Vol.43, No.6 Mar., 2023

DOI: 10.5846/stxb202108202317

于飞,王洋,张岗岗,马剑敏.游荡型黄河滩涂植物群落多样性及种间联结性.生态学报,2023,43(6):2429-2439.

Yu F, Wang Y, Zhang G G, Ma J M.Plant diversity and interspecific associations of different floodplains in the wandering Yellow River. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6):2429-2439.

游荡型黄河滩涂植物群落多样性及种间联结性

于 飞^{1,2,*},王 洋^{1,2},张岗岗^{1,2},马剑敏^{1,2}

- 1河南师范大学生命科学学院,新乡 453007
- 2 河南省黄河流域生态工程技术研究中心,新乡 453007

摘要: 黄河干流流量季节性变化和小浪底"调水调沙"形成了黄河河南段特殊的游荡型滩涂生态系统,为揭示游荡型黄河滩涂(嫩滩、二滩、高滩和大堤)群落组成和种间关系及群落稳定性规律,于 2015 年 9 月至 2018 年 11 月,采用典型样方法在郑州黄河湿地自然保护区游荡型黄河滩涂开展群落学调查,利用 149 个草本层样方分析群落物种组成、多样性、种间联结性和群落稳定性。结果表明:(1)研究区植物共有 90 科 289 属 445 种,其中被子植物 87 科 286 属 440 种,裸子植物 2 科 2 属 3 种;蕨类植物仅见 1 属 2 种。(2)不同滩涂生境优势种具有显著差异,且总体狗牙根(Cynodon dactylon)、芦苇(Phragmites australis)和小蓬草(Erigeron canadensis)为优势种,国家二级保护植物野大豆(Glycine soja)呈斑块聚集分布,且为嫩滩和二滩亚优势种。(3)大堤物种多样性各指标取值最大,嫩滩次之,二滩和高滩较小。(4)X²检验、Jaccard 指数、Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验表明,优势种种对种间联结性不强,各物种间相对独立。(5)二滩总体联结性呈现不显著负关联,其他 3 种类型均为显著负关联,M. Godron 稳定性分析说明群落总体均处于不稳定演替阶段。因此,游荡型黄河滩涂生态系统总体不稳定,河道的游荡多变导致滩涂植物更新频繁,这可为黄河流域生态保护和高质量发展国家战略提供重要基础数据和科学指导。

关键词:黄河;游荡型;滩涂;种间关系;群落稳定性

Plant diversity and interspecific associations of different floodplains in the wandering Yellow River

YU Fei^{1,2,*}, WANG Yang^{1,2}, ZHANG Ganggang^{1,2}, MA Jianmin^{1,2}

- 1 College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China
- 2 Engineering Technology Research Center of Yellow River Basin Ecology in Henan Province, Xinxiang 453007, China

Abstract: The seasonal flow variation of the Yellow River mainstream and water-sediment regulation by the Xiaolangdi project have formed a special wandering floodplain ecosystem. In order to reveal the community composition, interspecific relationship and community stability of the wandering Yellow River floodplains (Newly-formed floodplain, Second floodplain, Highly-formed floodplain, Levee), we utilized the typical quadrat method to investigate plants in Zhengzhou Yellow River Wetland Provincial Nature Reserve of the typical wandering Yellow River floodplains from September 2015 to November 2018. We delved into the community species composition, species diversity, interspecific association and community stability based on 149 herb layer quadrats. The results showed that: (1) 445 species were occurred in our four floodplains, belonging to 289 genera and 90 families. Among them, there were 440 species, 286 genera and 87 families of angiosperms, and three species, two genera and two families of gymnosperms, and only one genus and two species of pteridophytes. (2) There were significant differences in dominant species among four floodplains. In general, Cynodon

基金项目: 国家自然科学基金委员会重点项目(41930643); 河南省高校科技创新人才(22HASTIT033); 河南省重大科技专项(201300311700)

收稿日期:2021-08-20; 网络出版日期:2022-11-03

^{*}通讯作者 Corresponding author.E-mail: yufei@ htu.edu.cn

dactylon, *Phragmites australis*, and *Erigeron canadensis* were the dominant species. In Newly-formed floodplain and Second floodplain, *Glycine soja* (Class II protected plant, in China) was subdominant species, which distributed sporadically in patches. (3) The species diversity indices of the Levee were the largest, followed by the Newly-formed floodplain, and those of the Second floodplain and Highly-formed floodplain were smaller. (4) χ^2 test, Jaccard index, Pearson correlation test and Spearman rank correlation test showed that the dominant species pairs were not strongly interspecific linked, and each species was relatively independent. (5) The overall association of Second floodplain showed non-significantly negative association, while that of the rest were significantly negatively associated. Combined with the M. Godron's stability analysis, the community was in an unstable successional stage. These results indicated that the wandering Yellow River floodplain ecosystem was generally unstable, and the wandering and variable river channel led to the frequent regeneration of floodplain community. This provides important basic data and scientific guidance for national strategies of ecological protection and high-quality development in the Yellow River Basin.

Key Words: Yellow River; wandering; floodplain; interspecific relationship; community stability

黄河干流流量季节性和小浪底"调水调沙"节律性变化使黄河中下游形成了特殊的游荡型湿地滩涂生态系统,这种特殊生境及其对整个黄河流域的影响逐渐成为生态学、地理学和水利学等学科的研究热点^[1-5]。黄河中下游地区河道宽浅散乱、水势平缓、水沙变化明显^[6],不同类型滩涂间沿大堤至主槽生境条件变化幅度大,独特的生境形成了以耐湿草本植物为主的植物群落,这明显不同于常见的水生或陆生植被群落。物种多样性是衡量区域内生物多样性、生态系统功能和稳定的关键指标^[7]。因此,研究黄河游荡型湿地滩涂不同生境间群落的物种组成和多样性可深入了解其植被群落建成的独特性,并为其有效保护与修复提供科学依据。此外,植物间存在相互促进或对抗竞争的关系^[8-9],而种间关系是群落结构形成和演化的重要基础^[10],对各物种的协作关系、种群的消长,以及群落演替中替代演化具有重要的意义^[11]。因此,可以通过种间联结性和种间相关性量化描述黄河流域游荡型滩涂植物群落种间互作关系。

