

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.50667

陈雨晴, 朱双双, 王刚涛, 文香英, 黄向旭, 周联选, 王瑞江. 极小种群植物水松群落系统发育多样性分析[J]. 植物科学学报, 2017, 35(5): 667~678

Chen YQ, Zhu SS, Wang GT, Wen XY, Huang XX, Zhou LX, Wang RJ. Phylogenetic diversity analysis of the community of extremely small populations of *Glyptostrobus pensilis*[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(5): 667~678

## 极小种群植物水松群落系统发育多样性分析

陈雨晴<sup>1,2</sup>, 朱双双<sup>1,2</sup>, 王刚涛<sup>1,2</sup>, 文香英<sup>1</sup>, 黄向旭<sup>1</sup>, 周联选<sup>1</sup>, 王瑞江<sup>1\*</sup>(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室,  
广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 极小种群植物水松 (*Glyptostrobus pensilis* (Staunton ex D. Don) K. Koch) 是著名的孑遗植物, 被列为中国 I 级重点保护和极小种群野生植物, 在 IUCN 红色名录中被评估为“极危”等级, 且种群数量仍在继续减少。水松主要分布于我国华南和东南地区以及越南和老挝。本研究对我国 42 个水松种群周边植被、种群健康状况、群落干扰类型、外来植物入侵状况等进行了调查, 采用系统发育多样性相关指数对该物种所在群落进行了研究。结果显示, 系统发育多样性指数对水松种群状况具有一定的指示性, 人为干扰对所在群落的影响越严重, 种群的健康状况愈差; 具有较高系统发育多样性水平(PD 值)的群落内水松种群状况良好; 入侵物种的存在会使群落系统发育结构聚集, 系统发育多样性水平降低。因此, 在对水松种群进行保护时, 要尽量减少群落中人为恶性干扰因素和外来植物的入侵威胁, 以增强水松种群和个体的健康水平, 维持群落系统发育的多样性, 从而提高水松种群抵抗力和恢复力的稳定性。

**关键词:** 极小种群; 系统发育多样性; 保护生物学; 水松; 中国中图分类号: Q949.66<sup>+7</sup>

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)05-0667-12

## Phylogenetic diversity analysis of the community of extremely small populations of *Glyptostrobus pensilis*

Chen Yu-Qing<sup>1,2</sup>, Zhu Shuang-Shuang<sup>1,2</sup>, Wang Gang-Tao<sup>1,2</sup>, Wen Xiang-Ying<sup>1</sup>,  
Huang Xiang-Xu<sup>1</sup>, Zhou Lian-Xuan<sup>1</sup>, Wang Rui-Jiang<sup>1\*</sup>(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;  
2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** *Glyptostrobus pensilis* (Staunton ex D. Don) K. Koch, also called the Chinese swamp cypress or water pine, is a well-known relict plant and “living fossil”. It is listed as a “Grade I” wild plant under the state key protected list, and is only known from extremely small populations in South and South-East China, as well as Vietnam and Laos. It is also categorized as “Critically Endangered” with a decreasing trend according to the IUCN evaluation criteria. We investigated the community vegetation, health status, disturbance factors, and alien invasive plants of 42 wild populations of *G. pensilis* in China in 2016. Community phylogenetic diversity analysis indicated that the health status of the *G. pensilis* populations was related to the degree of threat of anthropogenic disturbance. In addition, populations with high

收稿日期: 2016-12-06, 退修日期: 2017-01-04。

基金项目: 广东省林业厅野生动植物保护管理及湿地保护专项资金; 国际植物园保护联盟全球水松保护项目。

This work was supported by grants from the Wildlife Management and Wetland Conservation of Guangdong Forestry Department and Botanic Gardens Conservation International Project for *Glyptostrobus pensilis* Conservation.

作者简介: 陈雨晴(1991-), 女, 硕士研究生, 研究方向为分子系统学和保护生物学(E-mail: rainsun\_chen@163.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wangrj@scbg.ac.cn)。

phylogenetic diversity values were always in good condition. The presence of alien invasive species in the community will make the phylogenetic structure clustered and result in the decrease of the phylogenetic diversity value. It should be noted, therefore, that the exclusion of anthropogenic activities and elimination of alien invasive plants will improve the health status of populations and individuals, increase the phylogenetic diversity of the community, and enhance the resistance and recoverability of *G. pensilis* populations.

**Key words:** Extremely small populations; Phylogenetic diversity; Conservation biology; *Glyptostrobus pensilis*; China

水松(*Glyptostrobus pensilis* (Staunton ex D. Don) K. Koch)隶属柏科水松属，在中生代和第三纪曾广布北半球，经第四纪冰川后，在世界多数地区已经绝灭<sup>[1]</sup>。目前，水松主要生长在我国广东省珠江三角洲地区、福建省中部及闽江下游地区和江西省东北部，广西、湖南、云南也有少量分布，近年来在越南和老挝也发现了其野生种群<sup>[2]</sup>，水松为现存的古老孑遗树种和活化石植物。由于水松种群一般生长在河岸、塘边、水田等人类活动频繁的地区，其生境立地条件和生态环境也随之受到严重干扰，大部分种群无法自然更新、个体死亡率高，从而导致其种群快速衰退<sup>[3, 4]</sup>。在我国最早的保护植物名录《中国植物红皮书》中，水松被评估为濒危种(En)<sup>[5]</sup>，后被列为国家I级重点保护野生植物<sup>[6]</sup>。在《中国物种红色名录》中，水松被归为易危(VU)等级<sup>[7]</sup>。2011年，水松又被国家林业局列入《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011—2015)》。在IUCN红色名录中，水松的濒危状况被评估为“极危”(critically endangered, CR)等级<sup>[8]</sup>。

水松整体遗传多样性水平显著偏低<sup>[9, 10]</sup>，并且种群内部遗传多样性在世代之间不断下降<sup>[11]</sup>，这可能与水松的分布区大幅度缩小和种群数量剧烈下降有关。近年来对我国水松种群生长现状的调查表明，野生水松种群的受危程度已经非常严峻，主要表现在水松种群和个体数量急剧减少、分布区面积加速缩减和野生种群高度“老龄化”。目前我国绝大部分野生水松种群已处在生死存亡的边缘，种群延续早已青黄不接、无以为继，因此开展对水松保护的理论研究、加强对水松种群的恢复实践，已成为挽救水松遗传多样性资源的不二选择。

