

天山北麓中段拟南芥生存群落主要种群种间联结性*

陶冶 刘彤* 徐岩岩 王丹 蒋成国

(石河子大学生命科学学院,新疆石河子 832000)

摘要 运用种间联结测定方法研究了天山北麓中段拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)生存群落 24 个主要种群的种间联结特征。结果表明:群落内物种总体联结方差比率(VR)为 1.55,表现为显著正联结。24 个物种组成的 276 个种对中,有 123 对表现出正关联($V > 0$),150 对为负关联,3 对无关联。 χ^2 检验有 61 对表现显著或极显著正关联,有 24 对表现显著或极显著负关联。有 232 个种对 $0 < OI < 0.6$,仅有 12 个种对 $OI > 0.6$,另有 32 个种对 $OI = 0$,表明多数物种间联结性较弱或无联结。DCA 分析显示,排序图中的种间距离较好地表示了种间联结的强弱。拟南芥与新疆绢蒿(*Seriphidium kaschgaricum*)、猪毛菜(*Salsola collina*)等耐旱植物关系密切,对它们依赖性较强,表明拟南芥具有较强的抗旱特性。拟南芥与邻近种庭芥(*Alyssum desertorum*)呈极显著正关联,与丝叶芥(*Leptaleum filifolium*)和舟果芥(*Tauscheria lasiocarpa*)显著正关联,表明它们生态需求相似,生境趋同。拟南芥与邻近种小拟南芥(*A. pumila*)等联结性较弱,生境趋异。多数十字花科短命植物之间以及它们与群落优势物种之间具有较强的关联性,体现了该科物种在干旱区分布的特点。

关键词 天山;拟南芥;种间联结;除趋势对应分析;种间依赖;Ochiai 指数

中图分类号 Q948.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)10-1935-07

Interspecific associations among main plant populations in communities with *Arabidopsis thaliana* occurrence in middle part of northern Tianshan Mountains. TAO Ye, LIU Tong, XU Yan-yan, WANG Dan, JIANG Cheng-guo (College of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832000, Xinjiang, China). *Chinese Journal of Ecology* 2009 28(10):1935-1941.

Abstract: By using interspecific association determination methods, this paper analyzed the characteristics of interspecific associations among the 24 main plant populations in the communities with *Arabidopsis thaliana* occurrence in middle part of northern Tianshan Mountains. The variance ratio (VR) of the overall associations among the 24 populations was 1.55, showing a significant positive association. Among the 276 species pairs of the populations, there were 123 pairs showing positive correlation, 150 pairs negative correlation, and 3 pairs with no correlation. The χ^2 test indicated that there were 61 species pairs showing significant or very significant positive correlation, and 24 species pairs showing significant or very significant negative correlation. 232 species pairs had the Ochiai values > 0 and < 0.6 , 12 species pairs had the Ochiai values > 0.6 , and 32 species pairs had their Ochiai values $= 0$, suggesting that most of the species pairs had weak or no interspecific association. The detrended correspondence analysis (DCA) indicated that the distances between species on the ordination diagram better reflected the strength of interspecific association. *A. thaliana* had close relations with and high dependency on drought-resistant species *Seriphidium kaschgaricum* and *Salsola collina*, indicating its stronger drought-resistance, and had significant positive associations with its adjacent species *Alyssum desertorum*, and with *Leptaleum filifolium* and *Tauscheria lasiocarpa*, indicating that these species had similar ecological requirements and habitats. However, the association between *A. thaliana* and *A. pumila* was weak, showing a divergence of their habitats. Most of ephemeral cruciferous species had stronger associations among them and with the dominant species in the communities, reflecting

* 国家自然科学基金资助项目(30760047)。

** 通讯作者 E-mail: liutong1968@yahoo.com.cn.

收稿日期:2009-03-02 接受日期:2009-06-17

the distribution characters of cruciferous species in arid area.

Key words : Tianshan Mountains ; *Arabidopsis thaliana* ; interspecific association ; detrended correspondence analysis (DCA) ; interspecific dependence ; Ochiai index.

