

荒漠草原主要植物种间关系对降水年型变化的响应

刘菊红^{1,2}, 张 军^{1,2}, 吕世杰^{1,2}, 王忠武¹, 韩国栋^{1*}

(1 内蒙古农业大学 草原与资源环境学院, 呼和浩特 010019; 2 内蒙古农业大学 理学院, 呼和浩特 010018)

摘 要: 该研究采用内蒙古短花针茅荒漠草原长期试验平台 2004~2015 年期间不同降水年型(丰水、平水、欠水)下的植被数据, 分析研究区 7 个主要植物 21 个种对的种间关系及其对降水年型的响应; 应用方差比率法确定物种间的总体联结性, 基于 χ^2 检验测定种对间的联结性, 采用联结系数 AC 判断种对间联结的正负, 运用共同出现百分率 PC、Ochiai 指数、Dice 指数分析种对相伴出现的几率, 以明确荒漠草原主要物种间的关系, 揭示降水对种群间相互作用的影响机制。结果表明: (1) 样方内的平均物种数在平水年达到最大, 主要物种的总体联结性在丰水年呈显著正相关、平水年呈不显著正相关、欠水年呈不显著负相关, 表明年降水量的下降致使种对间的关系由共存为主转变为竞争为主。(2) 降水年型的变化使部分种对间的联结性发生改变, 丰水年正联结的种对占 57.1%, 平水年降至 52.4%, 欠水年降至 33.3%, 也表明干旱胁迫导致协同共存的种对数减少, 相互竞争的种对数增加。(3) 降水年型的变化主要影响狭叶锦鸡儿与其他物种的共同出现几率, 并以平水年最大, 而对其他种对间的正相互作用无影响。

关键词: 荒漠草原; 降水年型; 种间关系; 竞争; 共存

中图分类号: Q948.11 **文献标志码:** A

Response of Interspecific Relationships among Main Plant Species to the Change of Precipitation Years in Desert Steppe

LIU Juhong^{1,2}, ZHANG Jun^{1,2}, LÜ Shijie^{1,2}, WANG Zhongwu¹, HAN Guodong^{1*}

(1 College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agriculture University, Huhhot 010019, China; 2 College of Science, Inner Mongolia Agriculture University, Huhhot 010018, China)

Abstract: In this study, vegetation data in different precipitation years (rainy years, normal years and dry years) were adopted from the long term experimental platform of *Stipa breviflora* desert steppe in Inner Mongolia from 2004 to 2015. Interspecific relationships among 7 major plant species (21 pairs) and their response to the change of precipitation years were studied. The overall association among species was measured by variance ratio. Based on χ^2 test, pair-species association was measured. Association coefficient (AC) was calculated to confirm positive or negative associations. Percentage of co-occurrence (PC), Ochiai index (OI), Dice index (DI) were calculated to analyse the probability of pair-species concomitant occurrence. The aim is to clarify the relationship between the main species in the desert steppe and reveal

收稿日期: 2019-04-28; **修改稿收到日期:** 2019-07-09

基金项目: 内蒙古自治区自然科学基金(2017MS0120, 2017MS0122); 国家自然科学基金(31260124, 31560140, 31660679, 31770500, 31760143, 31160091)

作者简介: 刘菊红(1978-), 女, 在读博士研究生, 副教授, 主要从事草地生态与生态数学模型的研究。E-mail: 1258197043@qq.com

* **通信作者:** 韩国栋, 教授, 博士生导师, 主要从事草地生态的研究。E-mail: nmghanguodong@163.com

the mechanism of the influence of precipitation on the interaction between the populations. The results are as follows: (1) the average of species number in sample plots reached the maximum in normal years. The overall association among species was significantly positive in rainy years. It was not significant positive in normal years and not significant negative in dry years. The result showed that the decrease of annual precipitation changed the relationship of main species from coexistence to competition. (2) The change of precipitation years changed some of pair-species associations. The species pairs with positive association in rainy years accounted for 57.1%. It fell to 52.4% in normal years and 33.3% in dry years. It showed that drought stress led to the decreasing of coexistence pairs and the increasing of competition pairs. (3) The change of precipitation years mainly affected the percentage of co-occurrence of *Caragana stenophylla* and other species. It was the largest in normal years. There was no effect on the positive interaction among the other pairs.

Key words: desert steppe; precipitation years; interspecific relationships; competition; coexistence

种间关系作为物种进化与群落演替的基础,是植物群落的重要特征,也是植物群落分类的依据^[1]。种间关系主要有竞争与共存两类,受环境因子(水分、温度、养分、光照)和压力与干扰(放牧、火、施氮、CO₂的排放等)的影响^[2]。种间联结性能够揭示种间竞争或共存的结果或现状^[3],种间联结为正时,种对间协同共存,种间联结为负时,种对间相互竞争^[4]。不少研究采用方差比率法来测定物种间的总体联结性,并计算统计量 W 以检验总体联结性是否显著,以 2×2 联列表为基础进行 χ^2 检验,并采用联结系数 AC 判断种对间联结的正负,采用共同出现百分率 PC 、Ochiai 指数、Dice 指数分析种对相伴出现的几率,得到了较好的研究结果^[5-8]。

