

DOI: 10.5846/stxb202108022095

刘瑞雪, 林小龙, 陈龙清. 水淹干扰下水库水滨带植物群落谱系结构与物种多样性格局. 生态学报, 2023, 43(11): 4700-4711.

Liu R X, Lin X L, Chen L Q. Phylogenetic structure and species diversity pattern of plant community under flooding disturbance in the riparian zone of reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(11): 4700-4711.

水淹干扰下水库水滨带植物群落谱系结构与物种多样性格局

刘瑞雪¹, 林小龙¹, 陈龙清^{2, *}

1 深圳大学建筑与城市规划学院, 深圳 518060

2 西南林业大学园林园艺学院西南风景园林工程技术研究中心, 昆明 650224

摘要: 群落谱系结构将物种系统发育信息整合到群落中, 给生物多样性研究提供了全新视角。为探讨水淹干扰下水库水滨带植物群落物种多样性维持机制, 以丹江口水库水滨带为研究区域, 以南水北调中线一期工程运行前的原有水滨带植被为研究对象, 分析不同水淹干扰强度下群落谱系结构和物种多样性及其与环境因素的关系。结果表明: (1) 随着水淹干扰强度增加, 群落物种丰富度、物种多样性和谱系多样性显著降低。谱系结构指数虽无显著差异, 但随着水淹干扰强度增加呈现由发散到聚集的变化趋势。表明水滨带植物群落物种多样性维持机制是生境过滤和生态位分化共同驱动的结果, 并且随着水淹干扰强度增加呈现生境过滤作用增加、物种间竞争排斥作用减弱的生态过程影响规律。(2) 坡度、土壤质地、速效氮和全氮含量对整个水滨带植物群落物种丰富度、物种多样性和谱系多样性影响显著。此外, 土层厚度和速效磷对物种丰富度和土层厚度对谱系多样性也影响显著。而仅有速效氮含量对谱系结构指数影响显著; 轻度水淹干扰下坡向、速效磷含量与多样性指数显著相关; 中度水淹干扰下坡度、土层厚度、土壤质地、土壤总氮含量与多样性指数显著相关, 土壤 pH、全氮和全磷含量与谱系结构指数显著相关; 重度水淹干扰下土壤质地、土壤全氮和速效氮含量与多样性指数显著相关。结果表明不同水淹干扰强度下的水滨带环境异质性导致了植物群落物种多样性维持机制的差异。研究结果可为水库水滨带生物多样性保护提供理论依据。

关键词: 水滨带植物群落; 水淹干扰; 谱系结构; 物种多样性; 丹江口水库

Phylogenetic structure and species diversity pattern of plant community under flooding disturbance in the riparian zone of reservoir

LIU Ruixue¹, LIN Xiaolong¹, 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: Phylogenetic structure incorporating phylogenetic data in the studies of community provides a new perspective for biodiversity research. To explore the maintenance mechanisms of species diversity of riparian plant communities under the flooding disturbance, 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 phylogenetic structure and species diversity of riparian communities and their relationship with environmental factors under the flooding disturbance were analyzed. The results indicated that: (1) with the increase of the intensity of flooding disturbance, the species richness, species diversity, and phylogenetic diversity of the riparian communities decreased significantly. Although there was no significant difference in the

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2012BAC06B03)

收稿日期: 2021-08-02; 网络出版日期: 2023-02-07

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

net relatedness index of communities, the phylogenetic structure communities showed a trend from divergence to aggregation with the increase of flooding disturbance intensity. The results indicated that the maintenance mechanism of species diversity in the riparian plant community was driven by habitat filtration and niche differentiation. And the ecological process effect of habitat filtering increased and the competition between species weakened with the increase of flooding disturbance intensity. (2) The species richness, species diversity, and phylogenetic diversity of all plant communities in the riparian zone were significantly affected by slope, soil texture, available nitrogen content, and total nitrogen content. In addition, the species richness was significantly affected by soil thickness and available phosphorus content, and the phylogenetic diversity was significantly affected by soil thickness. However, only available nitrogen content had a significant effect on the net relatedness index. Slope aspect, available phosphorus content, and the three diversity indices were significantly correlated under the light flooding disturbance. Slope, soil thickness, soil texture, total nitrogen content, and three diversity indices were significantly correlated, and soil pH, total nitrogen content, available phosphorus content, and net relatedness index were significantly correlated under the moderate flooding disturbance. Soil texture, available nitrogen content, total nitrogen content, and the three diversity indices were significantly correlated. The environmental heterogeneity under different flooding disturbance intensities resulted in different mechanisms of community construction and diversity maintenance in riparian zones. The study provides the theoretical reference and a scientific basis for biodiversity conservation in the riparian zone of the reservoirs.

Key Words: riparian plant community; flooding disturbance; phylogenetic structure; species diversity; Danjiangkou Reservoir

全球气候变化和剧烈的人类活动使得生物多样性丧失日益严峻,生物多样性保护成为全球关注的热点问题^[1-2]。掌握群落生物多样性维持机制,是生物多样性保护的重要理论基础。关于群落生物多样性维持机制,目前已普遍达成共识,认为生物多样性是生境过滤、生态位过程和中性理论等共同作用的结果^[3]。以往关于群落生物多样性维持机制的研究集中在群落类型、物种组成和群落-环境关系等方面。近年来利用群落谱系结构来探究群落生物多样性维持机制越来越得到关注^[4]。群落谱系结构由于结合了物种系统发育和生态适应的相关信息,比基于物种层面的研究可提供更多的信息^[3],给群落物种多样性研究提供了全新视角。群落谱系结构不仅可以反映群落形成的历史过程和物种组成特征,在全面了解群落构建、物种共存和群落聚群等发育进化和生态学进程上有重要作用,而且可以反映环境对群落物种多样性维持的影响^[5]。由于亲缘关系较近的物种往往有着更相似的生态位,对资源的竞争也更加激烈^[6],因此可通过分析群落谱系结构来研究群落物种多样性维持机制。如果生境过滤起主要作用,则物种具有相似生态位,群落物种间亲缘关系较近,表现为谱系聚集;如果生态位分化占主导作用,则物种间生态位差别较大,具有不同资源利用方式的物种可共存,物种间亲缘关系较远,表现为谱系发散^[3]。

在已有的群落谱系结构相关研究中,学者们将研究对象集中在热带亚热带森林等物种丰富、生境条件优越的植物群落上^[7-9],少有学者关注生态系统脆弱、生境条件恶劣的群落^[10-11]。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,包括最高和最低水位线之间的区域,以及最高水位线以上可能受到水位波动影响的区域^[12]。水滨带作为一种生态交错带类型,在较小的空间内拥有较高的生境异质性,为众多物种提供了生存环境和栖息地,因此一直都是生物多样性热点区域^[13]。由于受众多因素的影响如气候、河道形态、河流水文特征、城市化、耕作、放牧、筑坝和娱乐活动等^[14-16],水滨带已成为退化最严重的物种栖息地之一^[17]。众多影响因素中水是最不确定和最显著的因素^[18]。水位波动造成的周期性干湿交替循环过程和不定期的极端洪水作用对水滨带产生独特的水文和土壤作用,使其地形地貌和土壤性质发生复杂变化^[18-19],导致水滨带植被呈现斑块状分布且形成明显不同于周边水生或陆生植被的植物群落^[20],进而影响水滨带的生态系统服务功能^[13,21]。在局地尺度上,水淹干扰导致水滨带环境高度异质性,影响植物群落结构