群落内的每一种植物不是孤立生存的,而是与生境中组成群落的物种之间相互依存、协同进化,使群落处于相对稳定的状态,并表现为某种种间关系(李凌浩和史世斌,1994)。种间联结(interspecific association)是指不同物种在空间分布上的相互关联性,不仅包括空间分布关系,同时也隐含着物种之间的功能依赖关系,是群落数量和结构的重要特征之一(彭少麟等,1999;张志勇等,2003)。

种与种之间的关系从总的效果来说,可分为3种情况,即正联结、负联结以及不联结(王伯荪和彭少麟,1985;李凌浩和史世斌,1994)。群落内植物种间复杂的相互关系,对群落结构的形成、群落的发展方向 and 过程都将发生重大影响。通过对种间关联的研究,能客观反映物种在空间上的相互关系,全面了解群落种类组成间的相互依存和相互制约的关系,对揭示群落结构组成、特征、动态和演替等机制具有重要的意义(彭少麟等,1999;黄世能等,2000;王琳和张金屯,2004;姜彦景和赵魁义,2008)。

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*),又称鼠耳芥,是生物学研究领域中的重要模式植物。目前从拟南芥模式种向不同生态型和近缘种的进化关系和生态学研究已经成为热点(Pigliucci,1998;Pigliucci & Byrn,1998;O'Kane & AL-Shehbaz,2003;Clauss & Koch,2006;Lysak *et al.*,2006;Koch & Matschinger,2007)。我国天山及其附近山脉是世界拟南芥及其近缘种的主要分布区之一(Hoffmann,2002),尤其是天山北部由东到西,经塔尔巴哈台山,甚至延续到阿尔泰山的多种生境下塑造了不同的拟南芥及其近缘种种质资源,是研究拟南芥进化生态学的珍贵材料,对其种间关系研究有助于了解拟南芥及近缘种分布的环境依赖特点,对分析本地拟南芥物种的自然选择特征具有一定参考意义,但目前对天山北部拟南芥相关研究较为匮乏(刘彤等,2008;陶冶等,2009a,2009b)。为此,本研究运用一系列种间联结测定方法分析了天山北麓中段拟南芥生存群落主要种群的种间联结特征。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于天山北麓中段的浅山地带,约

44°05'N—44°15'N,84°40'E—86°10'E,属典型的大陆性、干旱半干旱气候,平均积雪深度为20~40 cm,>10℃的积温为3000℃~3600℃,全年日照2500~3400 h,年蒸发量>2000 mm,春夏季为风季。天山山系北缘不同区域降水量差异很大,总趋势是天山西部多于东部,尤其是精河-乌苏(独山子)一带最为干旱(150 mm左右)。由此向东,经独山子、沙湾、石河子至乌鲁木齐一带,降水量逐渐增加,但仍然较低(<210 mm)(姜安如,1998)。土壤以沙壤土为主,土壤含水量较低,有机质相对贫乏,土壤呈碱性(刘彤等,2008)。

研究区拟南芥生存群落主要优势物种有新疆绢蒿(*Scirphidium kaschgaricum*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、狭果鹤虱(*Lappula semiglabra*)、弯果葫芦巴(*Trigonella arcuata*)、旱麦草(*Eremopyrum triticeum*)等,其中,菊科绢蒿属的新疆绢蒿是天山北麓中段拟南芥生存群落的主要优势建群种。早春短命植物广泛分布,其中十字花科植物分布较有优势,主要有拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、庭芥(*Alyssum desertorum*)、涩芥(*Malcolmia africana*)和丝叶芥(*Leptaleum filifolium*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与数据采集 在多年调查基础上,在天山北麓中段的浅山地带发现的4个拟南芥分布点,分别位于石河子、农八师143团、沙湾和独山子,东西相距近130 km。2007年春季,在各分布点附近相距3~5 km设置2个研究点,因各研究区地形较平缓,植被较均匀,故每个研究点仅设置1个研究样地,共8个,即8个植物群落(用P1~P8顺序表示)。因拟南芥生存分布的群落基本以草本植物为主,拟南芥种群随生境的地形、优势植物等环境异质性变化而呈斑块状集群分布(刘彤等,2008),因此确定调查样地大小为10 m×10 m。将样地均匀分成100个1 m×1 m的小样方,再在每个样地随机选取25个1 m×1 m的样方,8个样地一共取200个样方。调查每个样方物种种类、株数、高度、盖度,并测定记录样地的海拔、经纬度、坡向、坡位、坡度以及相关土壤因子。

研究区8个拟南芥生存群落均为草本群落,共

记录 16 科 31 属 39 种植物,十字花科和藜科植物最多,均为 9 种,其他较少;早春短命植物广泛分布(刘彤等 2008),各研究点物种相似性较大,总体上物种结构组成较简单。31 个属分为 5 个分布区类型和 2 个变型,除世界分布类型外,北温带分布及其变型和地中海、西亚至中亚分布及其变型所含属数最多(陶冶等 2009a)。

