

石羊河尾间青土湖荒漠植物群落种间关联及生态位研究

耿东梅¹,赵 鹏²,陈亚东³,张裕年²,段晓峰²

(1.甘肃省水利水电勘测设计研究院有限责任公司,甘肃 兰州 730010;

2.甘肃省治沙研究所,甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室,甘肃 兰州 730070;

3.甘肃省农村饮水安全管理办公室,甘肃 兰州 730010)

摘要:探究荒漠植物群落种间关系,为石羊河尾间干涸湖泊植被恢复与重建提供理论支撑。2018年9月,在石羊河下游青土湖设置3条调查样带,共调查灌木样方27个,草本样方81个。采用方差比率法、 χ^2 检验、Pearson相关、Spearman秩相关、联结系数Ochiai和生态位量化方法,开展荒漠植物群落种间关联程度、生态位宽度及生态位重叠特征研究。结果表明:青土湖荒漠植物群落包括24种植物,其中灌木8种,多年生草本8种,一年生草本8种,草本植物占总物种数的66.67%。不同生活型荒漠植物中重要值最大的分别为白刺(*Nitraria tangutorum*)、芦苇(*Phragmites australis*)和猪毛菜(*Salsola collina*)。方差比率分析表明,青土湖荒漠植物群落种间总体上呈不显著负联结关系,群落处于波动演替状态。Ochiai系数0~0.3的种对占总对数的72.83%,种对间的相关性较弱。生态位宽度较大的灌木有白刺(21.728)、梭梭(*Haloxyylon ammodendron*)(10.321)、黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)(5.711);多年生草本有芦苇(12.556)、黄花补血草(*Limonium aureum*)(4.874)、荒漠黄耆(*Astragalus grubovii*)(4.248);一年生草本有猪毛菜(9.340)、盐生草(*Halogeton glomeratus*)(7.822)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)(6.237)。生态位重叠较大的种对有灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)和碟果虫实(*Corispermum patelliforme*)(0.84)、沙蒿(*Artemisia desertorum*)和戈壁驼蹄瓣(*Zygophyllum gobicum*)(0.77)、黄花补血草和画眉草(*Eragrostis pilosa*)(0.77)、砂蓝刺头(*Echinops gmelinii*)和红砂(*Reaumuria soongarica*)(0.75)。群落物种生态位重叠均值为0.12,种间竞争较小。建议在石羊河下游青土湖人工植物群落构建过程中重视种间关系,选择种间竞争小的灌木和多年生草本植物作为生态恢复的植物种。

关键词:荒漠植物;种间关联;生态位;青土湖**中图分类号:**Q145 **文献标志码:**A **文章编号:**1674-3075(2024)02-0121-11

种间关联性是指由于环境因子差异导致的不同植物种群空间分布上共同出现的程度(段后浪等, 2018),能反映区域尺度群落植物种共存,也是研究植物种间关系的主要手段(李怀珠等, 2020)。相同环境条件下,种间正联结体现了相互作用的存在对一方、或双方是有利的,如互惠共生。负联结体现了物种间的排斥性,如竞争。种间联结程度的客观测定对研究群落格局和演替恢复具有重要的理论意义和应用价值(刘萍萍等, 2000)。作为物种属性特征之一,生态位是指特定尺度下物种在特定生态环境中的功能地位,体现了环境对物种的影响及其相互作用(Hurlbert, 1978),能定量反映物种与环境之间的相互

关系(张光明等, 1997),同时能够较好地解释群落演替过程种群的环境适应性和资源利用能力,已成为描述植物群落物种间关系的重要方法。生态位和种间关联在很大程度上解释了群落物种的空间分布及其对环境资源的利用(江焕等, 2019),二者的联合研究将有助于更好地了解优势种资源利用的生态习性及其相互关系,为荒漠植物物种多样性保护和林地管理提供依据(Shao & Zhang, 2021)。

石羊河尾间青土湖是阻挡腾格里沙漠与巴丹吉林沙漠合拢的重要生态屏障。连续多年生态补水形成的人工季节性湖面蒸发成为夏季降水水汽来源之一,对改善湖区生态环境具有重要的意义(赵鹏等, 2019)。已有研究集中在植物群落与土壤环境的关系(韩福贵等, 2021; 顾梦鹤等, 2021)、水分来源(姜生秀等, 2019)、植被特征与地表输沙量关系(郭树江等, 2021),针对荒漠植物群落种间关系及物种共存的量化研究相对匮乏。因此,基于野外样方调查资料,开展荒漠植物群落种间关联程度、生态位宽度及生态位重叠特征研究,对干涸湖泊的植被恢复与重建具有重要理论指导意义。

收稿日期:2022-04-09 **修回日期:**2023-11-05**基金项目:**国家自然科学基金(42207109,32060371);第二批陇原青年英才项目“[2023]11号”。**作者简介:**耿东梅,1989年生,女,工程师,主要从事水土保持研究。E-mail:313961565@qq.com**通信作者:**赵鹏,1987年生,男,研究员,主要从事荒漠化防治研究。E-mail:zhpg1987@sina.com

1 材料与方法

1.1 研究区概况

民勤县地处石羊河流域下游,东、北、西三面被腾格里和巴丹吉林沙漠包围,生态环境脆弱,属典型的温带大陆性荒漠气候。石羊河下游位于干草原向荒漠过渡区域,有天然种子植物 23 科,73 属,123 种(刘虎俊等, 2006)。青土湖位于石羊河终端(图 1),是潴野泽湖群的一部分,历史上曾面积曾达到 400 km²。然而,由于人类活动的影响,特别是 20 世纪 50 年代石羊河上游的农业灌溉,导致入湖径流大量减少,青土湖逐渐干涸(赵强等, 2003)。青土湖经历了多次气候变化,湖泊的生态系统和植物群落受到较大影响。近年来,随着生态补水的实施,青土湖的植物群落呈现出草甸-盐化草甸-荒漠的梯度分布(刘淑娟等, 2017)。然而,生态环境的恢复是个长期的过程,目前仍面临着土壤盐渍化等问题(杨志辉等, 2020)。

1.2 野外调查

2018 年 9 月,依据石羊河下游青土湖典型植被分布及生境特征,由南到北共设置 3 条荒漠植物群落调查样带(图 1)。每条样带上间隔 500 m 设置 1 个 100 m×100 m 样地,每个样地平行设置间隔 30 m 的 10 m×10 m 灌木样地 3 个,同时每个灌木样方内沿对角线设置 3 个 1 m×1 m 的草本样方,共调查灌木样方 27 个,草本样方 81 个。统计记录样方内植物种的种类、个体数、盖度、高度。用 GPS 记录样地经纬度、海拔。

