

DOI: 10.20103/j.stxb.202410102461

程莅登,袁兴中,杨柳青,黄亚洲,魏丽锦.三峡水库消落带不同水淹强度下微地形与植物群落物种多样性和功能多样性的关系.生态学报,2025,45(15): - .

Cheng L D, Yuan X Z, Yang L Q, Huang Y Z, Wei L J. The relationship between microtopography and plant community species diversity and functional diversity under different flooding intensities in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): - .

三峡水库消落带不同水淹强度下微地形与植物群落物种多样性和功能多样性的关系

程莅登^{1,2},袁兴中^{1,2,*},杨柳青^{1,2},黄亚洲³,魏丽锦³

1 重庆大学建筑城规学院,重庆 400044

2 三峡库区消落区生态修复与治理研究中心,重庆 400044

3 重庆市开州区自然保护区管理中心,重庆 405400

摘要:三峡水库消落带具有独特的周期性水淹-干旱胁迫,其地形与植物群落特征具有较强的关联性,然而两者之间的关系很少受到关注,因此探索消落带不同水淹强度下微地形与植物物种多样性及功能多样性之间的关系具有重要意义。选取受三峡水库水位变化影响的重庆开州区汉丰湖北岸乌杨坝,沿高程梯度对不同微地形下群落类型及多样性分布格局、地形因子对多样性的相对贡献进行分析。结果表明:(1)消落带不同微地形之间的植物群落类型存在显著分化;(2)不同微地形的物种多样性指数存在显著差异,其中下凹地形、凸起地形中的多样性指数显著高于崎岖斜坡及平坦地形;(3)高程 I 中,3 种物种多样性指数和 2 种功能多样性指数与地形起伏度呈显著负相关;高程 III—IV 中,3 种物种多样性指数和所有功能多样性指数与地形起伏度呈显著正相关;(4)高程、地形起伏度、微地形类别依次是影响消落带物种多样性及功能多样性最重要的三个因子,其中“高程+地形起伏度”具有最大的协同效应,证明了在消落带中,更高的环境异质性可能意味着更强的群落稳定性与恢复力。研究结果揭示了消落带植物群落类型、物种多样性及功能多样性在不同高程沿微地形的空间分布格局,可为消落带生态修复及生物多样性保护提供科学依据。

关键词:消落带;水淹强度;微地形;地形起伏度;物种多样性;功能多样性;三峡水库

The relationship between microtopography and plant community species diversity and functional diversity under different flooding intensities in the water level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir

CHENG Lideng^{1,2}, YUAN Xingzhong^{1,2,*}, YANG Liuqing^{1,2}, HUANG Yazhou³, WEI Lijin³

1 Faculty of Architecture and Urban Planning, Chongqing University, Chongqing 400044, China

2 Research Center for Ecological Restoration and Control of Water Level Fluctuating Zone in the Three Gorges Reservoir, Chongqing University, Chongqing 400044, China

3 Nature Reserve Administration Center of Kaizhou District, Chongqing, 405400, China

Abstract: The water-level fluctuation zone of the Three Gorges Reservoir is a unique ecosystem characterized by periodic flooding and drought stress, where topography strongly influences plant community dynamics. However, the connection between microtopography and plant diversity under varying hydrological regimes has received limited attention. Therefore, it is crucial to explore the connection between microtopography and both plant species diversity and functional diversity under

基金项目:国家自然科学基金重点项目(52238003);国家自然科学基金面上项目(52178031);中央高校基本科研业务费(2021CDJQYJC005)

收稿日期:2024-10-10; **网络出版日期:**2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 1072000659@qq.com

different flooding intensities in the water-level fluctuation zone. This study investigated the effects of microtopography on plant species and functional diversity at different flooding intensities in the Wuyangba, located on the north bank of Hanfeng Lake in Kaizhou District, Chongqing, which is affected by the changing water level of the Three Gorges Reservoir. We analyzed community composition, patterns of diversity distribution along elevation gradients, and the relative contributions of topographic factors to diversity indices. The results indicated that: (1) plant community types significantly differed across microtopographic features; (2) significant differences were observed in species diversity index among different microtopographies, with the diversity index in concave and convex terrains being significantly higher than that in rugged slopes and flat terrains; (3) at elevation I, three species diversity indices and two functional diversity indices were significantly negatively correlated with topographic standard deviation (TSD); conversely, at elevations III and IV, the three species diversity indices and all functional diversity indices were significantly positively correlated with TSD; (4) elevation, TSD, and microtopography were the primary drivers of diversity, with the “elevation+TSD” combination having the strongest synergistic effect ($R^2 = 0.83$, $P < 0.001$). These findings suggest that environmental heterogeneity enhances community stability and resilience in the zone. This study provides critical insights into the spatial distribution patterns of plant communities and their diversity across microtopographies, offering a scientific foundation for ecological restoration and biodiversity conservation in the water-level fluctuation zone.

Key Words: water-level fluctuation zone; flooded intensity; microtopography; topographic standard deviation; biodiversity; functional diversity; Three Gorges Reservoir

物种和群落组成被认为是控制生态系统功能的关键因素^[1],植物物种多样性作为生态系统的—个特征,能够反映群落系统内部及其与周围环境关系的变化,是认识生态系统结构和功能变化的基础^[2],同时也是维持生态系统结构和功能稳定的重要因素^[3]。物种多样性分布格局不仅决定了生物群落结构的复杂性,同时也反映了群落的结构类型、组织水平、稳定程度以及生境水平上的表现形式^[4],通常认为物种多样性的高低与群落的风险抵抗能力及生态系统稳定性成正相关^[5]。植物物种多样性的分布受环境影响显著,具有明显的地带性及非地带性^[6]。非地带性是指在较小空间尺度上局部环境条件的变化导致植被类型产生响应^[7],而地形则是其中控制物种及其多样性分布的重要因素之一^[8]。地形作为影响群落物种多样性的重要非生物因子^[9],其对物种及其多样性分布格局的研究受到越来越多的关注^[10]。研究结果显示复杂的地形能产生各种各样的微环境,影响局地微气候和土壤,对局部生境中的光照、温度、水分、土壤养分等植物生长关键因素产生较大影响^[11–14],从而导致气候环境的空间异质性,最终塑造植物群落、多样性等的分布格局^[15]。

功能性状是植物个体中任何可测量特征,它们影响植物在生态系统中生存、生长、繁殖及其与环境相互作用的物理和生物学特性,了解植物的功能性状对于研究植物群落的结构、动态、生物多样性和生态系统功能至关重要^[16]。随着人们逐渐意识到物种性状会影响共存和生态系统功能,生态学家开始量化群落内的性状变异或多变量性状差异^[17],功能多样性则被认为是能定量表示该特征的重要指标。如今功能多样性通常被用作解释和预测生态系统过程、功能的有效工具^[18],有研究表明功能多样性的变化与适合群落内物种的环境条件的广度有关,也可能与生境过滤器的强度有关^[19],因此功能多样性能反映群落结构对环境的适应特征,基于功能多样性分析不同环境条件下群落的响应对于理解植物群落维持健康、稳定和发挥功能的机制至关重要^[20]。地形异质性对植物群落变化影响的研究目前通常基于较大尺度,如海拔、坡位、坡度、坡向等地形因子^[21]。而对于更小尺度的微地形的关注较为薄弱。相较于大尺度的地形,较小尺度的微地形变异程度更大,其变化是在较小的空间范围内影响植被特征的关键因素^[22–23],与环境资源及植物的分布关联性更强^[24],了解植物物种多样性及功能多样性与微地形的联系更能指导较小尺度空间的生态修复设计。

三峡水库是全球规模最大的水利枢纽工程,由于使用“蓄清排浑”的运行模式,导致水库在冬季水位上升至海拔 175m,而在夏季则降低至海拔 145m,从而形成了落差达 30m 的消落带,其独特的冬季水淹加上夏季出

露时的高温干旱胁迫使得其生态系统变得较为脆弱,引发了生物多样性衰退、水土流失等一系列问题,使得消落带生态修复工作越发迫切^[25]。消落带植物的空间分布和稳定性是维持消落带生态系统功能的关键^[26],但因其周期性的淹没与出露对植物群落影响巨大,其特征较其他区域有较大差别^[27]。研究表明消落带周期性的淹没与出露对该区域的植物群落特征产生了显著影响^[28],其中高程作为水淹强度的直接影响因素,是影响植物生态策略最关键的环境因子之一^[29-30],差异的水淹时间塑造了植物不同的形态及生理特征^[31],因此针对消落带植物微地形与植物群落物种多样性和功能多样性的研究需将高程作为重要因素进行考虑。