目前,许多学者针对黄河滩涂生态系统的物种组成、生物多样性、碳氮循环、受损植物群落恢复重建等机制开展了系列研究^[12-15]。例如,黄河流域河南段自三门峡至焦作黄河湿地维管植物物种数及其多样性逐渐降低^[16],其中,岸滩至河流距离是黄河中下游滩涂植物多样性的重要影响因子之一^[1,17]。滨海湿地不同生境条件下植物体的 C、N、P 化学计量特征受土壤养分、开垦活动和植物本身固定作用的多重制约^[18],土壤表现为 N 限制^[19],不同程度的人为干扰下,影响黄河三角洲滨海湿地典型植被生长的关键环境因子有所不同,原因可能在于污染加剧以及调水调沙等人为活动的影响^[20]。由于黄河流域游荡型滩涂水文的特殊性和植物群落生境的复杂性,仍有许多科学问题待研究,如黄河流域滩涂湿地特有种及国家保护植物时空分布格局如何?这些生境群落演替过程中种间关系如何?群落稳定性与物种多样性关系如何?种间互作如何影响游荡型滩涂群落的结构和功能?对不同类型游荡型滩涂间植物群落物种多样性及种间关系深入分析无疑是回答这些问题的第一步。因此,本研究对游荡型黄河滩涂不同生境类型植被进行了群落学调查,采用方差比率(VR)、X²检验、Jaccard 指数、Pearson 和 Spearman 秩相关系数、M. Godron 稳定性测定方法分别分析嫩滩、二滩、高滩、大堤 4 种生境物种多样性、种间联结性、相关性和稳定性,这将有助于深入了解游荡型黄河滩涂不同生境类型群落结构特征和种间协作关系,以期为黄河中下游游荡型滩涂不同生境植被群落多样性保护和恢复提供理论基础和技术参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于河南郑州黄河湿地省级自然保护区($112^{\circ}48'$ — $114^{\circ}14'$ E, $34^{\circ}48'$ — $35^{\circ}00'$ N),全长 158.5 km,总面积 37441.4hm²,属北温带大陆性季风气候,年平均气温 12—16℃,年平均降水量为 640.9 mm。本段黄河

河床宽浅,沙洲密布,汊河较多,冲淤剧烈,主流摆动幅度很大,洪水多发性地段,全靠堤防约束,形成了嫩滩、二滩、高滩等典型滩涂生境^[21],属典型的游荡型河段(图 1)。郑州黄河湿地是中国河流湿地中具有代表性的地区之一,具有多种湿地生态系统类型,是中国中部地区湿地生物分布的重要区域,但黄河水含沙量较高,水体浑浊,泥沙易淤积沉淀,水生植物贫乏。同时,土壤类型多样,嫩滩和二滩主要以沙壤土、重壤土和沙土为主,亦有部分淤土,高滩多为黄潮土^[22],4种典型生境土壤 pH 值差异较小,介于 7.8—8.2,呈明显的碱性。随着河道距离越远土壤电导率(EC)越高(嫩滩<二滩<高滩<大堤)。

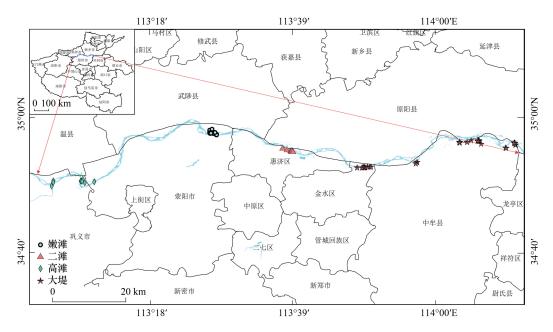


图 1 样方空间位置图

Fig.1 The distribution of community sample plots

1.2 群落调查

野外调查于2015年9月至2018年11月进行,利用样方法和样线法对研究区域内植物群落进行调查。

- (1)样方法:在游荡型黄河滩涂(Total floodplain, TF)的嫩滩(Newly-formed floodplain, NF)、二滩(Second floodplain, SF)^[21]、高滩(Highly-formed floodplain, HF)、大堤(Levee, L)4种不同生境(图 2)分别设置 10 m× 10 m乔木、5 m×5 m 灌木和 1 m×1 m 草本样方,同时记录该样方的经纬度、海拔等立地因子以及植物种类、高度、株丛数、盖度、多度等植被因子,用于计算植物重要值、多样性、种间联结性、相关性和群落稳定性指标。其中草本样方共计 149个,嫩滩、二滩、高滩和大堤样方数量分别为 42、19、22 和 66 个。
- (2)样线法:自黄河河岸边界向大堤方向进行调查,调查沿线的植被类型、优势植物种类,对植物进行拍照、采集、测量,用于分析群落组成结构。

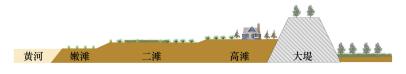


图 2 游荡型滩涂不同生境示意图

Fig.2 Schematic of different habitats for wandering floodplains

1.3 数据分析

1.3.1 物种多样性

选用多度、盖度和频度计算重要值(IV)以描述植物物种在群落中的相对重要性 $[^{23}]$,采用 R语言 vegan 包

计算物种丰富度指数(S)、Simpson 优势度指数(D)、Shannon-Weaver 多样性指数(H)、Pielou 均匀度指数 (J) [24],以量化描述不同生境物种多样性。

1.3.2 总体和种对间联结性检验

采用方差比率(VR)法描述植物群落总体联结性,当 VR=1 时,物种间彼此独立,否则为正相关(VR>1)或负相关(VR<1),并采用 Yates 连续校正公式对其进行显著性检验,若 3.841<X $^2<6.635$ 为关联显著, $X^2>6.635$ 为极显著,否则为不显著 $^{[25]}$,采用 R 语言 spaa 包中 sp.assoc()计算总体和种对间联结性。

1.3.3 Jaccard 指数

 X^2 检验能够较准确、客观的反应种对间联结的显著度,但不能区分强度的大小,而 Ochiai 指数(OI)、Dice 指数(DI)和 Jaccard 指数(JI)能够表达种间联结的大小关系,且这 3 个指数的变化达到了极显著相关水平 (P<0.001) [$^{26-27}$]。因此,本研究采用 Jaccard 指数(JI)来表示种对相伴随出现的概率和联结性程度:

$$JI = \frac{a}{a+b+c}$$

JI 值域为[0,1],其值越大,表明该种对的正关联性越强,否则负关联性越紧密,采用 R 语言 spaa 包中 sp. assoc()计算 JI 值。

1.3.4 种间相关

采用 Pearson 相关系数和 Spearman 秩相关系数表达物种间的相关程度^[25],二者基于数量数据,因此对 \mathcal{X}^2 检验可以进行有效地补充和完善。采用 R 语言 spaa 包中 sp. pair()计算相关系数,并通过 psych 包中 corr.test()函数进行显著性检验。