根据各样方的调查资料,统计代表物种间相互存在与否的样方数。从 39 个物种中剔除频度 < 5% 的次要物种,将余下的 24 个主要物种在 200 个样方的多度数据,组成 200 × 24 多度数据矩阵,按照当第 i 物种在第 j 样方出现时为 1,否则为 0 的原则,将多度数据转化为二元数据(0, 1)矩阵,以此作为种间关系分析的原始数据。

1.2.2 多物种间的总体关联性检验 用 Schluer 提出的由零联结模型(null association model)导出方差比率(variance ratio, VR)法检验多物种间的总体关联性(Schluter, 1984; 洪伟和陈鸣煊, 1990),说明在某地出现的多物种种间是否存在显著的关联性。计算公式为:

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

式中 S 为总物种数, N 为总样方数, T_j 为样方 j 内出现的研究物种的总数, n_i 为物种 i 出现的样方数, t 为样方中种的平均数, P_i 为物种 i 出现的样方数占总样方数的比例。

在独立性假设条件下 VR 期望值为 1,若 $VR > 1$ 表示物种间表现出正关联;若 $VR < 1$,表示物种间表现出负关联。由于种间的正负关联可以相互抵消,因此采用统计量 W ($W = VR \cdot N$) 来检验 VR 值偏离 1 的显著程度。若物种不显著相关联,则 W 落入 $(\chi_{0.95, N}^2, \chi_{0.05, N}^2)$ 范围内的概率有 90%,其中 $\chi_{0.95, 200}^2 = 128.297$, $\chi_{0.05, 200}^2 = 233.994$ 。

1.2.3 种间关联性检验 用 200 × 24 的 0、1 二元数据矩阵构造 276 个 2 × 2 列联表,进行 χ^2 统计量检验。为消除 χ^2 值偏差,采用 Yates 的连续校正系数来度量(王伯荪和彭少鳞, 1985):

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

式中 n 为取样总数, a 为任意 2 物种均出现的样方数, b , c 分别为仅有 1 个物种出现的样方数, d 为 2 物

种均未出现的样方数(以下同)。2 × 2 列联表的自由度为 1,若 $3.841 < \chi^2 < 6.635$ ($0.01 < P < 0.05$),则表示种对间关联性显著,若 $\chi^2 > 6.635$ ($P < 0.01$),表示种对间关联性极显著,否则不显著。当 $V = ad - bc > 0$ 时为正关联, < 0 时为负关联(林长松等 2008)。

1.2.4 种间关联程度的测定 对于经 χ^2 检验不显著的种对间,并不意味着它们之间不存在关联性。而且 χ^2 检验不能区分联结强度的大小,模糊了种间关联性之间的差异性,因此需要进一步测定其关联强度。一般有 Ochiai、Dice 和 Jaccard 3 个无负值的在 0 与 1 之间变化的无中心指数(noncentred index),但它们相关性极显著($P < 0.001$),故本研究仅采用 Ochiai 指数来表示种对相伴随出现的几率和联结性程度:

Ochiai 指数:

$$OI = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}} \quad (3)$$

指数值愈高,种对同时出现的机率愈大,但并非一定表示正关联。指数在“无关联”时为 0,表明种间完全相异,物种不同时出现在同一样方中;在“最大关联”时为 1,表示同时出现在样方中(王伯荪和彭少鳞, 1985; 朱圣潮, 2006)。a、b、c 值含义同上。

1.2.5 DCA 分析 采用 CANOCO (Version 4.5) 分析软件及 CANODRAW (Version 4.0) 作图软件(ter Braak & Šmilauer 2002)对研究区 8 个样地 200 × 24 的 0、1 二元数据矩阵做 DCA 排序分析,以进一步揭示天山北麓中段拟南芥生存群落内种间相互关系。

2 结果与分析

2.1 拟南芥生存群落物种间总体关联性

据式(1)计算得 $\delta_T^2 = 3.548$, $S_T^2 = 5.5$, 拟南芥及其主要伴生种种间总体关联性的方差值 $VR = 1.55 > 1$, 检验统计量 $W = 310.034$, 没有落入 $(\chi_{0.95, N}^2, \chi_{0.05, N}^2)$, 即 $(128.297, 233.994)$ 的数据范围,说明 VR 偏离 1 显著。可见研究区 24 个主要物种整体表现出显著正关联性。这说明在拟南芥生存群落中一些种的存在对另一些种是有利的,或群落内的物种总体上没有较强的资源竞争,多种间依赖关系较强。

研究区东西相距较远,环境因子有一定的差异性(表 1)。由最东部的石河子往西至独山子,降水量由 198.6 mm 逐渐减少至 149.6 mm,降水相差近 50 mm,但研究区降水总体变异系数很小,仅为