与物种多样性,对植被的更新演替起决定性作用^[18,20]。因此对不同水淹干扰强度下水滨带植物群落物种多样性和谱系结构的研究有助于揭示水淹干扰如何影响水滨带植物群落的物种多样性和谱系结构,有助于探讨干扰如何影响群落物种多样性维持过程。

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,其生态环境质量直接关系到我国华北地区的用水安全^[20]。对丹江口水库水滨带植物群落物种多样性和谱系结构进行研究,有助于掌握水淹干扰下水库水滨带植物群落物种多样性维持机制,可为水库水滨带生物多样性保护提供理论支持,有助于维护水源地的生态系统稳定。虽然已有学者对丹江口水库水滨带植物群落类型、物种组成和空间分布及环境解释进行过研究^[20,22],但针对群落物种多样性维持机制的研究还未见到。本研究以丹江口水库水滨带植物群落为研究对象,通过群落调查和环境因素测定,探讨不同水淹干扰强度和因素对群落谱系结构和物种多样性的影响,以期揭示水滨带植物群落物种多样性维持机制,为水库水滨带生物多样性保护和生态环境管理等提供理论支持和科学依据。

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。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。地带性植被主要是亚热带落叶阔叶林以及部分常绿阔叶林和针阔混交林。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 年的自然演替,水库水滨带上已形成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^[20,22]。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^[20,22]。

1.2 研究方法

1.2.1 样方设置及群落调查

调查于 2013 年 5 月至 7 月进行。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,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(丹江口水利枢纽初期工程正常蓄水位)的范围内,选择

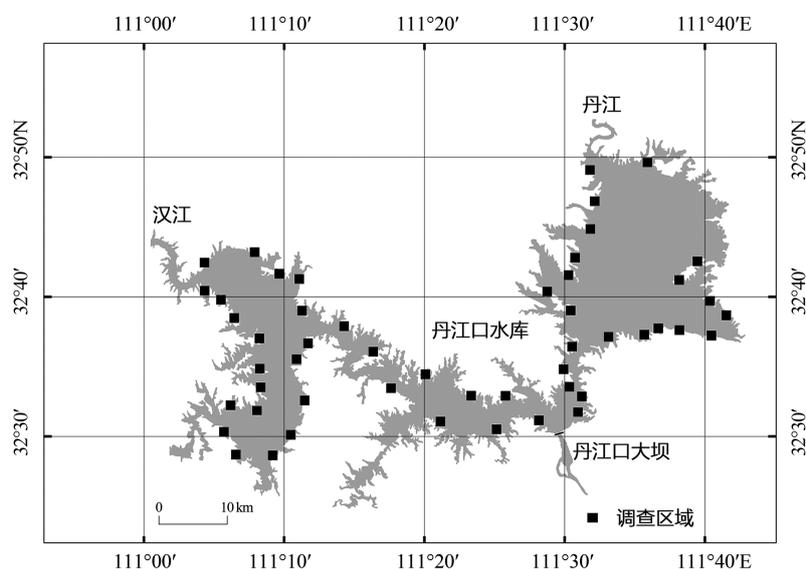


图 1 调查区域分布图

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

典型植物群落进行样方调查。样方布设尽量远离人为干扰。乔木群落设置 20 m×20 m 的样方;灌木群落设置 5 m×5 m 的样方;草本植物群落设置 2 m×2 m 的样方,重复 5 次。记录样方中出现的所有维管植物,测定每个物种的平均高度、盖度和多度。植物种类鉴定依据《中国植物志》和《湖北植物志》。用全球定位系统(GPS)对样方进行空间定位,记录海拔高度。

为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 年—2009 年)的水位数据(由长江水资源保护科学研究所提供),基于不同海拔高程所受的年均水淹时长,将水滨带的水淹干扰强度分为 4 个梯度(图 2):(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,年均水淹时长超过 9 个月,较少露出水面;(2)年均水淹时长 6 至 9 个月(FD 6—9):植物群落生长在海拔 142 m 至 147 m 之间,年均水淹时长在 6 到 9 个月之间;(3)年均水淹时长 3 至 6 个月(FD 3—6):植物群落生长在海拔 147 m 至 151 m 之间,年均水淹时长在 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 m 至 157 m 之间,年均水淹时间少于 3 个月,且存在干旱期。

调查共记录水滨带植物群落样方 184 个,以草本植物群落样方为主,木本群落样方仅 17 个。其中年均水淹时长多于 9 个月的植物群落样方 37 个,6 至 9 个月的样方 52 个,3 至 6 个月的样方 43 个,少于 3 个月的样方 52 个。

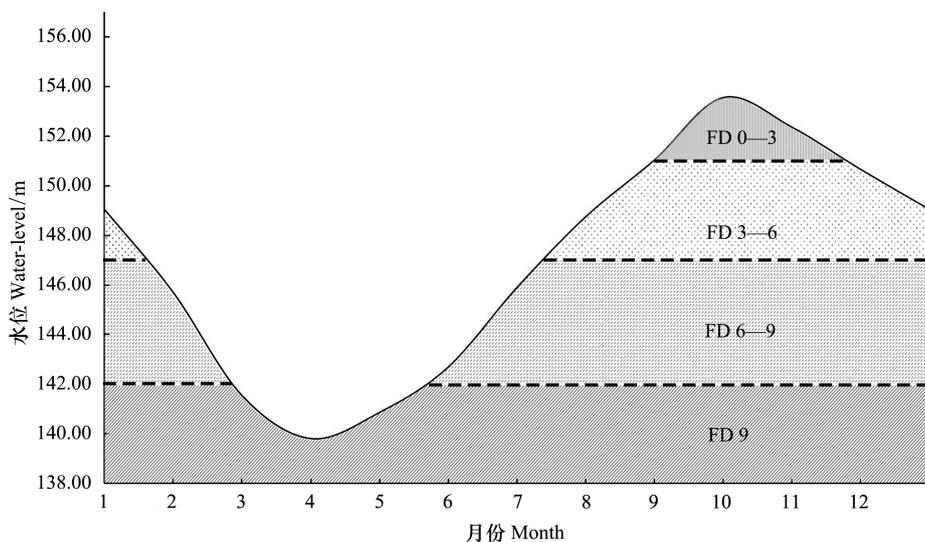


图 2 丹江口水库水位波动及水滨带水淹干扰强度梯度划分

Fig.2 Water-level fluctuation of Danjiangkou Reservoir and division of flooding disturbance intensity in the riparian zone

FD 9 代表年均水淹时长多于 9 个月,FD 6—9 代表年均水淹时长 6 至 9 个月,FD 3—6 代表年均水淹时长 3 至 6 个月,FD 0—3 代表年均水淹时长少于 3 个月