降水作为决定植物生长与分布的关键因素,其变化能够引发植物在生理特征与形态结构上的细微变化^[9]。同时,由于不同植物个体吸收养分和摄取资源的能力存在差异,降水等环境因素改变植物个体的同时,个体间的关系也随之发生改变,植物的种间关系相应改变^[10],包括种间关系类型与强度的改变^[11]。胁迫梯度假说认为,当环境条件温和时,植物种群间主要呈现竞争关系(负相互作用),而当环境胁迫增加时,物种间转变为协同共存为主(正相互作用),许多文献支持这一假说^[12-15]。但是,这一理论的普适性受到质疑,开展于北极的物种去除试验表明,环境的变化并未显著影响植物间的相互作用,竞争仍是植物生长的主要动力^[16]。在半干旱欧亚草原开展的降雨梯度试验表明,在累积降雨量下降时,种对间关系由相互竞争转变为协同共存,再转变为相互竞争,干旱胁迫并不会导致植物种间正相互作用的增强^[17]。

内蒙古短花针茅荒漠草原区位于草原与荒漠的过渡地带,干旱等恶劣的气候条件致使该地区生态

系统非常脆弱^[18]。目前,关于降水对荒漠草原植物种间关系影响的研究鲜见报道。本研究着眼于降水年型改变时,短花针茅荒漠草原主要物种的种间关系是否发生变化?种对间是相互竞争还是协同共存?这些问题的解决,对明确荒漠草原主要物种间的关系,揭示降水对种群间相互作用的影响机制具有重要的理论意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区域地处内蒙古自治区乌兰察布市四子王旗查王府一队(111°53'46"E,41°47'17"N),为内蒙古农牧业科学院的野外实验基地,该地区海拔高度 1 456 m,地貌以山地、丘陵为主,丘陵与盆地交错,钙积层分布在 20~30 cm,土壤多为淡栗钙土,较瘠薄,腐殖质层厚约 20~30 cm。2004~2015 年,研究区的年均降水量 215.3 mm,全年降水量的 80%集中在 5~9 月,多数年份干旱严重,年蒸发量约为 2 300 mm,约为年降水量的 8~10 倍;大风集中于春季,占全年的 54%~66%;年均气温 3.4 °C,月平均最高温度为 24.0 °C,无霜期短,为 90~120 d,属中温带大陆性季风气候。研究区是内蒙古荒漠草原的典型代表区域,草地类型为短花针茅(*Stipa breviflora*) + 冷蒿(*Artemisia frigida*) + 无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*),属荒漠草原地带性植被,植被种类组成较贫乏;荒漠草原群落以短花针茅为建群种,冷蒿和无芒隐子草为优势种,主要伴生种有银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、木地肤(*Kochia prostrata*)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)、细叶韭(*Allium tenuissimum*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、羊草(*Leymus chinensis*)和米氏冰草(*Agropyron cristatum*)。

1.2 试验设计与方法

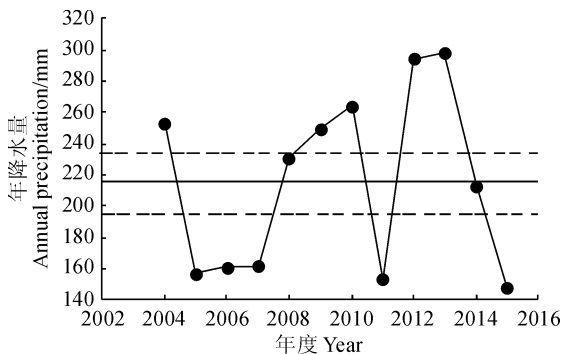
本研究采用内蒙古短花针茅荒漠草原长期试验平台不同降水年型下的植被数据,自 2004 年到 2015 年,采用随机区组试验,将围封的 12.5 hm² 草地划分为 3 个区组,即 3 个重复。从 6 月初开始,每月在各小区放置 10 个 1 m×1 m 的小样方,测算并记录样方内所有植物的种类、密度,再将每一物种的植株齐地刈割,取其地上部分,放入 80 °C 烘箱烘干 24 h,称其干重作为该物种地上生物量数据。

1.3 降水年型划分

依据中国常用的降水年型划分标准,将降水年型分为丰水(rainy years,简称 RY)、平水(normal years,简称 NY)、欠水(dry years,简称 DY)3 个梯度^[19]:

- (1) 欠水年: $P_i < \bar{P} - 0.33\delta$;
- (2) 平水年: $\bar{P} - 0.33\delta \leq P_i \leq \bar{P} + 0.33\delta$;
- (3) 丰水年: $P_i > \bar{P} + 0.33\delta$ 。

式中, \bar{P} 为多年平均降水量(mm), P_i 为当年降水量(mm), $\delta = 54.69$ 为多年降水量的均方差(mm)。2004~2015 年,研究区的年平均降水量 $\bar{P} = 215.3$ (mm),均方差 $\delta = 54.69$,平水年降水量区间为 [197.25, 233.35]。2008、2014 年降水属于这一区间并接近平均降水量值,为典型的平水年;2012、2013 年降水量分别为 294 mm 和 298.5 mm,均高于 $\bar{P} + 0.33\delta$,为典型的丰水年;2011、2015 年降水量分别为 153.4 mm 和 147.9 mm,均低于 $\bar{P} - 0.33\delta$,为典型的欠水年(图 1)。以上 6 年降水的年内分布



水平实线为 2004~2015 年多年降水量均值,2 条虚线内为平水年降水区间

图 1 试验区 2004~2015 年降水量

The horizontal solid line is the average of annual precipitation from 2004 to 2015 and the two dotted lines are the annual precipitation interval of normal years

Fig. 1 Annual precipitation from 2004 to 2015 in the experimental site

与其对应的降水年型较为一致,故采用这 6 年的数据进行分析。

1.4 种间联结测度

选取短花针茅荒漠草原 7 个主要植物种无芒隐子草、短花针茅、冷蒿、木地肤、狭叶锦鸡儿、银灰旋花和细叶韭,分别依次按 1~7 编号(表 1),进行总体联结性和种间联结性的研究。

