

四川牡丹群落物种生态位及空间关联度分析*

马莘¹, 夏颖², 马庆庆², 宋会兴²

(1. 山东省即墨市新兴中学, 山东 即墨 266200; 2. 四川农业大学 风景园林学院, 成都 611130)

摘要 四川牡丹(*Paeonia decomposita*) 分布于大渡河上游两岸干旱河谷地带, 为中国特有的珍稀濒危物种, 由于自身和人为干扰的原因, 该物种受到灭绝威胁。本文以群落样方为一维综合资源生态位, 分析了四川牡丹灌丛灌木物种的生态位特征, 在此基础上对四川牡丹与其伴生灌木物种的空间关联度进行了研究。结果表明, 灌丛内四川牡丹、蚝猪刺、野花椒、檀子栎、散生栒子、野蔷薇、金花小檠、平枝栒子和小马鞍羊蹄甲种群的标准生态位宽度依次为 0.745、0.979、0.950、0.748、0.947、0.924、0.792、0.863 和 0.610, 四川牡丹与优势种群蚝猪刺、野花椒、野蔷薇等生态位重叠较高, 潜在竞争作用强。四川牡丹与金花小檠、小马鞍叶羊蹄甲、檀子栎在小于 15 m 的空间尺度上呈显著负相关; 与平枝栒子、蚝猪刺、野花椒在 0~5 m 的空间尺度上呈负相关或接近负相关。本研究认为在四川牡丹群落内, 四川牡丹受到蚝猪刺、野花椒、散生栒子等群落内优势物种的竞争排斥, 加之自身种子萌发的特性和人为干扰等因素, 造成四川牡丹自身生态位狭窄, 位于濒临灭绝的境地。

关键词 四川牡丹; 生态位宽度; 生态位重叠; 空间关联度; 干旱河谷

中图分类号: Q948.1

文献标志码: A

文章编号: 1672-6693(2011)04-0057-05

生态位(Niche)是生物物种在群落中的生活地位、活动特征及与其相关物种之间的功能关系, 是满足一个物种或种群生态要求的最小环境单位^[1]。生态位是植物生态学研究中的热点领域之一, 是诠释生物竞争、群落结构变化与演替以及生物多样性变化的主要依据^[2-4]。目前, 生态位理论研究的一个重要内容是对生态位宽度和生态位重叠的定量计测, 它们在研究不同物种的环境适应能力及种间关系等方面应用广泛^[5-6]。

四川牡丹(*Paeonia decomposita* Hand. -Mazz.) 为我国特有的芍药科(Paeoniaceae)芍药属(*Paeonia* L.)落叶小灌木, 资料记录野外仅分布于岷江上游、大渡河两岸的茂县、马尔康、金川、丹巴、康定等地, 分布范围极为狭窄^[7]。对四川牡丹种子萌发的研究中发现, 四川牡丹种子正常萌发需要6个月以上低温, 并具有严格的上胚轴休眠现象, 这被认为是四川牡丹野外条件下幼苗数量稀少的重要原因^[8-9]。同时, 四川牡丹根皮入药, 是名贵中药材“丹皮”的代用品。花大而美丽, 是理想的花卉育种原始材料。因此, 四川牡丹自身生物学特性及人为干扰严重, 致使种群处于濒临灭绝的状态, 被列入国家Ⅱ级重点保护植物^[10]。但关于四川牡丹种群在群落内的地位和作用, 尚无相关报道。

本文作为研究四川牡丹濒危机制的一部分, 试图通过对四川牡丹灌丛物种生态位特征及空间关联度的研究, 探讨四川牡丹与其伴生物种的相互关系, 从而了解其在群落中的地位, 以为该物种的保护与利用提供科学依据。