1.3.5 群落稳定性测定

根据改良的 M. Godron 稳定性测定方法^[28-29],将群落中不同优势植物的频度值由大到小顺序排列,计算累积相对频度和种总数倒数累积,建立累积相对频度-种总数倒数累积模型。该模型与 y = -x + 100 的相交点 (x,y) 越接近稳定点(20.00,80.00)则群落越稳定。

2 结果与分析

2.1 游荡型黄河滩涂不同生境植物物种组成及重要值

黄河流域游荡型滩涂不同生境类型草本植物 445 种,隶属于 90 科 289 属,其中被子植物 87 科 286 属 440 种,裸子植物 2 科 2 属 3 种,蕨类植物 1 属 2 种。其中,嫩滩群落草本有 20 科 44 属 49 种,芦苇、狗牙根和狗尾草(Setaria viridis)重要值分别为 16.29、14.34 和 14.06,为嫩滩主要优势种;二滩草本有 17 科 34 属 34 种,狗牙根、白茅(Imperata cylindrica)和葎草(Humulus scandens)重要值分别为 36.09、30.42 和 29.86,为二滩主要优势种;高滩群落的草本层物种有 13 科 35 属 41 种,狗牙根、芦苇和钻叶紫菀(Symphyotrichum subulatum)重要值分别为 63.06、20.16 和 17.47,为高滩主要优势种;大堤群落的草本层中物种有 31 科 69 属 79 种,狗牙根、野大豆和酢浆草(Oxalis corniculata)重要值分别为 17.56、16.22 和 12.51,为大堤主要优势种(表 1)。

2.2 群落多样性

不同生境之间物种多样性指数具有显著差异(图 3)。大堤物种多样性指数各指标取值最大,嫩滩次之, 二滩和高滩较小。相比高滩,二滩丰富度指数取值相对较大,而其 Simpson 优势度指数、Shannon-Weaver 多样 性指数、Pielou 均匀度指数均略低于高滩。

2.3 种间联结的测定

2.3.1 总体联结性分析

黄河中下游典型游荡型滩涂湿地优势种总体联结性 VR = 0.54(表 2),且检验值 W 未落入界限(86.79, 135.48),说明总体呈显著负关联。嫩滩、高滩和大堤 VR 分别为 0.27、0.45 和 0.55,表明 3 种生境类型植物群落总体联结性也呈现显著负关联;而二滩 VR 为 0.72,方差比值小于 1,但检验值 W 落入界限(8.67,27.59)内,

表明二滩群落总体联结呈现不显著负关联。因此,黄河中下游典型游荡型河道湿地滩涂植物群落总体上处于不稳定的阶段,仅二滩为不显著负关联。

表 1 群落优势种重要值

Table 1 Importance value of dominant species in community

序号	物种	缩写	总重要值 -	重要值 IV					
	Species	Abbreviation	心里安但 - Total <i>IV</i>	嫩滩 NF	二滩 SF	高滩 HF	大堤 L		
1	狗牙根 Cynodon dactylon	Cd	30.40	14.34	36.09	63.06	17.56		
2	芦苇 Phragmites communis	Pa	12.20	16.29	12.30	20.16	5.79		
3	小蓬草 Erigeron canadensis	Ec	11.91	9.12	17.38	14.62	9.94		
4	野大豆 Glycine soja	Gs	10.88	6.61	17.72		16.22		
5	白茅 Imperata cylindrica	Ic	9.88	5.53	30.42	5.16	7.52		
6	狗尾草 Setaria viridi	Sv	8.10	14.06	7.27	2.33	8.44		
7	节节草 Equisetum ramosissimum	Er	7.33			13.14	9.98		
8	葎草 Humulus scandens	Hs	7.30	2.68	29.86		5.29		
9	猪毛蒿 Artemisia scoparia	As	6.47	9.14	13.37		5.67		
10	马唐 Digitaria sanguinalis	Ds	5.63		1.75	10.80	6.57		
11	钻叶紫菀 Symphyotrichum subulatum	Ss	5.45	7.87		17.47	1.16		
12	双穗雀稗 Paspalum paspaloides	Pd	5.43	6.62	7.00	13.87			
13	酢浆草 Oxalis corniculata	Oc	5.30				12.51		
14	蛇莓 Duchesnea indica	Di	5.07		13.56		7.32		
15	雀麦 Bromus japonicus	Bj	4.93	8.55	9.34		4.58		

IV:重要值 Important value;NF:嫩滩 Newly-formed floodplain;SF:二滩 Second floodplain;HF:高滩 Highly-formed floodplain;L:大堤 Levee

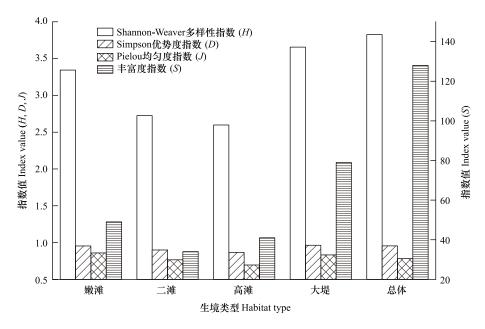


图 3 游荡型滩涂不同生境物种多样性指数

Fig.3 Species diversity indices of different habitats for wandering floodplains

2.3.2 优势种群落种对关联性

X²检验结果(表3、表4)说明总体以及嫩滩、二滩、高滩、大堤内群落中不显著的种对分别占总体的99.05%、94.55%、100%、91.67%和97.80%,不同生境类型植物群落中大多种对为负关联,总体群落中芦苇-葎草和大堤群落中芦苇-酢浆草和小蓬草-酢浆草表现为不关联。其中,总体群落中葎草-猪毛蒿表现为显著正关