系统发育多样性(phylogenetic diversity, PD)可通过有根系统发育树中符合最小距离的成员的分

支之和来表征，是系统发育进化树上物种枝长的总和，以用于对群落的系统复杂性进行定量研究<sup>[12]</sup>。而且，在系统发育多样性概念的基础上，根据物种系统组成配置等数据衍生出的一系列指数，如反映类群总体聚散情况的净关联系数(net relatedness index, NRI)和衡量分类单元间距离的最近分类单元系数(nearest taxon index, NTI)等，可用来评价生态因素对群落种间系统发育关系的影响，反映群落非随机格局形成的机制(环境筛选或竞争作用等)<sup>[13, 14]</sup>，有时还可用残差统计量评估群落系统发育多样性相对于随机地理单元的差异。这些测度指标在群落系统发育、系统发育区系和生物多样性保护的研究工作中有十分广泛的应用<sup>[15, 16]</sup>。研究表明，系统发育多样性高的群落更稳定，有更高的生产力和更多不同营养级的物种，而系统发育多样性水平低则反映群落面对环境的变化相对脆弱，生产力较低且物种的种类与结构相对单调<sup>[17-19]</sup>。

依赖于零模型(null model)所计算的NTI和NRI的正负水平反映了群落系统发育结构(phylogenetic structure)的聚集(clustered)或发散(dispersed)。正值说明群落内系统发育结构聚集，群落内物种多为亲缘关系和生活习性相近的近缘种，群落受到环境筛选作用；负值表示系统结构发散，群落内物种亲缘关系较远，群落结构主要受竞争排斥作用的影响<sup>[13, 14]</sup>。应用系统发育分析的理论和研究方法对受外界干扰较大的极小种群水松群落进行分析，虽有别于前人针对大型森林动态样地为平台所进行的研究，但通过系统发育多样性评估量化水松群落的生产力和进化历史、度量群落的功能多样性以及群落潜在的进化特征，对于水松的保育研究和种群恢复实践具有重要的指导意义<sup>[20]</sup>。

利用系统发育多样性分析，可全面反映群落进化潜力和物种古老性等信息，因此，在确定优先保

护单元时, 要关注系统发育多样性水平高的区域, 以保存更多的进化单元与潜在的进化特征, 从而有效地保存地区内物种的进化历史<sup>[21]</sup>。只有保护物种进化上的多样性, 才能为生物多样性的演化保留潜能, 为未来的合理开发利用提供更多种质资源, 这已然成为保护生物学研究的一个热点。如对西藏独龙江流域不同海拔不同植被类型的系统发育多样性研究发现, 在海拔 2000 m 处的常绿阔叶林拥有最高水平的系统发育多样性, 是值得重点保护的核心区域<sup>[22]</sup>。

对极小种群濒危物种保护研究的焦点集中在扩大种群、维持遗传多样性、促进不同种群间的基因交流。水松是野外种群和个体数量较少的珍稀濒危物种, 常以零星个体存活于村边、田间和野外。个体与其生存环境以及伴生物种是一个相互依存的有机共同体<sup>[23]</sup>, 群落内小生境对于个体的状况起着重要作用。本研究尝试应用系统发育多样性分析的理论和研究方法, 对极小种群水松群落进行研究, 以弄清受保护个体与周边物种的亲缘关系远近、可能存在的物种间关系、群落格局的形成以及环境中物种组成配置是否对目标物种及其生境有所作用等。鉴于此, 我们对华南和东南地区共计 42 个水松种群进行了调查, 结合群落类型、种群健康状况、外来入侵物种所占比例等因素, 探讨系统发育多样性指数与水松保护之间的内在联系, 旨在为极小种群珍稀濒危植物的种群评估、保护策略和恢复实践提供理论指导。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地区

调查我国 4 个省份(广东、湖南、江西、福建)和香港特别行政区范围内的 42 个水松种群及其所在群落, 记录种群和群落信息(表 1)。

### 1.2 数据采集

采集 42 个野生水松种群所在群落的数据, 共计 244 株个体。调查时, 以水松个体作为样方( $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ )的中心, 或选取种群分布中心样方( $20\text{ m} \times 20\text{ m}$ )的区域, 记录群落内所有种子植物的种类, 并对外来入侵植物、种群健康状态、生境的干扰类型进行区分, 部分群落毗邻房屋, 调查的样方形状根据实际情况作适应调整。

将水松植物的群落生境分为 4 种类型(图 1):

(A) 野生(伴生种多为原生、非栽培植物, 干扰较小); (B) 农田(伴生种为农作物和田间杂草, 拥有相对肥沃的土壤环境, 干扰一般); (C) 住宅区(地面多铺设水泥, 人类活动频繁, 伴生植物多为园林栽培植物或路旁村边的杂草, 干扰频繁); (D) 工业区(地面多裸露, 植被极度稀疏, 干扰严重)。

对外来入侵植物的判定和对树木健康的评估等級均参考相关資料<sup>[24, 25]</sup>。根据野外实地调查中水松生长状态以及树冠缺损率等种群状况, 将水松种群分为 0、1、2、3 四个健康等级(图 2, 表 2), 分别代表健康、轻微病症、病情严重、濒死或死亡。

### 1.3 系统构建

根据调查结果整理物种名录, 依据 Zanne 等<sup>[26]</sup>构建的种子植物宏系统发育树, 应用 Phyloomatic 在线软件 (<http://phylodiversity.net/phyloomatic/>) 构建带有枝长的水松群落全部物种的系统发育树<sup>[27]</sup>。

### 1.4 数据统计和分析

用 phylocom 4.2 软件包<sup>[28]</sup>计算系统发育多样性(PD)以及净关联系数(NRI)、最近分类单元系数(NTI)和系统发育多样性残差(residuals)等指数。

当 NRI 与 NTI 大于零时, 代表群落系统结构聚集; 当 NRI 与 NTI 小于零时则反映群落系统结构发散。残差的作用类似于 NTI 和 NRI, 是 PD 实际观察值和拟合值之间的差, 负值说明系统发育多样性低于估计值, 系统结构聚集, 反之则系统发育多样性水平高于估计值, 系统结构趋于发散。

数据分析在 R 软件(version 3.2.4)中进行。对群落内物种数量、外来入侵物种所占比例与 PD 的数据相关性, 外来入侵物种所占比例和 NRI、NTI、系统发育多样性残差的数据相关性采用线性回归分析方法, PD 与生境类型、种群健康状况箱线图数据间的显著性差异用 Kruskal-Wallis 非参数秩和检验进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 水松健康状况与群落类型的关系

调查发现, 在 42 个水松种群中, 占据最多的生境类型为农田, 占调查群落总数的近一半, 共

表 1 42个野生水松种群信息  
Table 1 Information of the 42 wild populations of *Glyptostrobus pensilis*

