

DOI: 10.5846/stxb202201150145

梁道省, 牟长城, 高旭, 鲁艺. 松嫩平原湿地植物群落多样性的环境梯度分布格局及控制因子. 生态学报, 2023, 43(1): 339-351.

Liang D S, Mu C C, Gao X, Lu Y. Environmental gradient distribution patterns of wetland plant community diversity and controlling factors in Songnen Plain. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(1): 339-351.

松嫩平原湿地植物群落多样性的环境梯度分布格局及控制因子

梁道省, 牟长城*, 高旭, 鲁艺

东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

摘要: 物种丰富度格局及其决定因素是生态学核心问题, 但对其形成机制仍缺乏共识。为探究松嫩平原西部半干旱区沿湖岸至高地环境梯度(局地尺度)植物群落多样性分布格局及其决定因素, 以沿该梯度依次分布的 7 种群落(狭叶香蒲沼泽、小香蒲沼泽、芦苇沼泽、草丛沼泽、拂子茅草甸、羊草草甸和榆树疏林)为对象, 采用样带网格调查法及聚类分析法划分群落类型, 测定物种丰富度、 α 多样性和 β 多样性及其环境因子(水位、土壤含水率、有机质等), 揭示群落多样性空间分布规律及其形成机制。结果表明, 沿湖岸至高地环境梯度: (1) 物种丰富度(2.00—18.00)和 α 多样性(Simpson 指数 0.12—0.90; Shannon-Wiener 指数 0.23—2.57 和 Pielou 指数 0.34—0.88)总体上均呈类似 N 字型分布(在下部深水生境狭叶香蒲沼泽最低、中下部季节性积水生境草丛沼泽最高、中上部湿润生境拂子茅草甸较低、上部沙丘干旱生境榆树疏林又较高); (2) 广义的 β 多样性(Jaccard 指数 0.56—0.96)可以分解成物种周转(丰富度没有变化的地点间的物种替代)和嵌套(物种贫乏地点是物种丰富地点子集时的物种差异)两个过程, 其在该梯度上半段干旱生境和下半段浅水生境相对较高, 且主要由周转过程控制。在常年积水生境上最低且仅由嵌套过程控制, 而在环境梯度中间地段则由周转和嵌套过程共同控制; (3) 物种丰富度和 α 多样性的主控因子沿该梯度发生了明显转换, 在高水位区由水位、有机质和全磷共同控制; 中水位区仅由速效磷控制; 低水位区由 pH 和含水率控制。因此, 松嫩平原半干旱区沿湖岸至高地环境梯度物种丰富度和 α 多样性存在明显的空间分布格局及具有较高的 β 多样性, 且其主要形成机制为微地形创造局地空间环境异质性与物种库相互作用共同塑造了植物群落多样性, 故在生物多样性管理实践中应对其空间分布格局完整性加以重点保护。

关键词: 松嫩平原半干旱区; 植物群落; α 多样性; β 多样性; 湖岸至高地环境梯度

Environmental gradient distribution patterns of wetland plant community diversity and controlling factors in Songnen Plain

LIANG Daosheng, MU Changcheng*, GAO Xu, LU Yi

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Patterns and determinants of species richness are the central issues in ecology, but there is still a lack of consensus on their formation mechanisms. In order to explore the distribution patterns and determinants of community diversity along lakeshore-highland environmental gradient (local scale) in western Songnen Plain semi-arid region, species richness, α diversity, β diversity and environmental factors including water level (WL), soil water content (WC), organic matter (OM), etc. were measured by setting up sample belts and cluster analysis in seven communities (*Typha angustifolia* wetland, *Typha minima* wetland, *Phragmites australis* wetland, hassock wetland, *Calamagrostis epigeios* meadow, *Leymus chinensis* meadow and elm sparse forest) along this gradient, to reveal the spatial variation and formation mechanisms of

基金项目: 中央高校自主科研项目计划(2572019DF07)

收稿日期: 2022-01-15; 网络出版日期: 2022-08-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mucjs@163.com

community diversity. The results show that, along lakeshore-highland environmental gradient: (1) both species richness (2.00—18.00) and α diversity (Simpson index 0.12—0.90; Shannon-Wiener index 0.23—2.57 and Pielou index 0.34—0.88) showed a similar N-shaped distribution pattern (*Typha angustifolia* wetland was the lowest at the lower deep-water habitats, hassock wetland was the highest at the lower-middle seasonal inundated habitat, the lower at the middle-upper wet habitats of *Calamagrostis epigeios* meadow and the higher at the upper arid habitats of dune elm sparse forest). (2) We partitioned the generalized β diversity (Jaccard index 0.56—0.96) into two components: species turnover (species replacement among sites without changes in richness) and nestedness (species differences among sites when species-poor sites constitute subsets of those with a greater number of taxa). β diversity was relatively high at arid habitats located in upper half and shallow-water habitat located in lower half of the gradient, and it was mainly controlled by turnover processes. At the permanently inundated habitats, it was the lowest one, which is controlled only by nestedness processes. But in the middle of the environmental gradient, the turnover and nestedness processes control it together. (3) The main controlling factors of species richness and α diversity were significantly converted along the gradient. The high water level area was jointly controlled by water level, organic matter and total phosphorus (TP), the medium water level area was controlled only by available phosphorus (AP) and the low water level area was jointly controlled by pH and water content. Therefore, there were obviously spatial distribution patterns of species richness and α diversity, and higher β diversity along lakeshore-highland environmental gradient in the Songnen Plain semi-arid region. Our results suggested that the main mechanism was the interaction between the local spatial environmental heterogeneity created by microtopography and the region species pool, which jointly shaped the plant community diversity. Thus, its spatial distribution patterns integrity should be protected in the practice of biodiversity management.

Key Words: semi-arid area of Songnen Plain; plant community; α diversity; β diversity; lakeshore-highland environmental gradient

物种丰富度格局及其形成机制是生态学核心问题之一^[1-2]。物种丰富度纬度梯度虽被发现近两个世纪,但对其解释仍未获得广泛接受,相关假说已超过 30 种^[3],概括起来可分三大类^[4]:一类是适宜全球尺度的水-能动态假说,在较高纬度区物种丰富度被环境能量可利用性所控制,而在热量适宜的热带地区,与水与湿度相关变量是主要驱动因素^[3,5-6];另一类是适宜区域和局地的生境异质性假说,认为生境异质性通过局地 and 区域物种的周转支配物种丰富度梯度^[7-8];还有一类适宜长时间尺度的历史/演化假说,将物种丰富度梯度归因于地质和气候历史中形成的地理差异性^[8-10]。但普遍认为这些因素共同起着调节作用^[11],且物种分布的驱动因素随空间尺度不同而发生改变^[12-13]。故探寻物种丰富度在不同空间尺度上分布格局及其形成机制至关重要。