联; 嫩滩群落中白茅-双穗雀稗、白茅-钻叶紫菀和双穗雀稗-钻叶紫菀表现为显著负关联; 高滩群落中白茅-狗 尾草、白茅-马唐和狗尾草-马唐表现为显著负关联; 大堤群落中白茅-钻叶紫菀显著负关联、芦苇-野大豆表现 为极显著正关联。

表 2 游荡型滩涂不同生境群落优势种种间的总体联结性

Table 2 The overall association among the dominant species in different habitats of wandering floodplains

生境类型 Habitat type	方差比率 Variance ratio	检验统计量 Statistic W	卡方临界值 (Chi0.95, Chi0.05)	关联性 Association
总体 TF	0.54	59.88	(86.79,135.48)	负关联,显著
嫩滩 NF	0.27	6.96	(15.38, 38.89)	负关联,显著
二滩 SF	0.72	12.29	(8.67,27.59)	负关联,不显著
高滩 HF	0.45	8.48	(10.12,30.14)	负关联,显著
大堤 L	0.55	26.44	(33.10,65.17)	负关联,显著

TF:滩涂总体 Total floodplain

由 Jaccard 指数的结果可知(表 3、表 4),不同滩涂类型生境中,JI<0.3 种对数量占绝对优势,且 JI=0 种对数量除总体群落中占总种对数 46.47%外均超过 50%,其中嫩滩 JI=0 占总种对数的 80%。

Jaccard 指数结果与 X^2 检验结果一致, 嫩滩植物群落各优势种间关联性最弱, 大堤、高滩次之, 二滩关联性相对较强, 但总体上, 不同生境类型植物群落物种之间关联性均较弱, 处于演替的初期, 群落不稳定。

表 3 游荡型滩涂不同生境优势种 χ^2 检验及 Jaccard 指数比较

Table 3 The comparison of χ^2 test and JI of dominant species in different habitats of wandering floodplains

			卡方检	验X2 test	Jaccard 指数 Jaccard index				
生境类型 Habitat type	种对数 Pair species number	正关联 Positive association	无关联 No association	负关联 Negative association	正负关联比 Positive and negative association ratio	JI>0.3	JI<0.3	JI = 0	
总体 TF	105	29(27.62%)	1(0.95%)	75(71.43%)	0.39	0(0%)	105(100%)	49(46.47%)	
嫩滩 NF	55	28(14.55%)	0(0%)	47(85.45%)	0.17	0(0%)	55(100%)	44(80.00%)	
二滩 SF	66	20(30.30%)	0(0%)	46(69.70%)	0.43	6(9.09%)	60(90.91%)	39(59.09%)	
高滩 HF	36	8(22.22%)	0(0%)	28(77.78%)	0.29	2(5.56%)	34(94.44%)	25(69.44%)	
大堤 L	91	19(20.88%)	2(2.20%)	70(76.92%)	0.27	2(2.20%)	89(97.80%)	61 (67.03%)	

⁽⁾内为该生境内种对数与总种对数比值

表 4 滩涂总群落优势种 χ^2 检验及 Jaccard 指数半矩阵

Table 4 Semi-matrix of χ^2 test and JI of dominant species in the TF

	Ic	Sv	Cd	Er	Pa	Hs	Ds	Bj	Di	Pd	Ec	Gs	As	Ss	Oc
Ic		0.038	0.054	0.000	0.000	0.136	0.071	0.056	0.000	0.000	0.086	0.150	0.100	0.000	0.000
Sv	-		0.045	0.045	0.026	0.067	0.048	0.000	0.000	0.000	0.047	0.071	0.115	0.000	0.087
Cd	-	-		0.000	0.109	0.073	0.030	0.000	0.063	0.063	0.140	0.024	0.051	0.118	0.057
Er	-	+	-		0.077	0.050	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.071	0.000
Pa	-	-	-	+		0.088	0.000	0.107	0.000	0.000	0.087	0.167	0.000	0.107	0.03
Hs	+	-	-	+	\Diamond		0.053	0.000	0.000	0.000	0.103	0.037	0.227	0.000	0.00
Ds	+	+	-	-	-	+		0.000	0.000	0.000	0.031	0.000	0.063	0.077	0.08
Bj	+	-	-	-	+	-	-		0.000	0.000	0.028	0.048	0.000	0.000	0.06
Di	-	-	+	-	-	-	-	-		0.000	0.031	0.000	0.063	0.000	0.00
Pd	-	-	+	-	-	-	-	-	-		0.031	0.000	0.000	0.167	0.00
Ec	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-		0.079	0.081	0.028	0.05
Gs	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-		0.000	0.000	0.05
As	+	+	-	-	-	A	+	-	+	-	-	-		0.000	0.00
Ss	-	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-		0.00
Oc	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	

对角线下部X²检验,对角线上部为 Jaccard 指数;+:正关联;-:负关联;◇:无关联;▽:显著负关联;▲:显著正关联

2.4 种间相关的测定

由 Pearson 相关检验结果可知(表 5、表 6),总体群落中葎草-猪毛蒿表现为显著正相关,狗尾草-酢浆草表现为极显著正相关;嫩滩群落中白茅-野大豆表现为极显著正相关;二滩群落马唐-猪毛蒿表现为极显著正相关;高滩群落节节草-芦苇表现为极显著正相关;大堤群落中狗尾草-酢浆草极显著正相关。总体、嫩滩、二滩、高滩和大堤正负相关比分别为 0.13、0.12、0.10、0.20 和 0.12,各群落内绝大多数种对均呈现显著负相关。Pearson 相关检验结果与X²检验结果一致。

表 5 游荡型滩涂不同生境优势种相关系数比较

Table 5 The comparison of correlation coefficients of dominant species in different habitats of wandering floodplains

生境类型 Habitat type	相关类型 Correlation type	极显著相关 Extremely significant correlation (P≤0.01)		显著相关 Significant correlation (0.01 <p≤0.05)< th=""><th>No sig</th><th>著相关 nificant lation 0.05)</th><th colspan="2">正负相关比 Positive and negative correlation ratio</th></p≤0.05)<>		No sig	著相关 nificant lation 0.05)	正负相关比 Positive and negative correlation ratio	
		正 Positive	负 Negative	正 Positive	负 Negative	IE Positive	负 Negative	correlation ratio	
总体 TF	Pearson 相关系数	1	0	1	0	10	93	0.13	
	Spearman 秩相关系数	2	0	0	0	30	73	0.44	
嫩滩 NF	Pearson 相关系数	1	0	0	0	5	49	0.12	
	Spearman 秩相关系数	0	0	2	0	5	48	0.15	
二滩 SF	Pearson 相关系数	1	0	0	0	5	60	0.10	
	Spearman 秩相关系数	2	0	1	0	19	44	0.50	
高滩 HF	Pearson 相关系数	1	0	0	0	5	30	0.20	
	Spearman 秩相关系数	1	0	0	0	8	27	0.33	
大堤 L	Pearson 相关系数	1	0	0	0	9	81	0.12	
	Spearman 秩相关系数	2	0	0	0	19	70	0.30	