(1) 总体联结性 使用方差比率法测定群落的总体联结性^[5],公式为:

$$S_T^2 = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2$$

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i (1 - P_i)$$

$$VR = \frac{S_T^2}{\delta_T^2}$$

其中, $P_i = n_i/N$, n_i 为第 i 个物种出现的样方数, N 为总样方数; S 为总物种数; T_j 为第 j 个样方内的物种数; t 为样方中物种数的平均值。 VR 为全部物种的关联指数,当样本相互独立并且满足零假设时, VR 的数学期望为 1。 $VR = 1$ 时主要物种总体无联结; $VR > 1$ 时主要物种总体联结为正; $VR < 1$ 时主要物种总体联结为负。使用统计量 $W = VR \times N$ 能够检验 VR 偏离 1 的显著性,当 $\chi_{0.95}^2(N) < W < \chi_{0.05}^2(N)$ 时,主要物种总体联结性不显著,否则,主要物种总体联结性显著。

(2) 种间联结性 基于 2×2 列联表进行种间联结性的测定,测定精度与取样数目有关,取样数目以 50 个左右为宜^[20],选取丰水(2012、2013 年)、平水(2008、2014 年)、欠水(2011、2015 年)生长旺季(8 月),各 60 个样方,采用 7 个主要植物的密度数据计算种间联结性。基于所测定的两个物种在样方内存在与否,建立 2×2 联列表,形如 $\begin{bmatrix} a & b \\ c & d \end{bmatrix}$,其中 a 为两个物种均出现的样方数, b 为仅出现物种 1 的样方数, c 为仅出现物种 2 的样方数, d 为二物种均未出现的样方数。为了符号的统一,通常要求 $a + c \geq a + b$,否则,需互换二物种的位置^[20]。依据联列表内 a, b, c, d 的值,可对主要物种之间的种间联结性进行下列参数的计算。

① χ^2 统计量

由于取样的不连续性,采用 Yates 连续校正法计算 χ^2 值^[21],计算公式为:

$$\chi^2 = \frac{N(|ad - bc| - 0.5N)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

式中, N 为总样方数。当 $\chi^2 < 3.841$ (即 $P > 0.05$) 时, 种对间无显著的生态联结, 认为种对相互独立; 当 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ (即 $0.01 < P \leq 0.05$) 时, 种对间具有显著的生态联结; 当 $\chi^2 > 6.635$ ($P < 0.01$) 时, 种对间的生态联结极显著。当 $ad > bc$ 时为正联结, 当 $ad < bc$ 时为负联结。

②联结系数 AC

AC 用于进一步检验 χ^2 值并判断种对之间的联结程度, 其计算分为以下情形^[20]:

- 1) 当 $ad \geq bc$ 时, $AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)}$;
- 2) 当 $bc > ad$ 且 $d \geq a$ 时, $AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)}$;
- 3) 当 $bc > ad$ 且 $d < a$ 时, $AC = \frac{ad - bc}{(b+d)(d+c)}$ 。

AC 的取值范围为 $[-1, 1]$, 与 1 越接近, 表明种对间的正联结性越强; 与 -1 越接近, 表明种对间的负联结性越强; $AC=0$ 时种对相互独立。

③共同出现百分率 PC : $PC = \frac{a}{a+b+c}$ 。

④Ochiai 系数(简称 OI 指数): $OI = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}$ 。

⑤Dice 系数(简称 DI 指数): $DI = \frac{2a}{2a+b+c}$ 。

PC 、 OI 、 DI 都可以描述种对间的正联结程度, 可以克服由于 d 的影响导致 AC 值偏差较大的缺陷, 3 个指标的值域均为 $[0, 1]$, 当 $a=S$ 时, 3 个指标的取值均为 1, 种对在样方中同时出现, 相伴出现的几率最大, 正联结性最强; 当 $a=0$ 时, 3 个指标的取值均为 0, 种对在样方中不同时出现, 种对间无正联结。

2 结果与分析

2.1 降水对短花针茅荒漠草原种群间总体联结性的影响

表 1 显示, 丰水年与欠水年 7 个主要物种数均值接近, 以平水年最高 (5.23), 主要物种出现的频次并未表现出随降水减少而下降的趋势。根据种群间总体联结性 VR 的计算公式可得, 丰水年 $VR = 1.62089 > 1$, 表明 7 个物种总体表现出正联结性, 再计算统计量 W 检验显著性, $\chi^2_{0.95}(60) = 43.19$, $\chi^2_{0.05}(60) = 79.08$, 而 $W = 111.7333 > \chi^2_{0.05}(60)$, 丰水年主要物种之间总体呈现显著的正联结性; 平水年 $VR = 1.062391 > 1$, $W = 63.74344$, 主要物种总体呈现出不显著的正联结性; 欠水年 $VR = 0.812793 < 1$, $W = 48.7676$, 呈现不显著负联结性。以上结果表明在短花针茅荒漠草原, 降水减少使群落的种间联结由正转负, 水分的限制导致主要物种之间的关系由协同共存转变为相互竞争。

2.2 降水对短花针茅荒漠草原种间联结性的影响

2.2.1 χ^2 统计量检验 由表 2 可以看出, 在丰水年, 仅 3 个种对 1-2 (无芒隐子草-短花针茅)、2-7 (短花针茅-细叶韭)、4-7 (木地肤-细叶韭) 间 χ^2 统计量大于 3.841, 其他种对 χ^2 统计量均小于 3.841, 种对间大多无显著联结; 在平水年, 仅 1 个种对 4-7 (木地肤-细叶韭) 具有显著联结; 在欠水年, 仅 1-3 (无芒隐子草-冷蒿)、1-6 (无芒隐子草-银灰旋花)、4-6 (木地肤-银灰旋花) 3 个种对间具有显著联结。这表明降水年型的变化使部分种对间的联结性发生改变。