1.2.2 环境因素测定

环境数据包括地形和土壤因素。地形因素包括坡度、坡向;土壤因素包括土层厚度、土壤质地、土壤 pH、有机质含量、全氮含量、全磷含量、速效氮含量、速效磷含量。在每个样方中心位置测定地形因素,在每个样方内按照梅花五点法使用环刀取土样并混合成 1 份土样,带回测定土壤因素。环境因素的测定方法和赋值见表 1,土壤化学性质的测定依据《土壤农业化学分析方法》^[23]。

1.2.3 谱系树、谱系多样性、谱系结构指数和物种多样性测度

以样方调查的所有物种为物种库,将物种信息在国际植物清单数据库(<http://www.theplantlist.org/>)中进行检索生成物种名录,再在 phylomatic 平台(<http://phylodiversity.net/phylomatic/>)根据 Zanne 等构建的物种进化系统生成具有进化枝长的谱系树^[24]。

使用 Faith 提出的 PD 指数来表示群落谱系多样性(PD),该指数表示群落中物种在谱系树上进化枝长度

总和,使用 R 语言 picante 软件包的 pd 函数进行计算^[25]。

表 1 环境因素的测定及赋值

Table 1 Measurement and assignment of environmental variables

环境因素 Environmental variables	测定方法及赋值 Measurement and assignment
地形 Topography	
坡度 Slope (SA)	用罗盘仪测定;
坡向 Slope aspect (ASP)	用罗盘仪测定,北为 1,东北和西北为 2,东和西为 3,东南和西南为 4,南为 5;
土壤 Soil	
土层厚度 Soil thickness (ST)	挖取土壤剖面,记录土层厚度;
土壤质地 Soil texture (TEX)	黏土为 1,黏壤土为 2,粉壤土为 3,壤土为 4,砂壤土为 5,砂土为 6;
土壤 pH (pH)	经 CaCl ₂ 溶液浸提后通过电位法测定;
有机质含量 Organic matter (OM)	经高温外热重铬酸钾氧化后容量法测定;
全氮含量 Total nitrogen (TN)	经过浓硫酸混合加速剂消化后流动分析仪测定;
速效氮含量 Available nitrogen (AN)	经过 1M NaOH 碱解扩散后滴定法测定;
全磷含量 Total phosphorus (TP)	经过浓 H ₂ SO ₄ -HClO ₄ 消化后流动分析仪测定;
速效磷含量 Available phosphorus (AP)	经过 0.5M NaHCO ₃ 浸提后钼锑抗比色法测定

使用净谱系亲缘关系指数(NRI)来表示群落谱系结构,即群落谱系树上组成物种整体聚集情况,是群落中任意两个物种平均谱系距离(MPD)相对于随机零模型生成平均谱系距离的标准化指数^[3]。NRI 的计算公式为:

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{\text{sample}} - MPD_{\text{randsample}}}{SD(MPD_{\text{randsample}})}$$

式中,NRI 是样方群落谱系结构指数,MPD_{sample} 表示平均谱系距离的观测值,MPD_{randsample} 表示在随机零模型下模拟出的平均谱系距离,SD 表示标准偏差。若 NRI > 0,说明群落物种间的平均谱系距离小于随机零模型,群落谱系聚集;若 NRI < 0,说明群落物种间的平均谱系距离大于随机零模型,群落谱系结构发散;NRI = 0,说明群落谱系结构随机^[3]。使用 R 语言 picante 软件包的 ses.mpd 函数进行计算^[25]。

使用 Patrick 丰富度指数 R 和 Shannon-Winner 多样性指数 H 来表示群落物种多样性:

Patrick 丰富度: $R = S$

Shannon-Winner 多样性指数: $H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$

式中, S 是样方内所有植物种类的数量。 P_i 为样方内第 i 个种的重要值,即 $P_i = IV_i$, IV_i 是样方内物种 i 的重要值, $IV = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对多度})/3$ 。

1.2.4 数据分析

使用单因素方差分析并进行多重比较,分析不同水淹干扰强度的群落物种丰富度、物种多样性、谱系多样性和谱系结构指数以及环境因素之间的差异;使用多元回归分析环境因素对群落物种多样性和谱系结构的影响。所有环境变量的方差膨胀因子(VIF)均小于 10,说明环境因子间不存在共线性,都可纳入数据分析。数据分析使用 R 语言 car 软件包进行计算。

2 结果与分析

2.1 水库水滨带植物群落谱系组成

丹江口水库水滨带植物群落的物种组成丰富,共记录植物种类 183 种,隶属于 51 科 143 属。谱系树如图 3 所示。物种在谱系树上枝长越长代表该物种的进化时间越长。禾本科的白茅(*Imperata cylindrica*)、菴草(*Arthraxon hispidus*)和日本看麦娘(*Alopecurus japonicus*)等植物和菊科的飞廉(*Carduus nutans*)、泥胡菜

(*Hemistepia lyrata*) 和刺儿菜(*Cirsium setosum*) 等植物分化时间较短,木本植物黑松(*Pinus thunbergii*) 和侧柏(*Platycladus orientalis*) 的分化时间较长。从谱系树可以明确群落物种间的亲缘关系,菊科(Compositae)与桔梗科(Campanulaceae)植物物种亲缘关系较近,蔷薇科(Rosaceae)与榆科(Ulmaceae)和鼠李科(Rhamnaceae)植物物种亲缘关系相对较近,大戟科(Euphorbiaceae)与堇菜科(Violaceae)和杨柳科(Salicaceae)植物物种亲缘关系相对较近,唇形科(Labiatae)、马鞭草科(Verbenaceae)、玄参科(Scrophulariaceae)和车前科(Plantaginaceae)植物物种亲缘关系相对较近,商陆科(Phytolaccaceae)、石竹科(Caryophyllaceae)和苋科(Amaranthaceae)植物物种亲缘关系相对较近,罂粟科(Papaveraceae)和毛茛科(Ranunculaceae)与以上科植物物种亲缘关系相对疏远。单子叶的禾本科(Gramineae)和莎草科(Cyperaceae)植物物种亲缘关系较近;两种裸子植物(侧柏 *Platycladus orientalis*、黑松 *Pinus thunbergii*) 聚在一起,与其他植物分开。