表 6 滩涂总群落优势种相关系数半矩阵

Table 6 Semi-matrix of the dominant species in the TF

	Ic	Sv	Cd	Er	Pa	Hs	Ds	Bj	Di	Pd	Ec	Gs	As	Ss	Oc
Ic		-0.06	-0.04	-0.08	-0.16	0.15	0.07	0.02	-0.07	-0.07	0.04	0.18	0.09	-0.09	-0.09
Sv	-0.07		-0.16	0.00	-0.15	-0.03	0.01	-0.13	-0.09	-0.09	-0.13	-0.02	0.11	-0.13	0.08
Cd	-0.04	-0.07		-0.14	-0.03	-0.05	-0.04	-0.18	0.03	0.08	0.01	-0.15	-0.08	0.15	-0.01
Er	-0.04	-0.04	-0.06		0.10	0.01	-0.05	-0.07	-0.05	-0.05	-0.14	-0.09	-0.08	0.07	-0.07
Pa	-0.05	-0.05	-0.05	0.78		0.01	-0.11	0.08	-0.11	-0.11	-0.08	0.18	-0.17	0.07	-0.06
Hs	-0.02	-0.04	-0.05	-0.03	-0.03		0.05	-0.12	-0.09	-0.09	0.01	-0.07	0.31 **	-0.12	-0.11
Ds	-0.03	-0.04	-0.05	-0.03	-0.03	-0.02		-0.07	-0.05	-0.05	-0.03	-0.08	0.07	0.10	0.11
Bj	-0.00	-0.06	-0.07	-0.04	-0.02	-0.03	-0.03		-0.07	-0.07	-0.10	-0.01	-0.10	-0.09	0.03
Di	-0.04	-0.05	-0.05	-0.03	-0.04	-0.03	-0.03	-0.04		-0.05	-0.05	-0.08	0.06	-0.07	-0.06
Pd	-0.04	-0.05	0.03	-0.03	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	-0.03		-0.02	-0.08	-0.08	0.26 **	-0.06
Ec	-0.00	-0.06	0.14	-0.06	-0.06	-0.04	-0.05	-0.07	-0.06	-0.02		-0.02	-0.01	-0.08	0.00
Gs	-0.01	-0.05	-0.05	-0.04	0.02	-0.03	-0.03	-0.04	-0.03	-0.03	-0.04		-0.13	-0.11	0.01
As	-0.02	0.18	-0.07	-0.04	-0.04	0.20 *	-0.02	-0.05	-0.03	-0.04	-0.07	-0.04		-0.10	-0.10
Ss	-0.04	-0.04	0.00	-0.02	-0.03	-0.02	-0.02	-0.03	-0.03	0.08	0.00	-0.03	-0.03		-0.08
Oc	-0.04	0.37 *	* 0.01	-0.03	-0.03	-0.03	-0.02	-0.04	-0.03	-0.03	-0.01	0.00	-0.04	-0.03	

对角线下部为 Pearson 相关系数,对角线上部为 Spearman 秩相关系数;优势种对应缩写见表 1;**表示极显著(P<0.01),*表示显著(P<0.05)

Spearman 秩相关检验可以用来分析物种协方差(表 5、表 6),其与 Pearson 相关检验结果基本一致,大部分的种间相关呈不显著相关。总体群落中葎草-猪毛蒿、钻叶紫菀-双穗雀稗表现为极显著正相关;嫩滩群落中小蓬草-双穗雀稗、白茅-野大豆表现为显著正相关;二滩群落中马唐-狗尾草、猪毛蒿-狗尾草表现为极显著

正相关,猪毛蒿-马唐表现为显著正相关;高滩群落节节草-芦苇表现为极显著正相关;大堤群落中野大豆-芦苇、钻叶紫菀-马唐极显著正相关。总体、嫩滩、二滩、高滩和大堤正负相关比分别为 0.44、0.15、0.50、0.33、0.30,各群落内绝大多数种对均呈现显著负相关。与此前 X² 检验和 Pearson 相关检验结果一致。说明现存优势种进入群落具有随机性和松散性,群落种对关系较复杂,群落处于演替的初级阶段。

2.5 群落稳定性分析

根据 M. Godron 稳定性拟合曲线(图 4)及其拟合方程(表 7)可知,总体、嫩滩、二滩和高滩交点坐标分别为(38.77,60.53)、(39.39,61.36)、(38.65,60.63)和(38.74,60.61),这4个交点离群落稳定点最远;高滩的交点坐标为(35.22,64.16),最接近群落稳定点(20.00,80.00),但仍处于不稳定状态。

3 讨论

3.1 游荡型黄河滩涂不同生境植物群落特征及其多 样性

游荡型黄河滩涂不同生境类型(嫩滩、二滩、高滩和大堤)共分布有90科289属445种植物,多为一年生或二年生草本。从嫩滩到大堤,随着生境的变化湿生植物分布数量逐渐减小,而中湿生和中生植物分布数量逐渐增大,这可能是因为嫩滩、二滩内植物年际中历经多

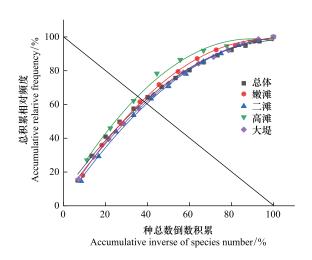


图 4 游荡型滩涂不同生境植物群落 M. Godron 稳定性拟合曲线 Fig.4 M. Gordon's stability fitting curve of plant community in different habitats of wandering floodplains