表 1 主要物种的序号及其频次与数目均值对降水的响应

Table 1 The serial number of the main species and the response of their frequency and means of species number to precipitation

序号 Serial number	主要物种 Main species	主要物种出现频次 Number means of main species		
		丰水年(RY) Rainy year	平水年(NY) Normal year	欠水年(DY) Dry year
1	无芒隐子草 <i>Cleistogenes songorica</i>	57	55	52
2	短花针茅 <i>Stipa breviflora</i>	50	51	56
3	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	47	54	49
4	木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	33	41	32
5	狭叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>	18	13	16
6	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	53	53	49
7	细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	38	47	43
样方内平均物种数 Species number means		4.93	5.23	4.95

表 2 荒漠草原不同降水年型种群间 χ^2 统计量矩阵
Table 2 χ^2 statistical matrix of populations in different precipitation years of desert steppe

降水年型 Precipitation year	物种 Species	1	2	3	4	5	6
丰水年 Rainny year	2	10.11					
	3	0.04	0.31				
	4	0.03	0	0.05			
	5	0.27	0.14	0.07	0.12		
	6	0.08	0.13	0.00	3.61	1.97	
	7	2.96	12.07	1.27	6.14	0.00	0.00
	平水年 Normal year	2	0.96				
3		0	0.23				
4		0.01	0.26	0.14			
5		2.58	0.23	0.04	0.07		
6		0.01	0.26	0.07	0.38	0.00	
7		0.22	0.16	0.04	5.19	1.00	0.98
欠水年 Dry year		2	0.00				
	3	3.98	0.10				
	4	0.88	0.14	0.18			
	5	0.30	0.26	0.11	0.00		
	6	3.98	0.10	0.17	5.90	0.11	
	7	2.21	0.18	0.08	0.11	0.00	1.43

注:1~7 分别为无芒隐子草、短花针茅、冷蒿、木地肤、狭叶锦鸡儿、银灰旋花和细叶韭

Note: 1-7 are *Cleistogenes songorica*, *Stipa breviflora*, *Artemisia frigida*, *Kochia prostrata*, *Caragana stenophylla*, *Convolvulus ammammii*, *Allium tenuissimum*, respectively

2.2.2 联结系数 (AC) 由图 2 可知,21 个种对中,丰水年 AC 值在 $[-1, -0.6)$ 、 $[-0.6, -0.3)$ 、 $[-0.3, 0)$ 、 $(0, 0.3)$ 、 $[0.3, 0.6)$ 、 $[0.6, 1]$ 的种对数分别为 2、2、5、0、9、1、2。具有正关联性的种对占总数的 57.1%,其余种对具有负关联性。其中,具有明显负关联性的种对仅有 1-3(无芒隐子草-冷蒿)和 1-6(无芒隐子草-银灰旋花),具有中等负关联性的种对为 2-3(短花针茅-冷蒿)和 3-6(冷蒿-银灰旋花),其余 5 个种对具有弱负关联性;具有明显正关联性的种对仅有 4-6(木地肤-银灰旋花)和 5-6(狭叶锦鸡儿-银灰旋花),具有中等正关联性的种对为 4-7(木地肤-细叶韭),其余 9 个种对的正关联性较弱。

平水年 AC 值在 $[-1, -0.6)$ 、 $[-0.6, -0.3)$ 、 $[-0.3, 0)$ 、 $(0, 0.3)$ 、 $[0.3, 0.6)$ 、 $[0.6, 1]$ 的种对数分别为 4、3、3、0、8、2、1。具有正关联性的种对占总数的 52.4%,其余种对具有负关联性。其中,具有明显负关联性的种对有 4 个:1-3(无芒隐子草-冷蒿)、2-3(短花针茅-冷蒿)、1-6(无芒隐子草-银灰旋花)、6-7(银灰旋花-细叶韭);具有中等负关联性的

种对有 3 个:1-5(无芒隐子草-狭叶锦鸡儿)、3-4(冷蒿-木地肤)、4-6(木地肤-银灰旋花);其余 3 个种对具有弱负关联性。具有明显正关联性的种对仅有 5-7(狭叶锦鸡儿-细叶韭),具有中等正关联性的种对为 4-7(木地肤-细叶韭)和 5-6(狭叶锦鸡儿-银灰旋花),其余 8 个种对的正关联性较弱。

欠水年 AC 值在 $[-1, -0.6)$ 、 $[-0.6, -0.3)$ 、 $[-0.3, 0)$ 、 $(0, 0.3)$ 、 $[0.3, 0.6)$ 、 $[0.6, 1]$ 的种对数分别为 5、3、6、0、7、0、0,具有正关联性的种对占总数的 33.3%,其余种对具有负关联性。其中,具有明显负关联性的种对有 5 个:1-2(无芒隐子草-短花针茅)、1-7(无芒隐子草-细叶韭)、2-3(短花针茅-冷蒿)、2-6(短花针茅-银灰旋花)、6-7(银灰旋花-细叶韭);具有中等负关联性的种对有 3 个:1-4(无芒隐子草-木地肤)、2-4(短花针茅-木地肤)、2-5(短花针茅-狭叶锦鸡儿);其余 6 个种对具有弱负关联性。具有正关联性的 7 个种对均为弱正关联性。