在局地尺度上近年来认为地形以及土壤生境条件是局地植物群落结构和组成的决定性因素(源于这些因素影响着植物种定居与存活)^[14]。且地形改变局地水文、土壤化学和小气候^[15-16]创造生境异质性,而生境异质性有利于物种共存及提高物种丰富度^[8,17],故地形被认为在局地尺度上发挥着更大作用^[18-19]。但也有学者认为物种库与局地生境异质性相互作用共同塑造了植物群落^[20],即通过环境过滤器(水文地貌、生物相互作用、区域气候和干扰等)排除物种库中那些不能适应局地环境的物种,进而将植物群落从区域尺度过滤到局地尺度^[21-23]。但目前有关沿湿地(河流、湖泊、池塘)至高地环境梯度局地尺度上植物多样性格局及影响因素的研究结果在不同气候区存在着较大差异性。例如,我国干旱荒漠区沿河岸至高地植物多样性随水分增加而增加,主要受土壤水盐、pH、养分影响^[24-25];北美半干旱区河岸带草本丰富度在枯水年夏季远离河道减少,降雨或洪水后,远离河道却增加,受河流扰动和水分胁迫时空变化所影响^[26];北欧半湿润区河岸带植物丰富度低于相邻高地,受河流过程和物种扩散影响^[27];而在巴西热带湿润区沿池塘至高地,环境条件发生变化,但木本植物多样性并没有变化^[19];在我国亚热带湿润区鄱阳湖湿地随地势升高及植物地下竞争加剧,植

物多样性呈降低趋势^[28];北方半湿润区三江平原湿地物种丰富度沿低-高水文梯度却呈单峰型分布,峰值出现在季节性水淹区,水文条件是其决定因素^[29]。然而,目前针对半干旱区平原湖泊沿岸至高地的植物多样性分布格局及形成机制尚不清楚。

此外,广义的 β 多样性(不同地点物种身份的差异)能够提供生物多样性在局地尺度(α 多样性)和区域物种库(γ 多样性)之间的直接联系^[30]。然而不同地点间丰富度的差异会导致地点间物种组成的变化,因而在分析 β 多样性的空间格局时应避免丰富度差异的干扰^[31]。最近发现 β 多样性可分解成两个不同但互补的过程:物种周转(丰富度没有变化的地点间的物种替代)和嵌套(物种贫乏地点是物种丰富地点子集时的物种差异)^[32]。这种分解方法就是区分这两种过程对总体 β 多样性的作用,以及探讨这两种过程如何共同影响不同时空维度的物种分布格局^[31-32]。如果周转模式占主导地位,则可能需要保护不同群落类型;而嵌套模式占主导地位,则优先考虑物种丰富的群落^[33]。

松嫩平原地处我国温带半干旱半湿润地区,是以松花江和嫩江等河流冲积作用为主形成的平原,由于河流改道,形成了冲积与风积沙丘、湖沼和低湿地,小地形和微地形变化较大,形成了多样性景观^[34]。但以往研究多集中一个或少数几个群落的植物多样性^[35-41],并未探究植物群落多样性沿环境梯度变化规律。本文以松嫩平原半干旱区沿湖岸至高地环境梯度依次分布的7种植物群落为对象,揭示物种组成、物种丰富度、 α 多样性和 β 多样性沿湖岸至高地环境梯度空间分布规律,并结合环境因子(水位、土壤含水率、碳氮含量等)分析探讨其形成机制,以期松嫩平原植物多样性维持、修复和保护提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于松嫩平原西部齐齐哈尔市泰来县泰湖湿地公园(122°59′—124°00′E,46°13′—47°10′N),海拔高度137—160 m。气候属于温带大陆性季风气候区,年平均温度为4.2℃,年平均日照时间可达2920 h,气候较为干燥,历年平均降水量为360 mm,蒸发量为1798.2 mm,无霜期为130 d左右,年平均封冻期为145 d左右。土壤以黑钙土、淡黑钙土、苏打盐渍土和风沙土为主。该区植被是蒙古、东北、兴安和华北4个植物区系成分相接触的区域^[42],且微地形变化较大,故是研究局地植物多样性分布格局及其形成机制的理想场所。

1.2 植被调查、采样与样品分析

2020年7—8月,对泰湖湿地采用样带网格调查法,沿湖岸至高地环境梯度共设置5条样带,每条样带上每隔100 m设置1个20 m×30 m标准地,共设置35块标准地;并在每个样地中心和四角设置5个1 m×1 m样方,共设置175个样方,调查样方中的物种数及多度、高度和盖度。定种、水分生态类型划分参照《松嫩平原植物群落时空变化与数据库》^[34]和《中国植物志》^[43]。调查共发现植物71种,隶属于29科,55属。同时,在每个标准地中心,以“品”字形设置3个土壤剖面,采用环刀法均匀采集0—20 cm、20—40 cm、40—60 cm的土壤样品装入铝盒并称鲜重,另取一份均匀混合好的土样每层各约500 g装袋带回实验室分析。同时,使用钢尺多次测量各样地生长季水位(WL)。

将装袋的混合土壤样品带回实验室风干、剔除异物,研磨过筛后进行土壤理化性质测定。采用烘干法测定含水率(WC);采用干烧法测定有机质(OM);采用间断分析仪AQ400测定全氮(TN)、全磷(TP)、速效磷(AP);采用FE28-Standard型酸度计测定pH值;采用火焰光度法测定速效钾(AK)。

1.3 植物多样性的测定

(1) 物种丰富度(S)、 α 多样性的测定^[44]

S = 出现在样方中的物种数

重要值 P = (相对频度 + 相对多度 + 相对盖度) / 3

Simpson 指数(优势度指数):
$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

Shannon-Wiener 指数:

$$H=-\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

Pielou 指数(均匀度指数):

$$E=H/\ln S$$

其中: P_i 为种 i 的重要值(IV)。

(2) β 多样性的测定

β 多样性可分解为物种周转和嵌套 2 种组分^[32],计算公式如下:

Jaccard 相异性指数:

$$\beta_{jac}=\frac{b+c}{a+b+c}$$

$$\beta_{jac}=\beta_{ju}+\beta_{je}=\frac{2\min(b,c)}{a+2\min(b,c)}+\frac{|b-c|}{a+b+c}\times\frac{a}{a+2\min(b,c)}$$

其中: a 为共有物种数, b 和 c 分别是两个群落各自特有的物种数。 β_{jac} 为 Jaccard 指数, β_{ju} 为 Jaccard 指数的周转组分, β_{je} 为 Jaccard 指数的嵌套组分。

计算 β 多样性指数时,某一群落的物种数为所有调查样方中出现的不重复的物种数,并据此确定共有种。虽然调查样方有重复,但由于 β 多样性指数不能按照单个样方成对计算,得到的 Jaccard 指数只有一个值,因而不能进行指数间的统计检验^[45-46]。

1.4 群落类型划分方法

对植物群落数据进行聚类分析,以获得研究区域内的植物群落类型。聚类分析是根据相似性或相异性对地点、物种或变量进行分类。通过分类,可以对野外收集的数据进行识别、描述和生态解释植物群落,并了解植被-环境的关系^[47]。因此,为了获得泰湖湿地公园的植被类型,对植被数据进行聚类分析,以识别湿地内的同类植物群落。这将使物种组成相似的植被样地能集中在一起,并强调它们之间的关系。

采用 SPSS 24.0 对 35 个样地物种组成和多度数据进行聚类分析。结果显示,样地被划分为 7 种群落类型,依次为 I:狭叶香蒲沼泽-TA、II:小香蒲沼泽-TM、III:芦苇沼泽-P、IV:草丛沼泽-H、V:拂子茅草甸-C、VI:羊草草甸-L、VII:榆树疏林-U(图 1),各群落主要物种及重要值见表 1。对样地水文条件(水位、土壤含水率)进行聚类分析,将样地划分为 3 个水分生境地段,其中狭叶香蒲沼泽-TA、小香蒲沼泽-TM、芦苇沼泽-P 为高水位区;草丛沼泽-H、拂子茅草甸-C 为中水位区;羊草草甸-L、榆树疏林-U 为低水位区(表 2)。