本研究探讨了消落带不同水淹强度下微地形与植物物种多样性及功能多样性之间的关系,旨在分析不同水淹强度下:(1)消落带不同微地形植物群落类型、差异及物种多样性分布特征;(2)消落带地形起伏度与植物物种多样性、植物功能多样性的关系;(3)消落带高程(水淹强度)与微地形对植物群落多样性及功能多样性的协同作用及其作用机制。研究结果可揭示消落带植物群落类型、物种多样性及功能多样性在不同高程沿微地形的空间分布格局,为消落带生物多样性保护及生态系统修复提供科学依据。

1 研究区域和调查方法

1.1 研究区概况

研究区域位于三峡库区腹心的重庆市开州区汉丰湖国家湿地公园的北岸乌杨坝。该区域属亚热带湿润季风气候,年平均气温约为 18.5℃,年降水量约为 1385mm,以丘陵低山地貌为主。为降低三峡水库蓄水所带来的影响,开州区政府 2008 年在新城下游修筑水位调节坝,2012 年建成,2017 年正式运行,将水位落差由 30m 降至 4.72m,由此形成城市内湖——汉丰湖,在三峡水库及水位调节坝的共同调控下,形成了与三峡库区水位涨落同步的消落带。三峡大坝蓄水前,乌杨坝低高程区为典型的河漫滩区,底质为细砂和卵石。由于长期采砂,场地内采石坑和砾石堆混杂分布,河滩原有地貌被完全破坏。乌杨坝距离开州城区较远,周边无密集居民区,人为干扰强度较低^[32]。

1.2 植物群落调查

调查于 2023 年选取消落带出露、且植物处于生长旺期的 7—8 月进行,在汉丰湖乌杨坝沿高程从低到高设置 4 条平行样线,每条样线之间间隔约 500m。在每条样线上,沿高程梯度设置样地(表 1)。样地设置所在高程详见表 1,在每条样线每个高程设置 1 个 10m×10m 的样地,同时在具有典型不同地形的非样线覆盖区域选取补充样地。采用随机抽样法在每个样地内随机设置 4 个 1m×1m 的草本样方进行植物群落调查,在样线覆盖外的区域共补充 8 个样地,最终调查区域共计设置样地 26 个,包括草本样方 104 个(图 1)。对样地内和样方内的所有植物进行记录,记录指标包括种名、株数、高度、盖度、环境因子等,高程越高即代表水淹强度越弱,根据长江水文网三峡水库水文数据(<http://www.cjh.com.cn>),消落带下部(高程 160—168m)每年经历水淹最大深度约为 10m 以上,时间约为 160d,消落带上部(高程 170—175m)每年经历水淹最大深度约为 5m,时间约为 70d。

表 1 采样点概况表

Table 1 Summary table of sampling sites

采样点位置 Location	经纬度 Latitude and longitude	海拔/m Altitude	主要底质类型 Main substrate	采样点所处高程/m Elevation of the sampling point
乌杨坝	N31°11'47" E108°26'38"	168—180	块石、黏土	I:168; III:172; V:175; VI:178

1.3 微地形测量及分类

使用全站仪(型号:南方 NTS-362R10U)采集高度(深度)等微地形定量数据。现场调查采用碎步测量方法,将全站仪架设在每个 10m×10m 样点外侧视野开阔、地势平坦处,并搭配棱镜进行跑点测量,以获取研究区域内的地理坐标及高程数据。测量人员在样点内部按照微地形的起伏状况进行跑点,为保证微地形测量的精度与准确性,每个样点的跑点数量不低于 40 个,每个样点的 4 个样方内平均跑点数不少于 6 个,并保证能够



图1 研究区域样线及样地设置示意图

Fig.1 Schematic diagram of transect and plot setup in the study area

记录到样点以及样方内的最高点与最低点。运用 CASS 软件进行绘图处理,将全站仪测量得出的数据系统生成精度为 5—20cm 的微地形等高线图,后期根据此数据进行微地形相关指数的计算。微地形分类特征及方法见表 2。

表 2 消落带微地形分类表

Table 2 Classification of microtopography in the water level fluctuation zone

微地形种类 Microtopography	简写 Abbreviation	特征描述 Feature description	样方数量 Quadrat quantity
缓坡 Gentle slope	GS	坡面倾斜度在 5°—15° 之间的微地形,有利于水分下渗和营养物质积累,能够形成丰富的水热变化。	16
平坦地形 Flat terrain	FT	高程差异小于 0.1m 的区域,不包含其他微地形种类。	23
凸起地形 Raised terrain	RT	作为地表相对凸起的区域,能够直接增加地表面积,受海拔、水热组合和生物作用的影响,土壤相对干燥且有机质含量较高,主要包括土丘、土垄等地形。	28
下凹地形 Concave terrain	CT	指地表的低洼处,深度 0.1—1.5 m 的凹陷状微地形,有利于汇集水分与营养物质,主要包括洼地等类型。	30
崎岖斜坡 Rugged slope	RS	主要由块石为底质的湖岸护坡,具有一定的高度差、坡度起伏较大,集中分布在高程 I 区域。	7

1.4 数据处理

本研究基于植物群落内物种的重要值对群落进行分类,进而进行 NMDS 分析。重要值计算公式如下:

$$\text{物种重要值} = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对丰度}) / 3$$

物种多样性根据方精云等^[33]的测度方法,以植物的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Pielou 均匀度指数及物种丰富度作为衡量物种多样性高低的指标,计算公式如下:

Shannon-Wiener 多样性指数:

$$H = - \sum P_i \times \ln P_i$$

Simpson 多样性指数:

$$D = 1 - \sum P_i^2$$

Pielou 均匀度指数:

$$P = \frac{H}{\ln S}$$

物种丰富度:

$$G = S$$

式中, S 为物种总数, P_i 为物种 i 植物个体数占群落总个体数的比例, N 为样地所有个体数总和。

以地形起伏度(Topographic standard deviation, TSD)作为描述地表形态的复杂程度的指标。地形起伏度即地形标准差,方法是计算样方内不同点位海拔数据的标准差,数值越大表明样方内海拔的离散程度及波动范围越大,地形的复杂程度越高。计算公式如下:

$$TSD = \sqrt{(1/N) \sum (H_i - H)^2}$$

其中,TSD 代表样方内的地形标准差,也即样方地形起伏度; N 代表样方内均匀分布的测量高程点数量, H_i 代表各高程点的相对高程, H 代表样方内相对高程的算术平均值。

本研究使用中使用功能丰富度指数(Functional Richness, FRic)、功能均匀度指数(Functional Evenness, FEve)以及功能分异指数(Functional Divergence, FDiv)三个指标来表征植物群落功能多样性。其中功能丰富度表征物种在功能空间所占据的范围,能反映群落生产力水平以及潜在环境资源利用情况,通常与生态系统的多功能性和稳定性相关;功能均匀度表征生态位空间中功能性状分布的均匀程度,能反映物种在功能特征上的平等性,通常与生态系统功能冗余性及恢复力有关;功能分异度表征群落中物种在功能特征上的分化程度,反映了群落中物种利用资源和环境条件的独特方式和功能特征上的分化及互补程度,通常与生态位互补性、物种之间的竞争力以及生态系统整体生产力有关^[34-35]。计算公式如下:

$$FRic = \frac{SFci}{Rc}$$

式中,FRic 为功能丰富度指数,SFci 为物种所占据的生态位空间,Rc 为整个群落中性状所占据的生态位空间。

$$FEve = \frac{\sum_{i=1}^S \left[\min \left(P_i, \frac{1}{S} - \frac{1}{S-1} \right) \right]}{1 - \frac{1}{S-1}}$$

式中,FEve 为功能均匀度指数, S 是调查样方内所有物种种类的数量。 P_i 为调查样方内物种 i 的相对丰度,即 $P_i = n_i/N$, n_i 是调查样方内物种 i 的数量, N 是调查样方内所有物种的数量

$$FDiv = 2/\pi \times \arctan \left\{ 5 \times \sum_{i=1}^N [(\ln C_i - \overline{\ln x})^2 \times A_i] \right\}$$

式中,FDiv 为功能分异指数; C_i 为第 i 项功能特征的数值; A_i 为第 i 项功能特征的丰度比例; $\ln x$ 为物种特征值的自然对数; N 为群落中的物种数。

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对不同高程不同微地形之间的物种多样性指数进行差异显著性检验,使用 Tukey 法进行多重比较。使用 R 语言的 FD 程序包对群落功能多样性的指标进行计算。基于 Vagan 包,使用冗余分析(RDA)对物种多样性矩阵与环境因子矩阵进行排序分析,物种矩阵预先进行 Hellinger 转化以消除极端值的影响并减少高丰度物种的权重^[36]。基于 R 语言 rdacca.hp 程序包,使用层次分割法对单个环境因子对多样性的相对重要性进行排序,并对各环境因子组合的共同效应进行分析。本研究所有数据处理以及制图均使用 Origin 2021 和 R 4.3.2 进行。