丰水年表现出正关联的种对占 57.1%,平水年降至 52.4%,欠水年降至 33.3%,表明降水的减少

使主要物种之间的关系由正相关为主转变为负相关为主,即降水减少增强了主要物种之间的竞争。

2.2.3 共同出现百分率(PC) 图3显示,丰水年PC值在[0,0.2)、[0.2,0.4)、[0.4,0.6)、[0.6,1]的种对数分别为0、6、6、9。其中,PC值在[0.2,0.4)的为狭叶锦鸡儿与其他物种的共同出现百分率;PC值在[0.4,0.6)的种对有1-4(无芒隐子草-木地肤)、2-4(短花针茅-木地肤)、3-4(冷蒿-木地肤)、4-6(木地肤-银灰旋花)、4-7(木地肤-细叶韭),6-7(银灰旋花-细叶韭);其余种对PC值均在[0.6,1]。

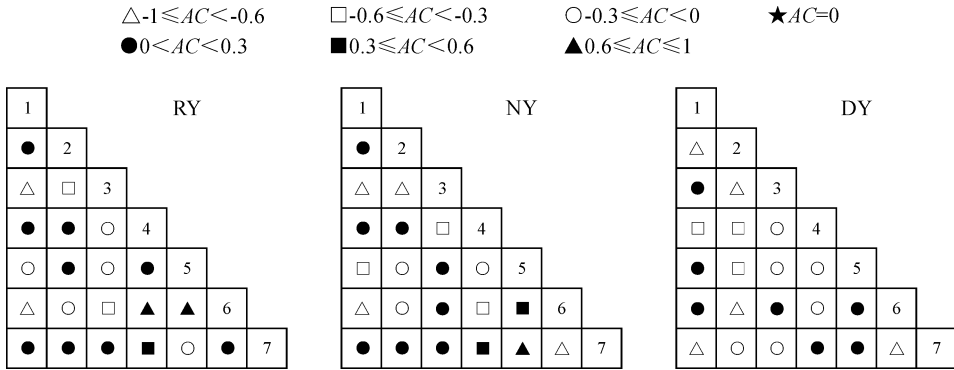
平水年PC值在[0,0.2)、[0.2,0.4)、[0.4,0.6)、[0.6,1]的种对数分别为3、3、1、14。其中,PC值在[0,0.2)的有1-5(无芒隐子草-狭叶锦鸡儿)、2-5(短花针茅-狭叶锦鸡儿)、4-5(木地肤-狭叶锦鸡儿);在[0.2,0.4)的有3-5(冷蒿-狭叶锦鸡儿)、5-6(狭叶锦鸡儿-银灰旋花)、5-7(狭叶锦鸡儿-细叶韭);在[0.4,0.6)的仅有4-6(木地肤-银灰旋花)、4-7(木地肤-细叶韭);其余种对PC值均在[0.6,1]。

欠水年PC值在[0,0.2)、[0.2,0.4)、[0.4,

0.6)、[0.6,1]的种对数分别为0、7、6、8。其中,在[0.2,0.4)的有1-5(无芒隐子草-狭叶锦鸡儿)、2-5(短花针茅-狭叶锦鸡儿)、3-5(冷蒿-狭叶锦鸡儿)、4-5(木地肤-狭叶锦鸡儿)、4-6(木地肤-银灰旋花)、5-6(狭叶锦鸡儿-银灰旋花);在[0.4,0.6)的有1-4(无芒隐子草-木地肤)、2-4(短花针茅-木地肤)、3-4(冷蒿-木地肤)、1-7(无芒隐子草-细叶韭)、4-7(木地肤-细叶韭)、6-7(银灰旋花-细叶韭);其余种对PC值均在[0.6,1]。

可见,平水年狭叶锦鸡儿与其他物种共同出现百分率PC最低,木地肤与其他物种共同出现百分率PC最高,其他种对的PC值在3个降水年型下的变化较小,均呈现紧密的种间关系。

2.2.4 OI 指数、DI 指数 首先,由图4可知,丰水年OI指数仅分布在[0.4,0.6)和[0.6,1]两个区间内,除狭叶锦鸡儿与其他物种间的OI值集中在[0.4,0.6),关联程度稍弱外,剩余的15个种对间OI指数均在[0.6,1],具有紧密的关联性,相伴出现的几率最大。平水年狭叶锦鸡儿与无芒隐子草、短



RY. 丰水年; NY. 平水年; DY. 欠水年; 1. 无芒隐子草; 2. 短花针茅; 3. 冷蒿; 4. 木地肤; 5. 狭叶锦鸡儿; 6. 银灰旋花; 7. 细叶韭。下同

图2 不同降水年型下短花针茅荒漠草原7个主要物种的种间联结系数AC

RY. Rainy years; NY. Normal years, DY. Dry years; 1. *Cleistogenes songorica*; 2. *Stipa breviflora*; 3. *Artemisia frigida*; 4. *Kochia prostrata*; 5. *Caragana stenophylla*; 6. *Convolvulus ammannii*; 7. *Allium tenuissimum*. The same as below

Fig. 2 Association coefficient of 7 main species in different precipitation years in a *S. breviflora* desert steppe