代码 Code	种群 Population	经纬度 Latitude/Longitude	海拔(m) Elevation	种群大小 Individual number
Clump 1	湖南资兴 1 Hunan Zixing 1	26.08°N, 113.58°E	692	1
Clump 2	湖南资兴 2 Hunan Zixing 2	26.21°N, 113.50°E	338	2
Clump 3	湖南资兴 3 Hunan Zixing 3	26.22°N, 113.49°E	330	1
Clump 4	湖南永兴 Hunan Yongxing	26.23°N, 113.52°E	556	1
Clump 5	湖南资兴 4 Hunan Zixing 4	26.22°N, 113.54°E	512	1
Clump 6	广东怀集 1 Guangdong Huaiji 1	24.32°N, 112.31°E	460	5
Clump 7	广东怀集 2 Guangdong Huaiji 2	24.32°N, 112.31°E	446	13
Clump 8	广东从化 1 Guangdong Conghua 1	23.58°N, 113.69°E	43	2
Clump 9	广东从化 2 Guangdong Conghua 2	23.63°N, 113.59°E	46	5
Clump 10	广东从化 3 Guangdong Conghua 3	23.59°N, 113.70°E	39	1
Clump 11	广东从化 4 Guangdong Conghua 4	23.60°N, 113.69°E	55	1
Clump 12	福建漳平 Fujian Zhangping	25.05°N, 117.31°E	834	1
Clump 13	福建永春 1 Fujian Yongchun 1	25.35°N, 117.35°E	528	2
Clump 14	福建永春 2 Fujian Yongchun 2	25.43°N, 118.31°E	602	1
Clump 15	福建永春 3 Fujian Yongchun 3	25.43°N, 118.32°E	595	1
Clump 16	福建德化 1 Fujian Dehua 1	25.45°N, 118.29°E	491	1
Clump 17	福建永春 4 Fujian Yongchun 4	25.43°N, 118.31°E	610	1
Clump 18	福建德化 2 Fujian Dehua 2	25.59°N, 118.05°E	755	1
Clump 19	福建德化 3 Fujian Dehua 3	25.59°N, 118.05°E	781	2
Clump 20	福建尤溪 1 Fujian Youxi 1	26.08°N, 118.33°E	1136	30
Clump 21	福建尤溪 2 Fujian Youxi 2	26.06°N, 118.52°E	1033	32
Clump 22	福建罗源 Fujian Luoyuan	26.54°N, 119.33°E	472	3
Clump 23	福建屏南 Fujian Pingnan	27.01°N, 118.87°E	1235	67
Clump 24	江西铅山 1 Jiangxi Qianshan 1	28.27°N, 117.52°E	56	1
Clump 25	江西铅山 2 Jiangxi Qianshan 2	28.30°N, 117.49°E	67	10
Clump 26	江西弋阳 1 Jiangxi Yiyang 1	28.35°N, 117.51°E	53	5
Clump 27	江西弋阳 2 Jiangxi Yiyang 2	28.36°N, 117.45°E	61	3
Clump 28	江西弋阳 3 Jiangxi Yiyang 3	28.33°N, 117.34°E	51	5
Clump 29	江西弋阳 4 Jiangxi Yiyang 4	28.33°N, 117.34°E	32	1
Clump 30	江西弋阳 5 Jiangxi Yiyang 5	28.39°N, 117.37°E	61	2
Clump 31	江西弋阳 6 Jiangxi Yiyang 6	28.28°N, 117.46°E	65	1
Clump 32	江西弋阳 7 Jiangxi Yiyang 7	28.28°N, 117.46°E	77	2
Clump 33	江西弋阳 8 Jiangxi Yiyang 8	28.36°N, 117.35°E	65	8
Clump 34	江西贵溪 1 Jiangxi Guixi 1	28.42°N, 117.27°E	62	2
Clump 35	江西贵溪 2 Jiangxi Guixi 2	28.42°N, 117.27°E	56	2
Clump 36	江西贵溪 3 Jiangxi Guixi 3	28.44°N, 117.28°E	58	1
Clump 37	江西贵溪 4 Jiangxi Guixi 4	28.43°N, 117.27°E	55	8
Clump 38	江西贵溪 5 Jiangxi Guixi 5	28.43°N, 117.26°E	57	5
Clump 39	江西余江 Jiangxi Yujiang	28.29°N, 116.97°E	59	7
Clump 40	广东从化 5 Guangdong Conghua 5	23.57°N, 113.60°E	28	1
Clump 41	广东高州 Guangdong Gaozhou	22.01°N, 111.05°E	88	12
Clump 42	香港 Hong Kong	22.42°N, 114.21°E	12	6



A: 野生; B: 农田; C: 住宅区; D: 工业区。下同。  
A: Wild; B: Farmland; C: Residential area; D: Industrial estate. Same below.

图 1 水松种群的 4 种生境类型  
Fig. 1 Four habitat types of *Glyptostrobus pensilis* populations



0: 健康(Healthy); 1: 轻微病症(Slight symptoms); 2: 病情严重(Serious symptoms); 3: 濒死或死亡(Dying or dead)。

图 2 水松的 4 个健康等级相对应的野生植株的生长状况  
Fig. 2 Four health grades of *Glyptostrobus pensilis* according to the living status in the field

表 2 水松植株健康状况划分等级标准  
Table 2 Criteria for classifying the health grade of *Glyptostrobus pensilis*

等级 Grade	健康状况 Health status	树冠缺损率 Rate of absent canopy	叶色 Leaf color	病虫害率 Rate of disease and pests	枯枝 Deadwood	藤本覆盖率 Coverage of liana
0 健康 Healthy		0	正常 Normal	0	无或少 No or less	< 10%
1 轻微病症 Slight symptoms		< 25%	正常 Normal	< 20%	较少 Little	10% ~ 50%
2 病情严重 Serious symptoms		< 75%	不正常 Abnormal	20% ~ 50%	较多 More	50% ~ 90%
3 濒死或死亡 Dying or dead		> 76%	不正常 Abnormal	> 50%	多 Most	> 90%

18个，分布最少的生境类型为工业区，仅3个（表3）。

野生生境类型(A)中，多数种群健康状况良好，无濒死状态的种群，因原生生境保存良好有利于水松健康生长；在农田生境类型(B)中，多数生境周边植被较丰富、土壤条件较良好，伴生植物多为农作物或田间杂草，一部分种群健康状况良好，个别群落由于农田周边土地硬化，生境不适宜，村民不注重保护而处于亚健康或不健康的状态，少数种群由于强烈的人为破坏使其濒临死亡；在住宅区生境类型(C)中，健康个体比例更少，亚健康、不健康、濒死个体比例显著增加，尤其在一些人为干扰密集的生境中，土地硬化与水体退化，对树体的健康带来很大威胁，虽然有些水松个体因被当成风水树或村民对古树的保护意识良好而处于良好的健康状况，但也不免有些个体因人为保护措施不当或因树龄过大而使树体空朽、树冠稀疏处于亚健康状态；在工业区生境类型(D)的3个种群分别位于钢铁厂矿库旁、养殖场鱼塘边、建筑工地边，伴生植被稀疏，土壤条件恶劣，健康状况很差。