2 结果

2.1 消落带不同微地形的群落类型分布特征

对乌杨坝高程 I、III、IV、VI 不同微地形的群落类型进行分析(图 2)。结果显示高程 I 的五种地形中,缓坡与凸起和下巴地形之间、崎岖斜坡与平坦地形、下巴地形及凸起地形之间、下巴地形与凸起地形之间的群落类型存在显著差异;高程 III 中,缓坡和凸起地形之间的群落类型存在显著差异;高程 IV 中,平坦地形与缓坡以及下巴地形与缓坡之间的群落类型存在显著差异;高程 VI 中,平坦地形与凸起地形及下巴地形之间的群落类型存在显著差异。不同地形对之间植物群落的主要差异物种详见表 3,其中“主要物种(贡献率前三)”即为两种微地形植物群落中差异最大的物种,差异越大则贡献率越大。

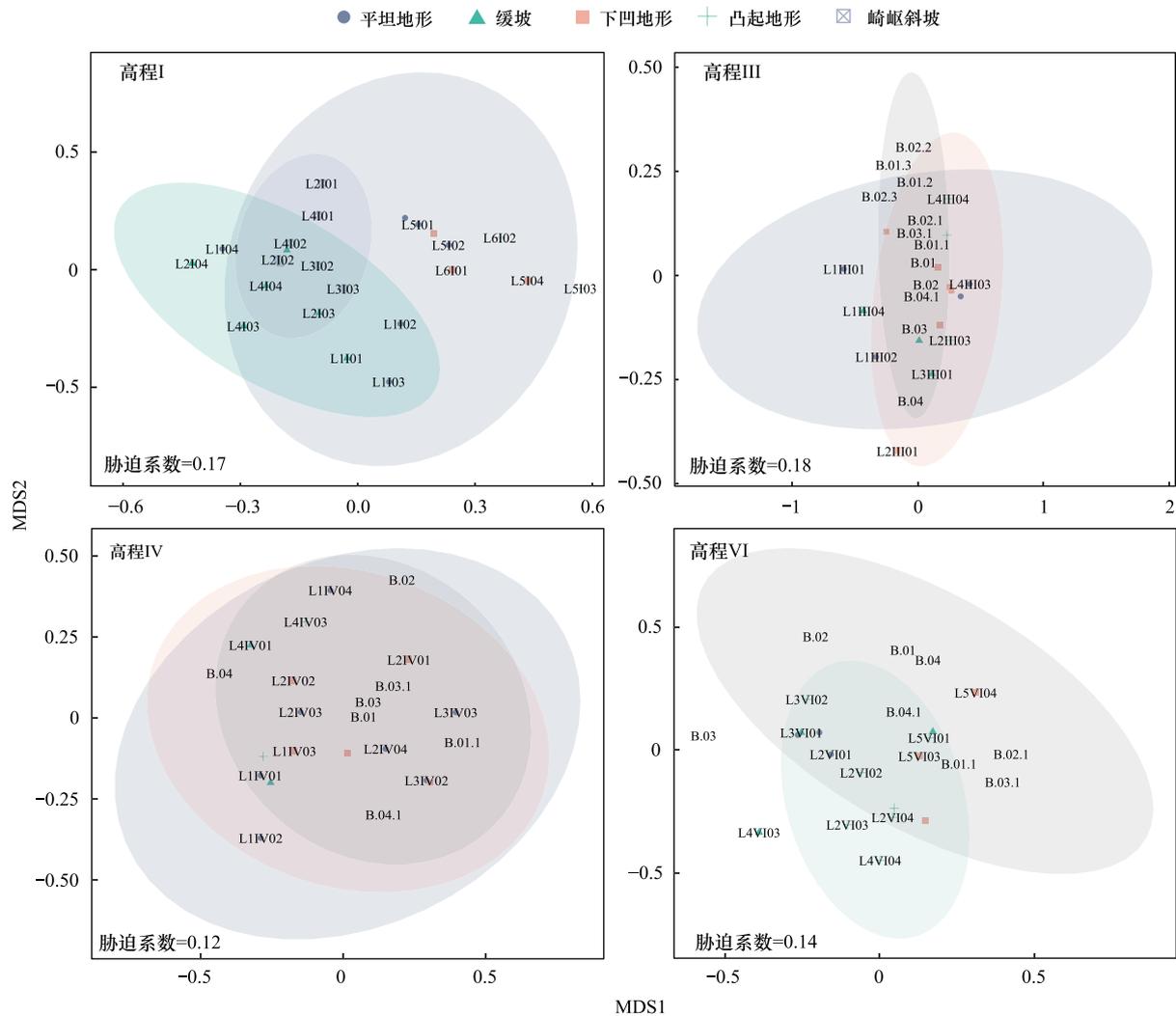


图2 消落带不同微地形植物群落 NMDS 分析图

Fig.2 NMDS analysis of plant communities in different microtopography of water level fluctuation zone

A: 平坦地形; B: 缓坡; C: 下凹地形; D: 凸起地形; E: 崎岖斜坡; NMDS: 非度量多维排列 NMDS: Non-metric multidimensional scaling

2.2 消落带不同微地形的物种多样性分布特征

对各高程不同微地形中群落的物种多样性进行分析(图3)。结果显示高程 I 中, 下凹地形的 Shannon-Wiener 多样性指数及物种丰富度显著高于崎岖斜坡, 凸起地形的 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于崎岖斜坡; 高程 III 中, 凸起地形及下凹地形的 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数及物种丰富度都显著高于平坦地形; 高程 IV 中, 凸起地形的 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于平坦地形, 凸起地形及下凹地形的物种丰富度显著高于平坦地形; 高程 VI 中, 凸起地形及下凹地形的 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于缓坡及平坦地形, 下凹地形的 Simpson 多样性指数及物种丰富度显著高于平坦地形。

2.3 消落带地形起伏度与物种多样性的关系

对消落带各高程地形起伏度与物种多样性进行线性拟合(图4)。结果显示高程 I 中, Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数及 Pielou 均匀度指数随着地形起伏度的增加有显著减小的趋势; 高程 III 与 IV 中, Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数及物种丰富度随着地形起伏度的增加都有显著增大的趋势; 高程 VI 的各项物种多样性指数与地形起伏度无显著的线性关系。

表 3 不同高程地形对的主要区别物种及显著性差异检验表

Table 3 Main difference species and significant difference test for elevation pairs

高程 Elevation	地形对 Microtopography pair	差异物种数 Number of differential species	主要物种(贡献率前三) Main species (top three contributors)	贡献率/% Contribution rate	P
高程 I Elevation I	缓坡 VS 凸起地形	6	狗尾草(<i>Setaria viridis</i>)、稗(<i>Echinochloa crus-galli</i>)、水虱草(<i>Fimbristylis littoralis</i>)	77.06	0.030*
	缓坡 VS 下凹地形	5	狗尾草、稗、苍耳(<i>Xanthium strumarium</i>)	71.32	0.012**
	崎岖斜坡 VS 平坦地形	5	狗尾草、稗、大狼把草(<i>Bidens frondosa</i>)	75.12	0.028*
	崎岖斜坡 VS 凸起地形	5	苍耳、稗、大狼把草	77.94	0.025*
	崎岖斜坡 VS 下凹地形	5	狗尾草、鳢肠(<i>Eclipta prostrata</i>)、苍耳	74.30	0.012*
高程 III Elevation III	缓坡 VS 凸起地形	8	野大豆(<i>Glycine soja</i>)、水芹(<i>Oenanthe javanica</i>)、喜旱莲子草(<i>Alternanthera philoxeroides</i>)	73.80	0.028*
高程 IV Elevation IV	缓坡 VS 平坦地形	6	稗、狗牙根、酸模叶蓼(<i>Persicaria lapathifolia</i>)	71.03	0.05*
	缓坡 VS 下凹地形	7	稗、喜旱莲子草、大狼把草	71.80	0.02*
高程 VI Elevation VI	平坦地形 VS 凸起地形	9	白茅(<i>Imperata cylindrica</i>)、乌莓莓(<i>Causonis japonica</i>)、木贼(<i>Equisetum hyemale</i>)	70.43%	0.004**
	平坦地形 VS 下凹地形	9	白茅、金星蕨(<i>Parathelypteris glanduligera</i>)、接骨草(<i>Sambucus javanica</i>)	70.61%	0.018*

* : $P<0.05$; ** : $P<0.01$

2.4 消落带地形起伏度与功能多样性的关系

对消落带各高程的地形起伏度与群落功能多样性进行线性拟合分析(图 5)。结果显示高程 I 中,功能均匀度指数与功能分异指数随地形起伏度的增加呈显著减小的趋势;高程 III 与高程 IV 中,功能丰富度指数、功能均匀度指数与功能分异指数均随地形起伏度的增加呈显著增大的趋势;高程 VI 中三种指数与地形起伏度之间的线性关系则不显著。