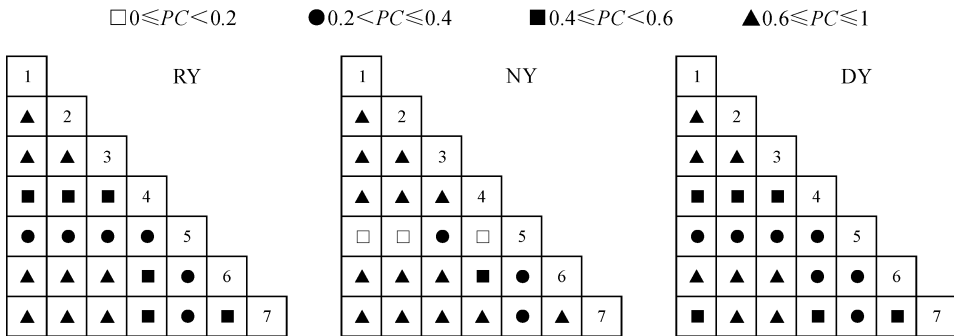


图3 不同降水年型下短花针茅荒漠草原7个主要物种的共同出现百分率

Fig. 3 Percentage of co-occurrence of 7 main species in different precipitation years in a *S. breviflora* desert steppe

花针茅、木地肤的 OI 指数由 $[0.4, 0.6)$ 降至区间 $[0.2, 0.4)$, 相伴出现的几率降低, 而与其他种对的 OI 指数仍在 $[0.4, 0.6)$ 。其余 15 个种对间 OI 指数均在 $[0.6, 1]$ 。欠水年狭叶锦鸡儿与木地肤 OI 指数在 $[0.2, 0.4)$, 与其他物种的 OI 指数均在区间 $[0.4, 0.6)$, 剩余的 15 个种对中, 仅 4-6(木地肤-银灰旋花)的 OI 指数降至 $[0.4, 0.6)$, 其余仍在 $[0.6, 1]$ 。

其次, DI 指数的表现与 OI 指数基本一致, 3 个降水年型下的变化同样来自狭叶锦鸡儿, 狭叶锦鸡儿与其他物种的 DI 值也呈现丰水年 $>$ 欠水年 $>$ 平水年的趋势(图 5)。

3 讨论

种间联结的正负反映了植物种对的环境适应性和种间关系。种间联结为正时, 物种对环境的适应性相似, 表现为协同共存的亲和关系; 种间联结为负时, 物种对环境的适应性不同, 表现为相互排斥的竞争关系^[22]。采用多指标计算种间联结性, 有助于全面阐述不同降水年型下荒漠草原主要植物的种间关系。其中, 总体联结性可以确定多物种间关联性的正负及显著性; χ^2 检验用来判断种对间联结是否显

著, 却不能明确种间联结的强弱^[23]; AC 值能够判定种间联结的正负和强弱, 但当 d 较大时 AC 的值偏高; PC 、 OI 、 DI 则可以很好地解释种对间的正相互作用。

本研究中, 短花针茅荒漠草原主要植物种出现的频次并未表现出随降水减少而下降的趋势, 丰水年主要物种之间总体呈现显著的正联结性, 正关联性的种对占 57.1%; 平水年呈现出显著的正联结性, 正关联性的种对占总数的 52.4%; 欠水年呈现不显著负联结性, 负关联的种对占比最大, 高达 66.7%。降水减少使群落的种间联结由正转负, 表明水分的下降导致主要物种之间的关系由协同共存为主转变为相互竞争为主。这一结论与宁夏盐池荒漠草原的相关研究结果不同, 该研究认为年降水量越大, 植物生长状况越好, 密度越大, 生态位宽度与生态位重叠值越高, 物种间竞争越激烈^[24]。环境胁迫理论也认为, 干旱等胁迫会使种间正相互作用更加显著^[25-27], 这是由于一些物种的存在可以改善所处的小生境, 形成有利于另外一些物种所需的生态位, 这些物种之间因而呈现正相关性^[28-30]。然而, 在干旱、半干旱区的研究对这一理论提出质疑, 发现水

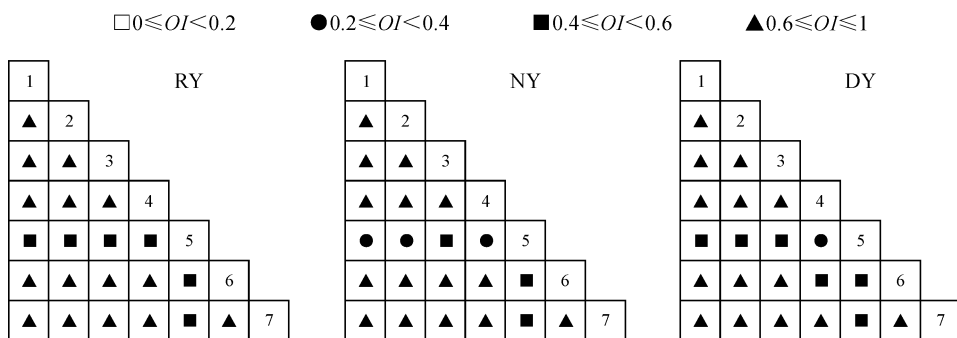


图 4 不同降水年型下短花针茅荒漠草原 7 个主要物种的 OI 指数

Fig. 4 OI index of 7 main species in different precipitation years in a *S. breviflora* desert steppe

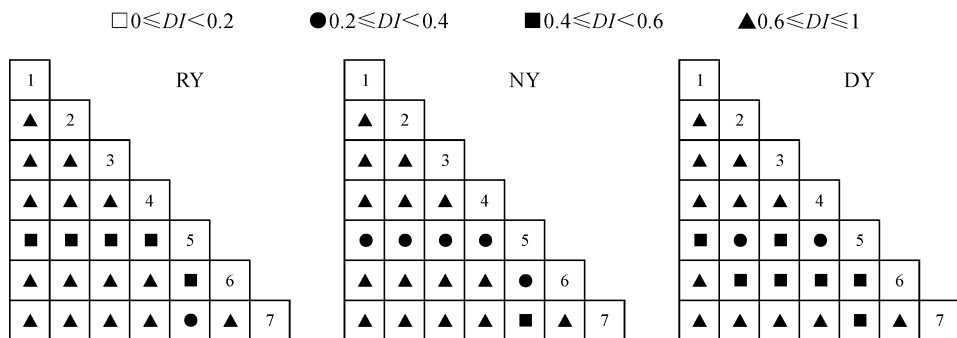


图 5 不同降水年型下短花针茅荒漠草原 7 个主要物种的 DI 指数

Fig. 5 DI index of 7 main species in different precipitation years in a *S. breviflora* desert steppe