表 3 不同生境类型中 42 个水松种群的健康等级分布状况

Table 3 Health status of 42 *Glyptostrobus pensilis* populations in different habitats

健康等级 Health grade	生境类型 Habitat type				合计 Total
	A 野生 Wild	B 农田 Farmland	C 住宅区 Residential area	D 工业区 Industrial estate	
0 健康 Healthy	6	6	1	0	13
1 轻微病症 Slight symptoms	2	7	5	1	15
2 病情严重 Serious symptoms	1	3	3	0	7
3 濒死或死亡 Dying or died	0	2	3	2	7
合计 Total	9	18	12	3	42

## 2.2 群落的系统发育多样性(PD)分析

我们在42个水松群落中共统计到包括水松在内的392个物种，分属于103科279属，其中359种为原生物种，33种为外来入侵种。各样方中的物种总数从8种到62种不等。群落样方中的物种总数与PD值呈极显著正线性相关性(图3)。

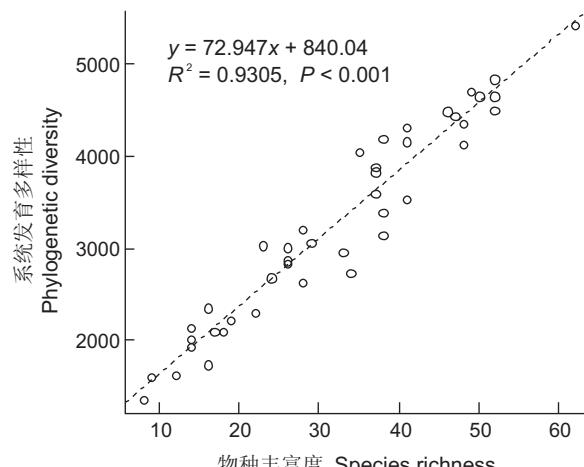


图 3 物种丰富度与系统发育多样性的关系  
Fig. 3 Relationship between species richness and phylogenetic diversity

不同生境类型的群落中，本土植物的PD值范围差异显著( $P < 0.01$ )；在不同健康状况的群落中，本土植物PD值的分布范围差异较显著( $P < 0.05$ )。

从实际调查的群落状况来看，野外生境的植被多以野生植物为优势种；农田生境的本土植被多是人为栽种的农作物、果蔬以及田间杂草；住宅区生境周边常有栽培植物和外来入侵植物；工业区生境周边几乎都为裸露的土地，无伴生植物(图4)。

在不同健康等级的水松群落中，健康种群群落PD的中值最高，有轻微病症种群PD的中值次之，病情严重种群PD的中值更低。濒死种群群落PD的中值最低，虽然其PD值的最大值较高，但没有超过健康种群PD值范围的最高值(图5)。

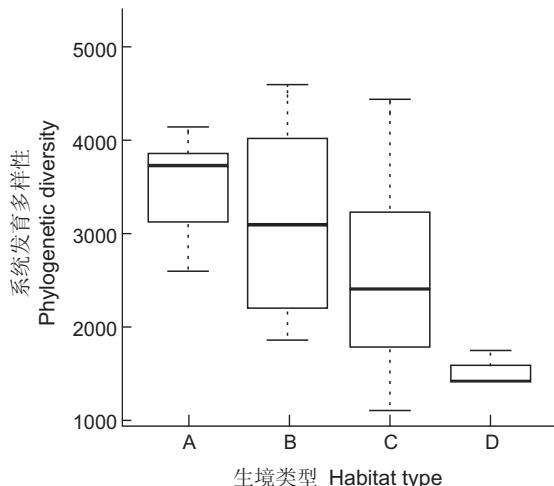


图 4 不同生境类型的水松群落中本土植物 PD 值的分布范围(Kruskal-Wallis 检验结果  $P < 0.01$ )

Fig. 4 Distribution of phylogenetic diversity (PD) values of native plants in different *Glyptostrobus pensilis* habitat types

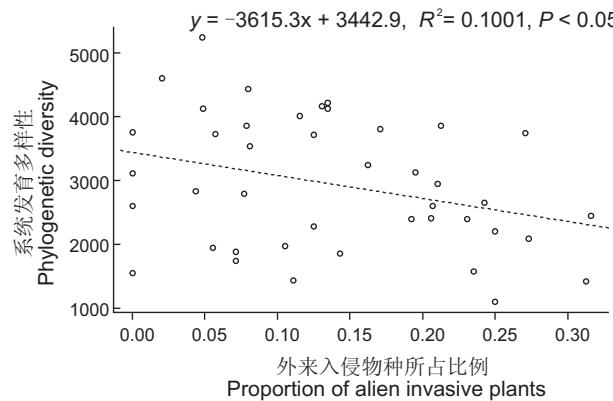


图 6 植物系统发育多样性(PD)与外来入侵植物所占比例的关系

Fig. 6 Relationship between the phylogenetic diversity (PD) values and proportion of alien invasive plants

7: A、B)。各个群落的残差与入侵物种比例呈显著负相关(图 7: C)，说明当入侵物种在群落中的比例上升时，群落 PD 值水平趋于降低。综上，群落外来入侵物种的比例增加，群落结构趋于聚集。

### 3 讨论

水松是极小种群珍稀濒危植物，或为孤立的个体，或为成片的种群。水松群落内的植物组成了一个相互联系的有机共同体，并且对水松种群的生长和繁殖存在着直接影响。

#### 3.1 水松植株在干扰较小的生境中健康状况良好

生境的干扰对植被的影响会反映在植被的组成和个体的生活状态上，不同类型与不同程度的人为干扰对群落内植株的健康水平有直接的影响。由于自然环境的开发，许多原本生活在野生环境下的水松，其周边环境向田地转变，水松被作为护田树保留在田边，开发程度更高的环境则变为住宅、工业区，因此不同的生境类型反映出不同的人为干扰程度。另外，植被的生长环境和健康状况也因生境类型不同而出现较大的差异，对生境的干扰会影响群落植被的组成，从而影响原生植被的功能特征及受保护个体的健康状况<sup>[29]</sup>。结合统计结果群落调查情况可见，处于干扰强度相对较小的群落 A 和群落 B 中，健康水松的数量及所占比例都明显大于处于干扰强度较大的群落 C 和群落 D (表 3)。这表明外界干扰会对群落中目标物种的健康状态产生直接影响，良好的生境有助于水松的健康生长。