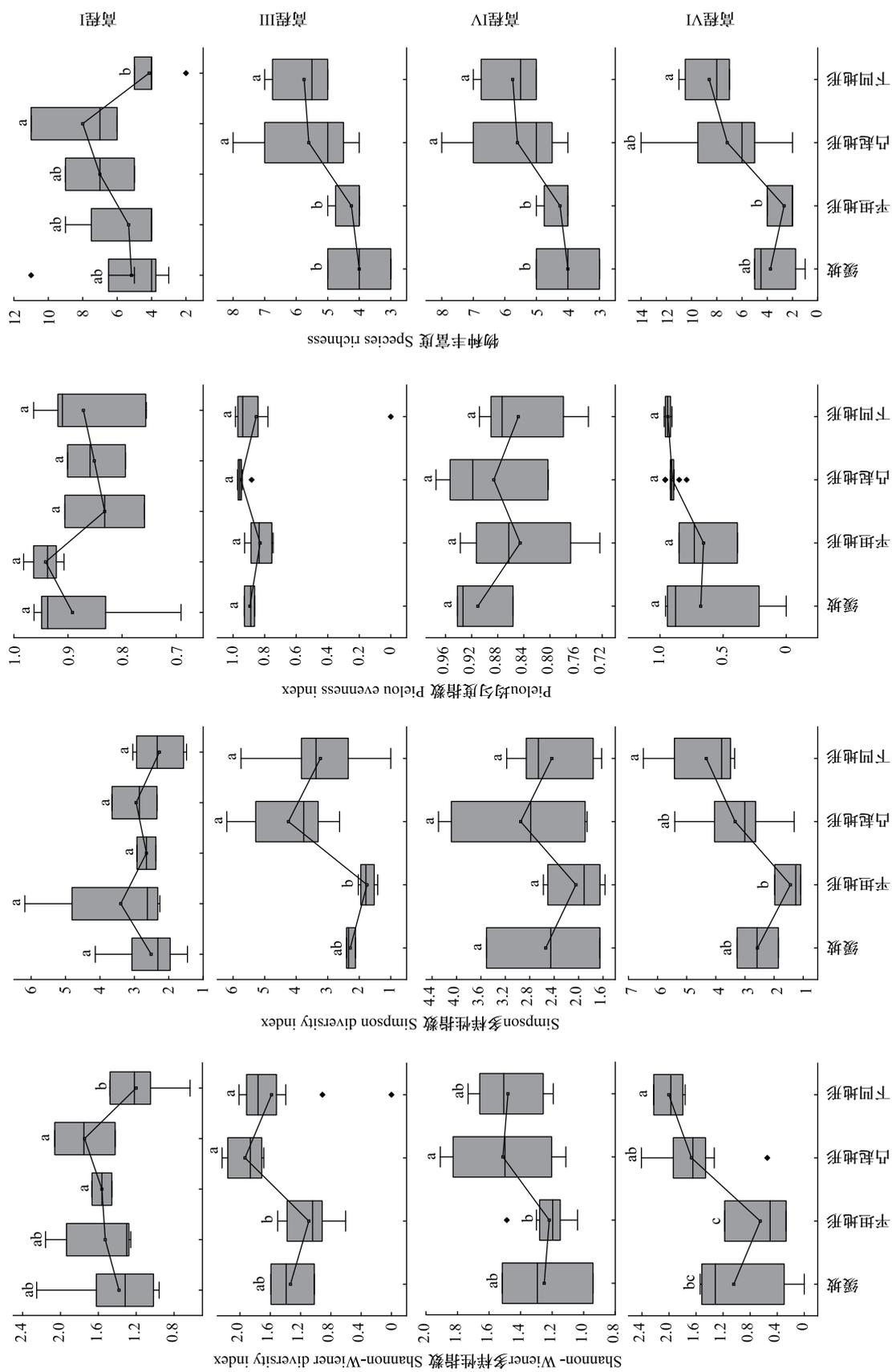
2.5 微地形与物种多样性的排序分析及相对贡献

冗余分析(RDA)排序结果显示,RDA1 的解释量为 42.38%,RDA2 的解释量为 8.89%,前两轴累计解释 51.27%,全模型置换检验结果极显著($P<0.01$),因此取前两约束轴进行分析(图 6)。结果表明消落带高程、地形起伏度及微地形类别与 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数及物种丰富度相关性较强且呈正相关,与功能丰富度指数、功能均匀指数与功能分异指数也呈正相关。层次分割结果显示,消落带环境因子对场地植物物种多样性的解释率大小为:高程>地形起伏度>微地形种类>微地形数量>微地形种类数(图 7),其中高程与地形起伏度这两种因子的共同效应达到最大,而高程与地形起伏度各自单独的效应其次,表明“高程+地形起伏度”最能解释研究区域物种多样性及功能多样性的分异。

3 讨论

3.1 消落带不同微地形的群落分布格局

群落的空间分布格局是指群落内个体在一定时空范围内的分布方式与配置特点,是种群内个体间、种群与所属群落异种个体间及种群与环境间相互作用的综合体现^[37]。NMDS 排序结果表明,乌杨坝不同微地形的植物群落类型在各个高程部分存在显著差异,表明不同高程的消落带植物群落在不同微地形条件下具有显著差异。高程 I 中的崎岖斜坡与其他三种地形的群落类型均有显著差异,其中狗尾草群落在 RS 地形中分布较多。有研究表明狗尾草可通过自身多种生理生化机制调节 N、P 等生长元素的有效性及其利用效率^[38],采用更加保守的养分利用策略以应对较低含量的营养,从而在崎岖斜坡资源贫瘠的生境下缓解生长元素限制以保持较高的生产力和群落稳定性^[39-40]。同时高程 I 由于每年受到水淹的时间较其他高程更长,因此对环境变



微地形类型 Microtopography

图3 各高程不同微地形的物种多样性指数
Fig.3 Species diversity index of microtopography at different elevations