表 1 研究区各样地环境因子概况

Tab. 1 General information of environmental factors in 8 plots in the study area

样地	海拔 (m)	降水量 (mm)	年均气温 (°C)	坡向*	坡度 (°)	坡位*	含水量 (g·cm ⁻³)	有机质 (g·kg ⁻¹)	全氮 (g·kg ⁻¹)	电导率 (uS·cm ⁻¹)	pH	有效磷 (mg·kg ⁻¹)	有效钾 (mg·kg ⁻¹)
P1	655	198.6	6.6	1	25	4	0.078	25.157	1.571	102.8	8.46	14.409	320.787
P2	651	198.6	6.6	1	28	2	0.070	30.258	1.678	101.4	8.81	8.754	316.669
P3	897	196.4	6.7	1	34	2	0.126	22.432	1.399	117.2	8.86	17.847	349.714
P4	891	196.4	6.7	1	31	3	0.199	41.020	0.782	133.9	7.70	29.636	539.726
P5	893	186.9	6.9	1	35	3	0.026	27.651	2.017	109.0	8.68	8.755	374.487
P6	916	186.9	6.9	1	32	3	0.031	22.140	1.905	121.7	9.38	21.540	353.838
P7	1168	149.6	7.3	3	20	4	0.052	22.901	2.293	80.5	8.71	6.295	217.504
P8	1166	149.6	7.3	3	24	4	0.060	24.174	0.280	126.4	8.67	12.197	308.369
平均值	904.625	184.700	6.875	1.500	28.625	3.125	0.080	26.967	1.491	111.613	8.659	14.929	347.637
变异系数 (%)	20.11	9.98	3.90	57.74	17.29	24.98	66.71	21.95	41.83	14.18	5.08	48.94	24.45

* 坡向和坡位以等级制和赋值法表示,详见文献(陶冶等,2009a)。

9.98% ;各样地年均气温、土壤 pH(均呈碱性)以及电导率等差异也较小。土壤含水量平均为 0.08 g·m⁻³,其变异系数最大,但相比之下,除 143 团 2 个样地稍高外,其他样地均较低。研究区各样地的优势建群种均为新疆绢蒿,群落类型相同。在这种干旱环境条件下,种间总体关联性表现为显著正关联。一般来说,随着植被群落演替的进展,群落结构及其种类组成将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(刘喆和岳明,2007)。拟南芥及其伴生种种间整体呈现出的正关联关系,说明这些物种所组成的群落基本上已处在一个相对稳定的或者竞争趋缓的状态。

2.2 拟南芥生存群落种间联结性检验

天山北麓中段拟南芥生存群落 24 个主要物种间组成的 276 个种对中,有 123 对表现出正关联 ($V > 0$),仅占总种对数的 44.57% ;150 对表现为负关联 ($V < 0$),占总种对数的 54.35% ;另有 3 对无关联,分别是:散枝猪毛菜(15)与角果藜(16)、角果毛茛(17)及早麦草(11)。276 个种对中,关联达到显著水平以上的有 85 对(其中达到极显著的有 56 对),占总种对数的 30.8% ;正关联达到显著水平以上的有 61 对(极显著的有 41 对),占 123 对正关联种对的 49.59% ;负关联达到显著水平以上的有 24 对(极显著的有 15 对),占 150 对负关联种对的 16%。在 276 个种对中,正负关联比为 0.82,正关联相对偏少。但正关联达到显著水平以上的种对数量和比例都远远大于负关联种对。

拟南芥(1)与 23 个主要伴生种间呈正关联的有 11 对,负关联的有 12 对, χ^2 检验达到显著水平以

上的有 7 对,均为正关联。拟南芥与十字花科植物庭芥(5)为极显著正关联,与丝叶芥(3)和舟果芥(9)为显著正关联。拟南芥与猪毛菜(10)和狭果鹤虱(19)为极显著正相关,与木地肤(13)和角果毛茛(17)为显著正相关。表明拟南芥与这些物种共同出现几率较大,资源利用相似,生境趋同,其对这些