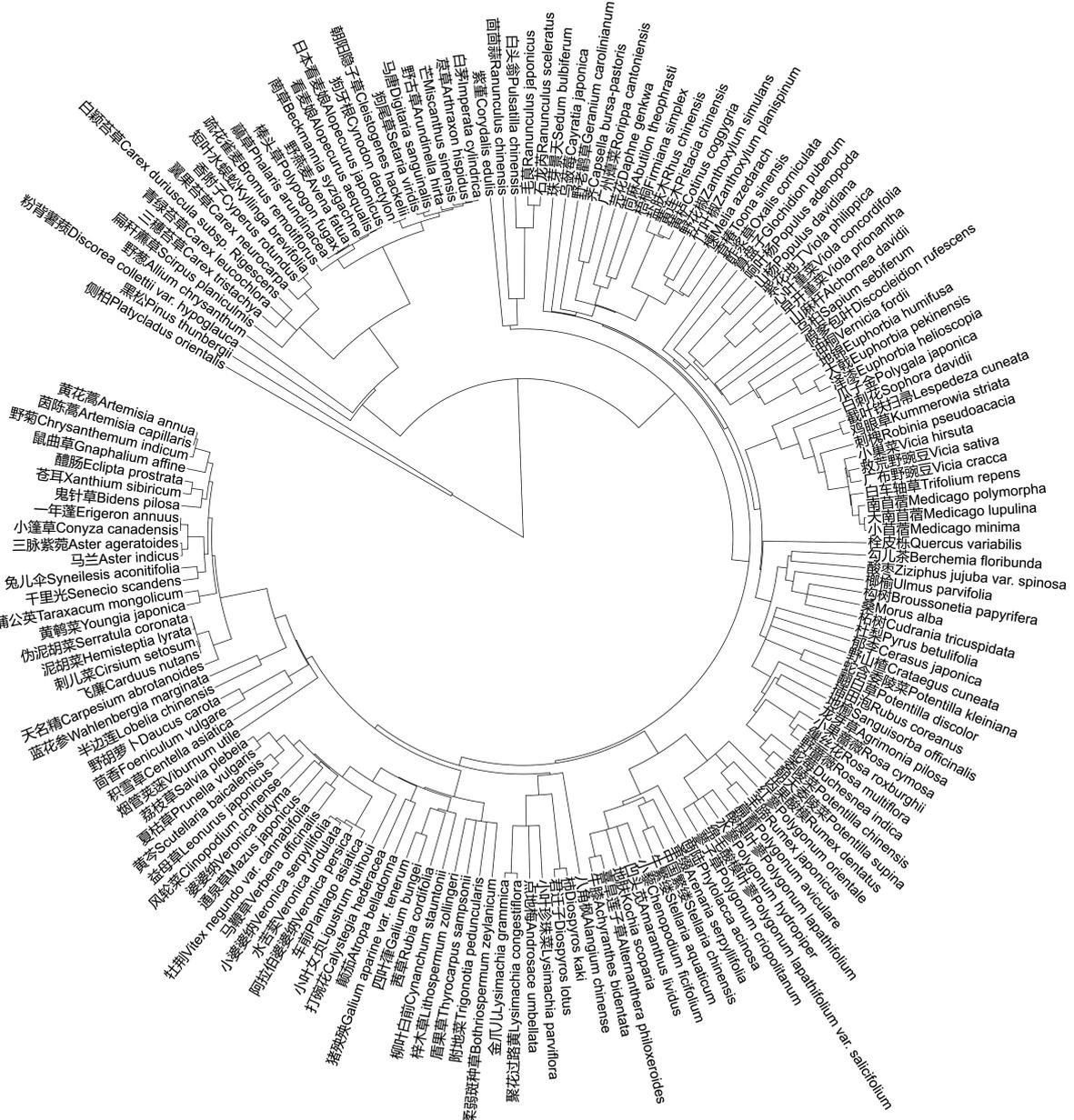


图 3 丹江口水库水滨带植物群落物种谱系树

Fig.3 Species phylogenetic tree of riparian plant community in Danjiangkou Reservoir

2.2 水淹干扰强度对群落谱系结构和物种多样性的影响

不同水淹干扰强度下水滨带植物群落物种丰富度、物种多样性和谱系多样性有显著差异(图4)。沿着水淹干扰强度梯度,群落物种多样性指数有基本相同的变化趋势。随着水淹干扰强度增加,群落物种丰富度、物种多样性和谱系多样性显著降低。不同水淹干扰强度下群落谱系结构指数不存在显著差异。但随着水淹干扰增强,群落谱系结构指数呈现出从小于0到大于0的趋势,即群落谱系结构随水淹干扰强度的增加呈现由发散到聚集的变化趋势(图4)。

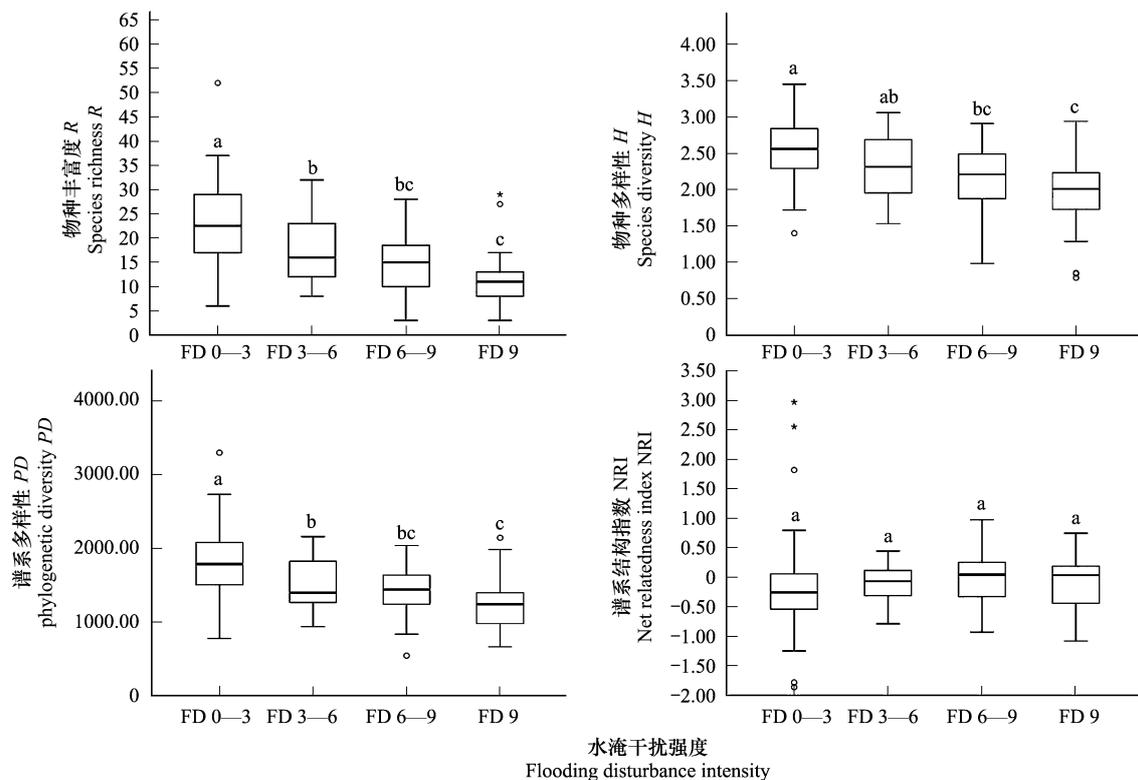


图4 不同水淹干扰强度下水滨带植物群落物种多样性和谱系结构的变化

Fig.4 The variation of species diversity and phylogenetic structure in communities with different flooding disturbance intensity

不同小写字母 abc 表示差异显著($P < 0.05$)