次水位的上涨与消落,促使这些植物形成生长迅速的芦苇、狗牙根、狗尾草、白茅、葎草等优势集群,从而对季节性流量变化和上游水利建设及运营中调水调沙等水利措施造成的滩涂水陆交替节律变化表现出良好的适应性^[30]。相比而言,高滩和大堤受季节性流量和调水调沙等影响较小,但人为干扰相对严重,尤其是高滩遭受开垦、放牧等人为活动频繁干扰。本研究表明从嫩滩到大堤物种多样性呈现先下降再上升的趋势,与前人研究结果相似,即嫩滩、二滩区植被群落具有较高的多样性^[31]。这一方面是由于湿地植物群落的多样性随着干扰强度的增加而整体呈降低趋势^[32],另一方面,人为干扰导致的生境破碎化小斑块的物种数显著低于大、中斑块^[33],因此,本研究中高滩植被群落多样性较低可能是由于开垦农田等大量人为干扰及其导致的湿地生境破碎化造成的。值得注意的是国家二级保护植物野大豆在嫩滩、二滩、大堤处均有分布且为优势种,分别占据重要值排序第9、4、2位,表明黄河游荡型滩涂为野大豆优良种质资源分布区,而高滩群落中未发现野大豆的重要原因可能与高强度人为干扰有关。

表 7 游荡型滩涂不同生境群落稳定性分析(M. Godron 法)

Table 7 Community stability in different habitats of wandering floodplains (M. Godron's method)

生境类型 Habitat type	拟合方程 Fitting equation	决定系数(R ²) Determination coefficient	交点坐标 Intersection coordinate	欧氏距离 Euclidean distance	稳定性 Stability
总体 TF	$y = 7.499 + 1.730x - 0.008x^2$	0.99642	(38.15, 61.49)	25.92	不稳定
嫩滩 NF	$y = 2.098 + 1.984x - 0.010x^2$	0.99885	(37.53, 62.20)	24.98	不稳定
二滩 SF	$y = 1.386 + 1.827x - 0.008x^2$	0.99883	(39.24, 60.04)	27.72	不稳定
高滩 HF	$y = 6.113 + 2.071x - 0.012x^2$	0.99482	(35.49, 65.05)	21.53	不稳定
大堤 L	$y = 4.916 + 1.758x - 0.008x^2$	0.99949	(38.85, 60.97)	26.79	不稳定

3.2 游荡型黄河滩涂不同生境植物群落种间联结性分析

种间联结性及相关性能够反映物种间的群落动态及其相互影响,可用来研究植物群落的演替阶段及其动

态过程^[34-36]。一般来说,处于演替早期的群落,物种间的关联程度较低,正负关联比值偏小,群落处于不稳定阶段。随着群落的演替更新,种间关联也逐渐接近于正关联,群落正负关联比值变大,群落稳定性也逐渐增强,趋于稳定共存^[37]。本研究中嫩滩方差比率 VR 仅为 0.27,为所有生境类型最低值,二滩方差比率为最高值(VR = 0.72),滩涂不同生境方差比率 VR 呈先上升后下降的单峰趋势,除二滩生境负关联外均为显著负关联,说明 4 种生境处于不稳定的演替早期阶段。Spearman 秩相关系数检验和 Pearson 相关检验结果表明群落种对多为不显著负相关,表明群落整体种对间关系相对随机和松散,也进一步证实该群落处于不稳定的演替初期阶段。本研究发现,在不同生境中白茅与多数优势种存在显著负相关关系,形成单一物种优势群落,这可能与该群落内白茅地下茎相互交织成网、地上部分高度郁闭有关,导致其他物种很难人侵白茅群落,易形成单一植物群落,因此在滩涂植被修复中比较适宜单物种群落^[38—39]。同时,野大豆与白茅、芦苇呈极显著正相关,这可能与其缠绕生长特性有关,野大豆缠附于其他植物从而提高光合面积^[40],因此在白茅和芦苇群落内可引种野大豆。物种间显著正相关反映了物种间趋向于生长在同一生境,这些生境具有较为相似的土壤水分、营养等,因此,种间联结能够对物种间关联现状进行准确一致的反应^[41],但由于该方法的局限性对其内在原因无法进行有效的解释,后期仍需结合这些样地长期监测数据并结合环境因子及野外控制实验对群落演替变化进行定量探究。

3.3 游荡型黄河滩涂不同生境植物群落种间稳定性分析

根据改良的 M. Godron 稳定性测定方法^[28-29]得出不同类型滩涂生境植被群落均不稳定,这与群落总体联结性和相关性研究结果相印证。长期以来,群落的多样性和稳定性之间的关系存在争议,一般认为群落多样性越高,群落越趋于稳定^[42],但也有研究强调多样性高(低)不代表稳定性高(低),多样性与稳定性之间不一定呈正相关^[43]。本研究表明高滩区域群落物种多样性最低,而其稳定性相对较高,主要原因可能是高强度农业开发和生产,致使高滩形成以狗牙根为单优势种的群落(IV=63.06),为高滩植物群落整体稳定性程度的判别作出较大贡献,但其相对简单的植物群落物种组成存在对外部扰动的抵抗力较差的潜在风险。由于游荡型滩涂不同类型生境复杂多变,导致群落多样性与稳定性之间关系可能存在不确定性,尚需深入探讨二者的动态变化特征及互作关系。