#### 2.3 外来入侵物种所占比例对群落系统发育多样性结构的影响

外来入侵种比例和本土植被(排除外来入侵植物)PD 值呈较显著的线性相关(图 6)，本土植物的系统发育多样性随着外来入侵植物比例的升高而降低。

对各群落中包括入侵物种在内的所有物种的 NRI、NTI 以及 PD 值的残差进行了计算，结果表明，入侵物种比例与 NRI 和 NTI 两者呈正相关(图

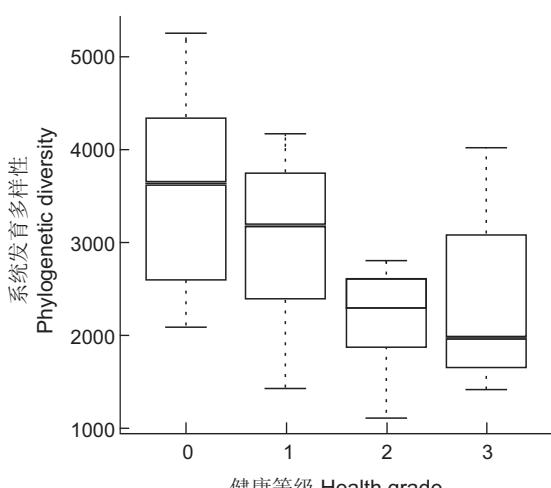


图 5 不同健康等级的水松群落中本土植物 PD 值分布范围(Kruskal-Wallis 检验结果  $P < 0.05$ ，粗线代表中位数)

Fig. 5 Distribution of phylogenetic diversity (PD) values for native plants of different *Glyptostrobus pensilis* health grade (thickened black line is the median)

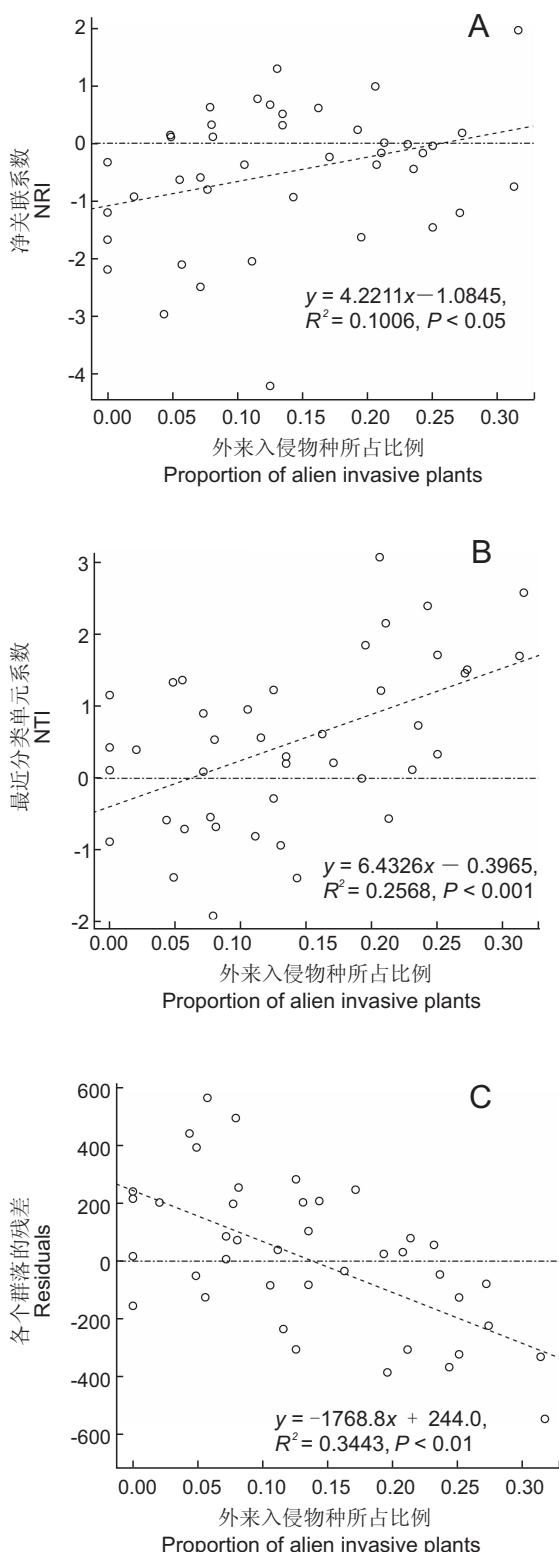


图 7 NTI(A), NRI(B) 和残差(C) 分别与外来入侵物种所占比例之间的相互关系

Fig. 7 Relationship between NTI (A), NRI (B), and residuals (C) and the proportion of alien invasive plants, respectively

### 3.2 不同水松群落的系统发育多样性和物种丰富度显著相关

系统发育多样性与物种丰富度之间通常呈显著正相关<sup>[30-32]</sup>。但在进化树不平衡或独特物种狭域分布的情况下，二者的相关性会有所下降<sup>[32-34]</sup>。如在南非好望角发现 PD 值和物种丰富度所指示的物种多样性区域并不吻合<sup>[35]</sup>；Whittfeld 等<sup>[36]</sup>在美国东部阔叶森林开展的本土植物系统多样性与非生物因素对鼠李属外来入侵植物的研究中发现，样方中的物种丰富度和系统发育多样性没有显著的相关性；Zhang 等<sup>[37]</sup>在寒带森林进行的人为干扰对群落系统发育多样性影响的研究中，物种丰富度和系统发育多样性也不相关。在本研究中，水松群落多分布在人类活动较频繁的地区，由于其特殊的邻水生境往往与城市或乡村毗邻，不是完全的森林群落，很少存在进化树不平衡或独特物种狭域分布等生态与进化因素，群落内的系统发育多样性与物种丰富度呈极显著相关(图 3,  $R^2 = 0.9305$ ,  $P < 0.001$ )，表明在本研究范围和生境类型内，PD 可以作为水松群落物种丰富度的度量，更好地反映生物多样性特征。