1.3 数据处理

1.3.1 重要值 在统计各样地植物高度、盖度、密度及频度的基础上,采用日本学者沼田真(1979)的计测方法计算物种重要值(important value, IV)(戈峰, 2000),计算公式如下:

$$\text{相对密度} = \frac{\text{某个种的密度}}{\text{全部种的总密度}} \times 100\%$$

①

$$\text{相对频度} = \frac{\text{某个种的频度}}{\text{全部种的总频度}} \times 100\%$$

②

$$\text{相对盖度} = \frac{\text{某个种的盖度}}{\text{全部种的总盖度}} \times 100\%$$

③

$$\text{相对高度} = \frac{\text{某个种的高度}}{\text{全部种的总高度}} \times 100\%$$

④

重要值 IV=(相对密度+相对频度+相对盖度+相对高度)/4

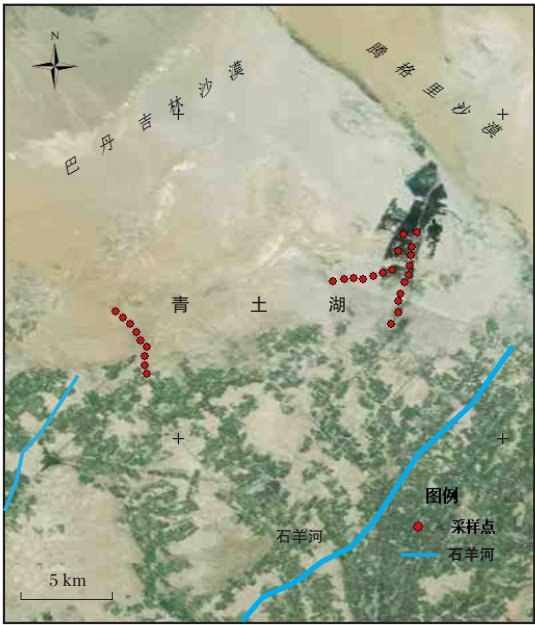


图 1 研究区采样点分布

Fig.1 Location of the sampling points in study area

1.3.2 总体联结性检验 采用Schuler(1984)创立的方差比率法(VR)测定种间总体关联性(Schluter, 1984),并用统计量W检验测定其关联的显著性,计算公式如下:

$$VR = \frac{S_T^2}{Q_T^2} = \frac{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2}{\sum_{i=1}^s (1 - P_i)}$$

⑤

$$W = VR \times N$$

⑥

式中: $P_i=n_i/N$, n_i 为物种*i*出现的样方数; N 为样方总数; T_j 为样方*j*中出现的研究物种总数; t 为样方中物种的平均数; Q_T^2 为总物种方差,即所有物种出现频率的方差; S_T^2 为所有样方物种的方差。

VR=1 表示种间无关联;VR>1 或 VR<1,表示物种间总体上呈净的正关联或负关联。若 $\chi^2_{(0.95,N)} < W < \chi^2_{(0.05,N)}$,则种间关联不显著;反之,种间关联显著。

1.3.3 种间联结测度 种间联结采用 χ^2 定性检验,根据 2×2 联列表的 χ^2 统计量测定成对种间的联结性。选取调查样地内优势物种,将 $M \times N$ (M 为物种数, N 为样方数)的原始矩阵转化为 0,1 形式的二元数据矩阵,然后分别构建 2×2 联列表,并统计 a 、 b 、 c 、 d 的值。其中, a 为含有 2 个种 A 和 B 的样方数; b 为只含有种 B 的样方数; c 为只含种 A 的样方数; d 为 2 个种都不存在的样方数; N 为样方总数。当某个种的频度为 100% 时, b 与 d 值加权为 1。

校验2个种群关联与否一般采用 χ^2 校验, 由于取样为非连续的, 非连续数据的 χ^2 值计算采用Yates的连续校正公式(宋永昌, 2017):

$$\chi^2 = \frac{N(|ad - bc| - 0.5N)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (7)$$

式中: N 为样方总数; a 表示2个物种同时出现的样方数; b 、 c 表示有且仅有1个物种出现的样方数, d 表示2个物种均未出现的样方数。当 $ad > bc$ 时为正联结, $ad < bc$ 时为负联结。若 $\chi^2 < 3.841$, 表示种对间独立分布; 若 $3.841 < \chi^2 < 6.635$, 表示种间联结显著, 若 $\chi^2 > 6.635$, 表示种对间联结性极显著($P < 0.01$)。

χ^2 检验仅定性的判断了种间联结性, 无法区分联结强度的大小, 不能清楚地表达物种间联结性的差异性(张东梅等, 2018)。Pearson相关检验和Spearman秩相关检验则基于数量数据, 能比较准确客观地反映物种间的线性关系, 从而能对 χ^2 检验进行有效的补充和完善。因此, 在进行种间联结 χ^2 检验后, 需进一步采用Pearson相关检验和Spearman秩相关检验确定其联结程度。本研究利用物种重要值作为数量指标, 对种对间的线性关系进行Pearson相关系数和Spearman秩相关定量分析, 见式(8)和式(9)。

$$r_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)(x_{kj} - \bar{x}_k)}{\sqrt{\sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 \sum_{j=1}^N (x_{kj} - \bar{x}_k)^2}} \quad (8)$$

式中: N 为样方数目; x_{ij} 和 x_{kj} 分别是种 i 和种 k 在样方 j 中的多度值, 它们分别组成2个向量 x_i 和 x_k ; $\bar{x}_i$ 和 $\bar{x}_k$ 分别是种 i 和种 k 在所有样方中多度的平均值。 r_{ik} 值域为 $[-1, 1]$, 正值表示正相关, 负值表示负相关。

$$r_s(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 (x_{kj} - \bar{x}_k)^2}{N^3 - N} \quad (9)$$