2.3 不同水淹干扰强度下群落物种多样性和谱系结构与环境因素的关系

比较不同水淹干扰强度的水滨带植物群落样方的环境因素之间的差异,土壤 pH 和速效磷含量差异显著(图5),其他因素无显著差异。随着水淹干扰强度的增加,土壤 pH 和速效磷含量呈现逐渐升高的趋势。而土层厚度、土壤质地、土壤有机质、速效氮、全氮和全磷含量差异不显著。样方的地形因素坡度和坡向差异也不显著。

对群落物种多样性与谱系结构和环境因素的关系进行多元回归分析(表2),结果表明在不同水淹干扰强度下环境因素对水滨带植物群落物种多样性和谱系结构的影响不同。对整个水滨带植物群落而言,坡度、土壤质地、速效氮和全氮含量对群落物种丰富度、物种多样性和谱系多样性影响显著。除此之外,土层厚度和速效磷对群落物种丰富度和土层厚度对群落谱系多样性也影响显著。而只有速效氮含量对谱系结构指数影响显著。在轻度水淹干扰下(FD 0—3)坡向与物种丰富度、物种多样性和谱系多样性显著负相关,速效磷含量与物种多样性显著正相关,而环境因素对群落谱系结构指数均无显著影响;在中度水淹干扰下(FD 6—9 和 FD 3—6)坡度、土层厚度、土壤质地与物种丰富度、物种多样性和谱系多样性显著正相关,土壤总氮含量与物种丰富度和物种多样性显著正相关,土壤 pH 和全氮含量与谱系结构指数显著正相关、全磷含量与其显著负

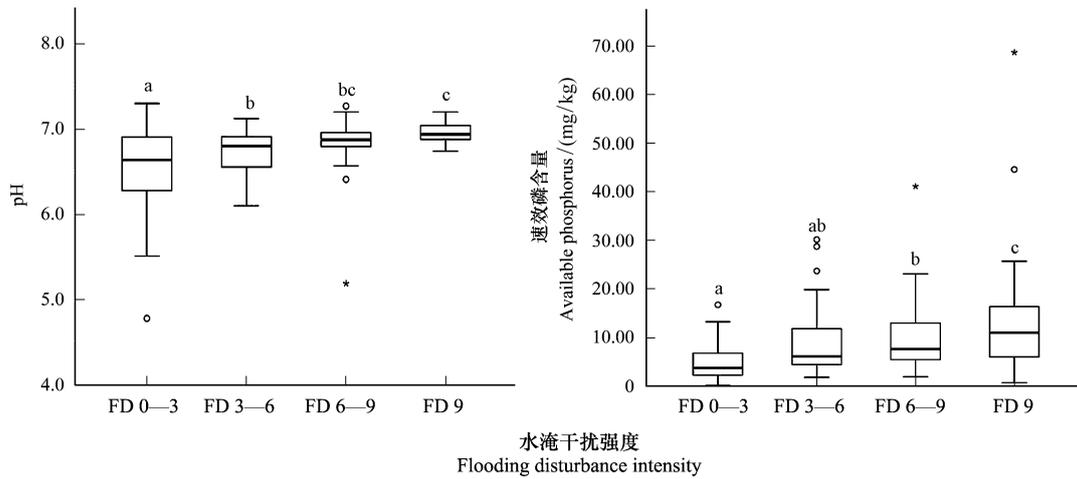


图 5 不同水淹干扰强度的水滨带土壤 pH 和速效磷含量的变化

Fig.5 The variation of soil pH and AP with different flooding disturbance intensity

相关;在重度水淹干扰下(FD 9)土壤质地和土壤全氮含量与物种丰富度、物种多样性和谱系多样性显著正相关,速效氮含量与物种丰富度、物种多样性和谱系多样性显著负相关,环境因素对群落谱系结构指数均无显著影响。

表 2 不同水淹干扰强度下水滨带植物群落谱系结构和物种多样性与环境因素的回归分析

Table 2 Regression analysis of phylogenetic structure and species diversity with environmental factors in communities with different flooding disturbance intensity

水淹干扰强度 Flooding disturbance intensity	特征 指数 Index	环境变量 Environmental variables										R ²	P 值
		ASP	SA	ST	TEX	pH	OM	AP	AN	TN	TP		
整体 Total	R	-0.159	0.161 **	0.793 *	0.172 *	-0.992	0.075	-0.122 *	-0.391 *	1.210 **	0.235	0.26	0.000
	H	-0.363	0.303 **	1.610	0.507 **	-3.013	0.138	-0.098	-0.871 *	2.821 **	0.624	0.23	0.000
	PD	-0.094	0.096 **	0.438 *	0.099 *	-0.698	0.097	-0.051	-0.230 *	0.580 **	0.110	0.23	0.000
	NRI	0.353	0.072	-1.536	0.126	-1.279	0.422	0.088	-1.107 *	1.755	-1.159	0.26	0.042
FD0—3	R	-0.559 **	0.120	-0.058	-0.014	1.208	0.077	0.104	-0.225	0.125	-0.182	0.34	0.025
	H	-1.500 **	0.172	-0.554	0.211	1.411	0.221	0.496 *	-0.492	0.201	-0.252	0.38	0.017
	PD	-0.425 **	0.119	-0.123	-0.056	0.593	0.131	0.038	-0.210	0.293	0.003	0.34	0.041
	NRI	1.291	0.308	-0.312	0.560	-5.949	1.117	-0.368	-1.122	2.770	-0.634	0.24	0.043
FD3—6	R	-0.227	0.121	0.234	0.203 *	-0.717	0.269	0.174	-0.230	0.083	-0.415	0.30	0.028
	H	-0.470	0.192	1.311	0.593 *	-0.541	0.705	0.530	-0.500	0.332	-1.024	0.28	0.040
	PD	-0.137	0.078	0.084	0.137 *	-0.379	0.231	0.109	-0.247	0.025	-0.253	0.33	0.041
	NRI	-0.055	0.232	0.350	0.077	9.238 *	0.538	0.341	-0.931	1.591	-3.154 *	0.34	0.046
FD6—9	R	0.095	0.209 **	2.095 *	0.191 *	0.815	-0.237	0.131	0.847	0.730 *	0.556	0.56	0.000
	H	0.335	0.527 **	5.096 *	0.304	0.647	-0.984	-0.041	0.822	2.002 *	2.374	0.54	0.000
	PD	0.109	0.121 **	1.384 *	0.106 *	0.270	-0.237	0.030	0.276	0.215	0.542	0.55	0.000
	NRI	-0.430	-0.078	-1.406	0.224	2.118	-0.153	-0.025	-1.700	2.508 *	-0.294	0.29	0.022
FD 9	R	-0.095	-0.048	-0.571	0.482 *	-0.409	0.488	0.148	-1.049 **	1.569 *	-1.254	0.55	0.009
	H	-0.160	-0.217	-1.720	1.264 *	-4.912	1.440	0.695	-3.072 **	3.733 *	-4.256	0.56	0.007
	PD	-0.009	-0.035	-0.349	0.307 *	0.280	0.283	0.113	-0.671 **	0.830 *	-0.846	0.54	0.012
	NRI	0.570	0.151	3.106	-0.751	16.415	-0.708	-0.045	-0.441	2.404	-2.196	0.39	0.039