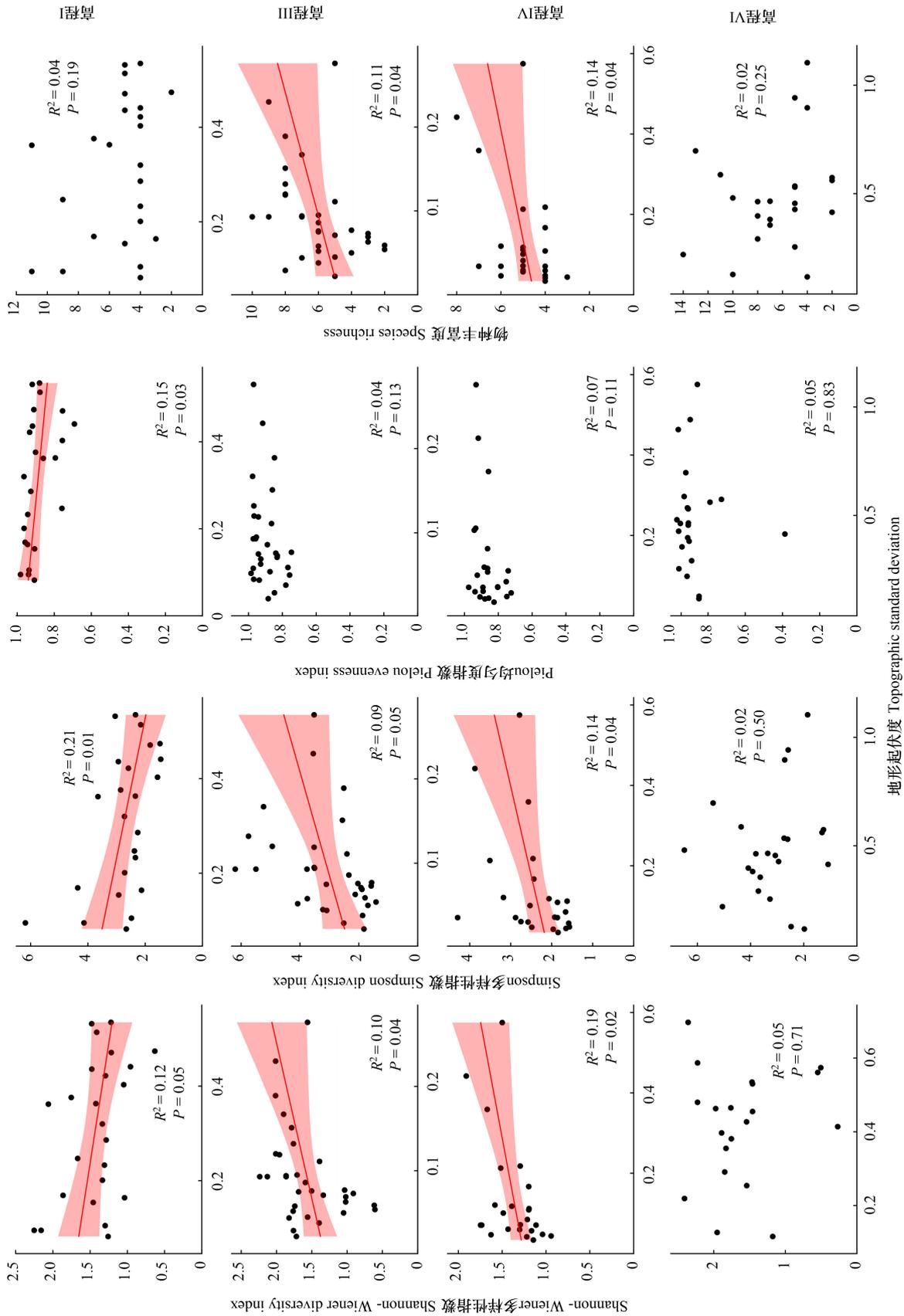


图4 各高程地形起伏度与物种多样性的关系
趋势线代表线性关系的斜率显著异于0, 红色区域为95%置信区间

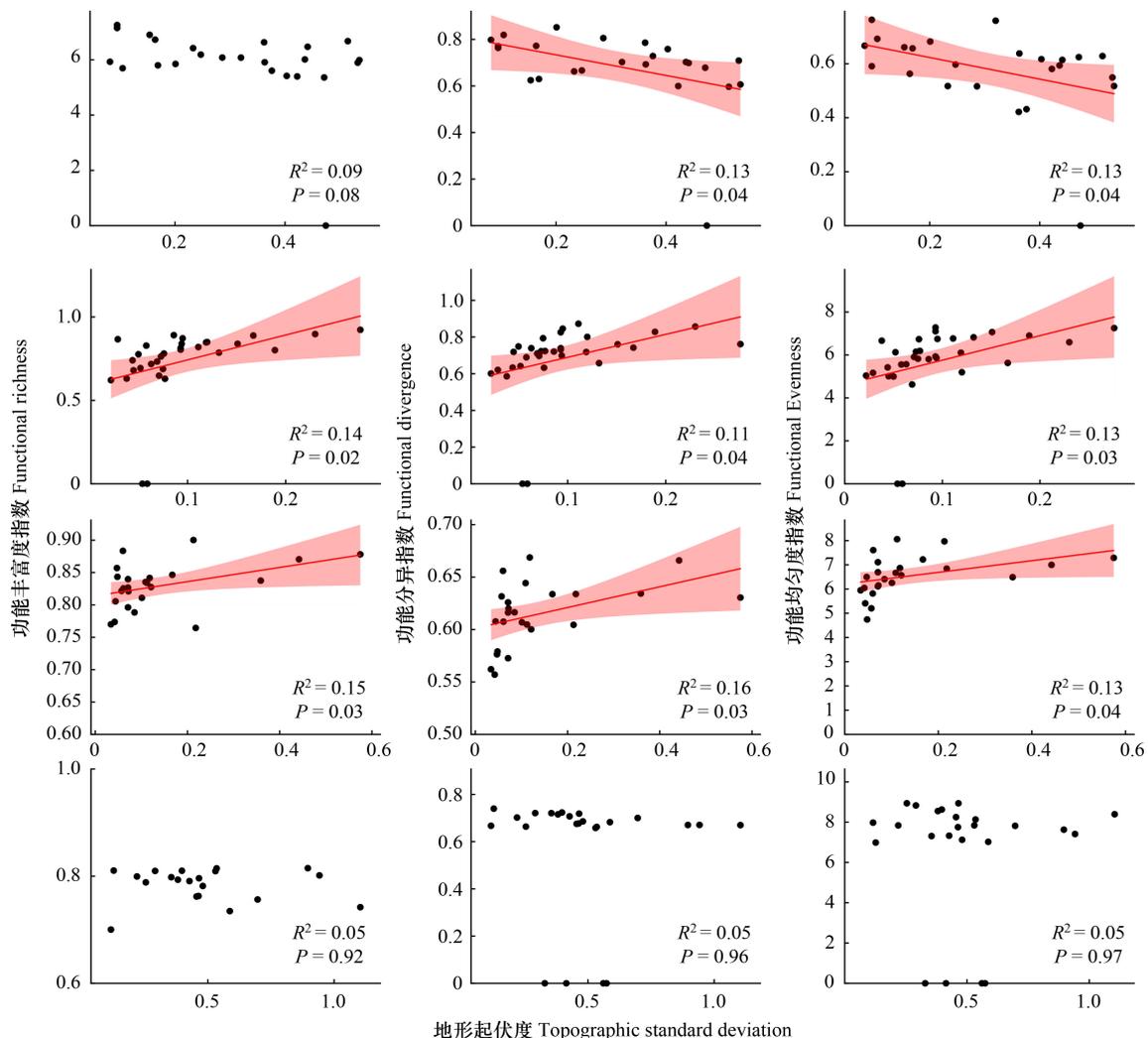


图 5 各高程地形起伏度与功能多样性的关系

Fig.5 Relationship between topographic standard deviation and functional diversity at different elevations

趋势线代表线性关系的斜率显著异于 0, 红色区域为 95% 置信区间

化有更强适应能力的狗尾草最终成为具有较高稳定性的优势群落。在高程 I-IV 中缓坡与崎岖斜坡、下凹地形和平坦地形中的群落类型存在显著差异。结果显示下凹地形中通常以更加喜湿的植物为优势种, 如高程 I 中的水虱草及高程 IV 中的喜旱莲子草。水虱草作为莎草科植物, 广泛分布于消落带区域, 尤其多生长于潮湿或沼泽处^[41]; 喜旱莲子草作为一种入侵植物, 有着极强的适应能力, 在湿生环境中生长迅速^[42]。因此除了耐水淹之外, 这些植物需要在夏季出露时期长时间高温干旱条件下保持一定的潮湿, 下凹地形则在出露后满足了该种条件。与调查现场观测到的一样, 由于夏季降雨的缘故, 下凹地形通常保持着更湿润的土壤环境, 因此更能支持喜湿植物的生长。

3.2 消落带植物物种多样性与微地形及其起伏度的关系

地形变化能够直接影响植物生长的条件, 并导致物种多样性的分化^[43]。研究结果表明在不同水淹强度下不同微地形的植物物种多样性之间存在显著差异。在高程 I 中, 下凹地形的 Shannon-Wiener 多样性指数及物种丰富度显著高于崎岖斜坡。崎岖斜坡在汉丰湖岸的块石护坡, 它作为一种以环境保护和工程建设为目的的生物控制或生物建造工程^[44], 利用底质下交织的根系增加边岸的稳定性和抗侵蚀能力, 能够有效防止水土流失^[45], 但相比如壤土一类的底质对植物的生长有所限制。底质是湿地植物生境的重要部分, 是营养物质循