表 1 样地概况

Table 1 Plot conditions

群落代码 Community code	主要物种及其重要值 Main species and their important values	和值 Sum value
TA	狭叶香蒲(0.93)+水葱(0.04)+芦苇(0.02) <i>Typha angustifolia</i> + <i>Sirpus validus</i> + <i>Phragmites australis</i>	1.00
TM	小香蒲(0.68)+水葱(0.18)+芦苇(0.08)+荸荠(0.04)+狭叶香蒲(0.01) <i>Typha minima</i> + <i>Sirpus validus</i> + <i>Phragmites australis</i> + <i>Heleocharis dulcis</i> + <i>Typha angustifolia</i>	0.99
P	芦苇(0.68)+赤蔴(0.07)+狗尾草(0.06)+草地风毛菊(0.03)+酸模叶蓼(0.03) <i>Phragmites australis</i> + <i>Setaria viridis</i> + <i>Poa annua</i> + <i>Saussurea amara</i> + <i>Polygonum lapathifolium</i>	0.88
H	灰脉苔草(0.13)+荇草(0.13)+灯心草(0.12)+荸荠(0.11)+甸甸委陵菜(0.08) <i>Carex appendiculata</i> + <i>Arthraxon hispidus</i> + <i>Juncus effusus</i> + <i>Heleocharis dulcis</i> + <i>Potentilla reptans</i>	0.57
C	拂子茅(0.70)+荸荠(0.06)+灯心草(0.06)+打碗花(0.04)+甸甸委陵菜(0.04) <i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Heleocharis dulcis</i> + <i>Juncus effusus</i> + <i>Calystegia hederacea</i> + <i>Potentilla reptans</i>	0.88
L	羊草(0.66)+草地风毛菊(0.05)+芦苇(0.04)+斜茎黄耆(0.03)+野大豆(0.03) <i>Leymus chinensis</i> + <i>Saussurea amara</i> + <i>Saussurea amara</i> + <i>Astragalus adsurgens</i> + <i>Glycine soja</i>	0.82
U	异穗苔草(0.30)+冰草(0.18)+大麻(0.13)+尖头叶藜(0.05)+胡枝子(0.04) <i>Carex heterostachya</i> + <i>Agropyron cristatum</i> + <i>Cannabis sativa</i> + <i>Chenopodium acuminatum</i> + <i>Lespedeza bicolor</i>	0.70

TA:狭叶香蒲沼泽 *Typha angustifolia* wetland; TM:小香蒲沼泽 *Typha minima* wetland; P:芦苇沼泽 *Phragmites australis* wetland; H:草丛沼泽 Hassock wetland; C:拂子茅草甸 *Calamagrostis epigeios* meadow; L:羊草草甸 *Leymus chinensis* meadow; U:榆树疏林 Elm sparse forest

表 2 不同生境地水分条件基本统计值

Table 2 Basic statistics of water conditions in different habitats

水分条件 Water conditions	生境地 Habitat area	样地数 Sample number	均值 Mean	标准差 Standard deviation	极小值 Minimum	极大值 Maximum
水位 WL/m	W1	15	0.35a	0.22	0.13	0.64
	W2	10	-0.04b	0.08	-0.12	0.05
	W3	10	-2.27c	1.68	-4.43	-0.45
土壤含水率 WC/%	W1	15	53.05a	3.89	47.47	55.94
	W2	10	36.45b	4.01	30.75	40.72
	W3	10	-2.27c	1.68	-4.43	-0.45

W1:高水位区 High water level area; W2:中水位区 Medium water level area; W3:低水位区 Low water level area; 第四列数据后小写英文字母不同者表示同一组数据间差异显著 ($P<0.05$)

1.5 数据处理方法

采用 SPSS 24.0 对数据进行单因素方差分析,最小显著差异法检验数据组之间的显著差异,显著性水平设置为 $\alpha=0.05$ 。采用多元逐步回归模型对 3 个水分生境地物种丰富度和 α 多样性与环境因子进行分析,筛选主要影响因子。采用 Sigplot 14.0 绘图,图表中数据为平均值 $\pm$ 标准差。

2 结果与分析

2.1 群落类型和物种丰富度沿湖岸至高地环境梯度分布规律

由图 1 和表 3 可以得到,沿湖岸至高地环境梯度依次分布的群落可以划分为 7 种类型,即常年积水的狭叶香蒲沼泽、小香蒲沼泽和芦苇沼泽,季节性积水的草丛沼泽和拂子茅草甸和无积水的羊草草甸和沙丘榆树疏林。其中,狭叶香蒲沼泽和小香蒲沼泽以水生、湿生为主;芦苇沼泽、草丛沼泽和拂子茅草甸以中生、湿生为主;羊草草甸以中生、湿生和旱生为主;榆树疏林则以中生、旱生为主。且该地区总体以中生为主 (64.8%),旱生和湿生为辅 (15.5% 和 14.1%),水生相对较少 (5.6%)。

由图 2 可以得到,7 种群落的物种丰富度存在着显著差异性。物种丰富度分布在 2.0—18.0,其中,草丛沼泽和榆树疏林较高 (显著高于其它 5 种群落 56.2%—800.0%),羊草草甸、芦苇沼泽、拂子茅草甸居于中等水平 (显著高于其它 2 种群落 84.8%—433.5%),小香蒲沼泽较低但显著高于狭叶香蒲沼泽 116.5%,狭叶香蒲沼泽最低。因此,7 种群落的物种丰富度总体呈先上升、再下降、再上升的类似 N 字型分布规律性。

2.2 群落的 α 多样性沿湖岸至高地环境梯度分布规律

由图 2 可以得到,7 种群落的 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均存在着显著差异性。Simpson 指数分布在 0.12—0.90,其中,草丛沼泽最高 (显著高于其它 6 种群落 7.1%—650.0%),榆树疏林次之 (显著高于其它 5 种群落 52.7%—600.0%),羊草草甸、芦苇沼泽、拂子茅草甸和小香蒲沼泽居中等水平 (显著

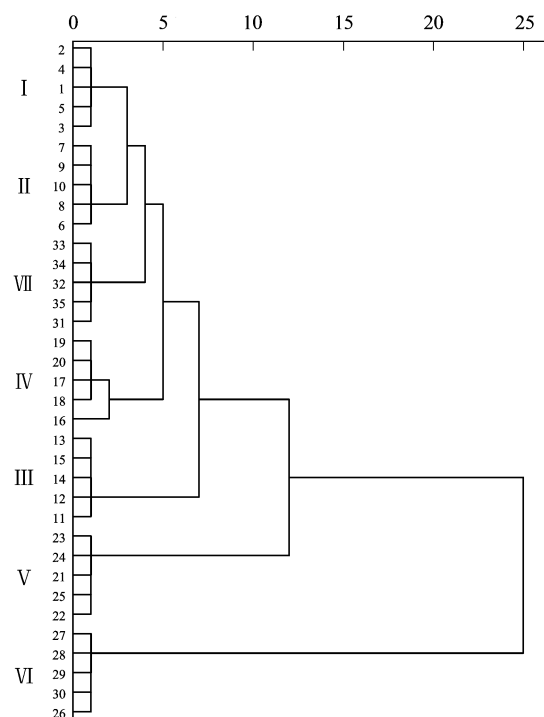


图 1 样地植被聚类分析树状图

Fig.1 Cluster analysis tree of vegetation in the sample plot

I (1—5): 狭叶香蒲沼泽 *Typha angustifolia* wetland; II (6—10): 小香蒲沼泽 *Typha minima* wetland; III (11—15): 芦苇沼泽 *Phragmites australis* wetland; IV (16—20): 草丛沼泽 *Hassock* wetland; V (21—25): 拂子茅草甸 *Calamagrostis epigeios* meadow; VI (26—30): 羊草草甸 *Leymus chinensis* meadow; VII (31—35): 榆树疏林 *Elm* sparse forest