R 表示物种丰富度;H 表示物种多样性;PD 表示谱系多样性;NRI 表示谱系结构指数;* 表示 P<0.05; ** 表示 P<0.01

3 讨论与结论

3.1 水滨带植物群落物种多样性和谱系结构沿水淹干扰强度梯度的变化

干扰能够直接改变植物群落的物种组成和结构,研究表明干扰主要通过改变群落的生境条件或资源的可利用性从而影响群落的物种组成和结构^[26-27]。本研究中不同水淹干扰强度下水滨带植物群落物种丰富度、物种多样性和谱系多样性有显著差异。随着水淹干扰强度的增加,三者均呈现出显著降低的趋势。这是由于水淹干扰增强导致一些物种丧失,物种丰度降低。同时适度干扰使物种的资源利用能力和对环境的生存适应能力变强,物种的生态位扩展。但随着干扰增强,物种的生态位扩展造成物种之间的生态位重叠程度变高,导致种间竞争加剧,使得物种丧失,多样性降低。由此可证明群落物种多样性维持受到生境过滤和生态位作用等多种生态过程的综合影响。这与姜晓燕等对毛乌素沙地不同恢复阶段的植物群落谱系结构的研究结果一致,即群落物种多样性维持受到生境过滤和竞争排斥的综合作用^[28]。

已有研究表明河岸带或草地植物群落的物种丰富度和多样性在中度干扰强度下最高^[29],证明了已被普遍接受的中度干扰假说。但本研究发现水淹干扰降低了水滨带植物群落物种多样性,并且随着水淹干扰增强物种多样性显著降低。这与中度干扰假说不相符。同样,有研究发现在干燥热带森林地区随着干扰增强物种丰富度和多样性呈下降趋势^[30],放牧强度增加会降低针阔混交林物种多样性^[31]等。中度干扰假说指出“适度(中度)的干扰会增加生境异质性,从而导致高度的多样性^[32]”。但“适度(中度)”干扰的定义模糊,难以准确描述^[33-34]。本研究中轻度水淹干扰虽然削弱群落中原有优势种的竞争力与数量,可为新物种提供生存空间。但相对于较低海拔的植物群落,较高海拔的轻度干扰群落更容易受到频繁的人类活动如放牧、耕作和休闲游览活动等的影 响^[35]。这些因素可能使轻度水淹干扰区域实际可能受到更接近“适度”水平的干扰,而稍低海拔的中度水淹干扰区域远离人类活动可能总体受到了“轻度”干扰。低海拔的重度水淹干扰区域几乎常年位于水面之下,则是更高的干扰强度。这些原因都可能导致随着水淹干扰增强水滨带植物群落物种多样性显著降低的研究结果。

有研究证明,植物群落是物种进化与生态过程共同作用的结果,剧烈的环境变化会导致聚集的谱系结构^[36]。本研究中随着水淹干扰增强,虽然群落谱系结构指数没有表现出显著差异,但谱系结构指数由小于0逐渐趋近于0、大于0,谱系结构由发散趋向聚集。这与前人关于人为干扰对群落谱系结构的影响的研究结果一致。董雷对放牧对干旱半干旱草地灌丛群落谱系结构的影响进行研究,发现不同放牧强度下群落谱系结构没有明显变化,但表现出聚集程度增加的趋势^[37]。在轻度水淹干扰下生境条件较为适宜,可容纳相对较多的物种共存,从而促进了物种之间的竞争排斥作用,使得群落内部生态特征相似的物种无法共存,造成谱系结构趋于发散^[38];随着水淹干扰增强,生境条件逐渐恶劣,促使物种间采用不同的生存策略和资源利用策略,同时存在生境过滤和竞争排斥两种生态过程共同作用,使得群落谱系结构表现出谱系发散和谱系聚集同时存在^[9];在重度水淹干扰下环境胁迫驱使大量物种消失,能够忍耐环境的具有相似生物学特性即亲缘关系较近的物种存活下来,表现出生境过滤作用逐渐增加,物种间的竞争排斥作用逐渐减弱的趋势,形成谱系聚集的结构。总体看来,生境过滤和竞争排斥等生态位分化过程在水滨带植物群落多样性维持中起重要作用。并且在干扰较轻的群落中竞争排斥起主导作用,在强干扰群落中生境过滤作用占主导地位。此结论与白云山落叶阔叶林和毛乌素沙地植被受到不同程度干扰后表现出的谱系结构变化特征较为一致^[28,39]。

3.2 不同水淹干扰强度下环境因素对水滨带植物群落物种多样性和谱系结构的影响

周期性的水位涨落特别是不定期的极端洪水作用会使水滨带的地形地貌和土壤性质发生复杂变化^[18]。本研究中不同水淹干扰强度的水滨带环境因素不同,土壤 pH 和速效磷含量的差异显著(图 5)。对整个水滨带植物群落而言,土壤氮元素是影响群落多样性特征和谱系结构指数的主要环境因素(表 2)。水滨带土壤氮元素含量与水淹干扰密切相关。张志永等发现水淹引起的干湿交替影响土壤氮元素的矿化及硝化作用,导致土壤氮含量的变化。而且水淹干扰增强会造成速效氮含量降低^[19]。速效氮不足的生境条件相当于环境筛,

生境过滤作用筛选出适应土壤氮不足的物种,使得种间亲缘相近物种增加,导致随着水淹干扰增强植物群落谱系结构由发散逐渐聚集。

在轻度水淹干扰强度下,坡向是影响群落多样性的主要因素,且为负相关。群落谱系结构受环境因素的影响不显著(表 2)。坡向是重要地形因素,可通过改变光照、温度和水分等因素间接影响植物生长发育和多样性^[40]。光照强度和时长增加,造成温度升高和土壤水分降低^[41]。干热环境会筛掉一些不耐强光不耐干旱的植物,导致多样性降低,但对谱系结构指数无显著影响。在中度干扰下,土层厚度是影响水滨带植物多样性的主要因素,且为正相关(表 2)。张志永对三峡库区消落带、河岸带植物群落物种多样性的研究也得到同样的结论^[42]。谱系结构指数则主要受到土壤 pH 和全磷含量的影响。有研究表明水淹干扰增强会加剧土壤的厌氧还原反应,形成大量溶解度较大的碳酸铁锰,导致土壤 pH 升高^[19]。而且中度干扰区域水位频繁波动的冲刷会引发严重侵蚀,土壤磷素流失严重,使土壤全磷含量明显低于轻度和重度干扰区^[43]。中度水淹干扰下土壤 pH 较高和磷含量较低,环境会过滤掉不适应土壤碱性和磷不足的物种,使得群落谱系结构逐渐趋向聚集。在重度干扰下土壤全氮和速效氮是影响群落多样性特征的主要因素,而环境因素对群落谱系结构指数影响不显著(表 2)。重度水淹干扰下环境极其恶劣,恶劣环境过滤掉绝大多数物种,留存的物种亲缘关系极其接近,植物谱系结构表现为聚集。总之,不同干扰强度下生境的环境因素异质性导致了群落构建和多样性维持机制的差异^[44]。在具有明显水淹干扰的水库水滨带中,水淹干扰强度所引起的土壤理化性质变化是导致群落受到竞争排斥或生境过滤支配的重要原因。