1 研究地概况

根据笔者的野外调查结果, 四川牡丹种群主要零星分布于大渡河上游两岸海拔1900~2800 m的干旱河谷地带, 多见于东南坡、西南坡, 极少见分布于南坡和北坡。种群内个体数量非常有限, 一般在100个个体以下。本研究样地位于大渡河上游的四川省丹巴县革什扎乡(30°56'N, 101°44'E)。该区域受“焚风效应”影响严重, 太阳辐射强, 气温高, 风速大, 蒸发量大于降水量, 属典型的干旱河谷气候。据当地气象资料表明, 该地段年均气温11.0℃, 正积温3800~4500℃, 无霜期190 d, 大于10℃的活动积温3200~3800℃, 年降水量400~600 mm, 年干燥度1.6~2.5。土壤类型为山地燥褐土。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

在广泛调查的基础上, 在研究地设置面积为

* 收稿日期 2011-05-11 网络出版时间 2011-07-07 17:44:00

资助项目 四川省教育厅重点资助项目(No. 2006A005)

作者简介: 马莘, 女, 中学二级教师, 研究方向为普通生物学教学, 通讯作者 宋会兴, E-mail: Huixingsong@yahoo.com.cn

网络出版地址 http://www.cnki.net/kcms/detail/50.1165.N.20110707.1744.201104.57_014.html

50 m × 50 m 的典型四川牡丹灌丛样地一块,样地为四川牡丹分布相对集中的区域,包含了该种群 60% 以上的个体。样地最低海拔 2 410 m,最高海拔 2 446 m,高度差 36 m,坡向南偏西 45°,坡度为 48°。将样地等距离间隔划分成 25 个 10 m × 10 m 的网格样方,在每个网格样方内,对植物进行全面调查。记录每个样方内所有灌木物种的种类、个体数目、高度及冠幅等参数,并对量测个体空间位置坐标,坐标值直接用距离(单位:m)表示^[11]。野外调查工作于 2010 年 8 ~ 9 月完成。

2.2 数据分析方法

2.2.1 重要值(R)的计算 由于样地内个体的高度多在 0.45 ~ 1.20 m 之间,因此研究过程中对乔木物种如黄连木(*Pistacia chinensis*)等归为灌木计算其重要值。物种在样方内的重要值计算公式为

$$R = (\text{相对多度} + \text{相对盖度}) / 2 \times 100\%$$

2.2.2 生态位宽度(B_i)的计算 物种的生态位宽度采用 Levins 生态位宽度计算公式计算^[12],其公式为

$$B_i = - \sum P_{ij} \lg P_{ij}$$

其中

$$P_{ij} = n_{ij} / N_i, N_i = \sum n_{ij}$$

式中 P_{ij} 是种 i 对第 j 个资源的利用占它对全部资源利用的频度, n_{ij} 为种 i 在资源 j 上的优势度,本文中即样方中物种的重要值, r 为资源等级数,本文中采用群落样方为综合资源位。生态位宽度的值域为 $[0, \lg r]$; 标准化的生态位宽度(B_i')采用 $B_i' = B_i \cdot (\lg r) - 1$ 计算,值域为 $[0, 1]$ 。

2.2.3 生态位重叠的计算 采用 Pianka 生态位重叠计算公式^[13] 生态位重叠,即

$$NO = (\sum n_{ij} \cdot n_{kj}) \cdot (\sum n_{ij}^2 \cdot \sum n_{kj}^2)^{-1/2}$$

式中 NO 为种 i 与种 j 的生态位重叠值, n_{ij} 和 n_{kj} 为种 i 和 k 在资源位 j 上的优势度,本文中则为物种重要值。

2.2.4 空间关联度分析 采用点格局分析方法 O-ring 统计中的双变量的 O-ring 统计,分析 2 个物种的空间关联性^[14]。为避免空间格局的误判,在进行 O-ring 统计分析时,仔细选择零假设(Null model)。由于生物特性的差异,物种之间的竞争可能是非对称的^[15],因此,首先保持一个物种的位置固定,用异质性 Poisson 过程零假设对另一个物种的空间分布位置进行随机化,分析 2 个物种的空间关联性。进而,保持后一个物种的位置不变,用异质性 Poisson 过程零假设对前一个物种的空间分布位置进行随机化,再次分析 2 个物种的空间关联性^[14-17]。