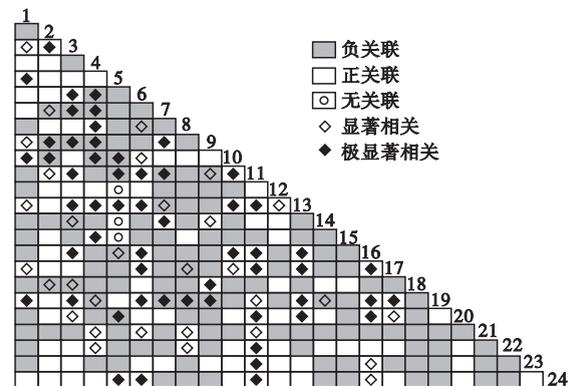


图 1 天山北麓中段拟南芥生存群落主要种群种间关联的校正 χ^2 检验值半矩阵图

Fig. 1 Semi-matrix of χ^2 correction test of interspecific associations among main populations in the middle part of northern Tianshan Mountains

1 拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 2 新疆绢蒿 *Seriphidium kashgaricum* ; 3 丝叶芥 *Leptaleum filifolium* 4 涩芥 *Malcolmia africana* 5 庭芥 *Alysum desertorum* 6 四齿芥 *Tetradlea quadricornis* 7 卷果涩芥 *M. scorpioides* 8 小拟南芥 *Arabidopsis pumila* 9 舟果芥 *Tauscheria lasiocarpa* ; 10 猪毛菜 *Salsola collina* 11 旱麦草 *Eremopyrum triticeum* 12 弯果葫芦巴 *Trigonella arcuata* 13 木地肤 *Kochia prostrata* 14 紫翅猪毛菜 *S. affinis* 15 散枝猪毛菜 *S. brachiata* 16 角果藜 *Ceratocarpus arenarius* 17 角果毛茛 *Ceratocephalus testiculatus* 18 翅碱蓬 *Suaeda heteroptera* 19 狭果鹤虱 *Lappula semiglabra* 20 灰藜 *Chenopodium glaucum* 21 播娘蒿 *Descurainia sophia* 22 球根老鹳草 *Geranium transversale* 23 黄花瓦松 *Orostachys spinosus* 24 黄花棘豆 *Oxytropis ochrocephala*。

物种可能具有某种依赖性。值得注意的是,拟南芥与优势建群种新疆绢蒿(2)呈负联结,与近缘种小拟南芥(8)和同为十字花科的播娘蒿(21)之间也为负关联。研究还发现,四齿芥(6)也与猪毛菜(10)等藜科植物达到显著正相关。

2.3 拟南芥生存群落种间关联测度

χ^2 检验方法较准确地刻画了种间联结性之间的差异,而采用联结系数度量种间联结性的强度,则是对种间联结性的一种进一步说明,因此成为种间联结研究不可缺少的两个方面(彭少麟等,1999;朱圣潮,2006)。

Ochiai 联结测度指数(图2)显示, $OI = 0$ 的有32对,全部属于负联结种对,表明种间完全不相遇; $0 < OI < 0.2$ 的有111对,其中正联结种对仅19对,负联结为91对; $0.2 < OI < 0.4$ 的有79对,其中正联结54对,负联结23对; $0.4 < OI < 0.6$ 的有42对,其中正联结38对,负联结4对; $OI > 0.6$ 的有12对(仅占276个种对的4.35%),正负联结均为6对,最大值0.771(拟南芥与新疆绢蒿)。因此, OI 值绝大部分(264对)集中在 $OI < 0.6$ 的范围(占95.65%),表明24个物种两两间的联结强度相对偏弱。正负联结检验中属于无关联的3个种对(庭芥与弯果葫芦巴(12)、紫翅猪毛菜(14)和散枝猪毛菜)的 Ochiai 指数值都小于0.25,但不为0。总体来讲,联结指数偏小的种对较多,说明群落中有一定数量的物种由于利用资源的相似性,已经在群落中和某些物种同时生长出现,产生了某种依赖性,但很多物种仍存在相当程度的独立分布格局。

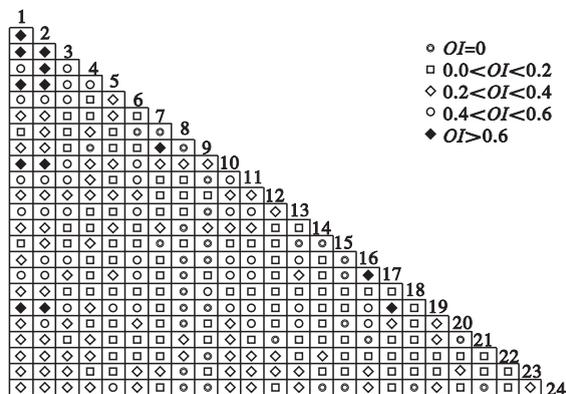


图2 天山北麓中段拟南芥生存群落主要种群间联结的 Ochiai 指数半矩阵图

Fig. 2 Semi-matrix of Ochiai association index among main populations in the middle part of northern Tianshan Mountains