3.3 水滨带植物群落物种多样性和谱系结构对生物多样性保护的意义

以往的生物多样性保护观点认为所有物种具有同等保护价值^[45],然而已有研究证明不同的物种因进化历史的差异具有不同的保护价值^[46],因此仅仅基于物种水平上制定的生物多样性保护策略是不全面的^[47]。目前物种之间的进化关系可通过谱系特征的研究得到清晰揭示。物种进化是一种不可逆且无法预测的过程,只有最大限度保护物种进化上的多样性,才能为生物多样性的演化保留尽可能多的潜能,为未来的开发利用提供更多的种质资源^[48],因此有效的生物多样性保护策略应充分考虑物种的谱系特征^[46,48],将表征物种进化的谱系结构多样性纳入生物多样性研究体系中^[49-50]。相对于物种多样性,谱系结构多样性丧失速率更快^[51],而且由于谱系结构多样性较高的群落更稳定且具有更高的生产力^[52],因此确立优先保护区域时,首先要关注谱系结构多样性较高的区域^[53]。此外关于谱系多样性与谱系结构指数,Forest 等发现谱系结构发散的群落,其谱系多样性要高于估计值。而谱系结构聚集的群落,其谱系多样性可能要低于估计值^[54]。因此优先保护谱系结构多样性较高且谱系结构发散的群落就显得更加迫切。

随着人类活动的加剧,人为干扰对生物多样性的影响越来越受到关注。出于对水资源和能源的迫切需求,中国是世界上最热衷于修建水利工程的国家之一,长江已成为世界上拥有已建或在建水利工程最多的河流^[20]。水利工程的建设为社会经济发展和人民生活水平提升做出重要贡献,但也带来了无法回避的生态环境问题,其中之一就是造成水滨带植被的严重退化^[20]。水滨带植被是保护水质、预防水体污染的最后一道生态屏障,在水源地生态环境保护中有重要地位。水库水滨带植物群落受到人为调控的水位波动的影响,而且水淹干扰长期持续且波动幅度大,已成为影响水滨带植物群落多样性维持的主导因素。由于水淹干扰对水滨带植被的更新和重建产生重要影响,并决定了植被的演替速度和方向。本研究对不同水淹干扰强度的水滨带植物群落谱系结构和物种多样性的研究有助于揭示水淹干扰如何影响水滨带植物群落的物种多样性维持过程,对丹江口水库以及我国众多水利工程的水滨带植被保护有重要的现实意义。本研究表明随着水淹干扰增强,群落物种丰富度、物种多样性和谱系多样性都显著降低,谱系结构表现出由发散逐渐聚集的趋势。生长在水滨带较高海拔的植物群落,受到水淹干扰较小,群落物种多样性和谱系多样性较高,谱系结构表现为发散,具有更高的保护价值,需要优先保护。

本研究是将群落谱系生态学的研究方法在水淹干扰下水库水滨带植物群落物种多样性研究中的一次探索性应用,初步回答了水库水滨带植物群落的物种多样性和谱系结构特征、水淹干扰下群落物种多样性维持

的主要生态过程及其与地形和土壤因素的关系,并从群落谱系结构的角度为水库水滨带生物多样性保护研究提供了理论依据。在未来的研究中需进一步将更全面的环境因素与谱系树结合起来对水滨带植物群落谱系结构进行研究,或将植物性状功能多样性也纳入研究,以期掌握更全面深入的群落物种多样性维持机制,为生物多样性保护提供更加可靠的理论支持。

参考文献 (References):

- [1] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, Hooper D U, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace G M, Tilman D, Wardle D A, Kinzig A P, Daily G C, Loreau M, Grace J B, Larigauderie A, Srivastava D S, Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486(7401): 59-67.
- [2] 陈之端, 李德铎. 系统发育多样性和生物多样性保护. *科学*, 2018, 70(5): 22-25.
- [3] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 475-505.
- [4] Qian H, Sandel B. Phylogenetic structure of regional angiosperm assemblages across latitudinal and climatic gradients in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(11): 1258-1269.
- [5] 牛红玉, 王峥峰, 练璐愉, 叶万辉, 沈浩. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究. *生物多样性*, 2011, 19(3): 275-283.
- [6] Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 2000, 156(2): 145-155.
- [7] Swenson N G, Stegen J C, Davies S J, Erickson D L, Forero-Montaña J, Hurlbert A H, Kress W J, Thompson J, Uriarte M, Wright S J, Zimmerman J K. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology*, 2012, 93(3): 490-499.
- [8] Benítez-Malvido J, Álvarez-Añorve M Y, Ávila-Cabadilla L D, González-Di Pierro A M, Zermeño-Hernández I, Méndez-Toribio M, González-Rodríguez A, Lombera R. Phylogenetic and functional structure of tree communities at different life stages in tropical rain forest fragments. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 36: e02113.
- [9] 陈博, 江蓝, 谢子扬, 李阳娣, 李佳萱, 李梦佳, 魏晨思, 邢聪, 刘金福, 何中声. 格氏栲天然林林窗植物物种多样性与系统发育多样性. *生物多样性*, 2021, 29(4): 439-448.
- [10] 肖元明, 杨路存, 聂秀青, 李长斌, 熊丰, 赵晓辉, 周国英. 柴达木盆地荒漠灌丛群落谱系结构研究. *西北植物学报*, 2018, 38(4): 750-760.
- [11] 徐璐, 刘旻霞, 穆若兰, 张国娟, 于瑞新, 李亮. 高寒草甸植物群落谱系结构与多样性格局. *中国环境科学*, 2021, 41(3): 1387-1397.
- [12] Naiman R J, Décamps H. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1997, 28: 621-658.
- [13] Hanna D E L, Raudsepp-Hearne C, Bennett E M. Effects of land use, cover, and protection on stream and riparian ecosystem services and biodiversity. *Conservation Biology*, 2020, 34(1): 244-255.
- [14] Fernandes M R, Segurado P, Jauch E, Ferreira M T. Riparian responses to extreme climate and land-use change scenarios. *Science of the Total Environment*, 2016, 569-570: 145-158.
- [15] Bendix J, Hupp C R. Hydrological and geomorphological impacts on riparian plant communities. *Hydrological Processes*, 2000, 14: 2977-2990.
- [16] 张昶, 王成, 孙睿霖, 郟光发, 梁冰晶, 金佳莉, 李喆靓. 城市化地区河岸带植被特征及其与河岸硬度的关系——以晋江市为例. *生态学报*, 2016, 36(12): 3703-3713.
- [17] Elliott K J, Vose J M. Effects of riparian zone buffer widths on vegetation diversity in southern Appalachian headwater catchments. *Forest Ecology and Management*, 2016, 376: 9-23.
- [18] 韩路, 王海珍, 于军. 河岸带生态学研究进展与展望. *生态环境学报*, 2013, 22(5): 879-886.
- [19] 张志永, 胡红青, 鲁泽禹, 朱稳, 张钜, 邹曦. 水淹-出露对消落带土壤氮形态的影响. *水生态学杂志*, 2020, 41(4): 63-72.
- [20] 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.
- [21] Gundersen P, Laurén A, Finér L, Ring E, Koivusalo H, Sætersdal M, Weslien J O, Sigurdsson B D, Högbohm L, Laine J, Hansen K. Environmental services provided from riparian forests in the Nordic countries. *AMBIO*, 2010, 39(8): 555-566.
- [22] 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.
- [23] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 638.
- [24] Zanne A E, Tank D C, Cornwell W K, Eastman J M, Smith S A, FitzJohn R G, McGlenn D J, O'Meara B C, Moles A T, Reich P B, Royer D L, Soltis D E, Stevens P F, Westoby M, Wright I J, Aarssen L, Bertin R I, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman M R, Oleksyn J, Soltis P S, Swenson N G, Warman L, Beaulieu J M. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 2014, 506(7486): 89-92.
- [25] Kembel S W, Cowan P D, Helmus M R, Cornwell W K, Morlon H, Ackerly D D, Blomberg S P, Webb C O. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463-1464.