式中: N 为总样方数, x_{ij} 和 x_{kj} 分别为种 i 和种 j 在样方 k 中的秩。

采用Ochiai(OD)指数进一步测定种间关联程度。OI指数表示种对相伴出现几率和关联程度, 在种数较多时, 可有效避免 d 值过大导致的联结系数AC偏高的缺点, 更好反映关联性不明显物种间共同出现的几率。

$$OI = \frac{a}{\sqrt{a+b} \times \sqrt{a+c}} \quad (10)$$

式中: a 、 b 、 c 同上; OI的值域为 $[0, 1]$, 越接近1, 表示种对间的正关联越显著。

1.3.4 生态位宽度及重叠度计算 采用经修正的公式计算生态位宽度(B_i)(Colwell & Futuyma, 1971):

$$B_i = \frac{1}{r \times \sum_{k=1}^r (P_{ik})^2} \quad (11)$$

采用Pianka(1973)提出的公式计算生态位重叠(O_{ij}):

$$O_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^r P_{ik} \times P_{jk}}{\sum_{k=1}^r (P_{ik})^2 \times \sum_{k=1}^r (P_{jk})^2} \quad (12)$$

式中: B_i 为第 i 物种的生态位宽度; O_{ij} 表示物种 i 和 j 的生态位重叠; P_{ik} 和 P_{jk} 分别为第 i 与第 j 物种在第 k 个资源水平下的重要值占该物种在所有资源水平上重要值总和的比例; r 为资源水平数。

基于R 4.0.3软件程序包spaa中函数sp.pair、sp.assoc、niche.width、niche.overlap, 分别计算 χ^2 检验、Pearson相关系数、Spearman秩相关系数、Ochiai系数、生态位宽度、生态位重叠。

2 结果与分析

2.1 物种重要值

根据野外调查结果(表1), 石羊河尾间青土湖荒漠植物群落共有植物24种, 其中: 灌木8种, 优势种有白刺、梭梭、盐爪爪、黑果枸杞。多年生草本植物8种, 优势种有芦苇、黄花补血草、戈壁驼蹄瓣; 一年生草本植物有8种, 优势种有猪毛菜、沙蓬、盐生草。根据累计重要值, 荒漠植物群落可命名为白刺+芦苇+猪毛菜, 以湿生耐盐碱植物种为主。群落层片结构简单, 以一年生和多年生草本植物为主, 占总物种数的66.67%, 生境多为盐碱滩地、半固定沙丘。

2.2 总体关联性

根据物种之间的二元数据矩阵, 采用方差比率(VR)法检验所有物种的总体相关性。对照多物种间关联性判别标准(Schluter, 1984), 青土湖荒漠植物群落总体方差比率 $VR = 0.92$, 小于1, 表明物种间总体关联表现为负关联。统计量 W 为25.66介于 $\chi^2_{(0.95, N)}$ 和 $\chi^2_{(0.05, N)}$ 区间, 表明植物群落种间关联性不显著($P > 0.05$), 物种分布相对独立(表2)。

表 1 石羊河下游青土湖荒漠植物群落物种重要值和生态位宽度

Tab.1 Species importance value and niche width of desert plant community in Qingtu Lake, the tail of Shiyang River

编号	植物种	生活型	重要值	生态位宽度
Hal	梭梭 <i>Haloxylon ammodendron</i> (C. A. Mey.) Bunge	灌木	359.70	10.321
Ara	沙蒿 <i>Artemisia desertorum</i> Spreng.	半灌木	25.62	3.549
Nit	白刺 <i>Nitraria tangutorum</i> Bobr.	灌木	881.51	21.728
Tar	多枝柽柳 <i>Tamarix chinensis</i> Lour.	灌木	118.02	5.124
Res	红砂 <i>Reaumuria soongarica</i> (Pallas) Maximowicz	灌木	25.45	1.991
Cak	柠条锦鸡儿 <i>Caragana korshinskii</i> Kom.	灌木	9.96	1.023
Lyr	黑果枸杞 <i>Lycium ruthenicum</i> Murray	灌木	101.27	5.711
kaf	盐爪爪 <i>Kalidium foliatum</i> (Pall.) Moq.	灌木	175.42	5.139
Agc	沙生冰草 <i>Agropyron cristatum</i> var. <i>desertorum</i>	多年生草本	19.11	1.014
Pha	芦苇 <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	多年生草本	542.09	12.556
Soc	苦豆子 <i>Sophora alopecuroides</i> L.	多年生草本	4.68	1.234
Peh	骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i> L.	多年生草本	6.82	1.003
Lia	黄花补血草 <i>Limonium aureum</i> (L.) Hill.	多年生草本	93.07	4.874
Asm	荒漠黄耆 <i>Astragalus grubovii</i> Sanchir	多年生草本	34.66	4.248
Zyg	戈壁驼蹄瓣 <i>Zygophyllum gobicum</i> Maxim.	多年生草本	72.91	2.781
Kac	花花柴 <i>Karelinia caspia</i> (Pall.) Less.	多年生草本	6.35	2.028
Hag	盐生草 <i>Halogeton glomeratus</i> (Bieb.) C. A. Mey.	一年生草本	144.97	7.822
Sac	猪毛菜 <i>Salsola collina</i> Pall.	一年生草本	164.13	9.340
Erp	画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i> (L.) Beauv.	一年生草本	6.27	1.994
Com	碟果虫实 <i>Corispermum patelliforme</i> Iljin	一年生草本	67.14	2.330
Bad	雾冰藜 <i>Bassia dasyphylla</i> (Fisch. et Mey.) O. Kuntze	一年生草本	83.73	6.237
Ags	沙蓬 <i>Agriophyllum squarrosum</i> (L.) Moq.	一年生草本	149.52	5.776
Chg	灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i> L.	一年生草本	3.06	1.212
Ecg	砂蓝刺头 <i>Echinops gmelinii</i> Turcz.	一年生草本	4.54	1.326