高于狭叶香蒲沼泽 308.3%—358.3%), 狭叶香蒲沼泽最低。

表 3 沿湖岸至高地环境梯度群落植物水分生态类型

群落代码 Community Code	旱生 Xerophytes		中生 Mesophyte		湿生 Hygrophytes		水生 Aquatic plant	
	种数 number	比例 Ratio/%	种数 number	比例 Ratio/%	种数 number	比例 Ratio/%	种数 number	比例 Ratio/%
TA	0	0.0	0	0.0	1	33.3	2	66.7
TM	0	0.0	1	12.5	3	37.50	4	50.0
P	0	0.0	12	75.0	4	25.0	0	0.0
H	1	4.0	15	60.0	8	32.0	1	4.0
C	1	7.1	6	42.9	6	42.9	1	7.1
L	4	14.8	18	66.7	5	18.5	0	0.0
U	8	28.6	20	71.4	0	0.0	0	0.0
总体 Overall	11	15.5	46	64.8	10	14.1	4	5.6

Shannon-Wiener 指数分布在 0.23—2.57, 其中, 草丛沼泽最高 (显著高于其它 6 种群落 14.7%—1017.4%), 榆树疏林次之 (显著高于其它 5 种群落 68.4%—873.9%), 羊草草甸、芦苇沼泽和拂子茅草甸居中等水平 (显著高于其它 2 种群落 23.4%—478.3%), 小香蒲沼泽较低但显著高于狭叶香蒲沼泽 (308.7%), 狭叶香蒲沼泽最低。

Pielou 指数分布在 0.34—0.88, 其中, 草丛沼泽最高 (显著高于其它 6 种群落 10.0%—158.8%), 榆树疏林次之 (显著高于其它 5 种群落 23.1%—135.3%), 小香蒲沼泽居于中等水平 (显著高于其它 4 种群落 14.0%—91.2%), 羊草草甸、拂子茅草甸和芦苇沼泽较低但显著高于狭叶香蒲沼泽 (64.7%—67.6%), 狭叶香蒲沼泽最低。

因此, 7 种群落的 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数排序基本一致 (除小香蒲沼泽略有变动外), 以草丛沼泽最高, 榆树疏林较高, 羊草草甸、芦苇沼泽、拂子茅草甸和小香蒲沼泽处中等水平, 而狭叶香蒲沼泽最低, 总体上呈类似 N 字型分布规律。

2.3 群落的 β 多样性沿湖岸至高地环境梯度的变化规律

由表 4 可以得到, 7 种群落的 β 多样性 (Jaccard 指数) 存在较大差异性, 其在小香蒲沼泽与芦苇沼泽、拂子茅草甸与羊草草甸、羊草草甸与榆树疏林之间较高 (0.878—0.957), 在芦苇沼泽与草丛沼泽之间居中等水平 (0.758), 而在狭叶香蒲沼泽与小香蒲沼泽、草丛沼泽与拂子茅草甸之间较低 (0.555—0.625)。因此, 沿湖岸至高地环境梯度中的上半段干旱生境和下半段浅水生境的 β 多样性相对较高。

此外, 物种周转和嵌套对 β 多样性的贡献率也不同 (表 4)。其物种周转组分变动范围在 0.000—0.933, 在小香蒲沼泽与芦苇沼泽、拂子茅草甸与羊草草甸、羊草草甸与榆树疏林之间较高 (0.875—0.933), 占绝对优势地位 (95.5%—99.7%); 在芦苇沼泽与草丛沼泽之间居中等水平 (0.666), 占优势地位 (88.0%), 而在狭叶香蒲沼泽与小香蒲沼泽、草丛沼泽与拂子茅草甸之间相对较低 (0.000—0.250), 但这两组的嵌套组分却相对较高 (0.305—0.625), 占优势地位 (55.0%—100.0%)。因此, 7 种群落的 β 多样性在大部分生境地段主要由物种周转过程控制, 而在常年积水生境上仅由物种嵌套过程控制, 在环境梯度中间地段由物种周转和嵌套过程共同控制。

2.4 沿湖岸至高地环境梯度群落水位和土壤理化性质

由表 5 可以得到, 7 种群落的水位和土壤理化性质存在着显著差异性。其水位分布在 -4.33—0.63 m, 沿湖岸至高地环境梯度总体呈递减规律性, 且各群落间的水位一般均存在着显著差异性 (仅芦苇沼泽与草丛沼泽差异性不显著); 含水率分布在 5.8%—55.7%, 沿该梯度也呈递减规律性, 且各群落类型间也存在着显著差异性 (仅狭叶香蒲沼泽与小香蒲沼泽差异性不显著)。

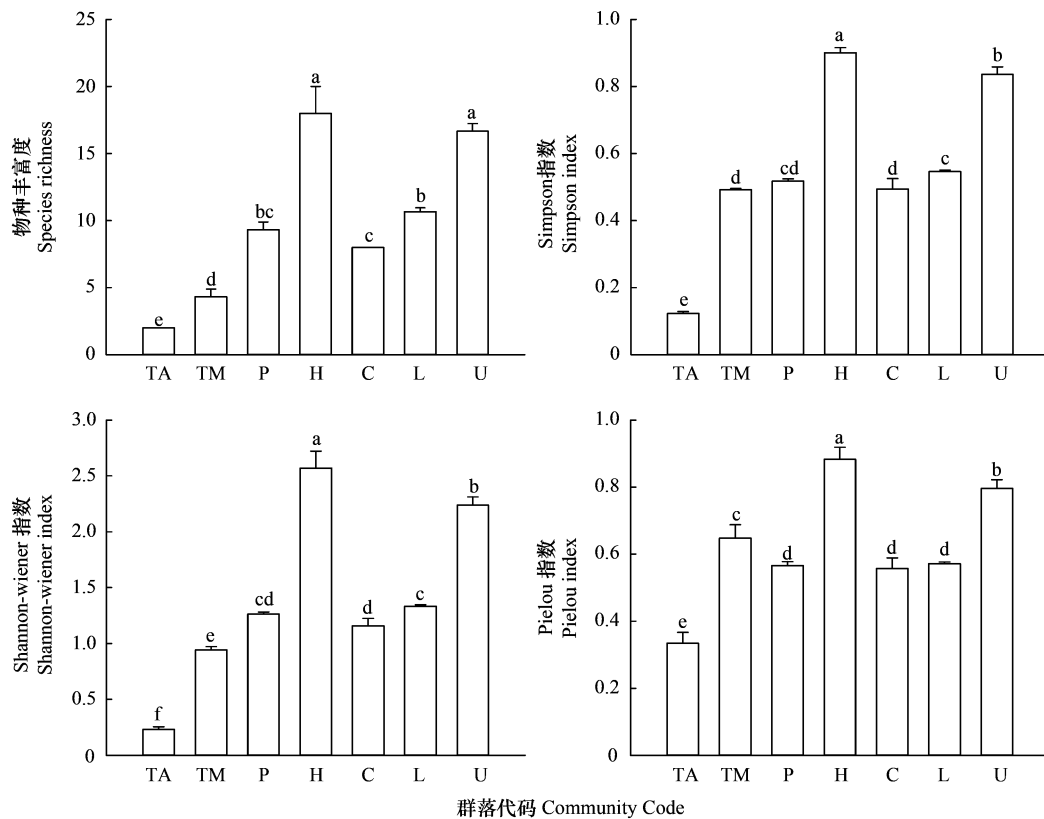


图 2 松嫩平原沿湖岸至高地环境梯度分布的 7 种群落物种丰富度、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数