- [26] 卜文圣, 许涵, 臧润国, 丁易, 张俊艳, 林明献. 不同采伐干扰方式对热带山地雨林谱系结构的影响. 林业科学, 2014, 50(4): 15-21.
- [27] Gainsbury A M, Colli G R. Phylogenetic community structure as an ecological indicator of anthropogenic disturbance for endemic lizards in a biodiversity hotspot. *Ecological Indicators*, 2019, 103: 766-773.
- [28] 姜晓燕, 高圣杰, 蒋燕, 田贇, 贾昕, 查天山. 毛乌素沙地植被不同恢复阶段植物群落物种多样性、功能多样性和系统发育多样性. 生物多样性, 2022, 30(5): 15-25.
- [29] Biswas S R, Mallik A U. Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, 2010, 91(1): 28-35.
- [30] Sagar R, Raghubanshi A S, Singh J S. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 2003, 186(1-3): 61-71.
- [31] 郝建锋, 周润惠, 姚小兰, 喻静, 陈聪琳, 向琳, 王姚瑶, 苏天成, 齐锦秋. 二代野猪放牧对夹金山针阔混交林物种多样性与土壤理化性质的影响. 植物生态学报, 2022, 46(2): 197-207.
- [32] Collins S L, Glenn S M, Gibson D J. Experimental-analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology*, 1995, 76(2): 486-492.
- [33] Baker T R, Diaz D M V, Moscoso V C, Navarro G, Monteagudo A, Pinto R, Cangani K, Fyllas N M, Gonzalez G L, Laurance W F, Lewis S L, Lloyd J, Ter Steege H, Terborgh J W, Phillips O L. Consistent, small effects of treefall disturbances on the composition and diversity of four Amazonian forests. *Journal of Ecology*, 2016, 104(2): 497-506.
- [34] Sperandii M G, Bazzichetto M, Acosta A T R, Bartók V, Malavasi M. Multiple drivers of plant diversity in coastal dunes: a Mediterranean experience. *Science of the Total Environment*, 2019, 652: 1435-1444.
- [35] Liu W Z, Liu G H, Zhang Q F. Shoreline vegetation in the Danjiangkou reservoir: characteristics, related factors, and differences with adjacent Riverine wetlands. *CLEAN: Soil Air Water*, 2014, 42(7): 1014-1021.
- [36] Cardillo M. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 366(1577): 2545-2553.
- [37] 董雷. 干旱—半干旱区草地与灌丛群落谱系结构研究——以蒙古高原为例[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2019.
- [38] 郝姝珺, 李晓宇, 侯嫚嫚, 赵秀海. 长白山温带森林不同演替阶段群落功能性状的空间变化. 植物生态学报, 2019, 43(3): 208-216.
- [39] 李培坤. 伏牛山自然保护区不同干扰梯度群落系统发育结构及功能多样性[D]. 郑州: 河南农业大学, 2018.
- [40] 张荣, 余飞燕, 周润惠, 董洪君, 王敏, 叶鑫, 郝建锋. 坡向和坡位对四川夹金山灌丛群落结构与物种多样性特征的影响. 应用生态学报, 2020, 31(8): 2507-2514.
- [41] 刘旻霞, 南笑宁, 张国娟, 李博文, 徐璐, 穆若兰, 李亮, 于瑞新. 高寒草甸不同坡向植物群落物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2021, 41(13): 5398-5407.
- [42] 张志永. 三峡水库消落区、河岸带土壤和植被特征差异及其影响因素分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018.
- [43] 吴韩. 丹江口消落带表层土壤理化性质特征及水位影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2012.
- [44] 李梦佳, 何中声, 江蓝, 谷新光, 晋梦然, 陈博, 刘金福. 戴云山物种多样性与系统发育多样性海拔梯度分布格局及驱动因子. 生态学报, 2021, 41(3): 1148-1157.
- [45] Posadas P, Esquivel D R M, Crisci J V. Using phylogenetic diversity measures to set priorities in conservation: an example from southern South America. *Conservation Biology*, 2001, 15(5): 1325-1334.
- [46] Laity T, Laffan S W, González-Orozco C E, Faith D P, Rosauer D F, Byrne M, Miller J T, Crayn D, Costion C, Moritz C C, Newport K. Phylodiversity to inform conservation policy: an Australian example. *Science of the Total Environment*, 2015, 534: 131-143.
- [47] Wang L, Young S S, Wang W, Ren G P, Xiao W, Long Y C, Li J S, Zhu J G. Conservation priorities of forest ecosystems with evaluations of connectivity and future threats: implications in the Eastern Himalaya of China. *Biological Conservation*, 2016, 195: 128-135.
- [48] 慈秀芹, 李捷. 系统发育多样性在植物区系研究与生物多样性保护中的应用. 生物多样性, 2017, 25(2): 175-181.
- [49] Buerki S, Callmander M W, Bachman S, Moat J, Labat J N, Forest F. Incorporating evolutionary history into conservation planning in biodiversity hotspots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 370(1662): 20140014.
- [50] Costion C M, Edwards W, Ford A J, Metcalfe D J, Cross H B, Harrington M G, Richardson J E, Hilbert D W, Lowe A J, Crayn D M. Using phylogenetic diversity to identify ancient rain forest refugia and diversification zones in a biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions*, 2015, 21(3): 279-289.
- [51] Srivastava D S, Cadotte M W, MacDonald A A M, Marushia R G, Mirotnich N. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 2012, 15(7): 637-648.
- [52] Pu Z C, Daya P, Tan J Q, Jiang L. Phylogenetic diversity stabilizes community biomass. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(2): 176-187.
- [53] Shapcott A, Forster P I, Guymer G P, McDonald W J F, Faith D P, Erickson D, Kress W J. Mapping biodiversity and setting conservation priorities for SE Queensland's rainforests using DNA barcoding. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0122164.
- [54] Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies T J, Cowling R M, Faith D P, Balmford A, Manning J C, Procheş Ş, Van Der Bank M, Reeves G, Hedderson T A J, Savolainen V. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 2007, 445(7129): 757-760.