

缙云山不同生境蝴蝶花 (*Iris japonica* Thumb.) 分株种群格局及对草本多样性的影响

王永健, 钟章成*, 陶建平

(西南大学三峡库区生态环境教育部重点实验室 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室 生命科学学院, 重庆 400715)

摘要:运用空间格局、生态位及多样性分析,探讨了重庆缙云山自然保护区林缘旷地(OAFE)、竹林(BF)及常绿阔叶林(EBF)3类生境蝴蝶花(*Iris japonica* Thumb.)自然种群分株格局特征及对草本多样性的影响机制。结果表明:方差均值比(V/m)和Moristia指数(I_s)的格局判别分析表明,3类生境中蝴蝶花分株种群从0.5 m×0.5 m至2 m×2 m尺度均为聚集分布;从林缘旷地—竹林—常绿阔叶林,种群分株密度逐渐降低,总体格局规模与格局强度(PI)在各尺度均呈下降趋势。林缘旷地与竹林生境中,蝴蝶花的分布,降低了原优势种的优势度,并显著降低草本层物种多样性($p < 0.05$),但在常绿阔叶林生境中对原优势种的优势度及草本物种多样性的影响很小。不同生境中蝴蝶花种群格局对草本多样性的影响机制各不相同:林缘旷地生境,通过强的更新生态位(地上空间与根生态位)与营养生态位(获取水分与养分资源)竞争,降低草本物种丰富度尤其是偶见种丰富度;竹林生境,通过更新生态位(根生态位)与营养生态位(获取光与养分资源)竞争,降低了草本偶见种丰富度;常绿阔叶林生境,物种间生态位重叠较低,表现一定的资源竞争,但对草本多样性影响很小。林冠决定蝴蝶花分株种群格局强度、克隆生长的强弱及林下土壤状况,从而影响蝴蝶花与草本层其它物种之间生态位竞争的强弱是决定蝴蝶花种群对草本层物种多样性影响机制的重要因素。

关键词:蝴蝶花;克隆植物;格局分析;物种多样性;生态位竞争

文章编号:1000-0933(2008)07-3082-10 中图分类号:Q145, Q948 文献标识码:A

Patterns of ramet population of *Iris japonica* Thumb. and their effects on herb diversity in different micro-habitats on Jinyun Mountain

WANG Yong-Jian, ZHONG Zhang-Cheng*, TAO Jian-Ping

Key Laboratory of Eco-environments of Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research of Three Gorges Reservoir Region, School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3082 ~ 3091.

Abstract: Distribution patterns of ramet population of *Iris japonica* Thumb. and their effect on species diversity in the herb layer in three micro-habitats (open area of forest edge (OAFE), bamboo forest (BF) and evergreen broadleaved forest (EBF)) on Jinyun Mountain were studied using spatial pattern, niche and diversity analysis in a combination of population and community methods. The results were as follows: judged by V/m and Morisita index (I_s), ramet population of *I. japonica* in three micro-habitats all clumped from scale 0.5 m×0.5 m to 2 m×2 m; the pattern scale and pattern intensity both gradually decreased in all scales and density of ramet population of *I. japonica* decreased with the increase in canopy

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670334)

收稿日期:2007-12-21; 修订日期:2008-04-01

作者简介:王永健(1982~),男,布依族,贵州独山人,博士生,主要从事植物种群与群落生态学研究. E-mail: wyj2004@swu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zzhong@swu.edu.cn

致谢:陈锋、秦银林、黄茹、王强和彭月提供野外调查帮助,缙云山自然保护区管理局工作人员提供野外工作便利,谨此致谢。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670334)