3.4 群落种间关系研究方法的交叉验证

本研究采用种间联结法、相关性分析法和改良的 M. Godron 稳定性测定方法对游荡型黄河不同生境类型 滩涂植物群落种间关系及稳定性进行全面系统分析,所得结论可以相互补充和验证,这对精准判断黄河滩涂 植被现状具有至关重要的理论参考和指导意义。目前,植物群落种间关系的研究多采用种间联结性分析、相 关性分析或稳定性评价等单一指标或方法进行研究[16,44],研究结果可能存在偏差或误判,限制了对植物群落 种间关系的系统认知和理解。例如,仅采用方差比率法(VR)和联结系数(AC)研究天然针阔叶混交林群落种 间联结性[45]或仅采用相关性分析研究树木死亡对锐齿槲栎林种间关系的影响[46]。本研究首先采用方差比 率(VR)法判定不同生境群落总体是否存在显著的联结性,采用X²检验准确客观地反映出优势种对种间联结 性,但该指标只能作定性判断,不能区分联结强度的大小[36]。因此,本研究进一步结合 Jaccard 指数来量化分 析优势种间的联结性大小。种间联结是把成对物种的存在与否作为两个物种出现的相似性的定性特征,而种 间相关则是一种定量关系,二者通常是由群落生境的差异影响了物种的分布和生长而引起的,反映了不同物 种在时间与空间上的相互关系[34]。本研究采用相关性分析进一步证实黄河游荡型滩涂整体种对间关系相对 松散,群落处于不稳定的演替初期阶段,但 Spearman 秩相关系数检验计算结果中正相关种对数明显高于 Pearson 相关检验结果,主要原因是 Pearson 相关检验要求种对数据分布须服从正态分布,但植物物种大多数 为集群分布,而 Spearman 秩相关系数检验对物种服从哪种分布没有限制,因此, Spearman 秩相关分析对物种 相关性检验具有更高的灵敏度[25,47],但 Pearson 相关分析结果仍具有参考意义,可对 χ^2 检验、Jaccard 指数及 Spearman 秩相关分析结果进行相互交叉检验。最后,采用改良的 M. Godron 稳定性测定方法直观判别游荡型 黄河滩涂不同类型生境植物群落总体的稳定性,得出滩涂不同类型生境植被群落均不稳定。

3.5 游荡型黄河滩涂不同生境植被保护与恢复策略

黄河中下游不同类型滩涂植被群落的结构和演替受到人类和自然条件共同调节,但对于不同生境类型存在差异,嫩滩、二滩多受水热等自然条件及上游水利设施调水调沙影响,而高滩、大堤更多取决于人类干扰的方式(农田、果园等)及其强度^[31]。相比大堤和嫩滩,高滩和二滩 Shannon-Weaver 多样性指数仅为 2.60 和 2.73,说明物种多样性较低,这一方面是因为有限的自然高滩资源随着人们的利用加强而逐渐减少,且人为干扰压力不断向二滩延伸,另一方面,周期性水沙变化导致"水退人进、水进人退"的周期性农业活动现象,使该区域植被严重退化^[44],从而导致高滩和二滩生物多样性受到严重威胁。因此,游荡型黄河滩涂中的高滩和二滩亟需实施严格的退耕还湿和退养还滩政策,以提高黄河中下游滩涂环境承载力;还应在充分考虑滩涂生态需水量及植被所能承受干扰阈值^[48]的基础上,科学的制定水利工程调水调沙等指标(如调水流量、持续时间)和措施;同时,也要协调处理好滩区生态修复与人们的生活生产之间的关系,确保二者之间的协调双赢。根据种间联结性和相关性研究结果,在对游荡型黄河滩涂进行植被恢复与重建实践过程中,多保留和选择种间呈正关联或正相关较强的种对(如葎草-猪毛蒿),避免种间产生恶性竞争。同时,需要根据植物生态学及生物学特征,选择合理的物种组成和配置,以充分利用群落有效的空间和资源^[49]。例如,狗牙根、芦苇、小蓬草等均出现在不同游荡型黄河滩涂,但其在群落中的重要程度和优势状况存在差异,因此,需要选择适宜物种并合理配置布局,促使群落整体上互补互利且协调发展,以构建多样性丰富且健康稳定的游荡型黄河滩涂植被群落。

4 结论

游荡型黄河嫩滩、二滩、高滩和大堤 4 种不同生境研究区共有 445 种植物,隶属于 90 科 289 属,大堤物种 多样性最高,嫩滩次之,高滩多样性最低;不同生境类型草本植物群落优势种差异显著,除二滩总体联结性呈现不显著负关联外,其他 3 种类型均为显著负关联;多数优势种种对种间联结性和相关性不强,趋于相对独立;M. Godron 稳定性分析进一步得出群落总体均处于不稳定演替阶段,这将为游荡型黄河滩涂生态恢复提供基础数据和科学指导,助力黄河流域生态保护和高质量发展。

参考文献 (References):

- [1] Ward J V, Tockner K, Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity1. Regulated Rivers: Research & Management, 1999, 15(1/2/3): 125-139.
- [2] 赵清贺,马丽娇,刘倩,丁圣彦,汤茜,卢训令.黄河中下游典型河岸带植物物种多样性及其对环境的响应.生态学杂志,2015,34(5):1325-1331.
- [3] Costanza R, de Groot R, Sutton P, van der Ploeg S, Anderson S J, Kubiszewski I, Farber S, Turner R K. Changes in the global value of ecosystem services. Global Environmental Change, 2014, 26: 152-158.
- [4] 王卫红,王万战,孙赞盈.长期枯水枯沙作用下黄河游荡型河段变化特点.人民黄河,2014,36(1):22-23,26.
- [5] 刘晓燕,王瑞玲,张原锋,黄锦辉,申冠卿,葛雷.黄河河川径流利用的阈值.水利学报,2020,51(6):631-641.
- [6] 郑景云,文彦君,方修琦. 过去 2000 年黄河中下游气候与土地覆被变化的若干特征. 资源科学, 2020, 42(1): 3-19.
- [7] Naeem S, Li S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. Nature, 1997, 390(6659): 507-509.
- [8] Benard R B, Toft C A. Fine-scale spatial heterogeneity and seed size determine early seedling survival in a desert perennial shrub (Ericameria nauseosa: Asteraceae). Plant Ecology, 2008, 194(2): 195-205.
- [9] Jing J Y, Bezemer T M, van der Putten W H. Interspecific competition of early successional plant species in ex-arable fields as influenced by plant-soil feedback. Basic and Applied Ecology, 2015, 16(2): 112-119.
- [10] Álvarez-Yépiz J C, Búrquez A, Dovčiak M. Ontogenetic shifts in plant-plant interactions in a rare cycad within angiosperm communities. Oecologia, 2014, 175(2): 725-735.
- [11] 宋永昌. 植被生态学. 上海: 华东师范大学出版社, 2001.
- [12] 卢训令,梁国付,汤茜,丁圣彦,李乾玺,张晓青.黄河下游平原农业景观中非农生境植物多样性.生态学报,2014,34(4):789-797.
- [13] Thoms M C. Floodplain-river ecosystems; lateral connections and the implications of human interference. Geomorphology, 2003, 56 (3/4); 335-349.
- [14] 惠筠, 介子林, 贺海战, 周晓林, 王兆平, 朱文锦, 马超, 穆林. 黄河河南段非漂流性卵鱼类产卵场现状调查. 水生态学杂志, 2019, 40