空间关联度数据分析的过程采用 Programita

(Wiegand 2008 版)软件完成。空间尺度为 0 ~ 30 m,步长为 0.5 m; Monte-Carlo 随机模拟的数目为 200 次,得到由上下两条包迹线围成的 99% 置信区间。

3 研究结果

3.1 生态位宽度

对四川牡丹灌丛灌木物种生态位宽度的计测及标准化结果表明,四川牡丹灌丛灌木物种的生态位宽度普遍较高(表 1)。生态位宽度在 0.90 以上的物种有蚝猪刺(*Berberis julianae*)、野花椒(*Zanthoxylum simullans*)、散生栒子(*Cotoneaster divaricatus*)和野蔷薇(*Rosa* spp.); 而四川牡丹、小马鞍羊蹄甲(*Bauhinia faberi* var. *Microphylla*)、檀子栎(*Quercus baronii*)和金花小檗(*Berberis wilsonae*)的生态位宽度较小,低于 0.80。样方调查统计资料也表明,群落内蚝猪刺、野花椒等生态位较宽的物种比四川牡丹、小马鞍羊蹄甲等物种的个体数量及样地内出现频度明显偏高,在群落内占据优势,反映出它们具有相对四川牡丹种群更宽的资源利用谱,而四川牡丹与小马鞍羊蹄甲等则对资源利用能力较弱。

表 1 四川牡丹灌丛物种的重要值及生态位宽度

物种序号	种名	重要值(N_i)	生态位宽度(B_i)	标准化生态位宽度(B_i')
1	蚝猪刺 <i>B. julianae</i>	581.36	1.37	0.979
2	野花椒 <i>Z. simullans</i>	425.29	1.33	0.950
3	檀子栎 <i>Q. baronii</i>	414.73	1.05	0.748
4	散生栒子 <i>C. divaricatus</i>	262.96	1.32	0.947
5	野蔷薇 <i>Rosa</i> spp.	182.07	1.29	0.924
6	金花小檗 <i>B. wilsonae</i>	180.79	1.11	0.792
7	四川牡丹 <i>P. decomposita</i>	126.96	1.04	0.745
8	平枝栒子 <i>C. horizontalis</i>	119.18	1.21	0.863
9	小马鞍羊蹄甲 <i>B. faberi</i> var. <i>Microphylla</i>	84.71	0.85	0.610

3.2 生态位重叠

表 2 显示四川牡丹灌丛灌木物种种对之间的生态位重叠。数据显示,不同物种之间生态位重叠明显差异。蚝猪刺与野花椒之间具有最高的生态位重叠值,达 0.860 8; 而檀子栎与小马鞍羊蹄甲的生态位重叠最低,仅为 0.007 5。对数据进行综合分析发现,生态位宽度较大的物种之间通常具有较高的生态位重叠值,如蚝猪刺与野花椒、散生栒子、野蔷薇的生态位重叠值都在 0.70 以上,而生态位较小的物种之间生态位重叠较低,如檀子栎与金花小檗、四川牡丹、小马鞍羊蹄甲的生态位重叠均在 0.35 以下。就四川牡丹来看,与蚝猪刺、野花椒等生态位宽度较

大物种的生态位重叠较大($NO > 0.50$);与榿子栎、小马鞍羊蹄甲等生态位宽度较小物种之间生态位重叠较小($NO < 0.50$)。

表 2 四川牡丹灌丛灌木物种之间的生态位重叠

物种序号	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1.000 0								
2	0.860 8	1.000 0							
3	0.534 5	0.254 4	1.000 0						
4	0.738 6	0.819 2	0.355 5	1.000 0					
5	0.755 5	0.747 0	0.516 4	0.682 0	1.000 0				
6	0.674 9	0.620 7	0.225 5	0.528 0	0.639 0	1.000 0			
7	0.504 6	0.577 6	0.345 4	0.514 7	0.524 0	0.346 9	1.000 0		
8	0.604 7	0.769 3	0.216 9	0.659 2	0.687 9	0.335 1	0.422 5	1.000 0	
9	0.451 9	0.538 3	0.007 5	0.490 7	0.265 6	0.232 7	0.121 6	0.593 0	1.000 0