分或养分的降低并未增强种间的正相关作用^[31-33],干旱胁迫时,群落中植物种间的资源耗费与竞争关系处于主导地位,正相关作用相应下降^[34],这与本研究的结论一致,原因是在干旱的短花针茅荒漠草原区,植物生长的主要限制因子是水分,降水减少时,植物争夺有限水分、养分等资源,在水分需求上与资源利用的差异导致种群竞争增加,物种间的负相关作用增强,仅部分具有相似生态适应性或生态位重叠部分较小的种群间仍保持正相关关系。另外,种间联结性的正负与种群的生态属性密切相关,如果可以计算出不同降水梯度下短花针茅荒漠草原种群生态位宽度与重叠值,就能够更加合理解释降水年型变化对种间关系的影响,但目前尚未有相关结论,仍需进一步开展监测与研究。

值得注意的是,降水年型的变化主要对短花针茅荒漠草原狭叶锦鸡儿与其他物种的共同出现百分率 *PC*、*OI* 指数、*DI* 指数有影响,呈现丰水年 > 欠水年 > 平水年的特征,这是由于狭叶锦鸡儿的叶面积

小、渗透势与蒸腾作用低、水分利用效率强,具有很强的干旱适应力,能够通过形态和水分调节能力上的变异应对干旱胁迫,表现为欠水年在样方中出现的频次甚至高于平水年,与其他物种的正相互作用也并未降低^[35]。

4 结 论

本研究考察了短花针茅荒漠草原主要物种的总体联结性,并基于 2×2 列联表,计算了主要物种的种间联结性,分析了降水对群落种间联结性的影响规律与成因。结果表明:随着年降水量的减少,主要物种出现的频次并未下降,总体联结性表现为丰水年显著正相关、平水年不显著正相关、欠水年不显著负相关;丰水年、平水年、欠水年正关联的种对数分别占总数的 57.1%、52.4%、33.3%,降水量的下降致使种对间的关系由协同共存为主转变为相互竞争为主;降水主要影响狭叶锦鸡儿与其他物种相伴出现的几率,体现了狭叶锦鸡儿的耐旱属性。

参考文献:

- [1] 杨晓东,傅德平,袁月,等. 新疆艾比湖湿地自然保护区主要植物的种间关系[J]. 干旱区研究, 2010, **27**(2): 249-256.
YANG X D, FU D P, YUAN Y, *et al.* Analysis on interspecific relationship of the dominant plant species in the Ebinur wetland nature reserve, Xinjiang [J]. *Arid Zone Research*, 2010, **27**(2): 249-256.
- [2] PREVEY J S, SEASTEDT T R. Effects of precipitation change and neighboring plants on population dynamics of *Bromus tectorum* [J]. *Oecologia*, 2015, **179**(3): 765-775.
- [3] 康冰,刘世荣,蔡道雄,等. 南亚热带人工杉木林灌木层物种组成及主要木本种间联结性[J]. 生态学报, 2005, **25**(9): 2 173-2 179.
KANG B, LIU S R, CAI D X, *et al.* Species composition and correlation of understorey woody plants in chinese fir plantation in the lower subtropical area [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(9): 2 173-2 179.
- [4] 房飞,胡玉昆,张伟,等. 高寒草原植物群落种间关系的数量分析[J]. 生态学报, 2012, **32**(6): 1 898-1 907.
FANG F, HU Y K, ZHANG W, *et al.* Numerical analysis of inter-specific relationships in Alpine steppe community in Bayanbulak [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(6): 1 898-1 907.
- [5] SCHULTER D. A variance test for detecting species association, with some example applications [J]. *Ecology*, 1984, **65**(3): 998-1 005.
- [6] 郭志华,卓正大,陈洁,等. 庐山常绿阔叶、落叶阔叶混交林乔木种群种间联结性研究[J]. 植物生态学报, 1997, **21**(5): 424-432.
GUO Z H, ZHUO Z D, CHEN J, *et al.* Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Lushan Mountain [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, **21**(5): 424-432.
- [7] 徐满厚,刘敏,翟大彤,等. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. 生态学报, 2016, **36**(24): 8 224-8 233.
XU M H, LIU M, ZHAI D T, *et al.* A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(24): 8 224-8 233.
- [8] 刘海,杜如万,王勇,等. 紫茎泽兰对四川省凉山州共生植物种间联结性及稳定性的影响[J]. 生态学报, 2017, **37**(15): 5 031-5 038.
LIU H, DU R W, WANG Y, *et al.* Effects of *Eupatorium adenophorum* on interspecific association and the stability of companion species in Liangshan Prefecture of Sichuan Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(15): 5 031-5 038.
- [9] 许振柱,周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展[J]. 自然科学进展, 2003, **13**(2): 113-120.
XU Z Z, ZHOU G S. Advances in the adaptation of terrestrial plants to global changes [J]. *Progress in Natural Science*, 2003, **13**(2): 113-120.
- [10] HUTCHINGS M J, WIJESINGHE D K. Performance of a clonal species in patchy environments: effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales [J]. *Evolutionary Ecology*, 2008, **22**(3): 313-324.