- (4): 108-114.
- [15] 刘京涛,李安琦,孙景宽,宋爱云,夏江宝.黄河三角洲贝壳堤湿地优势灌木碳、氮、磷化学计量特征.生态学报,2021,41(10):3805-3815.
- [16] 黄萍,符强,习靓靓,孙怡洁,肖曼,李子豪,邵毅贞,袁志良,叶永忠,王婷,陈云.河南黄河中游湿地维管植物与哺乳动物物种组成和分布特征.生态学报,2021,41(17):6854-6861.
- [17] Liu J K, Engel B A, Wang Y, Zhang G F, Zhang Z M, Zhang M X. Multi-scale analysis of hydrological connectivity and plant response in the Yellow River Delta. The Science of the Total Environment, 2020, 702: 134889.
- [18] 屈凡柱, 孟灵, 付战勇, 孙景宽, 刘京涛, 宋爱云. 不同生境条件下滨海芦苇湿地 C、N、P 化学计量特征. 生态学报, 2018, 38(5): 1731-1738
- [19] Meng L, Qu F Z, Bi X L, Xia J B, Li Y Z, Wang X H, Yu J B. Elemental stoichiometry (C, N, P) of soil in the Yellow River Delta nature reserve; understanding N and P status of soil in the coastal estuary. The Science of the Total Environment, 2021, 751; 141737.
- [20] 宋红丽, 牟晓杰, 刘兴土. 人为干扰活动对黄河三角洲滨海湿地典型植被生长的影响. 生态环境学报, 2019, 28(12): 2307-2314.
- [21] 张明祥,张阳武,朱文星,廖成章,赵生成.河南省郑州黄河自然保护区湿地恢复模式研究.湿地科学,2010,8(1):67-73.
- [22] 张如霞. 郑州黄河湿地自然保护区生态规划设计研究[D]. 郑州:河南农业大学, 2019.
- [23] 夏莹莹,郝丙青,江泽鹏,刘凯,毛子军.广西油茶人工林林下植物多样性区域变化规律.生态学报,2020,40(10):3507-3518.
- [24] 刘维暐, 王杰, 王勇, 杨帆. 三峡水库消落区不同海拔高度的植物群落多样性差异. 生态学报, 2012, 32(17): 5454-5466.
- [25] 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.
- [26] 刘金福, 洪伟, 樊后保, 林荣福. 天然格氏栲林乔木层种群种间关联性研究. 林业科学, 2001, 37(4): 117-123.
- [27] 邢韶华, 赵勃, 崔国发, 王九中, 郑万建. 北京百花山草甸优势种的种间关联性分析. 北京林业大学学报, 2007, 29(3): 46-51.
- [28] Godron M, Daget P, Poissonet J, Poissonet P. Some aspects of heterogeneity in grasslands of cantal (France). Statistical Ecology, 1971(3): 397-415.
- [29] 郑元润. 森林群落稳定性研究方法初探. 林业科学, 2000, 36(5): 28-32.
- [30] 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.
- [31] 王远飞. 黄河滩区自然景观生态系统特征研究[D]. 开封:河南大学, 2008.
- [32] 卢涛,马克明,倪红伟,傅伯杰,张洁瑜,陆琦.三江平原不同强度干扰下湿地植物群落的物种组成和多样性变化.生态学报,2008,28 (5):1893-1900.
- [33] 孙忠林. 三江平原沼泽湿地斑块群落植物多样性研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2006.
- [34] 张岗岗,王得祥,张明霞,刘文桢,郭小龙.秦岭南坡松栎林群落演替过程中种间联结性和相关性研究.西北植物学报,2015,35(8):1657-1668.
- [35] 张明霞,王得祥,康冰,张岗岗,刘璞,杜焰玲,于飞.秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性. 林业科学, 2015, 51(1): 12-21.
- [36] 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.
- [37] 郭忠玲,马元丹,郑金萍,刘万德,金哲峰.长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究.应用生态学报,2004,15(11):2013-2018.
- [38] 熊高明,谢宗强,赖江山,申国珍,赵常明.三峡水库岛屿成岛前的植被特征与物种丰富度.生物多样性,2007,15(5):533-541.
- [39] 郝好鑫. 侵蚀环境下根系功能性状对土壤保持的影响及机制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020.
- [40] 郭林灵. 江苏省野大豆不同居群的环境适应性及遗传多样性研究[D]. 扬州:扬州大学, 2019.
- [41] 胡理乐, 闫伯前, 刘琪璟, 朱教君. 南方丘陵人工林林下植物种间关系分析. 应用生态学报, 2005, 16(11): 2019-2024.
- [42] Odum E P, Barrett G W. 生态学基础. 陆健健, 王伟, 王天慧, 何文珊, 李秀珍, 译. 5 版. 北京: 高等教育出版社,2009.
- [43] May R M. Will a large complex system be stable? Nature, 1972, 238(5364): 413-414.
- [44] 朱红雷,黄艳伟,李英臣,于飞,涂田双,王伟,张元培,李佳莉,罗懿哲.基于无人机遥感的黄河下游河南段河滩地植物群落多样性研究.湿地科学,2021,19(1):17-26.
- [45] 周秋静,赵常明,舒化伟,葛结林,赵本元,杨林森,姜治国,陈芳清,谢宗强.神农架天然针阔混交林群落的种间联结性.广西植物,2020,40(2):255-263.
- [46] 韦博良, 袁志良, 牛帅, 刘霞, 贾宏汝, 叶永忠. 河南省宝天曼锐齿槲栎林树木死亡对空间格局及种间相关性的影响. 植物生态学报, 2017, 41(4): 430-438.
- [47] 邓莉萍,白雪娇,李露露,牛沙沙,韩美娜,秦胜金,周永斌.辽东山区次生林优势木本植物种间联结与相关分析.生态学杂志,2015,34(6):1473-1479.
- [48] 齐睿, 王春平, 李子豪, 周紫羽, 王晶, 刘意帆, 叶永忠, 赵河, 陈云, 袁志良. 不同积水生境对河南黄河湿地植物多样性的影响. 生态学报, 2021, 41(21): 8578-8588.
- [49] 刘润红, 陈乐, 涂洪润, 梁士楚, 姜勇, 李月娟, 黄冬柳, 农娟丽. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结. 生态学报, 2020, 40(6): 2057-2071.