注 物种序号对应物种具体名称参见表 1。

3.3 四川牡丹与其它灌木物种的空间关联性分析

在双变量 O-ring 分析中,如果在某空间尺度上 $\alpha(r)$ 值高于(低于)置信区间,则两物种间个体在该距离处是显著正(负)关联的;若 $\alpha(r)$ 值位于置信区间内,则表明两物种间个体没有显著的关联性。对样地内灌木物种与四川牡丹的空间关联度进行分析表明(图 1),散生栒子、野蔷薇与四川牡丹在整个空间尺度范围内无显著的空间关联性;金花小檠、榿子栎、小马鞍羊蹄甲在小于 15 m 的空间尺度上与四川牡丹呈显著负相关关系,在大于 22 m 的空间尺度上呈显著正相关关系;平枝栒子、蚝猪刺、野花椒在 0~5 m 的空间尺度上与四川牡丹之间呈负相关或接近负相关,在其它空间尺度上通常无显著相关关系。

4 讨论

根据黎燕琼等^[18]对干旱河谷的研究,四川牡丹分布的四川西北部干旱河谷地带由于受“焚风效应”影响严重,导致河谷底部相对于河谷上部温度高,空气含水量低,土壤水分蒸发强,土壤干旱缺水严重;与阴坡相比,阳坡除太阳辐射更强之外,受“焚风效应”的影响更强烈。严代碧等^[19]对土壤水分含量的调查发现,干旱河谷区两岸坡面上部土壤水分状况最好,在坡面下部靠近河流处次之,中下坡位水分条件最差;不同海拔高度土壤含水量总的趋势是阴坡高于阳坡,而水分空间异质性阳坡高于阴坡。