Fig.2 Species richness, Simpson index, Shannon-Wiener index and Pielou index of seven communities along lakeshore-highland environmental gradient in Songnen Plain

TA:狭叶香蒲沼泽 *Typha angustifolia* wetland; TM:小香蒲沼泽 *Typha minima* wetland; P:芦苇沼泽 *Phragmites australis* wetland; H:草丛沼泽 Hassock wetland; C:拂子茅草甸 *Calamagrostis epigeios* meadow; L:羊草草甸 *Leymus chinensis* meadow; U:榆树疏林 Elm sparse forest; 误差线为标准误差; 误差线上小写英文字母表示数据间差异显著 ($P < 0.05$)

表 4 松嫩平原沿湖岸至高地环境梯度群落的 β 多样性指数及其组分

Table 4 β diversity index and components of communities along lakeshore-highland environmental gradient in Songnen Plain

群落代码 Community Code	β 多样性指数 β diversity index	物种周转 Species turnover	比例 Ratio/%	物种嵌套 Species nestedness	比例 Ratio/%
TA-TM	0.625	0.000	0.0	0.625	100.0
TM-P	0.957	0.933	97.6	0.023	2.4
P-H	0.758	0.666	88.0	0.092	12.0
H-C	0.555	0.250	45.0	0.305	55.0
C-L	0.921	0.880	95.5	0.041	4.5
L-U	0.878	0.875	99.7	0.003	0.3

在土壤化学性质方面,其有机质含量分布在 5.66—45.72 g/kg,沿该梯度呈递减规律性(各群落间差异性均显著);全氮含量分布在 0.42—1.81 g/kg,沿该梯度基本上也呈递减规律性(各群落间差异性均显著,只是羊草草甸低于榆树疏林);全磷含量分布在 0.12—0.45 g/kg,处于环境梯度中段的芦苇沼泽最高(显著高于其它群落 40.6%—275.0%),其它 5 种群落居于中等水平(显著高于榆树疏林 125.0%—166.7%),而榆树疏林最低;速效磷含量分布在 3.64—33.22 mg/kg,邻近积水端的 3 种群落(狭叶香蒲沼泽、小香蒲沼泽和芦苇沼泽)显著高于其它 4 种群落(12.8%—812.6%);速效钾含量分布在 80.79—186.56 mg/kg,邻近积水端的 3 种群落显著高于其它 4 种群落(79.6%—130.9%),草丛沼泽和拂子茅草甸又显著高于羊草草甸和榆树疏林

(15.6%—26.3%); pH 的变化范围在 6.05—7.98,小香蒲沼泽和狭叶香蒲沼泽土壤接近中性(7.23—7.24),榆树疏林土壤呈酸性(6.05),而处于中间地段的 4 种群落土壤呈碱性(7.55—7.98)。因此,7 种群落的水位、含水率、有机质、全氮总体上呈现出递减趋势,其速效磷和速效钾含量呈湿生群落显著高于旱生群落的变化规律性。

表 5 松嫩平原沿湖岸至高地环境梯度分布的 7 种群落环境因子

Table 5 Environmental factors of seven communities along lakeshore–highland environmental gradient in Songnen Plain

环境因子 Environmental factors	群落代码 Community Code						
	TA	TM	P	H	C	L	U
生长季水位 WL/m	0.63±0.01a	0.28±0.01b	0.13±0.01c	0.03±0.01c	-0.11±0.01d	-1.23±0.07e	-4.33±0.15f
含水率 WC/%	55.61±0.41a	55.65±0.21a	47.88±0.52b	39.58±1.02c	33.32±3.12d	21.55±0.24e	5.81±0.61f
有机质 OM (g/kg)	45.72±0.09a	40.76±0.12b	37.00±0.12c	34.16±2.33d	29.64±2.08e	19.59±0.29f	5.66±0.24g
全氮 TN/(g/kg)	1.81±0.06a	1.51±0.02b	1.23±0.01c	1.11±0.04d	0.59±0.04e	0.42±0.01g	0.50±0.05f
全磷 TP/(g/kg)	0.29±0.01cd	0.30±0.01bc	0.45±0.01a	0.31±0.01bc	0.32±0.02b	0.27±0.03d	0.12±0.01e
速效磷 AP/(mg/kg)	23.94±0.70b	23.87±0.55b	33.22±0.23a	6.92±0.88d	21.17±0.31c	15.32±0.40e	3.64±0.38f
速效钾 AK/(mg/kg)	186.56±0.35a	183.48±0.15a	183.33±3.50a	96.98±3.90b	102.08±8.17b	84.33±2.96c	80.79±1.92d
酸碱度 pH	7.24±0.03d	7.23±0.03d	7.95±0.03ab	7.55±0.04c	7.79±0.07b	7.98±0.07a	6.05±0.23e

不同小写字母表示不同群落之间环境因子差异显著($P<0.05$);WL:生长季水位 Growing season water level;WC:含水率 Water content;OM:有机质 Organic matter;TN:全氮 Total nitrogen;TP:全磷 Total phosphorus;AP:速效磷 Available phosphorus;AK:速效钾 Available potassium

2.5 不同水分生境地段物种丰富度、 α 多样性的主控因子

由表 6 得到,3 个水分生境地段物种丰富度、 α 多样性的主控因子存在明显差异。在高水位区(狭叶香蒲沼泽、小香蒲沼泽和芦苇沼泽)物种丰富度与有机质显著负相关,与全磷显著正相关,二者可解释其变化的 46.0%和 52.0%;Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均与水位显著负相关,可解释其变化的 65.8%—99.4%。故在高水位区,物种丰富度由有机质和全磷共同控制,而 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均受水位控制。

表 6 3 个水分生境地段物种丰富度、 α 多样性与环境因子的多元线性逐步回归分析

Table 6 Multiple linear stepwise regression analysis of species richness, α diversity and environmental factors in of three water habitats area

生境地段 Habitat area	多样性指数 Diversity index	环境因子 Environmental factors								截距 Intercept	R^2	P
		WL	WC	OM	TN	TP	AP	AK	pH			
W1	S			-0.417 **		22.673 ***				14.470 *	0.980	0.003
	D	-0.839 ***								0.672 ***	0.938	<0.001
	H	-0.239 ***								1.523 ***	0.994	<0.001
	E	-0.531 ***								0.701 ***	0.658	0.005
W2	S						-0.704 ***			22.885 ***	0.949	<0.001
	D						-0.028 ***			1.092 ***	0.967	<0.001
	H						-0.098 ***			3.244 ***	0.969	<0.001
	E						-0.022 ***			1.034 ***	0.946	0.001
W3	S		-0.361 ***							18.546 ***	0.971	<0.001
	D						-0.006 *	-0.115 ***		1.553 ***	0.976	0.047
	H	-0.145 ***						-0.237 ***		3.045 ***	0.996	<0.001
	E							-0.115 ***		1.494 ***	0.959	<0.001