### 3.3 不同水松群落间的系统发育多样性存在差异

不同的水松群落有着不同的生境和健康状况。系统发育多样性水平高的群落往往具有更好的群落稳定性和生产力<sup>[17,18]</sup>，PD 值水平的差异可反映出不同水松群落生境的质量和健康状况。在本研究中，本土植物的系统发育多样性在不同水松生境类型中表现出显著差异(图 4,  $P < 0.01$ )，而当系统发育多样性包括入侵植物时，显著性降低( $P < 0.05$ )。不同健康状况的水松种群周边本土植物的系统发育多样性表现出较显著差异(图 5,  $P < 0.05$ )，当系统发育多样性包括入侵植物时，则表现为无差异( $P > 0.05$ )。这种结果说明不同生境类型和不同程度干扰会引起群落中植被的丰富度和原生性降低，从而导致植物的系统发育多样性水平出现差异。而水松群落的系统发育多样性又在某种程度上影响了群落内植物的生长活动状态，也使群落内水松的健康水平出现差异。不同水松群落间的系统发育多样性存在差异的研究结果表明，本土植物的系统发育多样性比水松群落总体(包括外来入侵植物)的系统发育多样性对生境类型的指示更灵

敏, 对生境类型与种群的健康状况也有一定的指示性。

### 3.4 不同水松群落的系统发育结构差异不显著

过去的假说认为, 强烈的干扰使一些易受环境影响的物种灭绝, 生境微环境也随之改变, 种间竞争减小, 群落物种组成受到筛选, 留下生存策略相近、生活习性相似的物种<sup>[38]</sup>, 根据系统生态位保守理论, 这些物种往往系统关系接近, 从而系统发育结构聚集, 系统发育多样性水平降低。但近年来有关干扰对群落系统结构影响的研究结果却有所不同, 这可能由于群落生境、类群、特征和空间结构存在差异, 或是数据在质量或数量上存在局限性, 造成干扰的评估上出现偏差<sup>[39]</sup>。本研究对水松群落结构评估结果表明, 无论计算时是否包含外来入侵植物, NRI 和 NTI 的分布都没有明显的规律, 不同生境类型和不同健康状态的种群之间并没有显著差异, 群落的聚集或离散状态有较大的随机性。这说明不同生境的干扰程度或不同种群的健康状态难以用群落结构的聚集或离散的程度进行量化。因此, 对水松群落干扰强度与生境类型和系统发育结构之间的相互关系, 以及系统发育结构对群落中个体的影响, 还需用更多的观察和实验证据来评估。

### 3.5 外来入侵物种对群落系统发育多样性的影响

外来物种入侵的机制多元而复杂, 并且会通过化感作用、竞争作用等对本土植被造成有害影响<sup>[40]</sup>。达尔文提出了归化假说(Darwin's naturalization hypothesis)和预适应假说(Pre-adaptation hypothesis)<sup>[41]</sup>两个相互矛盾的理论来解释外来物种对群落的入侵模式。实际上, 这种所谓的达尔文归化谜团(Darwin's naturalization conundrum)并非彼此对立, 近缘的外来种会更易成为优势种, 导致本地物种的局部灭绝, 而和远缘的本地种共存<sup>[42]</sup>。因此外来入侵物种对本地群落会造成很大的危害, 改变系统结构、降低系统发育多样性。

本研究中水松群落中本土植物的系统发育多样性和外来入侵物种占群落植物物种比例呈较显著负相关(图 6,  $R^2=0.1006, P < 0.05$ ), 而将入侵种和本土种一并进行系统发育多样性分析时, 则相关性消失。这表明外来入侵物种对本土植物的系统发育多样性有很大的影响, 而对群落总体(包括外来入侵种)的系统发育多样性水平影响不大。入侵种

在定殖过程中, 一开始会不同程度地增加物种的丰富度, 一旦长期大面积扩散对本土物种将造成入侵危害, 使本地物种的系统发育多样性降低。而外来物种造成的本土植物在系统发育多样性水平上的损失远比单纯物种丰富度降低要严重<sup>[38]</sup>, 因此, 外来入侵物种在群落中的比例也是水松群落系统发育多样性评估的重要因素。

### 3.6 外来入侵物种对群落系统结构的影响

针对外来物种入侵, Winter<sup>[38]</sup>认为人类活动加速了物种灭绝和外来种入侵两个过程, 能成功入侵生境的物种往往是来自物种类群丰富的广布种, 其适应能力强, 入殖群落后并不能增加系统发育多样性水平, 并且还会使系统结构聚集, 使群落间的结构趋于一致。近年来的研究还表明, 外来物种的入侵往往使较小尺度上的群落系统发育结构倾向于更聚集<sup>[43]</sup>, 多样性高的群落相对更能抵抗外来植物的入侵, 降低外来植物的入侵成功率<sup>[44]</sup>; 在多样性低的区域外来植物更易入侵成功<sup>[45]</sup>, 群落本身物种多样性的不足导致外来物种更易对群落生态造成入侵<sup>[46]</sup>, 而群落高度的系统多样性在某种程度上则是保护群落免受外来种入侵的一道屏障<sup>[47]</sup>。外来物种对群落的入侵状况受人为干扰因素和群落本身植被情况的影响, 人为干扰的存在实际上促进了入侵物种的引入和定殖<sup>[29]</sup>。本研究对水松群落调查和分析结果显示, 当入侵植物所占比例较高时, NRI 和 NTI 两者越趋于正值(图 7: A,  $R^2 = 0.1006, P < 0.05$ ; 图 7: B,  $R^2 = 0.2568, P < 0.001$ ), 群落系统发育结构显著倾向于聚集, 其中入侵种比例升高时 NTI 表现出更显著的系统聚集趋势。系统发育多样性残差则和入侵植物比例呈极显著负相关( $R^2 = 0.3443, P < 0.001$ ), 这也表明系统发育结构随着入侵种比例的增加而聚集, 且残差的趋势比 NRI 和 NTI 反映出的趋势更为显著。本研究结果与以往外来入侵植物对群落结构影响的结论一致, 表明入侵种在群落中所占的比例越大, 群落结构越聚集, 系统发育多样性水平也就越低。

结合系统发育多样性对水松进行的保护研究表明, 水松的健康状况与生境干扰类型密切相关, 而生境类型与群落系统发育多样性存在关联, 群落系统发育结构受到群落内外来入侵物种的影响。因此, 对物种的保护要兼顾生境中的干扰因素和物种

系统组成，而非孤立地关注个体生长状况。依据上述分析结果，我们建议对极小种群珍稀濒危植物水松的保护策略上要注意以下几方面：(1) 生长在原生环境中的水松种群比在人为干扰强烈的生境有更好的健康状况和发展潜力，应该优先保护；(2) 水松为单种属孑遗植物，对其种群保护能为群落保留更多的进化历史，丰富当地植物种类和景观的多样化，增加该群落的功能特征和系统结构复杂性；(3) 减少生境中的干扰因素，保持群落植被的完整性和原生性，保护水松种群周边群落中植被的多样性，从而使群落不易受外来种的入侵，减小入侵物种对水松个体健康状态的威胁；(4) 定期分析目标个体周边的群落系统发育多样性指数变化动态，评估群落内的系统发育多样性指数与系统发育结构动态，维持系统发育多样性处于较高的水平，使群落有更高的进化潜力、抵抗力和恢复力稳定性，从而更有利于保护群落中的水松个体。