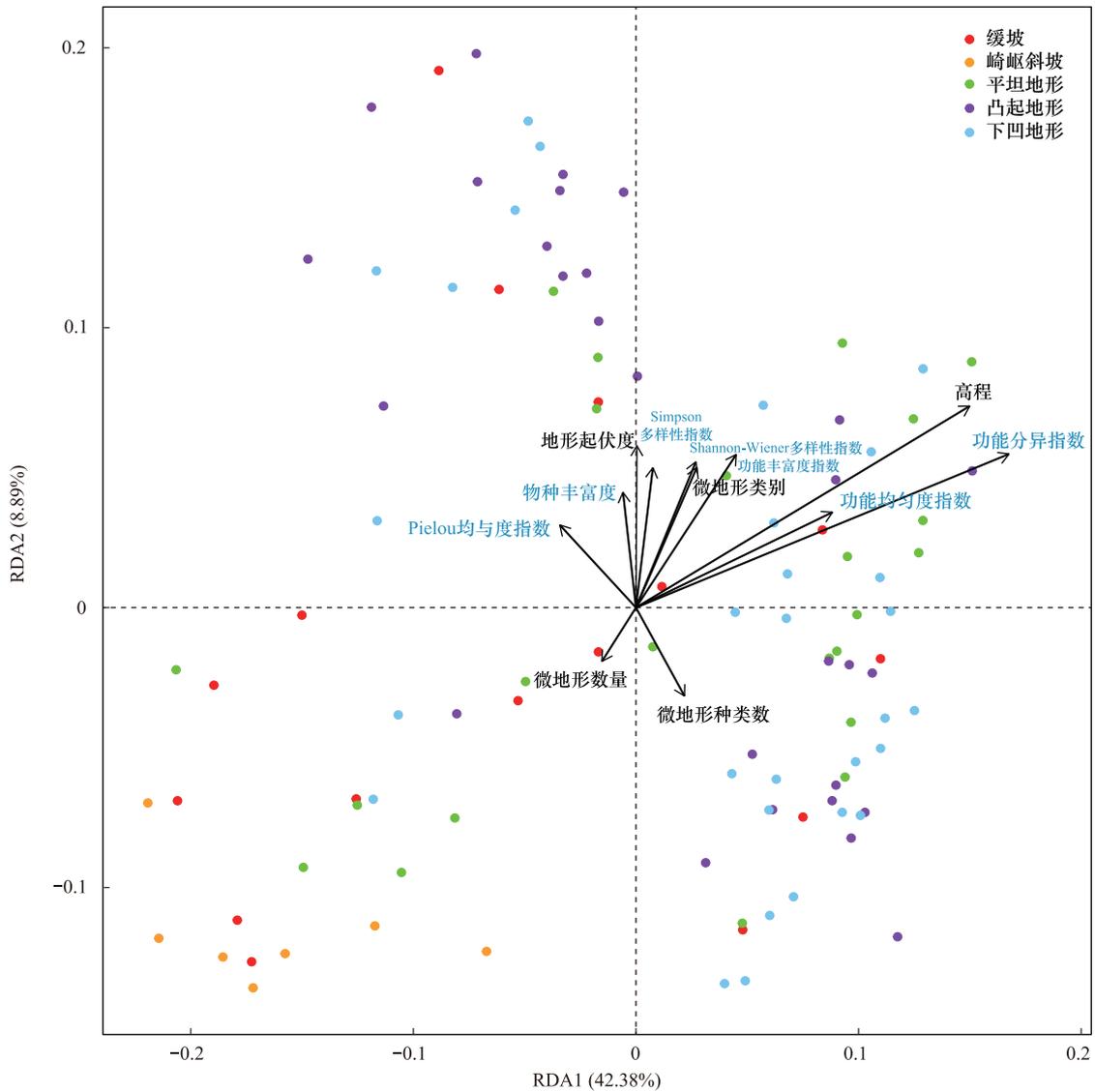


图 6 消落带微地形与植物物种多样性指数的 RDA 分析排序图

Fig.6 RDA analysis ranking diagram of microtopography and plant species diversity index in the water level fluctuation zone

RDA:冗余分析 RDA:Redundancy analysis

环的主要场所,通过含水量、盐分、养分等方面直接影响植物生长^[46]。相比其他底质,崎岖斜坡生境的资源更加贫瘠,因此物种多样性较其他更低。地形起伏度与物种多样性的线性拟合结果显示,Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数及 Pielou 均匀度指数均随地形起伏度增大而有显著减小的趋势,表明在包含块石底质的消落带微地形中,更高的地形起伏度对物种多样性并不是一个有利条件,这可能与在块石护坡中,更为崎岖不平的地形对植物生长栖息的限制更强有关。

高程 III—IV 中,凸起地形及下凹地形的多样性指数均高于平坦地形,同时线性拟合结果显示 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数及物种丰富度随着地形起伏度的增加都有显著增大的趋势,表明在同一底质条件下,更复杂的地形对物种多样性有较好的提升作用,该结果从微观尺度上为生境异质性假说 (Habitat heterogeneity hypothesis) 提供了有力证据^[47]。该假说认为栖息地类型的增加能给物种提供更多的生态位,因此能促进物种的持续共存,从而支持更高的物种多样性^[48—49]。同时有学者认为由地形导致的高异质性地区更有可能提供栖居场所和避难所,免受不利的环境条件和气候变化的影响,这反过来又促进物种共存

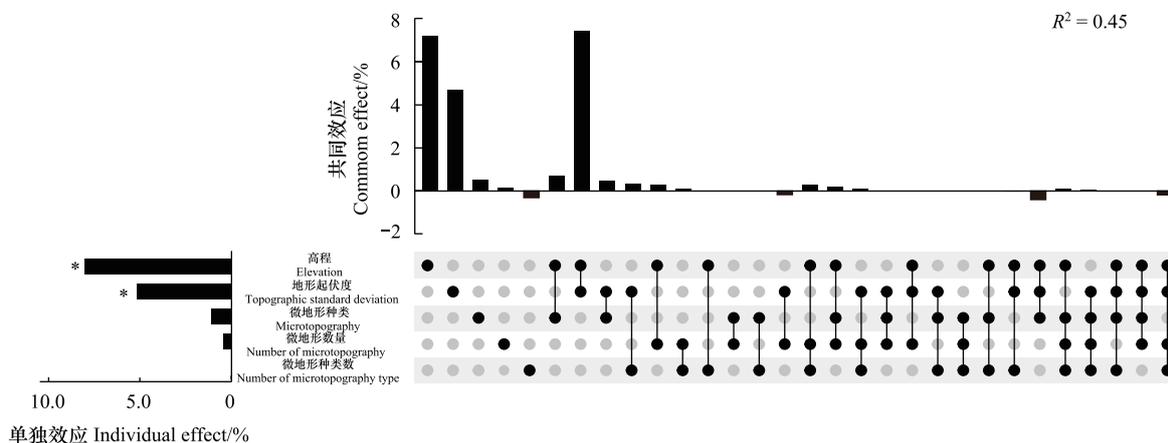


图7 不同环境因子对多样性影响的相对重要性

Fig.7 The relative importance of different environmental factors on diversity

右侧点阵图中, 每行对应一个环境因子; 每一列黑点表示各环境因子的边际效应, 黑点间连线表示不同环境因子间的共同效应, 各组分解释的变差百分比(来自变差分解)上方柱状图中为各组分解释的变差百分比(来自变差分解), 左侧柱状图为各环境因子的单独效应(来自层次分割), 其值等同于该环境因子的边际效应加上与其他环境因子的共同效应的平均分配值; *: $P < 0.05$

的持久性^[50-51], 并且由于隔离或适应不同环境条件而导致物种形成事件的概率也会随着环境异质性的升高而增加^[52-53]。消落带由于每年出露的时间有限, 并且在有限出露时间内还要经历高温干旱的生境胁迫, 在这种压力生境下, 多样的微地形能为植物创造更多有利条件, 例如可以缓冲剧烈的环境变化, 并通过改善水土条件和减少出露时高强度日晒的影响来减弱不利环境的影响。因此类型多样且异质性更高的微地形在同种底质下能够维持更高的植物物种多样性。高程 VI 中的下凹与凸起地形的多样性指数与地形 Shannon-Wiener 多样性指数显著高于平坦地形, 下凹地形的 Simpson 多样性指数及物种丰富度显著高于平坦地形, 也表明在基本不受水淹影响的区域, 起伏程度不大的平坦地形对物种多样性的支持力不如这两种地形。但地形起伏度与多样性指数之间不存在显著线性关系, 可能与高程 VI 基本由郁闭度较高的乔木林覆盖有关。有研究表明林分密度、林木大小分化等一系列林分因子会通过改变乔木林的结构以对空气流动、光照强度等产生影响, 从而对林下草本层的多样性产生作用^[54-55], 而林分密度等因素对林下草本层物种多样性的影响力通常大于地形^[56], 因此这可能是高程 VI 林下草本多样性与微地形关系不显著的原因。而高程 III 分布的乔木林通常郁闭度较低(留有許多林窗为高水位时期的鸟类提供栖息庇护场所), 因此林分因子的影响力小于微地形的影响力, 线性拟合结果为显著相关。

3.3 消落带植物群落功能多样性对地形起伏度的响应

功能多样性可用于量化群落中物种组成、群落结构、功能和环境之间的关系^[57], 有研究表明基于性状的功能多样性指数在解释力方面经常接近或超过物种多样性, 因为传统的群落多样性测量方法(即丰富度、均匀度、Simpson 多样性等)通常对生态系统过程的变化解释较小^[17]。尽管物种丰富度一直是大多数研究生物多样性与生态系统过程之间相互作用的早期研究的核心焦点, 但结合物种及功能多样性致力于了解群落中的物种数量及性状空间如何影响生态系统过程将更为全面^[58]。本研究结果表明消落带高程 III 与高程 IV 中, 功能丰富度指数、功能均匀度指数与功能分异指数均随地形起伏度的增加呈显著增大的趋势。该结果与物种多样性的研究结果类似。相关研究证明, 生态系统功能随着功能多样性的增加而增强^[16]。具体来讲, 功能丰富度、功能均与度与功能分异度分别能体现群落的生产力水平、群落对资源的利用效率以及群落内种间生态位的互补程度^[59]。消落带巨大的周期性非生物干扰对生态系统影响巨大, 植物群落通过物种选择而以定向方式发生变化, 植物通过进化出类似的资源利用策略以适应生境^[28]。在这种效应下, 更高的环境异质性通过使植物适应更多类型的微生境, 从而导致物种响应生境变化的功能性状变异增加, 使得群落占据更大的性状