*,代表 $P<0.05$; **,代表 $P<0.01$; ***,代表 $P<0.001$;S:物种丰富度 Species richness;D:Simpson 指数 Simpson index;H:Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index;E:Pielou 指数 Pielou index

在中水位区(草丛沼泽和拂子茅草甸)物种丰富度、Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均与速效磷显著负相关,可解释其变化的 94.6%—96.9%。故在中水位区物种丰富度、 α 多样性仅受速效磷所控制。

在低水位区(榆树疏林和羊草草甸)物种丰富度与含水率显著负相关,可解释其变化的 97.0%;Simpson 指数与速效磷、pH 显著负相关,二者可解释其变化的 23.5%和 74.2%;Shannon-Wiener 指数与水位、pH 显著负相关,二者可解释其变化的 50.9%和 48.7%;Pielou 指数与 pH 显著负相关,可解释其变化的 95.9%。故在低水位区物种丰富度仅受含水率控制,Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数均主要受 pH 所控制(Shannon-Wiener 指数受 pH 与水位共同控制)。

因此,3 个水分生境地物种丰富度、 α 多样性的主控因子发生了明显转换,在高、中、低水位区其物种丰富度分别主要受有机质+全磷、速效磷、含水率控制;其 Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数分别主要受水位、速效磷、pH 控制。

3 讨论

3.1 群落类型、物种丰富度和 α 多样性沿湖岸至高地环境梯度

本研究得到松嫩平原西部半干旱区沿湖岸至高地环境梯度共有 7 种典型植物群落类型,主要包括常年积水的狭叶香蒲沼泽、小香蒲沼泽和芦苇沼泽,季节性积水的草丛沼泽和拂子茅草甸和无积水的羊草草甸和沙丘榆树疏林。其形成原因主要在于微地形对降水和土壤养分再分配,使得湖岸至高地的水位逐渐降低及土壤养分逐渐减少(表 5),形成了局地空间环境异质性,植物长期适应不同生境条件进而形成了各种群落类型。这与微地形改变局地水文、土壤化学和小气候^[15-16]创造生境异质性,且局地环境异质性和物种库相互作用塑造植物群落^[20]的现有研究结论相符合。

且沿该梯度依次分布的群落的物种丰富度和 α 多样性(Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数)排序基本一致,以草丛沼泽和榆树疏林较高,羊草草甸、芦苇沼泽、拂子茅草甸和小香蒲沼泽处于中等水平,而狭叶香蒲沼泽最低,总体上均呈类似 N 字型分布规律。其中,物种丰富度的类似 N 字型分布与三江平原半湿润地区沿草丛沼泽至岛状林环境梯度物种丰富度呈增加趋势^[48]不同,但 α 多样性呈类似 N 字型却与其基本一致(两者在群落类型上存在较大不同)。

至于这些群落的物种丰富度和 α 多样性沿该梯度呈类似 N 字型分布的原因,则存在多种机制。首先,在该梯度上作为两个多样性较高拐点的草丛沼泽和榆树疏林多样性形成机制就不同,草丛沼泽因处于季节性积水生境,水分和养分适中(无积水或干旱限制),能够满足大多数植物种(以中生、湿生为主)生存需求;加之苔草又创造了草丛上和草丛间 2 种微生境^[49],能够容纳更多的物种,这些机制恰恰符合生境适宜性假说^[50-51]和生境异质性假说^[8,17]。而榆树疏林则处于沙丘干旱生境,存在水分和养分限制(表 5),理论上应该仅能容纳少量植物种,但实际上却容纳了较高的植物种,其原因主要在于该区为半干旱区,地质历史长期演化形成的区域物种库中积累了更多的能够适应沙丘生境的较耐旱植物种类(旱生和中生占 28.6%和 71.4%),这又是环境胁迫假说^[52-53]和历史/演化假说^[8-10]共同作用的结果。其次,作为多样性较低拐点的拂子茅草甸,因其优势种拂子茅为无性系植物,繁殖能力强,往往能够排除其它植物,成为单优势种群落^[34],故拂子茅草甸多样性相对较低,这又符合生境过滤中的种间竞争机制^[22]。再者,另一个最低拐点的狭叶香蒲沼泽处于常年积水生境,存在着水资源限制,不能适应水淹环境的物种均被排除,故仅能容纳少数几个水生植物种,这又符合极端环境条件下(积水)区域物种库仅能提供少量的适应种的环境胁迫假说^[52-53]。

3.2 群落的 β 多样性沿湖岸至高地环境梯度的变化规律

沿湖岸至高地环境梯度中的上半段干旱生境和下半段浅水生境的 β 多样性较高,且在大部分生境地段主要由物种周转过程控制;而在常年积水生境上仅由物种嵌套过程控制,在环境梯度中间地段由物种周转和嵌套过程共同控制。这与我国三江平原半湿润地区沿低地至高地各沼泽湿地群落的 β 多样性逐渐增大^[46]明显不同。这可能与两者的气候区、微地形、水文、土壤特征以及分布的群落类型不同有关。

至于沿该梯度的上半段干旱生境和下半段浅水生境 β 多样性高的原因,主要还是在于各群落所处的具体生境条件不同。这与近期 Fernández-Aláez 等^[54]发现的局地环境条件是池塘大型植物群落结构的主要驱动

因素相一致,并认为其影响机制在于局地环境变量操控生态位过程驱动池塘大型植物多样性格局。本研究中榆树疏林所处沙丘生境为砂质土壤,不仅保水性能差、养分含量低,而且还呈酸性(环境因子均见表5),生境质量较差;而羊草草甸和拂子茅草甸处于平原生境,土壤为草甸土,保水性能优于砂质壤,养分含量一般高于前者,且呈弱碱性,生境质量优于前者;但由于羊草草甸所处生境在微地势上略高于拂子茅草甸生境,两者在水位、含水率以及养分方面仍存在显著差异性,且拂子茅草甸生境质量明显优于羊草草甸,加之这两个群落的优势种羊草和拂子茅同属于无性系植物,易形成单优势种群落^[34],也会加大两个群落物种组成上的差异性。同时,本区域物种库中具有不同生态特性的物种占据各自适应生境,进而形成这一群落的 β 多样性格局。与此类似,芦苇沼泽和小香蒲沼泽同样存在着明显的生境差异性,小香蒲沼泽积水深度高于芦苇沼泽 15 cm,有机质和全氮也相对较高,但全磷和速效磷以及 pH 值却低于芦苇沼泽,进而导致这两个群落的物种组成明显不同。这也是周转过程占绝对优势的原因。同理,芦苇沼泽与草丛沼泽同样存在着明显的生境差异性,芦苇沼泽积水深度高于草丛沼泽 10 cm,含水率、养分以及 pH 值均高于草丛沼泽,进而导致周转过程占优势。

至于常年积水生境上仅由物种嵌套过程所控制,源于小香蒲沼泽部分物种无法适应深水生境,进而丢失了大部分物种,导致狭叶香蒲沼泽成为小香蒲沼泽子集。而环境梯度中间地段由物种周转和嵌套过程共同控制主要源于草丛沼泽存在草丛上与草丛间 2 种微生境^[49],使得草丛沼泽与拂子茅草甸之间生境既存在相似性(草丛上几乎无积水),也存在差异性(草丛间季节性积水),导致周转和嵌套过程共同起作用。因此,7 种群落总体上 β 多样性相对较高,且主要受物种周转过程控制,在区域生物多样性管理实践中均应加以重点保护。