## 参考文献：

- [ 1 ] 于永福. 杉科植物的起源、演化及其分布 [J]. 植物分类学报, 1995, 33(4): 362–389.  
Yu YF. Origin, evolution and distribution of the Taxodiaceae [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1995, 33(4): 362–389.
- [ 2 ] Averyanov LV, Phan KL, Nguyen TH, Nguyen SK, Nguyen TV, Pham TD. Preliminary observation of native *Glyptostrobus pensilis* (Taxodiaceae) stands in Vietnam [J]. *Taiwania*, 2009, 54(3): 191–212.
- [ 3 ] 徐祥浩, 黎敏萍. 水松的生态及地理分布 [J]. 华南师院学报, 1959(3): 84–99.  
Xu XH, Li MP. The ecological and geographical distribution of *Glyptostrobus pensilis* [J]. *South China Normal University (Natl Sci)*, 1959(3): 84–99.
- [ 4 ] 李发根, 夏念和. 水松地理分布及其濒危原因 [J]. 热带亚热带植物学报, 2004, 12(1): 13–20.  
Li FG, Xia NH. The geographical distribution and cause of threat to *Glyptostrobus pensilis* (Taxodiaceae) [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2004, 12(1): 13–20.
- [ 5 ] 傅立国. 中国植物红皮书: 稀有濒危植物: 第1册 [M]. 北京: 科学出版社, 1991: 1–736.
- [ 6 ] 国务院. 国家重点保护野生植物名录: 第1批 [J]. 植物杂志, 1999, 5(4): 11.  
The State Council of the People's Republic of China. List of wild plants under state protection: First batch [J]. *The Plant Journal*, 1999, 5(4): 11.
- [ 7 ] 汪松, 解焱. 中国物种红色名录 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 1–224.
- [ 8 ] Thomas P, Yang Y, Farjon A, Nguyen D, Liao W. *Glyptostrobus pensilis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e. T32312A9695181. [DB/OL]. [2017-07-08]. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T32312A9695181.en>.
- [ 9 ] Li FG, Xia NH. Population structure and genetic diversity of an endangered species, *Glyptostrobus pensilis* (Cupressaceae) [J]. *Bot Bull Acad Sinica*, 2005, 46: 155–162.
- [ 10 ] Tam NM, Duy VD, Xuan BTT, Duc NM. Genetic variation and population structure in Chinese water pine (*Glyptostrobus pensilis*): A threatened species [J]. *Indian J Biotechnol*, 2013, 12(4): 499–503.
- [ 11 ] 吴则焰, 刘金福, 洪伟, 潘东明, 郑世群, 何中声. 孜遗植物水松不同年龄级种群遗传多样性的ISSR分析 [J]. 生态学杂志, 2012, 31(8): 1911–1916.  
Wu ZY, Liu JF, Hong W, Pan DM, Zheng SQ, He ZS. Genetic diversity of different life-stage population of *Glyptostrobus pensilis*, an endangered plant in China: ISSR analysis [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(8): 1911–1916.
- [ 12 ] Faith DP. Conservation evaluation and phylogenetic diversity [J]. *Biol Conserv*, 1992, 61(1): 1–10.
- [ 13 ] Webb CO. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees [J]. *Am Nat*, 2000, 156(2): 145–155.
- [ 14 ] Webb CO, Ackerly DD, McPeek MA, Donoghue MJ. Phylogenies and community ecology [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33(1): 475–505.
- [ 15 ] Qian H, Jiang L. Phylogenetic community ecology: integrating community ecology and evolutionary biology [J]. *J Plant Ecol*, 2014, 7(2): 97–100.
- [ 16 ] 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 [J]. 生物多样性, 2017, 25(2): 46–51.  
Ci XQ, Li J. Phylogenetic diversity and its application in floristics and biodiversity conservation [J]. *Biodiversity Science*, 2017, 25(2): 46–51.
- [ 17 ] Cadotte MW, Dinnage R, Tilman D. Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability [J]. *Ecology*, 2012, 93(8): S223–S233.
- [ 18 ] Cadotte MW. Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity [J]. *Proc Natl Sci USA*, 2013, 110(22): 8996–9000.
- [ 19 ] Dinnage R, Cadotte MW, Haddad NM, Crutsinger GM, Tilman D. Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity [J]. *Ecol Lett*, 2012, 15(11): 1308–