表 2 石羊河尾间青土湖荒漠植物群落总体关联性

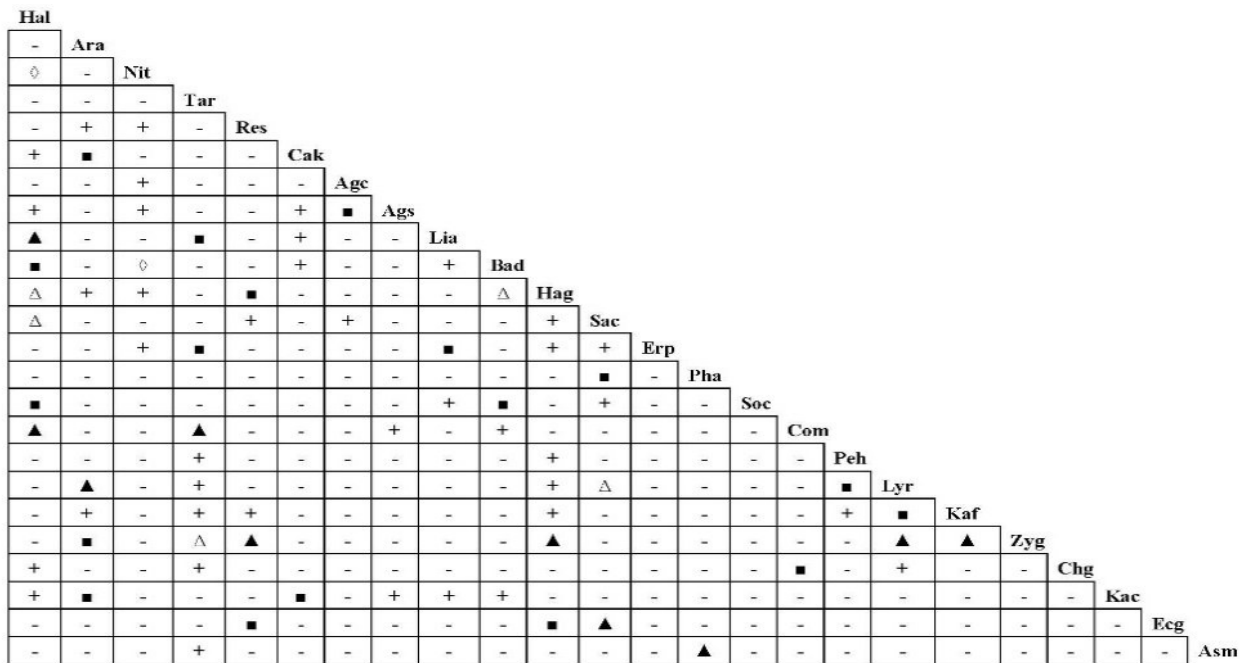
Tab. 2 Overall species association of desert vegetation community in in Qingtu Lake, the tail of Shiyang River

方差比率	统计量	联结类型	$\chi^2_{(0.95,N)}$	$\chi^2_{(0.05,N)}$	显著性
0.92	25.66	负联结	16.93	41.34	不显著

从 Yates 校正公式的 χ^2 检验半矩阵图可知,湖区 24 个植物种组成的 276 个种对中,正关联种对 223 个,占总对数的 80.80%。其中,不显著、显著、极显著正联结的种对分别有 192、3、28 个,分别占总对数的 69.57%、1.09%、10.14%。负关联种对 53 个,占总物种对数 19.20%,不显著、显著、极显著负联结的种对分别为 50、3、0 个。正负联结种对的比值为 4.21,正联结占优势。显著联结种对有 34 个,检验显著率为 12.32%;有 242 个种对不显著联结,占总种对数的 87.68%(图 2)。Ochiai 关联指数在 0~0.3 的种对数为 201 对,占总对数的 72.83%,表明种间联结松散,对资源的竞争较弱,群落处在波动之中(表 3)。

从 Pearson 相关半矩阵图可知(图 3),276 个种对中,正关联种对 67 个,占总对数的 24.28%。其中,不显著、显著、极显著正联结的种对分别有 39、10、18 个,分别占总物种数的 14.13%、3.62%、6.52%。负关联种对 209 个占总物种对数的 75.72%,不显著、显著、极显著负联结的种对分别有 202、5、2 个,分别占总对数的 73.19%、1.81%、0.72%。正负联结种对的比值为 0.32,负联结占优势。该结论与物种总体联结性呈负联结的判断一致。显著联结种对有 25 个,检验显著率为 9.06%;有 251 个种对不显著联结,占总种对数的 90.94%。

从 Spearman 秩相关半矩阵图可知(图 4),青土湖 276 个种对中,正关联种对 90 个,占总对数的 32.61%。其中,不显著、显著、极显著正联结的种对分别有 49、16、25 个,分别占总物种数的 17.75%、5.80%、9.06%。负关联种对 186 个,占总物种对数的 88.57%,不显著、显著、极显著负联结的种对分别有 155、19、12 个,分别占总对数的 56.16%、6.88%、4.35%。正负联结种对的比值为 0.48,负联

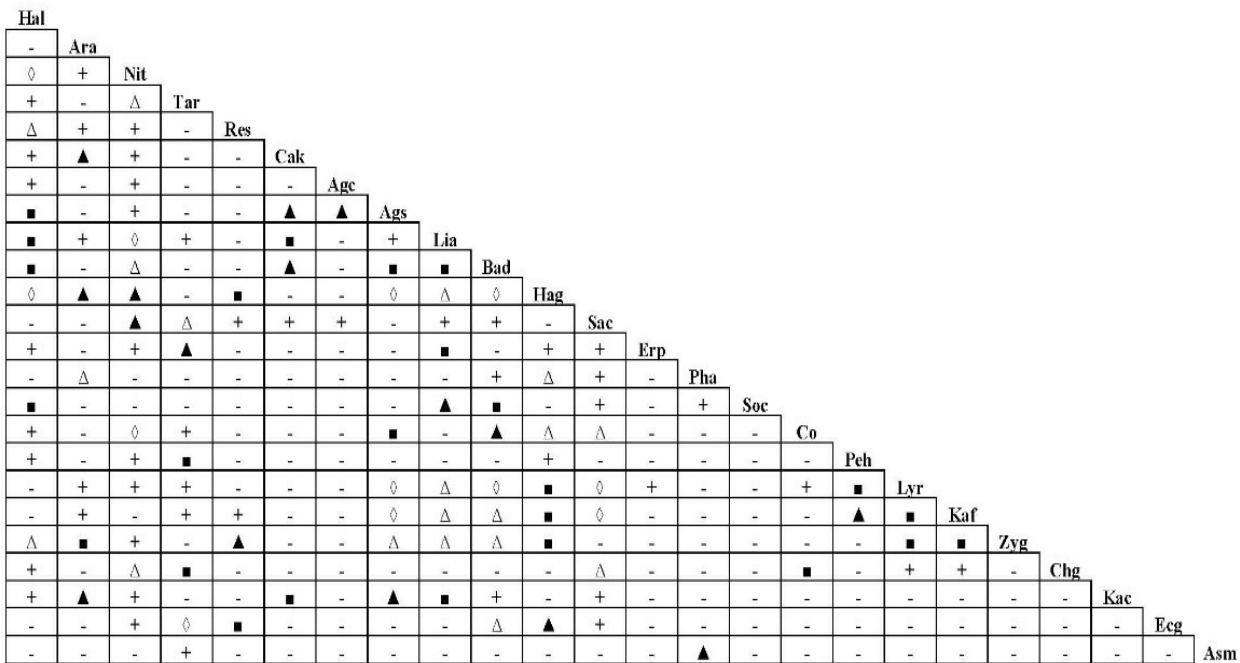


+ : 不显著正相关; ▲ : 显著正相关; ■ : 极显著正相关; ◇ : 极显著负相关; Δ : 显著负相关; - : 不显著负相关

图 3 石羊河尾间青土湖荒漠植被群落种间关联 Pearson 相关分析

+ : no significant positive correlation; ▲ : significant positive correlation; ■ : extremely significant positive correlation; ◇ : extremely significant negative correlation; Δ : significant negative correlation; - : no significant negative correlation