物种编号同图1。

正联结种对的 Ochiai 指数越大,表明种间同时存在的几率大,一种对另一种依赖性大或两种间依赖性大,如拟南芥与猪毛菜、庭芥等。负联结的 Ochiai 指数越小,表明负联结越强,物种不同时出现在样方中的几率越大,种间越分布越独立。如涩芥(4)和四齿芥(6)、卷果涩芥(7)、舟果芥(9)、猪毛菜的 χ^2 检验为极显著负联结,它们的 OI 值均 < 0.3 ,表明涩芥的分布与上述物种间相互独立。

拟南芥与23个伴生种组成的23个种对中, $OI > 0.6$ 的有5对,其中 $OI > 0.7$ 的2对分别是:拟南芥与新疆绢蒿(0.771)和猪毛菜(0.720),是影响拟南芥分布的主要优势物种。拟南芥与狭果鹤虱的联结指数也较大(0.610)。拟南芥与其十字花科的邻近种丝叶芥和庭芥的联结系数都在0.63以上,表明这2个物种与拟南芥具有较相似的生态习性和资源空间,这也与 χ^2 检验结果相吻合。另外,拟南芥与涩芥的 $OI = 0.553$,联结强度也较大。拟南芥与其他物种(包括其邻近种小拟南芥、播娘蒿等)联结系数较小,均在0.4以下,生态需求趋异,具有较强的趋异适应性。总体上,拟南芥与其生存群落优势种(广泛分布种)的联结性较强,与群落内的劣势种(较低频度的物种)联结性稍弱。

种间联结性检验与种间联结度测定是进行种间联结性研究不可缺少的两个方面,它们既相互联系,相互补充,同时又相互区别,低的关联度不一定意味着没有显著的关联性,反之亦然(孙澜等,2008)。综合 χ^2 检验与 Ochiai 指数可知,拟南芥与庭芥和狭果鹤虱、卷果涩芥与舟果芥、角果毛茛与角果藜和狭果鹤虱等种对的 χ^2 检验均为极显著正关联,种对的 OI 值都 > 0.6 ,表现出较高联结性,这与众多学者研究结果一致(王琳和张金屯,2004;李晶和上官铁梁,2006;娄彦景和赵魁义,2008)。然而,值得注意的是,本研究有一些种对的 OI 值较高(> 0.6),但其 χ^2 检验均未达到显著关联,如新疆绢蒿与拟南芥、涩芥、庭芥、狭果鹤虱等,其他学者的研究同样有此现象(郭相亿等,2001;刘喆和岳明,2007)。可见,在研究种间关联时必须注意联结性检验和联结程度间的区别和各自研究的侧重点,不可混淆。

2.4 拟南芥生存群落种间关系的 DCA 分析

DCA 排序前两轴累计贡献率为21.6%,也即可以解释排序总信息量的21.6%。比照 Ochiai 指数, DCA 图中物种相距较近的种对间 OI 指数较大,如拟南芥与新疆绢蒿、庭芥、猪毛菜等都位于排序图中

央,距离较近,其 OI 指数均在 0.6 以上;又如新疆绢蒿和猪毛菜、卷果涩芥和舟果芥、角果毛茛和狭果鹤虱等, OI 指数也都在 0.6 以上。DCA 图中物种相距较远的种对间 OI 指数相对较小,如拟南芥与卷果涩芥、小拟南芥、灰绿藜(20)、播娘蒿、球根老鹳草(22)、黄花瓦松(23)和黄花棘豆(24),其 OI 指数基本都在 0.3 以下,一般位于 DCA 图的周缘。但 DCA 排序图(图 3)物种间的距离与 Ochiai 指数之间的对应关系似乎不是完全吻合,有些种对距离很近,但 OI 指数较小,如黄花棘豆和丝叶芥、角果藜等;也有些距离稍远而 OI 指数较大的种对,拟南芥与丝叶芥、旱麦草、狭果鹤虱等。比照 χ^2 检验,DCA 排序总体上也表现出与 χ^2 检验结果较为相似的规律,即种间距离较近的种对多为显著正关联,联结指数较大,反之多为负关联,联结指数较小。