- 1317.
- [20] Winter M, Devictor V, Schweiger O. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? [J]. *Trends Ecol Evol*, 2013, 28(4): 199–204.
- [21] Sechrest W, Brooks TM, da Fonseca GA, Konstant WR, Mittermeier RA, Purvis A, Rylands AB, Gittleman JL. Hotspots and the conservation of evolutionary history [J]. *Proc Natl Sci USA*, 2002, 99(4): 2067–2071.
- [22] Li R, Kraft NJ, Yu H, Li H. Seed plant phylogenetic diversity and species richness in conservation planning within a global biodiversity hotspot in eastern Asia [J]. *Conserv Biol*, 2015, 29(6): 1552–1562.
- [23] 周世良, 徐超, 董文攀, 程涛. DNA 条形码技术在珍稀濒危物种保护中的应用[J]. 生物多样性, 2015, 23(3): 288–290.
- Zhou SL, Xu C, Dong WP, Cheng T. Application of DNA barcoding to conservation of highly valued, rare and endangered species [J]. *Biodiversity Science*, 2015, 23(3): 288–290.
- [24] 马金双. 中国入侵植物名录[M]. 北京: 高等教育出版社, 2013: 1–324.
- [25] 叶有华, 虞依娜, 彭少麟, 沈杏艳, 侯玉平, 张素梅, 梁玉钻. 澳门松山公园树木健康评估[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(2): 131–136.
- Ye YH, Yu YN, Pen SL, Shen XY, Hou YP, Zhang SM, Liang YZ. Evaluation of tree health in Songshan Park, Macao [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2009, 17(2): 131–136.
- [26] Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, et al. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments [J]. *Nature*, 2014, 506(7486): 89–92.
- [27] Webb CO, Donoghue MJ. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics [J]. *Mol Ecol Notes*, 2005, 5(1): 181–183.
- [28] Webb CO, Ackerly DD, Kembel S W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution [J]. *Bioinformatics*, 2008, 24(18): 2098–2100.
- [29] Knapp S, Dinsmore L, Fissore C, Hobbie SE, Jakobsdotir I, Kattge J, et al. Phylogenetic and functional characteristics of household yard floras and their changes along an urbanization gradient [J]. *Ecology*, 2012, 93(8 Suppl.): S83–S98.
- [30] Polasky S, Csuti B, Vossler CA, Meyers SM. A comparison of taxonomic distinctness versus richness as criteria for setting conservation priorities for North American birds [J]. *Biol Conserv*, 2001, 97(1): 99–105.
- [31] Rodrigues ASL, Gaston KJ. Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas [J]. *Biol Conserv*, 2002, 105(1): 103–111.
- [32] Honorio Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J, Lewis SL, Alexiades MN, et al. Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities [J]. *Divers Distrib*, 2015, 21(11): 1295–1307.
- [33] Mishler BD, Knerr N, Gonzalez-Orozco CE, Thornhill AH, Laffan SW, Miller JT. Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian Acacia [J]. *Nat Commun*, 2014, 5: 4473.
- [34] Tucker CM, Cadotte MW, Rouget M. Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent [J]. *Divers Distrib*, 2013, 19(7): 845–854.
- [35] Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, Faith DP, et al. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots [J]. *Nature*, 2007, 445(7129): 757–760.
- [36] Whitfeld TJS, Lodge AG, Roth AM, Reich PB. Community phylogenetic diversity and abiotic site characteristics influence abundance of the invasive plant *Rhamnus cathartica* L. [J]. *J Plant Ecol*, 2014, 7(2): 202–209.
- [37] Zhang J, Nielsen SE, Stolar J, Chen Y, Thuiller W, Heikkinen R. Gains and losses of plant species and phylogenetic diversity for a northern high-latitude region [J]. *Divers Distrib*, 2015, 21(12): 1441–1454.
- [38] Winter M, Schweiger O, Klotz S, Nentwig W, Andriopoulos P, Arianoutsou M, et al. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora [J]. *Proc Natl Sci USA*, 2009, 106(51): 21721–21725.
- [39] Zhang J, Mayor SJ, He F. Does disturbance regime change community assembly of angiosperm plant communities in the boreal forest? [J]. *J Plant Ecol*, 2014, 7(2): 188–201.
- [40] 陈圣宾, 李振基. 外来植物入侵的化感作用机制探讨[J]. 生态科学, 2005, 24(1): 69–74.
- Chen SB, Li ZJ. Discussion on allelopathy mechanism of exotic plant invasion [J]. *Ecological Science*, 2005, 24(1): 69–74.
- [41] Proches S, Wilson JR, Richardson DM, Rejmánek M. Searching for phylogenetic pattern in biological invasions [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2007, 17: 5–10.
- [42] Li SP, Guo T, Cadotte MW, Chen YJ, Kuang JL, Hua ZS, et al. Contrasting effects of phylogenetic relatedness on plant invader success in experimental grassland communities [J]. *J Appl Ecol*, 2015, 52(1): 89–99.

- [43] Čeplová N, Lososová Z, Zelený D, Chytrý M, Helka J, Fajmon K. Phylogenetic diversity of central-European urban plant communities: effects of alien species and habitat types[J]. *Preslia*, 2015, 87: 1–16.
- [44] Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P. Ecological theory as a foundation to control pathogenic invasion in aquaculture[J]. *Nature*, 2002, 417(5): 636–638.
- [45] Ricotta C, Godefroid S, Rocchini D. Patterns of native and exotic species richness in the urban flora of Brussels: rejecting the ‘rich get richer’ model[J]. *Biol Invasions*, 2010, 12(1): 233–240.
- [46] Gerhold P, Partel M, Tackenberg O, Hennekens SM, Bartish I, Schaminee JH, et al. Phylogenetically poor plant communities receive more alien species, which more easily coexist with natives[J]. *Am Nat*, 2011, 177(5): 668–680.
- [47] Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JM, Tilman D, Reich P. Biodiversity as a barrier to ecological invasion [J]. *Nature*, 2002, 417(6889): 636–638.

(责任编辑: 张平)

## 欢迎订阅 2018 年《植物科学学报》

双月刊 大 16 开 国内定价 50 元 全年 300 元  
邮发代号 38-103(国内) BM872(国外)  
刊号 CN 42-1817/Q ISSN 2095-0837

《植物科学学报》是中国科学院主管、中科院武汉植物园主办、科学出版社出版、国内外公开发行的植物学综合性学术期刊，主要刊载植物学及各分支学科的原始研究论文。

**栏目设置：**特邀综述、系统与进化、生态与生物地理、遗传与育种、生理与发育、资源与植物化学、技术与方法、研究快报、学术讨论、重要书刊评介和学术动态等。

**读者对象：**科研院所和高等院校从事植物科学的研究人员、教师和研究生，以及相关学科、交叉学科的科技工作者。

《植物科学学报》为中国自然科学核心期刊，已被中国科学引文数据库核心库、《中文核心期刊要目总览》、中国科技论文与引文数据库、中国生物学文献数据库、中国核心期刊(遴选)数据库、中国知识资源总库《中国科技期刊精品数据库》、中国期刊全文数据库、《中国药学文摘》、美国《化学文摘》、美国《生物学文摘》、美国《剑桥科学文摘：自然科学》、俄罗斯《文摘杂志》、日本《科学技术文献速报》、英国《国际农业与生物科学研究中心》文摘)、波兰《哥白尼索引》、万方数据——数字化期刊群、中国学术期刊(光盘版)等二十多种国内外检索期刊、数据库作为核心期刊或统计源期刊收录。本刊曾相继获全国优秀科技期刊奖、中国科学院优秀期刊奖、湖北省优秀期刊奖。

本刊已开通了网站和远程稿件管理系统(<http://www.plantscience.cn>)，本刊所有过刊及现刊已全部上网，欢迎广大新老作者和读者在线投稿、查询下载使用过刊，继续关注和支持本刊。

**订阅方式：**①全国各地邮局均可订阅(邮发代号：38-103)；②直接与本刊编辑部联系订阅(免收邮挂费)。

**通讯地址：**武汉市东湖高新区九峰一路 201 号(九峰一路与光谷七路路口以北)中科院武汉植物园内《植物科学学报》编辑部

邮编：430074 电话：027-87700820, 027-87700895

E-mail：[editor@wbgcas.cn](mailto:editor@wbgcas.cn)；[zwkxbjb@wbgcas.cn](mailto:zwkxbjb@wbgcas.cn)

<http://www.plantscience.cn>

欢迎赐稿，欢迎订阅，欢迎刊登广告