Fig. 3 Simi-matrix of Pearson correlation on interspecific association of desert vegetation community in Qingtu Lake, the tail of Shiyang River



+ : 不显著正相关; ▲ : 显著正相关; ■ : 极显著正相关; ◇ : 极显著负相关; Δ : 显著负相关; - : 不显著负相关

图 4 石羊河尾间青土湖荒漠植被群落种间关联 Spearman 检验

+ : no significant positive correlation; ▲ : significant positive correlation; ■ : extremely significant positive correlation; ◇ : extremely significant negative correlation; Δ : significant negative correlation; - : no significant negative correlation

Fig.4 Semi-matrix of Spearman correlation among interspecies of desert vegetation in Qingtu Lake, the tail of Shiyang River

结占优势。该结论与物种总体联结性呈负联结的判断一致。显著联结种对有 72 个, 检验显著率为 26.09%; 有 204 个种对不显著联结, 占总种对数的 73.91%。

由表 4 可知, χ^2 、Pearson 相关和 Spearman 秩相关方法的种间关联检验结果差异明显。Pearson 相关检验和 Spearman 秩相关检验结果的显著率明显高于 χ^2

检验。青土湖荒漠植物群落 χ^2 、Pearson 相关和 Spearman 秩相关检验的正联结显著种对数分别为 3、10、16, 差异较大。极显著种对数分别为 28、18、25, 差异不大。负联结显著、极显著种对数分别为 3、5、19 和 0、2、12, 差异较大。正负联结比 χ^2 显著高于 Pearson 相关和 Spearman 秩相关, Pearson 相关和 Spearman 秩相关结果较为接近。

表 4 石羊河尾间青土湖荒漠植物群落种间关联的 χ^2 检验、Pearson 相关和 Spearman 秩相关结果比较

Tab.4 Comparison of χ^2 test coefficient, Pearson and Spearman correlation coefficients among interspecies of desert vegetation in Qingtu Lake, the tail of Shiyang River

检验方法	正联结(相关)				负联结(相关)				正负关联比
	极显著	显著	不显著	总数	极显著	显著	不显著	总数	
χ^2 检验	28	3	192	223	0	3	50	53	4.21
Pearson 相关	18	10	39	67	2	5	202	209	0.32
Spearson 秩相关	25	16	49	90	12	19	155	186	0.48

2.3 生态位

由表 1 可知, 石羊河下游青土湖荒漠植物群落中生态位宽度较大的灌木有: 白刺(21.728)、梭梭(10.321)、黑果枸杞(5.711)、盐爪爪(5.139); 多年生草本: 芦苇(12.556)、黄花补血草(4.874)、荒漠黄耆(4.248); 一年生草本: 猪毛菜(9.340)、盐生草(7.822)、雾冰藜(6.237)。红砂(1.991)、画眉草(1.994)、灰绿藜(1.212)的生态位宽度相对较小, 对青土湖生态环境条件的适应性较差, 种间竞争优势较小。由表 5 可知, Pianka 生态位重叠指数(O_{ij})为 0~1, $O_{ij}>0$ 的种对有 133 个, 占总对数的 48.19%。其中, $0.5>O_{ij}>0$ 的种对有 120 个, 占总物种对数的 43.47%。 $O_{ij}>0.5$ 的种对数有 13 个, 占总对数的 4.74%; $O_{ij}=0$, 未产生生态位重叠的种对有 143 个, 占总物种对数的 51.81%。荒漠植物群落生态位重叠由大到小排序为柠条和花花柴(1.00)、灰绿藜和碟果虫实(0.84)、黄花补血草和画眉草(0.77)、沙蒿和戈壁驼蹄瓣(0.77)、砂蓝刺头和红砂(0.75)、梭梭和雾冰藜(0.71)、砂蓝刺头和盐生草(0.69)、怪柳和黄花补血草(0.63)、芦苇和猪毛菜(0.61)、苦豆子和雾冰藜(0.60)、盐生草和红砂(0.59)、黑果枸杞与骆驼蓬(0.55)、盐生草和白刺(0.53)。

3 讨论

3.1 种间关联

种间总体关联性反映了植物群落和环境的统一性, 也体现了植被群落的稳定性。在群落演替初期, 种间关联程度通常较低, 甚至会出现较大程度的负关联(闫美芳等, 2006)。随演替的推进, 群落结构不

断完善, 种间关系趋向正关联, 实现物种的稳定共存(郭忠玲等, 2004)。种间总体关联随特定区域气候生境因子、物种生物学特性以及人类干扰而变化, 决定了植物群落的演替过程。群落总体正关联一般代表演替稳定阶段。例如, 井冈山自然保护区栲属群落优势种总体呈显著正关联, 表明群落处于稳定的顶级阶段(杜道林等, 1995); 秦岭山地油松天然次生林灌木层种间联结较松散, 处于动态演替阶段, 群落稳定性较差(陈倩等, 2018); 青藏铁路沿线工程迹地次生群落总体关联度为显著正关联, 物种以耐旱耐贫瘠植物为主, 处于演替过程中较稳定的阶段(徐赟等, 2020)。处在多变环境条件下的群落, 各物种间的正关联关系较弱, 负关联关系较强。例如, 水资源是民勤植被演替的主导因子, 在干涸湖泊和河床背景上形成盐生草甸植被, 在沙质荒漠背景则形成荒漠植被(常兆丰等, 2007)。青土湖生态输水后, 植物种类从 9 种增加到 14 种, 建群种白刺加速衰退, 盐爪爪和芦苇大量发育, 植被和土壤朝盐生草甸演替(董志玲等, 2015)。生态输水促进了地下水位的回升, 极大改善了湖区生态水文条件。本研究调查发现, 青土湖荒漠植物群落有 24 种植物, 草本植物占总物种数的 66.67%。不同生活型荒漠植物中重要值最大的分别为白刺、芦苇和猪毛菜。人工湖面周边植物群落结构简单, 多为单属单科(郭春秀等, 2019)。受水淹影响, 人工湖面周边白刺灌丛衰退, 芦苇大面积扩展。但非水淹区白刺依然是主要建群种。与上述结论一致, 本研究发现青土湖荒漠植物群落的 24 个植物种 276 个种对总体呈现不显著负联结的关系, 植被群落结构变化剧烈。在生态补水影响下, 青土湖干涸湖