特殊的气候特征使得干旱河谷区两岸植物群落物种组成、功能性状特征梯度变化规律明显^[20-22]。

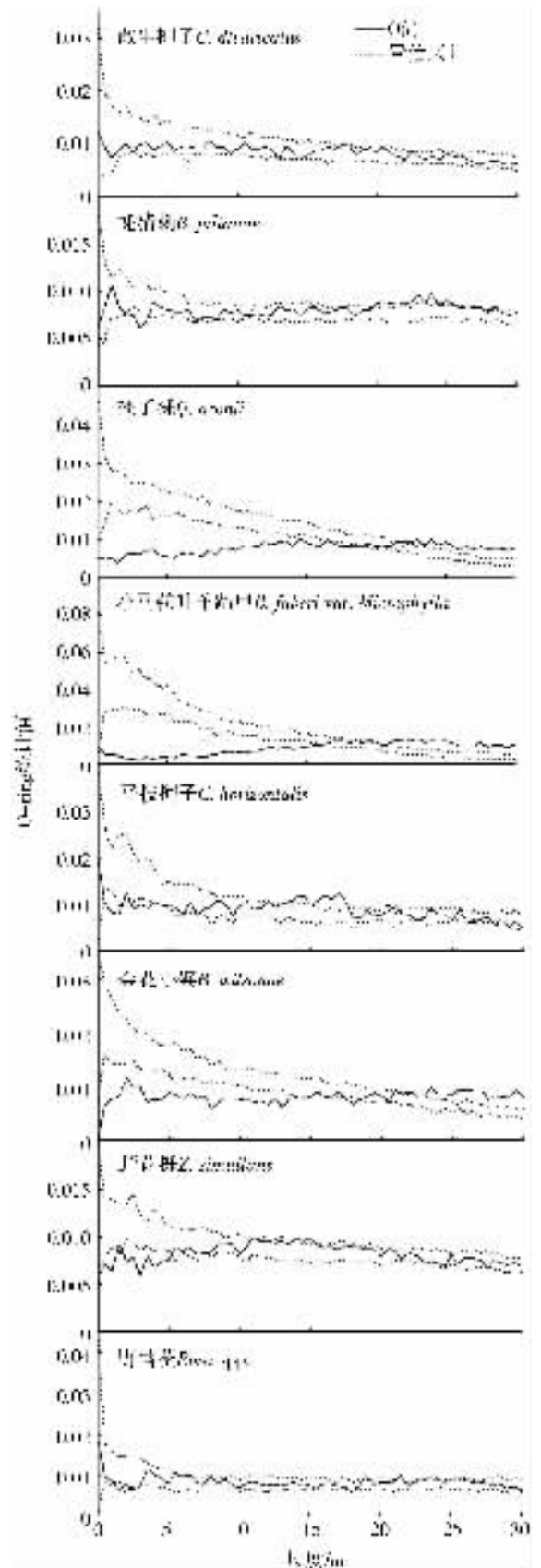


图 1 灌木物种与四川牡丹的空间关联度关系

植物群落物种组成以温带分布物种为主。植物个体和营养器官以落叶、植株矮化、减少叶面积、阻滞蒸

散、枝叶刺化等途径适应干旱环境。在本研究中,样地内蚝猪刺、野花椒、金花小檗和野蔷薇等均为根系发达的矮小、多刺灌木,具有较强的抗旱性;对小马鞍羊蹄甲生长、生物量积累及分配、形态结构和生理反应等多方面综合分析后则发现,小马鞍羊蹄甲对干旱胁迫具有较好的适应能力^[23]。而四川牡丹叶为2回3出大型羽状复叶,根系为肉质直根,根系弱,仅在20~30 cm的表层土壤中向四周有限扩展^[24],其抗旱性有限,难以适应干旱河谷谷底及阳坡干旱缺水的生境。

随着海拔高度的增加,土壤含水量升高,四川牡丹与檀子栎等物种在群落内相继出现。然而,四川牡丹最大枝龄约10年,之后老枝枯死^[24],植株高度偏低。而檀子栎个体冠层大,植株高度高于灌丛的平均高度,形成遮阴环境。因此,四川牡丹与檀子栎种群在光资源的竞争中处于劣势。

在本研究中,尽管由于研究的需要,选择了四川牡丹分布相对集中的区域,使得研究中物种生态位宽度值偏大,但四川牡丹相对其它物种生态位宽度依旧较小,仅高于小马鞍羊蹄甲,这进一步表明四川牡丹种群在生态适应性和利用资源的能力方面低于群落内其它物种。

理论上,生态位重叠是群落物种多样性和群落结构可能的决定因素之一,具有较高的生态位重叠意味着物种之间存在潜在的强烈竞争关系。研究中,四川牡丹与群落内优势种群蚝猪刺、野花椒、散生栒子和野蔷薇具有较大的生态位重叠,与檀子栎、小马鞍羊蹄甲和金花小檗等物种生态位重叠值较低,意味着在该群落内四川牡丹受到群落内优势种群的强烈竞争。

物种之间的种间关系必然会在物种的空间关系上有所反映。如周先叶等^[25]指出,群落结构及其种类组成会随着植物群落演替的进展逐渐趋于完善和稳定,种间关系也将同步趋于正相关,以求得多物种间的稳定共存。在极端生境中,群落内物种的空间关系研究结果并不一致。Eccles等^[26]在对非洲西南部荒漠群落的结构与动态的研究中发现,物种间普遍存在正关联关系,并认为荒漠植物通过聚集分布形成局部微生境而减少水分丧失,是植物在群落水平上适应环境的重要途径。张程等^[27]对宁夏沙湖荒漠植物的研究也得出类似的结果。但干旱生境中聚集分布必然会导致物种间及种群内个体间根系对土壤水分及养分的竞争加剧。在本研究中,由于四川牡丹与群落内蚝猪刺、野花椒、散生栒子和野蔷薇等物种具有相似的资源需求,它们在整个尺度上并没有表现出显著的正(或负)关联特征,或仅在小