总体来看 χ^2 检验达到显著水平和 Ochiai 指数较大的种对,一般是在群落的主要优势种之间,即为拟南芥、新疆绢蒿、丝叶芥、涩芥、庭芥、四齿芥、猪毛菜、旱麦草、木地肤、角果藜、角果毛茛和狭果鹤虱 13 个物种。这些物种在 DCA 图中位于中部偏右上的位置,也即他们的排序得分较大。因此,这些物种在群落中的种间关联最强,是稳定群落或生态系统的主要贡献者。同时,十字花科的拟南芥、丝叶芥、涩芥、庭芥、四齿芥等分布较有优势的物种间以及它们与群落主要优势种间的关联性较强,表明它们在研究区干旱半干旱环境条件下形成的特殊植物区系中占有重要地位。DCA 作为对 χ^2 检验和 Ochiai 指

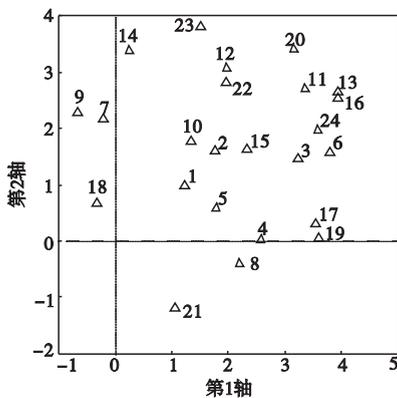


图 3 天山北麓中段拟南芥生存群落主要种群间关系的 DCA 排序图

Fig. 3 DCA ordination showing the relationships between main populations in the middle part of northern Tianshan Mountains
物种编号同图 1。

数的补充,在一定程度上直观明了地表现了物种间的相互关系。

3 讨论

从 χ^2 检验看,拟南芥与庭芥、猪毛菜、狭果鹤虱表现为极显著正联结,拟南芥与丝叶芥、舟果芥、木地肤、角果毛茛为显著正联结。 OI 指数显示,拟南芥与新疆绢蒿、猪毛菜 OI 值均在 0.7 以上,拟南芥与狭果鹤虱、庭芥、丝叶芥 OI 值也 > 0.6 ,联结性较强。因此,拟南芥与菊科的新疆绢蒿、藜科的猪毛菜和紫草科的狭果鹤虱关联较大,拟南芥的分布一定程度上依赖于这些种的分布格局和生物学特性。拟南芥与十字花科的庭芥、丝叶芥和舟果芥的 OI 值较大, χ^2 检验为显著或极显著正联结,表明它们对空间和资源的利用相近,具有相同或相似的适应趋势,生境趋同。但拟南芥与同科的小拟南芥和播娘蒿呈不显著负联结,表明它们利用资源的能力和方式不同,生境趋异。同时,拟南芥和四齿芥等十字花科植物与猪毛菜等藜科植物正关联显著,表明拟南芥等具有一定的抗旱特性。这与刘彤等(2008)用点格局分析方法对天山北麓中段局部地区拟南芥与相邻物种分布格局的研究结果相同。多数十字花科短命植物之间以及其与群落优势物种之间具有较强的关联性,体现了十字花科短命植物在研究区干旱环境条件下的分布特点。

本研究拟南芥与新疆绢蒿之间 OI 值虽最大,但不呈显著负联结,与刘彤等(2008)研究认为拟南芥与新疆绢蒿大株尤其是中株之间呈显著正关联结果相反,主要由于本研究调查分析时没有区分新疆绢蒿的大小株。新疆绢蒿的种子萌发、植株建立和生长的环境与拟南芥不同,只有大株和中株可以为拟南芥塑造遮光、避雨、保湿的生长环境。

24 个主要物种间负关联种对数(150 对)多于正关联种对(123 对),另有 3 个种对表现为无关联,正关联达到显著和极显著水平的种对数量和比例均明显高于负关联。种间联结测度表明,有绝对多数的 264 对在 $OI < 0.6$ 的范围,仅有 12 对 $OI > 0.6$ 。但多物种间总体关联性的方差比率(VR) = 1.55 > 1 表现为显著正关联。群落内负联结种对数大于正联结种对数,说明群落内多数物种间的分布较为独立(刘洋等 2007; 刘建泉 2009)。结合天山北麓中段拟南芥生存群落实际可知,研究区单位面积平均仅 6.3 个物种,密度仅 46.83 株 $\cdot m^{-2}$,在这种较为

干旱的环境条件下形成的密度较低的植物群落会减弱种间联结性强度,但长期适应过程中,也会使种间(多为群落优势种)形成相对稳定的较强的种间联结,同样可以保证群落的稳定以及种间一定的共生依赖关系。因此,多种间的总体显著正联结性和种间负多正少的现象,对于干旱区植物群落来讲,是一个较为稳定的演替阶段(刘洋等 2007)。在大的环境格局以及生境微环境因子影响下,使得拟南芥逐渐形成了现在的生存分布格局、适应进化特征以及独特的生态型,同时也逐渐形成了其与群落其他物种间特有的种间相互关系。因此,了解拟南芥与其生存群落其他物种尤其是优势种间的依赖关系,对了解拟南芥种群的分布特点和生态适应性有重要意义。

参考文献

郭相亿,李裕红,林慧萍. 2001. 牛姆林区青钱柳群落的主要种群间关联特征. 福建林学院学报, **21**(2):181-185.