3.3 不同水分生境地段物种丰富度和 α 多样性的主控因子

3 个水分生境地段物种丰富度和 α 多样性的主控因子均发生了明显转换(在高、中、低水位区,其物种丰富度分别主要受有机质+全磷、速效磷、含水率控制;Simpson 指数、Shannon-Wiener 指数和 Pielou 指数分别主要受水位、速效磷、pH 值控制)。前者与我国三江平原半湿润区水文梯度上物种丰富度的决定因素为水位、面积和水分异质性、速效氮和面积^[29]不同;后者与干旱荒漠区河岸至高地环境梯度 α 多样性的决定因素在高、中、低水梯度依次为硝态氮和有机质、pH、全氮和有机质^[24]也不同。可见,不同气候区在局地植物多样性格局的影响因素方面确实存在着较大差异性,故对不同气候区内的局地植物多样性格局以及形成机制应加强研究。

至于在高水位区物种丰富度与有机质负相关及与全磷正相关的原因,在于高水位区一方面土壤长期处于低氧或缺氧的还原环境,有机质分解速率低,利于有机质积累^[55],加之芦苇沼泽、小香蒲沼泽和狭叶香蒲沼泽所处生境的积水逐渐加深,有机质积累量随之增加(37.00、40.76、45.72 g/kg),但物种丰富度却随之减少;另一方面土壤全磷含量在局地尺度上的变化主要取决于植物吸收量和凋落物归还量^[56],由于芦苇沼泽、小香蒲沼泽和狭叶香蒲沼泽的植被高度和盖度随积水逐渐变浅而增加,全磷含量势必随之增加,而物种丰富度也随之增加。在中水位区物种丰富度与速效磷负相关则源于高磷生境植物竞争较强^[57],且高磷生境限制适应低磷物种的出现,进而降低物种丰富度^[58],拂子茅草甸为高磷生境(21.17 mg/kg)限制了低磷物种的出现,而草丛沼泽为低磷生境(6.92 mg/kg)物种竞争较弱,故草丛沼泽物种丰富度高于拂子茅草甸。在低水位区物种丰富度与含水率负相关,则在于水分增加,有利于快速生长的物种^[59],维持物种丰富度的生态位更新受到冠层限制,导致物种丰富度降低^[57],羊草草甸含水率较高(21.55%),有利于植物快速生长,存在生态位更新限制,而榆树疏林含水率较低(5.81%),生态位更新限制相对较弱,故榆树疏林物种丰富度高于羊草草甸。

至于在高、中、低水位区 α 多样性分别由水位、速效磷、pH 控制的原因,则在于高水位区随水位不断升高,区域物种库中能提供适应深水生境的物种减少,进而降低了多样性,故与水位负相关;在中水位区与速效磷负相关的原因和物种丰富度与速效磷关系一致;在低水位区与 pH 负相关,可能在于土壤酸碱性发生变化(由榆树疏林酸性(pH=6.05)变为羊草草甸碱性(pH=7.98)),限制了不耐碱物种生存,降低了物种丰富度,进而降低了 α 多样性。这与 Schuster 等^[60]与 Chytrý 等^[61]在温带和北方欧亚大陆草原发现物种丰富度在 pH 值 6—7

左右达到峰值结论基本一致。

4 结论

综上所述,松嫩平原西部半干旱区沿湖岸至高地环境梯度共有 7 种典型植物群落类型,其形成原因主要在于微地形创造了局地空间环境异质性,且与物种库相互作用塑造植物群落,进而导致物种丰富度与 α 多样性呈类似 N 字型分布格局,这是多种机制共同作用的结果。此外,局地环境变量操控生态位过程是驱动局地尺度 β 多样性格局的主要机制。最后,不同生境地段下,对物种多样性有显著影响的环境因子存在差异性,说明半干旱区植物在不同的环境中有其特殊的生存策略。因此,在生物多样性管理实践中应对其空间分布格局完整性加以重点保护。

参考文献 (References):

- [1] Yan Y J, Yang X, Tang Z Y. Patterns of species diversity and phylogenetic structure of vascular plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(13): 4584-4595.
- [2] Jetz W, Thomas G H, Joy J B, Hartmann K, Mooers A O. The global diversity of birds in space and time. *Nature*, 2012, 491(7424): 444-448.
- [3] Hawkins B A, Field R, Cornell H V, Currie D J, Guégan J F, Kaufman D M, Kerr J T, Mittelbach G G, Oberdorff T, O'Brien E M, Porter E E, Turner J R G. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 2003, 84(12): 3105-3117.
- [4] Kreft H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(14): 5925-5930.
- [5] Currie D J, Mittelbach G G, Cornell H V, Field R, Guégan J F, Hawkins B A, Kaufman D M, Kerr J T, Oberdorff T, O'Brien E, Turner J R G. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 2004, 7(12): 1121-1134.
- [6] Field R, O'Brien E M, Whittaker R J. Global models for predicting woody plant richness from climate: development and evaluation. *Ecology*, 2005, 86(9): 2263-2277.
- [7] Oliveira E V S, Alves D M C, Landim M F, Gouveia S F. Sampling effort and the drivers of plant species richness in the Brazilian coastal regions. *Oecologia*, 2021, 195(1): 163-171.
- [8] Ricklefs R E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 1987, 235(4785): 167-171.
- [9] Jetz W, Rahbek C, Colwell R K. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 2004, 7(12): 1180-1191.
- [10] McGill B J. Matters of scale. *Science*, 2010, 328(5978): 575-576.
- [11] Wang Z H, Fang J Y, Tang Z Y, Lin X. Relative role of contemporary environment versus history in shaping diversity patterns of China's woody plants. *Ecography*, 2012, 35(12): 1124-1133.
- [12] Alahuhta J, Heino J. Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. *Journal of Biogeography*, 2013, 40(8): 1572-1582.
- [13] Zaharescu D G, Palanca-Soler A, Hooda P S, Tanase C, Burghilea C I, Lester R N. Riparian vegetation in the alpine connectome: terrestrial-aquatic and terrestrial-terrestrial interactions. *Science of the Total Environment*, 2017, 601-602: 247-259.
- [14] Huggett R J. *Geocology: an Evolutionary Approach*. London: Routledge, 1995.
- [15] Jucker T, Bongalov B, Burslem D F R P, Nilus R, Dalponte M, Lewis S L, Phillips O L, Qie L, Coomes D A. Topography shapes the structure, composition and function of tropical forest landscapes. *Ecology Letters*, 2018, 21(7): 989-1000.
- [16] Xia S W, Chen J, Schaefer D, Goodale U M. Effect of topography and litterfall input on fine-scale patch consistency of soil chemical properties in a tropical rainforest. *Plant and Soil*, 2016, 404(1/2): 385-398.
- [17] Droz M, Pękalski A. Species richness in a model with resource gradient. *Theoretical Ecology*, 2016, 9(4): 409-416.
- [18] Moeslund J E, Arge L, Bøcher P K, Dalgaard T, Svenning J C. Topography as a driver of local terrestrial vascular plant diversity patterns. *Nordic Journal of Botany*, 2013, 31(2): 129-144.
- [19] Grasel D, Giehl E L H, Wittmann F, Jarenkow J A. Tree community patterns along pond-upland topographic gradients, upper Uruguay River basin, southern Brazil. *Folia Geobotanica*, 2020, 55(2): 109-126.
- [20] Myers J A, Harms K E. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 2009, 12(11): 1250-1260.
- [21] Bendix J, Hupp C R. Hydrological and geomorphological impacts on riparian plant communities. *Hydrological Processes*, 2000, 14(16/17): 2977-2990.