尺度(如小于5 m)上表现出负关联特征。

生态位重叠的计算结果表明,四川牡丹与檀子栎、金花小檗和小马鞍羊蹄甲在长期共存中发生生态位分化,各自倾向于不同的资源需求。在空间位置上,四川牡丹与檀子栎、金花小檗和小马鞍羊蹄甲种群在0~15 m空间尺度上表现出显著的负相关特征,这是物种生态位分化的结果,但四川牡丹与檀子栎、金花小檗和小马鞍羊蹄甲在不小于22.0 m的空间尺度上表现出显著的正相关关系,机制并不清楚,是否与研究区域环境复杂多变相关或者檀子栎、金花小檗和小马鞍羊蹄甲种群在较大的空间尺度上参与维持了四川牡丹生存环境尚需进一步的研究。

总之,四川牡丹受人为干扰严重,自身种子萌发困难,加之在自然环境中,四川牡丹个体受到群落内优势伴生物种如蚝猪刺、野花椒、散生栒子等的竞争排斥,使得四川牡丹生态位狭窄,位于濒临灭绝的境地。

参考文献:

- [1] 李登武,张文辉,任争争.黄土沟壑区狼牙刺群落优势种群生态位的研究[J].应用生态学报,2005,16(12):2231-2235.
- [2] Rosenthal G. Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration[J]. Agriculture Ecosystem and Environment 2003 98(3):227-246.
- [3] Hoffmann M H. Biogeography and climatic differentiation of two annual species of *Teesdalia* R.Br.(Brassicaceae)[J]. Journal of Biogeography 2000 27(4):989-999.
- [4] Li Y M, Sun X H, Gong C Y. Niche width and niche overlap: a method based on type-2 fuzzy sets[J]. Ecological Research 2006 21:713-722.
- [5] Wissinger S A. Niche overlap and potential for competition and intraguild predation between size-structured populations[J]. Ecology, 1992, 73(4):1431-1444.
- [6] 汪建华,赵群芬,李旭光.南川金佛山甑子岩灌丛群落优势种群生态位特征[J].四川师范大学学报:自然科学版,2001,24(5):499-502.
- [7] 洪德元,潘开玉.芍药属牡丹组的分类历史和分类处理[J].植物分类学报,1999,37(4):351-368.
- [8] Jing X M, Zheng G H. The characteristics in seed germination and dormancy of four wild species of tree peonies and their bearing on endangerment[J]. 植物生理学报,1999,25(3):214-221.
- [9] 冯正波.四川牡丹种子育苗[J].植物杂志,2002(2):37.
- [10] 傅立国,金鉴明.中国植物红皮书:珍稀濒危植物.北京:科学出版社,530-537.
- [11] 郝占庆,张健,李步杭,等.长白山次生杨桦林样地:物种组成与群落结构[J].植物生态学报,2008,32(2):

