乙强. 封育年限对伊犁绢蒿荒漠草地群落种间关系及稳定性的影响. *中国草地学报*, 2018, 40(3): 68-75.
- [20] 刘艳, 郑越月, 敖艳艳. 不同生长基质的苔藓植物优势种生态位与种间联结. *生态学报*, 2019, 39(1): 286-293.
- [21] 郭燕, 杨邵, 沈雅飞, 肖文发, 程瑞梅. 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.
- [22] 丁扬, 姜百惠, 丁鑫, 杨帆, 孙涛. 热带水库消落区植物群落物种组成与结构特征——以海南松涛水库为例. *湖泊科学*, 2018, 30(6): 1745-1754.
- [23] Godron M. Some aspects of heterogeneity in grasslands of Cantal. *Statistical Ecology*, 1972, 3(3): 397-415.
- [24] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 1984, 65(3): 998-1005.
- [25] Legendre P, Legendre L F. *Numerical Ecology*. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 2012.
- [26] 白文霞, 李素清, 狄晓艳. 安太堡露天煤矿复垦地不同植被类型下草本植物群落优势种种间关联. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(1): 140-145.
- [27] 江焕, 张辉, 龙文兴, 方燕山, 符明期, 朱孔新. 金钟藤入侵群落的种间联结及生态位特征. *生物多样性*, 2019, 27(4): 388-399.
- [28] 徐海鹏, 于成, 舒朝成, 金少红, 庞晓攀, 郭正刚. 高原鼠兔干扰对高寒草甸植物群落多样性和稳定性的影响. *草业学报*, 2019, 28(5): 90-99.
- [29] Leonard B G H. The Role of Positive Interactions in Communities: Lessons from Intertidal Habitats. *Ecology*, 1997, 78(7): 1976-1989.
- [30] Schweiger A H, Irl S D H, Steinbauer M J, Dengler J, Beierkuhnlein C. Optimizing sampling approaches along ecological gradients. *Methods in Ecology & Evolution*, 2016, 7(4): 463-471.
- [31] Picoche C, Frédéric B. Strong self-regulation and widespread facilitative interactions in phytoplankton communities. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2232-2242.
- [32] 秦先燕, 谢永宏, 陈心胜. 湿地植物间竞争和促进互作的研究进展. *生态学杂志*, 2010, 29(1): 117 - 123.
- [33] 齐麟, 赵福强. 不同采伐强度对阔叶红松林主要树种空间分布格局和物种空间关联性的影响. *生态学报*, 2015, 35(1): 46-55.
- [34] 罗久富, 郑景明, 周金星, 张鑫, 崔明. 青藏高原高寒草甸区铁路工程迹地植被恢复过程的种间关联性. *生态学报*, 2016, 36(20): 6528-6537.
- [35] 孙丹妮, 何维明, 王艳红, 等. 水分供应对毛乌素沙地油蒿和羊柴种间关系的影响. *生态科学*, 2018, 37(2): 11-17.