洪伟,陈鸣煊. 1990. 闽北主要阔叶树种间联结测定及其应用. 林业科学, **26**(2):175-181.

黄世能,李章德,骆士寿,等. 2000. 海南岛尖峰岭次生热带山地雨林树种间的联结动态. 植物生态学报, **24**(5):569-574.

李晶,上官铁梁. 2006. 山西北部沙棘群落优势种群间关系. 山地学报, **24**(2):222-227.

李凌浩,史世斌. 1994. 长芒草草原群落种间关联与种群联合格局的初步研究. 生态学杂志, **13**(3):62-67.

林长松,李玉英,左经会,等. 2008. 珍稀植物十齿花群落乔木优势种群间联结性. 生态学杂志, **27**(2):178-184.

刘彤,赵新俊,崔运河,等. 2008. 天山北麓中段拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)与相临物种的分布格局及相互关系. 生态学报, **28**(4):1842-1849.

刘洋,彭敏,卢学峰,等. 2007. 青海巴滩地区紫花针茅草原群落种间联结研究. 草业科学, **24**(2):1-5.

刘喆,岳明. 2007. 太白山独叶草及其伴生种的种间关联研究. 武汉植物学研究, **25**(5):445-450.

刘建泉. 2009. 祁连山林区青海云杉群落种间相关和联结分析. 西北林学院学报, **24**(2):18-22.

娄安如. 1998. 天山中段山地植被的生态梯度分析及环境解释. 植物生态学报, **22**(4):364-372.

娄彦景,赵魁义. 2008. 三江平原毛苔草群落近30年演替过程中的种间联结性分析. 生态学杂志, **27**(4):509-513.

彭少麟,周厚诚,郭少聪,等. 1999. 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究. 植物学报, **41**(11):1239-1244.

孙澜,苏智先,严贤春,等. 2008. 金城山植物群落优势

种群的种间关系. 应用与环境生物学报, **14**(3):314-318.

陶冶,王丹,刘彤,等. 2009a. 天山北部拟南芥生存群落特征及其与环境的关系. 生物多样性, **17**(1):51-61.

陶冶,徐岩岩,刘彤,等. 2009b. 天山北部拟南芥生存群落物种多样性的空间格局. 生态学杂志, **28**(5):795-803.

王琳,张金屯. 2004. 历山山地草甸优势种的种间关联和相关分析. 西北植物学报, **24**(8):1435-1440.

王伯荪,彭少麟. 1985. 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. 植物生态学与地植物学丛刊, **9**(4):274-285.

张志勇,陶德定,李德铎. 2003. 五针白皮松在群落演替过程中的种间联结性分析. 生物多样性, **11**(2):125-131.

朱圣潮. 2006. 中华水韭松阳居群的群落结构与种间联结性研究. 生物多样性, **14**(3):258-264.

Clauss MJ, Koch MA. 2006. Poorly known relatives of *Arabidopsis thaliana*. *Trends in Plant Science*, **11**:449-459.

Hoffmann MH. 2002. Biogeography of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Brassicaceae). *Journal of Biogeography*, **29**:125-134.

Koch MA, Matschinger M. 2007. Evolution and genetic differentiation among relatives of *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**:6272-6277.

Lysak MA, Berr A, Pecinka A, et al. 2006. Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **103**:5224-5229.

O'Kane SL Jr, Al-Shehbaz IA. 2003. Phylogenetic position and generic limits of *Arabidopsis* (Brassicaceae) based on sequences of nuclear ribosomal DNA. *Annals of Missouri Botany Garden*, **90**:603-612.

Pigliucci M, Byrd N. 1998. Genetics and evolution of phenotypic plasticity to nutrient stress in *Arabidopsis*: Drift, constraints or selection? *Biological Journal of the Linnean Society*, **64**:17-40.

Pigliucci M. 1998. Ecological and evolutionary genetics of *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*, **3**:485-489.

Schluter D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, **65**:998-1005.

ter Braak C J F, Šmilauer P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power. Ithaca NY, USA:500.

作者简介 陶冶,男,1983年生,硕士研究生。主要从事植物生态学研究。E-mail:xishanyeren@163.com
责任编辑 王伟