表 5 石羊河尾间青土湖荒漠植物群落物种生态位重叠

Tab.5 Species niche overlap of desert vegetation community in Qingtu Lake, the tail of Shiyang River

物种	Ara	Nit	Tar	Res	Cak	Agc	Ags	Lia	Bad	Hag	Sac	Erp	Pha	Soc	Com	Peh	Lyr	Kaf	Zyg	Chg	Kac	Ecg	Asm
Hal	0.12	0.28	0.20	0.00	0.25	0.07	0.39	0.43	0.71	0.10	0.10	0.11	0.16	0.30	0.37	0.10	0.12	0.18	0.02	0.15	0.25	0.00	0.00
Ara		0.25	0.00	0.17	0.48	0.00	0.04	0.12	0.08	0.28	0.04	0.00	0.05	0.00	0.00	0.00	0.44	0.22	0.77	0.00	0.48	0.00	0.00
Nit			0.26	0.22	0.12	0.20	0.44	0.28	0.19	0.53	0.45	0.26	0.49	0.07	0.10	0.13	0.34	0.20	0.22	0.07	0.12	0.14	0.00
Tar				0.00	0.00	0.00	0.00	0.63	0.04	0.07	0.08	0.47	0.09	0.00	0.29	0.37	0.24	0.21	0.00	0.34	0.00	0.00	0.24
Res					0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.59	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.14	0.43	0.00	0.00	0.75	0.00
Cak						0.00	0.09	0.25	0.18	0.00	0.09	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00
Agc							0.40	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Ags								0.08	0.15	0.00	0.15	0.00	0.12	0.00	0.14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	0.00	0.00
Lia									0.39	0.04	0.15	0.77	0.04	0.20	0.01	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00
Bad										0.06	0.20	0.00	0.22	0.60	0.16	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00
Hag											0.33	0.13	0.12	0.00	0.00	0.11	0.36	0.32	0.31	0.00	0.00	0.69	0.00
Sac												0.16	0.61	0.14	0.00	0.00	0.05	0.04	0.01	0.00	0.09	0.36	0.00
Erp													0.00	0.00	0.00	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Pha														0.08	0.05	0.00	0.15	0.11	0.02	0.01	0.00	0.00	0.35
Soc															0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Com																0.00	0.10	0.06	0.00	0.84	0.00	0.00	0.00
Peh																	0.55	0.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Lyr																		0.38	0.36	0.11	0.00	0.00	0.00
Kaf																			0.34	0.07	0.00	0.00	0.00
Zyg																				0.00	0.00	0.00	0.00
Chg																					0.00	0.00	0.00
Kac																						0.00	0.00
Ecg																							0.00
排序	6	1	5	11	14	23	17	4	9	3	7	18	10	21	16	22	8	12	13	20	15	19	24

泊逐渐变化为人工湿地,生境水文条件的改变导致湖区旱生顶级植物种处在波动演替阶段,群落极不稳定。

种间正负关联主要由物种的生态学特性、生态适应性和生态位分化决定,在一定程度上反映了种间相互关系和植物对综合生境因子响应的差异(闫美芳等, 2006)。本研究中青土湖荒漠植物种间正负联结的 χ^2 检验显著高于 Pearson 相关和 Spearman 秩相关, Pearson 相关和 Spearman 秩相关结果较为接近,且与总体关联结果相一致。由于 χ^2 检验是基于物种有无数据的定性判断,丧失了种间的多度信息,且无法区分物种间的关联性强弱,难以准确识别种间关联性的差异。Pearson 相关以样方的正态分布为前提,但自然生境中的植被群落多呈聚集分布。因此,非参数的 Spearman 秩相关分析以物种重要值为原始数据,能够对种间关联性进行定量表达,灵敏度较高且更符合实际(申旭芳等, 2021)。通过 3 种方法的研究表明,桂林岩溶石山密花树群落乔木层、灌木层和草本层的主要物种间呈负关联,种间关联松散,呈独立分布格局。

种间关联性仅能反映种间或种内竞争的结果或现状,并不能揭示其潜在的生态学过程与机制(涂洪润等, 2022);本研究 Spearman 秩相关分析表明,显著联结种对有 72 个,检验显著率为 26.09%。梭梭和黄花补血草、沙蒿和盐爪爪、怪柳和驼蹄瓣、红砂和花花柴、芦苇和雾冰藜、沙米和苦豆子、盐爪爪和盐生草、驼蹄瓣和虫实存在显著正关联,对环境条件有相似的适应性。梭梭和沙蒿、白刺和黄花补血草、白刺和苦豆子、沙米和雾冰藜、沙米和黑果枸杞存在显著负相关。有 204 个种对不显著联结,占总种对数的 73.91%,可见物种间关联性较弱,青土湖荒漠植物种趋向于独立分布。

3.2 生态位

生态位宽度可衡量物种对资源的利用及对环境适应能力。本研究中白刺、芦苇、梭梭、黑果枸杞、盐爪爪、猪毛菜、盐生草生态位宽度较高,具有较强的资源利用能力,同时对生态补水后青土湖生态环境适应能力较强。生态位重叠表征物种之间对资源利用的相似程度和竞争关系。物种对环境资源需求分化