空间。另外更高的地形起伏度不仅意味着物理上更多的微生境单元数量,因此形成的阳坡、阴坡等小生境都可能使得单个群落中的物种间具有互补的功能性状(例如株高、比叶面积、比根长等),使得它们占据不重叠的生态位,并且随着物种多样性的增加,总占据的生态位也相应增加,因此群落对资源的利用效率得到提升。高程 I 中,功能均匀度指数与功能分异指数随地形起伏度的增加呈显著减小的趋势,这与物种多样性一样可能受底质的影响,更小的物种多样性以及更加恶劣的生境使得群落物种总性状空间以及资源利用效率都受到显著影响。而在不受水淹影响的高程 VI 中,植物群落没有面临周期性的生境干扰,更加丰富的物种类型使得性状空间大小不受环境异质性的主导,这可能是该高程功能多样性与地形起伏度关系不显著的原因。

通常认为地形异质性会通过直接影响光照、土壤^[60]、群落特征^[61]、植物功能性状^[62]等,进而影响物种多样性的分布特征,而造成地形异质性的不同环境因子对多样性的影响不尽相同^[63-64],因此了解不同环境因子对消落带植物物种多样性的影响力大小,有助于制定相应的生态修复措施,对区域多样性保护提升具有重要意义。本研究结果表明,消落带高程、地形起伏度及微地形类别这三种因子与植物物种多样性具有显著相关性,其中高程与地形起伏度均为显著正相关,而层次分割结果显示各因子对多样性的影响力大小为高程>地形起伏度>微地形类别。高程直接影响水淹时间的长短,是消落带中影响植物分布最为重要的环境因子^[65]。地形起伏度对两种多样性指数的影响力大于微地形类别,表明更为丰富的微地形组合相较于单一地形种类对多样性提升有着更大的影响,因此“高程+地形起伏度”成为了最能影响消落带植物物种多样性及功能多样性的环境因子组合。大量研究表明更高的物种多样性能够提高群落的稳定性^[66-67],而功能多样性相比物种多样性可能有着对生态系统服务更好的预测效果^[68]。有学者还将功能多样性与群落恢复力(Resilience)联系起来^[69],这种能力对生态系统管理非常重要,因为它能表征群落或生态系统抗干扰以及自我恢复至干扰前的能力,有助于预测干扰后的恢复水平^[70]。消落带高程 III—IV 中更大的地形起伏度能够支持更大的群落功能多样性,这进一步证明了在消落带中,更高的环境异质性可能意味着更强的群落稳定性与恢复力。

4 结论

本研究以重庆开州区乌杨坝消落带微地形与植物物种及其多样性为研究对象,从植物群落类型、物种及功能多样性角度出发探讨了不同水淹梯度下微地形与植物种类及功能多样性空间分布格局,结果表明消落带不同微地形下的植物群落类型存在显著差异;不同高程中的不同微地形下的物种及功能多样性存在显著差异,且多样性与地形起伏度在多数高程存在线性关系。低高程崎岖斜坡区域的多样性显著低于凸起地形,同时多样性指数与地形起伏度呈显著负相关;其余高程的凸起地形及凹地地形的物种多样性普遍高于平坦地形,其中高程 III—IV 的地形起伏度与物种多样性及功能多样性指数呈显著正相关;高程、地形起伏度、微地形类别依次是影响消落带物种多样性及功能多样性最重要的三个因子,其中“高程+地形起伏度”具有最大的协同效应,证明了在消落带中,更高的环境异质性可能意味着更强的群落稳定性与恢复力。研究结果揭示了消落带微地形与植物群落类型、物种及功能多样性之间的响应关系,可为消落带生物多样性保护以及生态系统修复提供理论依据和模式参考。本研究选取区域的高程范围及微地形种类有限,未来对消落带植物群落还需进行更全高程、更多类型、以及不同微地形种类组合的相关研究,才能更深入地了解整个三峡库区消落带的植物物种及功能多样性对微地形的响应机制,更好地为消落带生物多样性保护和生态修复提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] Niu Y J, Zhou J W, Yang S W, Chu B, Ma S J, Zhu H M, Hua L M. The effects of topographical factors on the distribution of plant communities in a mountain meadow on the Tibetan Plateau as a foundation for target-oriented management. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105532.
- [2] 王兴, 宋乃平, 杨新国, 陈林. 荒漠草原植物多样性分布格局对微地形尺度环境变化的响应. *水土保持学报*, 2016, 30(4): 274-280.
- [3] Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole W S, Reich P B, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey B J, Zavaleta E S, Loreau M. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 2011, 477(7363): 199-202.
- [4] 贾风勤, 任娟娟, 张元明. 古尔班通古特沙漠沙丘微地形变化对草本植物多样性影响. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 26-34.
- [5] Tilman D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 1999, 80(5): 1455.

- [6] Coop J D, Massatti R T, Schoettle A W. Subalpine vegetation pattern three decades after stand-replacing fire: effects of landscape context and topography on plant community composition, tree regeneration, and diversity. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21(3): 472-487.
- [7] 张丽娟, 于永奇, 高凯. 沙地植物功能群及其多样性对微地形变化的响应. *草地学报*, 2015, 23(1): 41-46.
- [8] 孙永光, 康婧, 王伟伟, 王传珺, 付元宾, 李培英, 索安宁. 海岛植被景观异质性空间特征对地形变化的响应——以大长山岛为例. *生态学杂志*, 2015, 34(6): 1705-1712.
- [9] 邓婷婷, 魏岩, 任思远, 祝燕. 北京东灵山暖温带落叶阔叶林地形和林分结构对林下草本植物物种多样性的影响. *生物多样性*, 2023, 31(7): 18-29.
- [10] Zuo X A, Wang S K, Zhao X Y, Lian J. Scale dependence of plant species richness and vegetation-environment relationship along a gradient of dune stabilization in Horqin Sandy Land, Northern China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(3): 334-342.
- [11] 申文辉, 欧芷阳, 庞世龙, 何琴飞, 梁艳. 桂西南蚬木群落优势树种分布与环境因子的关系. *广西植物*, 2017, 37(6): 694-701.
- [12] 李芹, 容丽, 王敏. 地形对喀斯特山地植物物种多样性及分布格局的影响. *水土保持通报*, 2019, 39(6): 27-34.
- [13] 孙莉英, 栗清亚, 裴亮, 吴辉, 陈腊娇. 地形因子对土壤理化性质和植物种类的影响. *灌溉排水学报*, 2020, 39(7): 120-127.
- [14] 李娟, 龚纯伟. 祁连山国家公园植被覆盖变化地形分异效应. *水土保持通报*, 2021, 41(3): 228-237.
- [15] 杨士梭, 温仲明, 苗连朋, 戚德辉, 花东文. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应. *应用生态学报*, 2014, 25(12): 3413-3419.
- [16] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1079-1087.
- [17] Mokany K, Ash J, Roxburgh S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 2008, 96(5): 884-893.
- [18] 韩涛涛, 唐玄, 任海, 王俊, 刘楠, 郭勤峰. 群落/生态系统功能多样性研究方法及展望. *生态学报*, 2021, 41(8): 3286-3295.
- [19] Zhang J, Zhang B, Qian Z Y. Functional diversity of *Cercidiphyllum japonicum*, communities in the Shennongjia Reserve, Central China. *Journal of Forestry Research*, 2015, 26(1): 171-177.
- [20] 潘妮, 闵钰婷, 赵娟娟, 张曼琳, 白泽鹏, 卿晨, 李建. 城市建成区自生草本植物群落的物种多样性与功能多样性——以深圳市为例. *生态学报*, 2024, 44(09): 3759-3774.
- [21] 秦随涛, 龙翠玲, 吴邦利. 茂兰喀斯特森林不同地形部位优势乔木种群的生态位研究. *广西植物*, 2019, 39(5): 681-689.
- [22] Humphries H C, Bourgeron P S, Mujica-Crapanzano L R. Tree spatial patterns and environmental relationships in the forest-alpine tundra ecotone at Niwot Ridge, Colorado, USA. *Ecological Research*, 2008, 23(3): 689-605.
- [23] Weaver P L. Forest structure and composition in the lower montane rain forest of the Luquillo Mountains, Puerto Rico. *Interciencia*, 2010, 35(9): 640-646.
- [24] 黄明芝, 蓝家程, 文柳茜, 黄启艳, 黄兴顺, 田燕玲. 喀斯特石漠化地区土壤质量对生态修复的响应. *森林与环境学报*, 2021, 41(2): 148-156.
- [25] Yuan X Z, Zhang Y W, Liu H, Xiong S, Li B, Deng W. The littoral zone in the Three Gorges Reservoir, China: challenges and opportunities. *Environmental Science and Pollution Research*, 2013, 20(10): 7092-7102.
- [26] Kasprak A, Sankey J B, Butterfield B J. Future regulated flows of the Colorado River in Grand Canyon foretell decreased areal extent of sediment and increases in riparian vegetation. *Environmental Research Letters*, 2021, 16(1): 014029.
- [27] 陈功, 李晓玲, 黄杰, 向玲, 孙雷, 杨进, 胥焘, 黄应平. 三峡水库秭归段消落带植物群落特征及其与环境因子的关系. *生态学报*, 2022, 42(2): 688-699.
- [28] 陈忠礼, 冯源, 朱姿涵, 等. 水库消落带植物生态学研究热点——以三峡水库为例. *草业科学*, 2024, 41(8): 1909-1923.
- [29] 江维薇, 查子霞, 肖衡林. 金沙江观音岩水库消落带绝对优势植物的表型可塑性与适应策略. *湖泊科学*, 2024, 36(1): 261-273.
- [30] 饶洁, 唐强, 冯韫, 等. 三峡水库消落带生境特征与植被恢复模式. *水土保持学报*, 2024, 38(1): 310-318.
- [31] 张爱英, 樊大勇, 马良, 等. 三峡消落带优势植物狗牙根在水库落干期的叶性状变化. *植物科学学报*, 2022, 40(4): 453-461.
- [32] 刁元彬, 刘红, 袁兴中, 张乔勇, 熊森, 黄亚洲, 岳俊生, 周李磊. 水位变动影响下三峡库区汉丰湖鸟类群落及多样性. *生态学报*, 2018, 38(4): 1382-1391.
- [33] 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.
- [34] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118.
- [35] Carreño-Rocabado G, Peña-Claros M, Bongers F, Alarcón A, Licona J C, Poorter L. Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1453-1463.
- [36] 刘尧, 于馨, 于洋, 胡文浩, 赖江山. R 程序包“rdacca.hp”在生态学数据分析中的应用: 案例与进展. *植物生态学报*, 2023, 47(1): 134-144.
- [37] 牛翠娟, 娄安如, 孙儒泳, 李庆芬. 基础生态学. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2007.
- [38] 刘明辉, 谢婷婷, 袁中勋, 李丽娟, 李昌晓. 三峡水库消落带适生树种落羽杉(*Taxodium distichum*) 叶片-细根碳/氮/磷生态化学计量特征. *湖泊科学*, 2020, 32(6): 1806-1816.
- [39] 张婷婷, 刘文耀, 黄俊彪, 胡涛, 汤丹丹, 陈泉. 植物生态化学计量内稳性特征. *广西植物*, 2019, 39(5): 701-712.