- [22] Andersen D C, Cooper D J. Plant-herbivore-hydroperiod interactions; effects of native mammals on floodplain tree recruitment. *Ecological Applications*, 2000, 10(5): 1384-1399.
- [23] Hough-Snee N, Roper B B, Wheaton J M, Lokteff R L. Riparian vegetation communities of the American pacific northwest are tied to multi-scale environmental filters. *River Research and Applications*, 2015, 31(9): 1151-1165.
- [24] 胡冬, 吕光辉, 王恒方, 杨启, 蔡艳. 水分梯度下荒漠植物多样性与稳定性对土壤因子的响应. *生态学报*, 2021, 41(17): 6738-6748.
- [25] 张雪妮, 杨晓东, 吕光辉. 水盐梯度下荒漠植物多样性格局及其与土壤环境的关系. *生态学报*, 2016, 36(11): 3206-3215.
- [26] Lite S J, Bagstad K J, Stromberg J C. Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(4): 785-813.
- [27] Renöfält B M, Nilsson C, Jansson R. Spatial and temporal patterns of species richness in a riparian landscape. *Journal of Biogeography*, 2005, 32(11): 2025-2037.
- [28] Lan Z C, Chen Y S, Li L, Li F, Jin B S, Chen J K. Testing mechanisms underlying elevational patterns of lakeshore plant community assembly in Poyang Lake, China. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(3): 438-447.
- [29] Shi J M, Ma K M, Wang J F, Zhang Y X, Zhao J Z. Determinants of plant species richness in different wetland types along a hydrological gradient: implications for conservation. *Polish Journal of Ecology*, 2013, 61(4): 645-654.
- [30] Anderson M J, Crist T O, Chase J M, Vellend M, Inouye B D, Freestone A L, Sanders N J, Cornell H V, Comita L S, Davies K F, Harrison S P, Kraft N J B, Stegen J C, Swenson N G. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 2011, 14(1): 19-28.
- [31] 斯幸峰, 赵郁豪, 陈传武, 任鹏, 曾頔, 吴玲兵, 丁平. Beta 多样性分解: 方法、应用与展望. *生物多样性*, 2017, 25(5): 464-480.
- [32] Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(1): 134-143.
- [33] Socolar J B, Gilroy J J, Kunin W E, Edwards D P. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(1): 67-80.
- [34] 李建东, 杨允菲. 松嫩平原植物群落时空变化及数据库. 北京: 科学出版社, 2011.
- [35] 杨利民, 周广胜, 王国宏, 王玉辉. 人类活动对榆树疏林土壤环境和植物多样性的影响. *应用生态学报*, 2003, 14(3): 321-325.
- [36] 何春光, 郎惠卿, 卜兆君, 邹丽芳. 松嫩平原湖泊湿地植物群落多样性及其保护研究. *国土与自然资源研究*, 2006, 26(3): 53-54.
- [37] 王仁忠, 李建东. 松嫩平原南部主要群落植物多样性的比较研究. *应用生态学报*, 1996, 7(4): 381-385.
- [38] 韩大勇, 杨永兴, 杨允菲, 李建东, 杨杨. 松嫩平原破碎化羊草草甸退化演替系列植物多样性的空间格局. *应用生态学报*, 2012, 23(3): 666-672.
- [39] 田迅, 卜兆君, 杨允菲, 郎惠卿. 松嫩平原湿地植被对生境干-湿交替的响应. *湿地科学*, 2004, 2(2): 122-127.
- [40] 王正文, 邢福, 祝廷成, 李宪长. 松嫩平原羊草草地植物功能群组成及多样性特征对水淹干扰的响应. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 708-716.
- [41] 陈楠, 王莹, 杨天雄, 于洪贤, 马成学. 泰湖夏季浮游植物功能群特征及水质状况. *东北林业大学学报*, 2018, 46(3): 69-73.
- [42] 李建东, 杨允菲. 松嫩平原榆树疏林植物组分的结构型. *草地学报*, 2003, 11(4): 277-282, 300-300.
- [43] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 北京: 科学出版社, 2004.
- [44] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [45] 高贤明, 马克平, 黄建辉, 刘灿然. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 XI. 山地草甸 β 多样性. *生态学报*, 1998, 18(1): 24-32.
- [46] 邢福, 吕宪国, 倪红伟, 高玉慧, 许坤, 于丽丽, 张亮. 三江平原沼泽湿地群落演替系列 β 多样性. *应用生态学报*, 2008, 19(11): 2455-2459.
- [47] Chatanga P, Kotze D C, Janks M, Sieben E J J. Classification, description and environmental factors of montane wetland vegetation of the Maloti-Drakensberg region and the surrounding areas. *South African Journal of Botany*, 2019, 125: 221-233.
- [48] 姜彦景, 赵魁义, 马克平. 洪河自然保护区典型湿地植物群落组成及物种多样性梯度变化. *生态学报*, 2007, 27(9): 3883-3891.
- [49] Wang M, Wang G D, Wang S Z, Jiang M. Structure and richness of *Carex meyeriana* tussocks in peatlands of northeastern China. *Wetlands*, 2018, 38(1): 15-23.
- [50] Stohlgren T J, Jarnevich C, Chong G W, Evangelista P H. Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia*, 2006, 78(4): 405-426.
- [51] Mourelle C, Ezcurra E. Species richness of Argentine cacti: a test of biogeographic hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7(5): 667-680.
- [52] Whittaker R J, Willis K J, Field R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(4): 453-470.

- [53] Fraser R H, Currie D J. The species richness-energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: coral reefs. *The American Naturalist*, 1996, 148(1): 138-159.
- [54] Fernández-Aláez M, García-Criado F, García-Girón J, Santiago F, Fernández-Aláez C. Environmental heterogeneity drives macrophyte beta diversity patterns in permanent and temporary ponds in an agricultural landscape. *Aquatic Sciences*, 2020, 82(2): 20.
- [55] Toure D, Ge J, Zhou J. Spatial patterns of tree species number in relationship with the local environmental variations in karst ecosystem. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2015, 13(4): 1035-1054.
- [56] 贝昭贤, 张秋芳, 郑蔚, 杨柳明, 陈岳民, 杨玉盛. 模拟增温对中亚热带杉木人工林土壤磷有效性的影响. *生态学报*, 2018, 38(3): 1106-1113.
- [57] Merunková K, Chytrý M. Environmental control of species richness and composition in upland grasslands of the southern Czech Republic. *Plant Ecology*, 2012, 213(4): 591-602.
- [58] Wassen M J, Venterink H O, Lapshina E D, Tanneberger F. Endangered plants persist under phosphorus limitation. *Nature*, 2005, 437(7058): 547-550.
- [59] Grevilliot F, Krebs L, Muller S. Comparative importance and interference of hydrological conditions and soil nutrient gradients in floristic biodiversity in flood meadows. *Biodiversity & Conservation*, 1998, 7(11): 1495-1520.
- [60] Schuster B, Diekmann M. Changes in species density along the soil pH gradient — evidence from German plant communities. *Folia Geobotanica*, 2003, 38(4): 367-379.
- [61] Chytrý M, Danihelka J, Ermakov N, Hájek M, Hájková P, Kočí M, Kubešová S, Lustyk P, Otýpková Z, Popov D, Roleček J, Řezníčková M, Šmarda P, Valachovič M. Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16(5): 668-678.