或者物种的生态位发生位移,会造成种对间生态位重叠程度降低(刘加珍等, 2004)。例如,中条山油松人工林下披针藁草的生态位最宽(23.47),红棕子最窄(3.87),而油松天然更新的生态位宽度为14.69,相对较高。尽管常见种总体生态位重叠较低,但仍有11个种对生态位重叠指数大于0.98,这些物种之间存在对相同资源的竞争,导致群落的总体资源利用率和稳定性较低。因此,竞争可能是导致该区域油松天然更新障碍的主要原因之一(裴顺祥等, 2022)。毛乌素沙漠边缘荒漠植物群落生态位重叠随演替序列的变化依次升高,反映了宁夏中北部荒漠群落结构的不稳定性(刘锦霞等, 2007)。小叶锦鸡儿群落生态位重叠平均值随恢复的延长呈下降趋势,生态位配置得到改善,种间关系和群落结构趋于稳定(贺山峰等, 2007)。柴达木盆地东部荒漠植物总体生态位重叠偏低,竞争较小,群落处于相对稳定状态(牛慧慧等, 2019)。本研究青土湖荒漠植物生态位重叠大小排序为柠条和花花柴(1.00)、灰绿藜和碟果虫实(0.84)、黄花补血草和画眉草(0.77)、沙蒿和戈壁驼蹄瓣(0.77)、砂蓝刺头和红砂(0.75)、梭梭和雾冰藜(0.71)、砂蓝刺头和盐生草(0.69)、怪柳和黄花补血草(0.63)、芦苇和猪毛菜(0.61)、苦豆子和雾冰藜(0.60)、盐生草和红砂(0.59)、黑果枸杞与骆驼蓬(0.55)、盐生草和白刺(0.53),反映了这些植物种对资源利用的相似性。生态位较宽的物种之间生态位重叠值相对较高,存在竞争关系。生态位宽度较小的物种间也存在较高的生态位重叠,如驼蹄瓣和沙蒿的生态位宽度较小,但是它们的生态位重叠程度却为0.77。由此可见,生态位宽度与生态位重叠之间并不存在绝对的正相关关系(张东梅等, 2018)。

3.3 种间关联与生态位的关系

物种的联结性与生态位重叠均是由资源利用的重叠性而引起,二者存在一定程度的相关性。已有研究表明,正关联显著的种对具有较高的生态位重叠,而负联结显著的种对,一般生态位重叠较小(张东梅等, 2018; 霍红等, 2013)。受到环境资源的限制,强的正关联与物种生态位宽度较大有关。种对间强的正关联以及外来物种潜在的生存优势可能是影响群落稳定性的重要因素(郑俊鸣等, 2021)。青海省玛多县重点保护植物梭罗以礼草与其他物种的正关联性越强,在6个土壤因子梯度上生态位重叠也越高,负关联越强,仅在某几个因子梯度上生态位重叠较高(张静等, 2019)。但本研究发现,正关联性强的种对与生态位重叠高的种对并没有较好的一致性。这是

因为本研究以群落调查中每个样地为“资源状态”,计算的是空间水平维度的生态位;已有研究以土壤不同环境因子维度计算资源维度生态位,因此生态位计算方法的不同造成了研究结论的不同。由于生态位重叠与种间关联计算方法多种多样,未来研究要综合考虑多个维度上生态位重叠的变化,以更全面地反映生态位重叠与种间联结的关系。

参考文献

- 常兆丰, 刘虎俊, 赵明, 等, 2007. 民勤荒漠植被的形成与演替过程及其发展趋势[J]. 干旱区资源与环境, 21(7): 116-124.
- 陈倩, 陈杰, 钟娇娇, 等, 2018. 秦岭山地油松天然次生林灌木层主要种群间联结性与功能群划分[J]. 应用生态学报, 29(6): 1736-1744.
- 董志玲, 徐先英, 金红喜, 等, 2015. 生态输水对石羊河尾间湖区植被的影响[J]. 干旱区资源与环境, 29(7): 101-106.
- 杜道林, 刘玉成, 李睿, 1995. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究[J]. 植物生态学报, 19: 149-157.
- 段后浪, 赵安, 姚忠, 2018. 不同样方尺度下鄱阳湖湿地典型草洲植物种间关联性[J]. 热带亚热带植物学报, 26(5): 449-456.
- 戈峰, 2000. 现代生态学[M]. 北京: 科学出版社: 156-157.
- 顾梦鹤, 李明红, 刘调平, 等, 2021. 民勤青土湖区不同土地利用类型土壤盐渍化特征[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 57(1): 117-121, 128.
- 郭春秀, 安富博, 刘虎俊, 等, 2019. 青土湖人工输水区白刺群落结构及土壤特性研究[J]. 水土保持通报, 39(6): 44-51.
- 郭树江, 杨自辉, 王强强, 等, 2021. 青土湖干涸湖底风沙区植被特征与地表输沙量关系[J]. 水土保持研究, 28(1): 19-24.
- 郭忠玲, 马元丹, 郑金萍, 等, 2004. 长白山落叶阔叶混交林的物种多样性、种群空间分布格局及种间关联性研究[J]. 应用生态学报, 15(11): 2013-2018.
- 韩福贵, 满多清, 郑庆钟, 等, 2021. 青土湖典型湿地白刺灌丛沙堆群落物种多样性及土壤养分变化特征研究[J]. 草业学报, 30(1): 36-45.
- 贺山峰, 蒋德明, 李晓兰, 等, 2007. 小叶锦鸡儿固沙群落草本种群重要值与生态位的研究[J]. 干旱区资源与环境, 21(10): 150-155.
- 霍红, 冯起, 苏永红, 等, 2013. 额济纳绿洲植物群落种间关系和生态位研究[J]. 中国沙漠, 33(4): 1027-1033.
- 江焕, 张辉, 龙文兴, 等, 2019. 金钟藤入侵群落的种间联结及生态位特征[J]. 生物多样性, 27(4): 388-399.
- 姜生秀, 安富博, 马剑平, 等, 2019. 石羊河下游青土湖白刺灌丛水分来源及其对生态输水的响应[J]. 干旱区资源与环境, 33(9): 176-182.
- 李怀珠, 党晗, 许金石, 等, 2020. 不同方法研究太白山不同海拔梯度林下主要草本植物群落的种间关联[J]. 西北林学