- [40] 钟小瑛, 任奕炜, 衣华鹏, 祝贺, 高猛. 烟台海岸带地区狗尾草内稳性缓解 P 限制. *中国环境科学*, 2023, 43(10): 5498-5507.
- [41] 孔杨勇. 我国莎草科植物种质资源及其园林应用研究. *种子*, 2018, 37(7): 52-54.
- [42] 翁伯琦, 林嵩, 王义祥. 空心莲子草在我国的适应性及入侵机制. *生态学报*, 2006, 26(7): 2373-2381.
- [43] Punchi-Manage R, Getzin S, Wiegand T, Kanagaraj R, Savitri Gunatilleke C V, Nimal Gunatilleke I A U, Wiegand K, Huth A. Effects of topography on structuring local species assemblages in a Sri Lankan mixed dipterocarp forest. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 149-160.
- [44] 张文虎, 魏东强. 生态护坡的发展及其应用要点. *河北农业科学*, 2009, 13(6): 76-78.
- [45] 扈玉兴, 袁兴中, 刘红, 王可洪, 王芳, 程莅登, 侯春丽. 适应水位变化的库岸生态防护带设计——以重庆汉丰湖为例. *园林*, 2021, 38(6): 74-80.
- [46] 方源, 谢培, 谭林, 孙妍晗, 朱书景, 乔飞. 生境对挺水植物生长的影响及其反馈作用机制综述. *生态学杂志*, 2021, 40(8): 2610-2619.
- [47] Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann M C, Schwager M, Jeltsch F. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 2004, 31(1): 79-92.
- [48] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 866-880.
- [49] Stein A, Kreft H. Terminology and quantification of environmental heterogeneity in species-richness research. *Biological Reviews*, 2015, 90(3): 815-836.
- [50] Kallimanis A S, Bergmeier E, Panitsa M, Georghiou K, Delipetrou P, Dimopoulos P. Biogeographical determinants for total and endemic species richness in a continental archipelago. *Biodiversity and Conservation*, 2010, 19(5): 1225-1235.
- [51] Fjeldså J, Bowie R C K, Rahbek C. The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, 43: 249-265.
- [52] Hughes C, Eastwood R. Island radiation on a continental scale: exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(27): 10334-10339.
- [53] Antonelli A, Sanmartín I. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 2011, 60(2): 403-414.
- [54] 朱媛君, 杨晓晖, 时忠杰, 刘艳书, 张晓. 林分因子对张北杨树人工林林下草本层物种多样性的影响. *生态学杂志*, 2018, 37(10): 2869-2879.
- [55] 陈笑, 李远航, 左亚凡, 林莎, 初鼎晋, 贺康宁. 林分特征和土壤养分对林下草本物种多样性的影响. *西北植物学报*, 2022, 42(8): 1396-1407.
- [56] 邓婷婷, 魏岩, 任思远, 祝燕. 北京东灵山暖温带落叶阔叶林地形和林分结构对林下草本植物物种多样性的影响. *生物多样性*, 2023, 31(7): 18-29.
- [57] 韩涛涛, 唐玄, 任海, 王俊, 刘楠, 郭勤峰. 群落/生态系统功能多样性研究方法及展望. *生态学报*, 2021, 41(8): 3286-3295.
- [58] Miller J E D, Li D J, LaForgia M, Harrison S. Functional diversity is a passenger but not driver of drought-related plant diversity losses in annual grasslands. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2033-2039.
- [59] 罗彩访, 杨涛, 张秋雨, 王馨培, 沈泽昊. 滇中半湿润常绿阔叶林木本植物的功能特征和功能多样性及其影响因子. *生物多样性*, 2023, 31(11): 86-99.
- [60] 廖全兰, 龙翠玲, 薛飞, 郑鸾. 茂兰喀斯特森林不同地形土壤酶活性及养分特征. *森林与环境学报*, 2020, 40(2): 164-170.
- [61] 赵鹏, 屈建军, 徐先英, 唐进年, 韩庆杰, 谢胜波, 王涛, 赖俊华. 长江源区沙化高寒草地植被群落特征及其与地形因子的关系. *生态学报*, 2019, 39(3): 1030-1040.
- [62] 陈晨, 刘丹辉, 吴键军, 康慕谊, 张金屯, 刘全儒, 梁钰. 东灵山地区辽东栎叶性状与地形因子关系. *生态学杂志*, 2015, 34(8): 2131-2139.
- [63] Warren R J, Bradford M A. The shape of things to come: woodland herb niche contraction begins during recruitment in mesic forest microhabitat. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278(1710): 1390-1398.
- [64] Spicer M E, Radhamoni H V N, Duguid M C, Queenborough S A, Comita L S. Herbaceous plant diversity in forest ecosystems: patterns, mechanisms, and threats. *Plant Ecology*, 2022, 223(2): 117-129.
- [65] 程莅登, 袁兴中, 孙阔, 唐婷, 袁嘉. 三峡库区消落带植物群落及其功能性状对水淹强度的响应. *生态学报*, 2024, 44(11): 4795-4807.
- [66] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime J P, Hector A, Hooper D U, Huston M A, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle D A. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294(5543): 804-808.
- [67] 曾国燕, 叶茂, 李苗苗, 陈维龙, 张西. 放牧对阿尔泰山哈巴河地区草地植物群落稳定性与多样性及其生物量关系的影响. *水土保持研究*, 2025, 32(01): 82-91.
- [68] Bongers F J, Schmid B, Bruelheide H, Bongers F, Li S, von Oheimb G, Li Y, Cheng A P, Ma K P, Liu X J. Functional diversity effects on productivity increase with age in a forest biodiversity experiment. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 5(12): 1594-1603.
- [69] Standish R J, Hobbs R J, Mayfield M M, Bestelmeyer BT, Suding KN, Battaglia L L, Eviner V, Hawkes C V, Temperton V M, Cramer V A, Harris J A, Funk J L, Thomas P A. Resilience in ecology: Abstraction, distraction, or where the action is? *Biological Conservation*, 2014, 177: 43-51.
- [70] Brand F S, Jax K. Focusing the meaning(s) of resilience: resilience as a descriptive concept and a boundary object. *Ecology and Society*, 2007, 12: art23.