- [11] BROOKER R B. Plant-plant interactions and environmental change[J]. *New Phytologist*, 2006, **171**(2): 271-284.
- [12] BERTNESS M D, CALLAWAY R M. Positive interactions in communities[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, **9**(5): 191-193.
- [13] MICHALET R, BROOKER R W, CAVIERES L A, *et al.* Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? [J]. *Ecology Letters*, 2006, **9**(7): 767-773.
- [14] HE Q, BERTNESS M D, ALTIERI A H. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress[J]. *Ecology Letters*, 2013, **16**(5): 695-706.
- [15] HE Q, BERTNESS M D. Extreme stresses, niches, and positive species interactions along stress gradients[J]. *Ecology*, 2014, **95**(6): 1 437-1 443.
- [16] DORMANN CARSTEN F, BROOKER ROB W. Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach [J]. *Acta Oecologica*, 2002, **23**(5): 297-301.
- [17] MAESTRE F T, VALLADARES F, REYNOLDS J F. Is the change of plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments[J]. *Journal of Ecology*, 2005, **93**(4): 748-757.
- [18] 王忠武. 载畜率对短花针茅荒漠草原生态系统稳定性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009.
- [19] 张北赢, 徐学选, 刘文兆, 等. 黄土丘陵沟壑区不同降水年型下土壤水分动态[J]. *应用生态学报*, 2008, **19**(6): 1 234-1 240.
- ZHANG B Y, XU X X, LIU W Z, *et al.* Dynamic changes of soil moisture in loess hilly and gully region under effects of different yearly precipitation patterns[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(6): 1 234-1 240.
- [20] 王伯荪, 彭少麟. 南亚热带常绿阔叶林种间联结测定技术研究. I. 种间联结测式的探讨与修正[J]. *植物生态学报*, 1985, **9**(4): 274-279.
- WANG B S, PENG S L. Studies on the measuring techniques of interspecific association of lower-subtropical evergreen-broadleaved forests. I. The exploration and the revision on the measuring formulas of interspecific association[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1985, **9**(4): 274-279.
- [21] 张金屯, 焦 蓉. 关帝山神尾沟森林群落木本植物种间联结性与相关性研究[J]. *植物研究*, 2003, **23**(4): 458-463
- ZHANG J T, JIAO R. Interspecific association between woody plants in Shenweigou of Guandi Mountains, Shanxi Province[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2003, **23**(4): 458-463.
- [22] 杨兆静, 张钦弟, 李 豪, 等. 山西五鹿山自然保护区暴马丁香群落木本植物种间联结性分析[J]. *植物科学学报*, 2013, **31**(1): 42-48.
- YANG Z J, ZHANG Q D, LI H, *et al.* Inter-specific correlations among dominant populations of woody *Syringa reticulata* communities in Wulu Mountain nature reserve, Shanxi Province of China[J]. *Plant Science Journal*, 2013, **31**(1): 42-48.
- [23] LEGENDRE P, LEGENDRE L F J. Numerical Ecology [M]. 3rd Ed. Amsterdam: Elsevier, 2012.
- [24] 程中秋, 张克斌, 刘 建, 等. 宁夏盐池荒漠草原区天然草地植物生态位研究[J]. *水土保持研究*, 2011, **18**(3): 36-40, 47.
- CHENG Z Q, ZHANG K B, LIU J, *et al.* The study on vegetable niche of natural grassland of desertification grassland region in Yanchi County, Ningxia[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2011, **18**(3): 36-40, 47.
- [25] CALLAWAY R M. Positive Interactions and Interdependence Inplant Communities[M]. Springer Netherlands, 2007.
- [26] ARMAS C, RODRIGUEZ-ECHEVERRIA S, *et al.* A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2011, **22**(5): 818-827.
- [27] MCLINTIRE E J, FAJARDO A. Facilitation as a ubiquitous driver of biodiversity [J]. *The New Phytologist*, 2014, **201**(2): 403-416.
- [28] GROSS K. Positive interactions among competitors can produce species-rich communities[J]. *Ecology Letters*, 2008, **11**(9): 929-936.
- [29] HOLMGREN M, SCHEFFER M. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited [J]. *Journal of Ecology*, 2010, **98**(6): 1 269-1 275.
- [30] SOLIVERES S, ELDRIDGE D J, HEMMINGS F, *et al.* Nurse plant effects on plant species richness in drylands: the role of grazing, rainfall and species specificity [J]. *Perspectives in Plant Ecology*, 2012, **14**(6): 402-410.
- [31] TIELBÖRGER, KADMON R. Indirect effects in a dessert plant community: is competition among annuals more intense under shrub canopies [J]. *Plant Ecology*, 2000, **150**: 53-63.
- [32] MAESTRE F T, CORTINA J. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe[J]. *Proceedings of the Royal Society of London*, 2004, **271**(5): S331-S333.
- [33] ARMAS C, PUGNAIRE F I. Plant interactions govern population dynamics in a semiarid plant community[J]. *Journal of Ecology*, 2010, **93**(5): 978-989.
- [34] MAESTRE FERNANDO T, CALLAWAY RAGAN M, FERNANDO VALLADARES, *et al.* Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities [J]. *Journal of Ecology*, 2009, **97**(2): 199-205.
- [35] 马成仓, 高玉葆, 蒋福全, 等. 小叶锦鸡儿和狭叶锦鸡儿的生态和水分调节特性比较研究[J]. *生态学报*, 2004, **24**(7): 1 442-1 451.
- MA C C, GAO Y B, JIANG F Q, *et al.* The comparison studies of ecological and water regulation characteristics of *Caragana microphylla* and *Caragana stenophylla* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(7): 1 442-1 451.