- 院学报, 35(6): 66–73.
- 刘虎俊, 王继和, 常兆丰等, 2006. 石羊河下游荒漠植物区系及其植被特征[J]. 生态学杂志, 25(2): 113–118.
- 刘加珍, 陈亚宁, 张元明, 2004. 塔里木河中游植物种群在四种环境梯度上的生态位特征[J]. 应用生态学报, 15(4): 549–555.
- 刘锦霞, 武高林, 马涛, 2007. 毛乌素沙漠边缘荒漠植物群落生态位特征研究[J]. 草业科学, 24(12): 9–14.
- 刘萍萍, 程积民, 2000. 植物种间联结关系的研究[J]. 水土保持研究, 7(2): 179–184.
- 刘淑娟, 袁宏波, 刘世增, 等, 2017. 青土湖水面形成过程的荒漠植物群落演替. 生态科学[J], 36(4): 64–72.
- 牛慧慧, 陈辉, 付阳, 等, 2019. 柴达木盆地东部荒漠植物生态位特征[J]. 生态学报, 39(8): 2862–2871.
- 裴顺祥, 法蕾, 杜满义, 等, 2022. 种间关系对中条山油松人工林天然更新及群落稳定性的影响[J]. 林业科学研究, 35(1): 150–157.
- 申旭芳, 康永祥, 李华, 等, 2021. 黄土区土坎植被群落草本优势种的种间关联性研究[J]. 西北林学院学报, 36(2): 38–45.
- 宋永昌, 2017. 植被生态学[M]. 2版. 北京: 高等教育出版社: 76.
- 涂洪润, 农娟丽, 朱军, 等, 2022. 桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性[J]. 生态学报, 42(9): 3688–3705.
- 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等, 2016. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. 生态学报, 36(24): 8224–8233.
- 徐赟, 罗久富, 周金星, 等, 2020. 青藏铁路沿线高寒草甸区次生群落特征及种间关联性[J]. 草业科学, 37(1): 41–51.
- 闫美芳, 上官铁梁, 张金屯, 等, 2006. 五台山蓝花棘豆群落优势种群的种间关系分析[J]. 生态学杂志, 25(4): 354–358.
- 杨志辉, 赵军, 温媛媛, 2020. 青土湖区植被与土壤盐渍化响应研究[J]. 干旱地区农业研究, 38(3): 231–237.
- 张东梅, 赵文智, 罗维成, 2018. 荒漠草原带盐碱地优势植物生态位与种间联结[J]. 生态学杂志, 37(5): 1307–1315.
- 张光明, 谢寿昌, 1997. 生态位概念演变与展望[J]. 生态学杂志, 16(6): 47–52.
- 张静, 才文代吉, 索南才仁, 等, 2019. 青海玛多梭罗以礼草生存群落种间关联及生态位[J]. 草业科学, 36(11): 2752–2765.
- 赵鹏, 徐先英, 屈建军, 等, 2019. 石羊河下游青土湖大气降水氢氧同位素特征及水汽来源[J]. 干旱区资源与环境, 33(3): 80–85.
- 赵强, 王乃昂, 程弘毅, 等, 2003. 青土湖沉积物粒度特征及其古环境意义[J]. 干旱区地理, 26(1): 1–5.
- 郑俊鸣, 李敏, 张盟, 等, 2021. 滨海防护林木麻黄和花吊丝竹混交林群落的种间关联和生态位分析[J]. 热带亚热带植物学报, 29(5): 465–473.
- Colwell R, Futuyma D, 1971. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap[J]. Ecology, 52: 567–576.
- Dice L R, 1945. Measures of the Amount of Ecologic Association Between Species[J]. Ecology, 26: 297–302.
- Hurlbert S H, 1978. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives[J]. Ecology, 59: 67–77.
- Pianka E R, 1973. The Structure of Lizard Communities[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 4: 53–74.
- Schluter D, 1984. A Variance Test for Detecting Species Associations, with Some Example Applications[J]. Ecology, 65: 998–1005.
- Shao L Y, Zhang G F, 2021. Niche and Interspecific Association of Dominant Tree Populations of Zelkova Schneideriana Communities in Eastern China[J]. Botanical Sciences, 99: 823–833.

(责任编辑 郑金秀)

Interspecific Association and Niche of Desert Plant Communities
in Qingtu Lake, the Tail of Shiyang River

GENG Dong-mei¹, ZHAO Peng², CHEN Ya-dong³, ZHANG Yu-nian², DUAN Xiao-feng²

- (1. Hydro-electric Investigation and Design Research Institute of Lanzhou, Lanzhou 730010, P.R. China;
- 2. Gansu Desert Control Research Institute, State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Lanzhou 730070, P.R. China;
- 3. Rural Drinking Water Safety Management Office of Gansu Province, Lanzhou 730010, P.R. China)

Abstract: Qingtu Lake, located in the Tail of Shiyang River, serves as the important ecological barrier to block the connection of the Tengger Desert and the Badain Jaran Desert. In this study, we explored the interspecific relationship of desert plant community in Qingtu Lake, focusing on the interspecies association degree, niche width and niche overlap characteristics. The study aimed to provide theoretical support for vegetation restoration and reconstruction of dry lakes in the tail of Shiyang River. The study was based on the field survey conducted in September 2018, and 3 sampling belt including 27 shrub sampling plots and 81 herb sampling plots were set during the investigation, and the species, individual number, coverage and hight of the vegetation as well as the altitude, the longitude and latitude of the sampling plots were recorded. The variance ratio method, χ^2 test, Pearson correlation, Spearman rank correlation, Ochiai association coefficient and niche quantification methods were used to analyze the interspecific relationship of desert plant community. Results show that a total of 24 plant species were identified during the investigation, including 8 shrubs, 8 perennial herbs and 8 annual herbs. Herbaceous plants accounted for 66.67% of the total species. The dominant species were *Nitraria tangutorum*, *Phragmites australis*, and *Salsola collina* according to their importance values in different life style species. Analysis of the variance ratio shows that there was no significantly negative association between the species of the desert vegetation community in Qingtu Lake, and the community was in a state of fluctuating succession. The species pairs with Ochiai coefficients of 0–0.3 accounted for 72.83% of the total pairs, and the correlation between species pairs was weak. Plant species with higher niche width in the desert vegetation community included shrub *Nitraria tangutorum* (21.728), *Haloxylon ammodendron* (10.321) and *Lycium ruthenicum* (5.711); Perennial herbs *Phragmites australis* (12.556), *Limonium aureum* (4.874) and *Astragalus grubovii* (4.248); Annual herbs *Salsola collina* (9.340), *Halogeton glomeratus* (7.822) and *Bassia dasyphylla* (6.237). Species pairs with higher niche overlap were *Chenopodium glaucum* and *Corispermum patelliforme* (0.84), *Artemisia desertorum* and *Zygophyllum gobicum* (0.77), *Limonium aureum* and *Eragrostis pilosa* (0.77), *Echinops gmelinii* and *Reaumuria soongarica* (0.75), *Haloxylon ammodendron* and *Bassia dasyphylla* (0.71). The overall niche overlap of the desert vegetation community in the Qingtu Lake was 0.12, indicating weak competition among the plant species. It is suggested that shrub and perennial herbaceous plants with little interspecific competition should be selected as the plant species for ecological restoration in Qingtu Lake, the tail of Shiyang River.

Key words: desert plant; interspecific association; niche; Qingtu Lake