- 251-261.
- [12] Levins R. Evolution in changing environments : some theoretical explorations[M]. New Jersey :Princeton University Press ,1968 :116-121.
- [13] Thompson K ,Gaston K J. Range size ,dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England[J]. Journal of Ecology ,1999 ,87 :150-155.
- [14] Wiegand T ,Moloney K A. Rings ,circles and null-models for point pattern analysis in ecology[J]. Oikos ,2004 ,104 : 209-229.
- [15] Diggle P J. Statistical analysis of spatial point patterns [M]. New York :Academic ,1983 ,1-83.
- [16] Kenkel N C. Pattern of self-thinning in jack pine : testing the random mortality hypothesis[J]. Ecology ,1988 ,69 : 1017-1024.
- [17] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析[J]. 植物生态学报 ,1998 ,22(4) :344-349.
- [18] 黎燕琼 ,陈泓 ,郑绍伟 ,等. 岷江上游干旱河谷区植被特征与多样性研究[J]. 四川林业科技 ,2009 ,30(5) :28-34.
- [19] 严代碧 ,岳永杰 ,郑绍伟 ,等. 岷江上游干旱河谷区土壤水分含量及其动态[J]. 南京林业大学学报 ,2006 ,30(4) :64-68.
- [20] 林勇明 ,王道杰 ,周麟 ,等. 岷江干旱河谷植物群落分布特征及梯度效应[J]. 福建林学院学报 ,2009 ,29(4) : 332-335.
- [21] 周志琼 ,包维楷 ,吴福忠 ,等. 岷江干旱河谷黄蔷薇(*Rosa sahugonis*)生长与繁殖特征及其空间[J]. 生态学报 , 2008 ,28(4) :1820-1828.
- [22] 关文彬 ,冷民生 ,马克明 ,等. 岷江干旱河谷植物群落物种周转速率与环境因子的关系[J]. 生态学报 ,2004 ,24(11) :2368-2374.
- [23] Li F L ,Bao W K ,Wu N ,et al. Growth ,biomass partitioning and water-use efficiency of leguminous shrub (*Bauhinia faberi* var. *Microphylla*) in response to various water availabilities[J]. New Forests ,2008 ,36 :53-65.
- [24] 成仿云 ,李嘉珏 ,陈德忠. 中国野生牡丹自然繁殖特性研究[J]. 园艺学报 ,1997 ,24(2) :180-184.
- [25] 周先叶 ,王伯荪 ,李鸣光 ,等. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性[J]. 植物生态学报 ,2000 ,24(3) :332-339.
- [26] Eccles N S ,Esler K J. Cowling R M. Spatial pattern analysis in namaqualand desert plant communities[J]. Plant ecology ,1999 ,142 :71-85.
- [27] 张程 ,张明娟 ,徐驰 ,等. 宁夏沙湖几种主要荒漠植物成丛性分析[J]. 植物生态学报 ,2007 ,31(1) :32-39.

An Analysis on Niche and Degree of Spatial Association of *Paeonia decomposita* Community

MA Xin , XIA Ying , MA Qing-qing , SONG Hui-xing

(1. Xinxing Middle School of Jimo County in Shangdong Province , Jimo Shandong 266200 ;

2. School of Landscape Architecture , Sichuan Agricultural University , Chengdu 611130 , China)

Abstract : Understanding endangering mechanisms of *Paeonia decomposita* , endemic to China , is very crucial to protect and utilize this valuable germplasm. However , little was known on the niche characteristics and relationships of *Paeonia decomposita* and associated shrubs species in dry valleys of Dadu River. We investigated niche breadths , niche overlaps and spatial associations of *P. decomposita* and associated shrub species in dry valley of Dadu River , south-western China. The standard niche breadth of *P. decomposita* , *Berberis julianae* , *Zanthoxylum simullans* , *Quercus baronii* , *Cotoneaster divaricatus* , *Rosa* spp. , *Berberis wilsonae* , *Cotoneaster horizontalis* , *Bauhinia faberi* var. *Microphylla* was 0.745 , 0.979 , 0.950 , 0.748 , 0.947 , 0.924 , 0.792 , 0.863 , 0.610 , respectively. Niche overlapping values of *P. decomposita* and the dominate species *B. julianae* , *Z. simullans* , *C. divaricatus* , *Rosa* spp. were over 0.50 , which were higher than those between *P. decomposita* and the other species. Combined with the analysis of spatial associations of *P. decomposita* and associated shrub species in dry valley of Dadu River , it was concluded that *P. decomposita* had weak ability to utilize resources because of its small niche breadth , and was in a disadvantaged position within species competition , which significantly contributed to understanding of endangering mechanism *P. decomposita*.

Key words : *Paeonia decomposita* Hand. -Mazz ; niche breadth ; niche overlap ; spatial association ; dry valleys

(责任编辑 方 兴)