Received date: 2007-12-21; **Accepted date:** 2008-04-01

Biography: WANG Yong-Jian, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant population and community ecology. E-mail: wyj2004@swu.edu.cn

density and the decrease in RPF and R/FR from OAFE to EBF. In OAFE and BF, widespread *I. japonica* had a significantly negative influence on the dominance of original dominant species and on species diversity of the herb layer ($p < 0.05$); however, those influences in EBF were extremely weak. The mechanisms that effect of pattern characteristics of *I. japonica* ramet population on species diversity of herb layer in three micro-habitats were different. In OAFE, high density and pattern intensity of *I. japonica* resulting from the open canopy which decreased the species diversity of the herb layer, especially for the richness of rare species, by means of strong regeneration niche (above-ground spatial niche and below-ground root niche) and trophic niche (nutrient) competition; in BF, moderate density and pattern intensity of *I. japonica* resulting from the bamboo canopy that had negative effect on the occurrence of rare species and on the survival of other herb species by means of strong regeneration niche (below-ground root niche) and trophic niche (above-ground for light and below-ground for nutrient) competition; in EBF, low density and pattern intensity resulting from the closed canopy which had little effect on the survival of herb species, because the random distribution of *I. japonica* caused by the low light in EBF lead to weak niche competition, just to trophic niche competition for nutrient. The pattern intensity and clonal growth of ramet population of *I. japonica* and soil status mainly determined by the canopy that have a significant influence on the intensity of regeneration niche (above-ground spatial niche and below-ground root niche) and trophic niche (above-ground for light and below-ground for nutrient) competition between *I. japonica* and other herb species, which is the determinant to the mechanism that effect of ramet population of *I. japonica* on species diversity of the herb layer.

Key Words: *Iris japonica* Thumb.; clonal plant; pattern analysis; species diversity; niche competition

具有克隆生长习性的植物为克隆植物,其包括许多苔藓植物、蕨类植物及被子植物,在许多生态系统中处于优势地位^[1~3]。克隆植物通过克隆生长迅速扩大种群,拓展生境,形成单优势种格局,影响群落的空间格局与竞争关系^[4],群落物种组成、结构、更新及物种多样性^[2,5,6]。小径竹类(dwarf bamboos)是木本克隆植物的典型代表,在中国与日本的许多温带森林中,对群落更新及物种多样性有显著的负面影响^[7~9]。对于草本克隆植物,包括许多入侵植物,如空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)和大米草(*Spartina anglica*)等,占优势地位的克隆植物通过其高盖度与密集丛生的根茎对其它草本多样性及乔、灌木生存与更新的负面影响更为显著^[6,10]。由克隆植物的克隆构型及生境状况所决定的克隆生长格局影响草本植物分布及其多样性^[2,4],乃至决定整个群落物种多样性的影响机制^[2]。同时,克隆植物的空间格局的研究是探讨其繁殖、种群扩散、遗传多样性及种群演化的基础^[11,12]。

蝴蝶花(*Iris japonica* Thumb.)为多年生草本,是典型的兼性克隆植物,根状茎可分为较粗的直立根状茎和纤细的横走根状茎,通过纤细的横走根状茎实现克隆生长,花两性,花期3~4月,果期5~6月。供药用,用于清热解毒、消肿止痛,治疗发烧、肺病咳血、喉痛、外伤淤血等^[13],同时也是园林中常见的林下观赏植物。自然种群广布于疏林下、林缘及湿润的草地,形成优势种群。

目前已有较多关于克隆植物分布格局及其对群落物种多样性影响的研究^[2,4,6,9],但是,针对不同生境中单一优势克隆种群对群落物种多样性影响的相关研究较少,同时,利用种群层次的格局分析及群落层次的生态位分析方法,并结合群落环境特征比较,探讨不同生境中单一克隆种群对草本多样性影响机制的研究鲜见报道。本文在研究不同生境下蝴蝶花分株种群格局差异的基础上,分析不同生境对该种群演化的影响,旨在分析不同生境下单一优势克隆植物蝴蝶花对草本其他物种多样性的影响机制,探讨蝴蝶花种群在群落草本层的生态地位,以进一步分析蝴蝶花群落格局的重要性。具体解决以下问题:(1)不同生境中蝴蝶花种群分株格局是否存在差异;(2)不同生境中蝴蝶花对草本层物种多样性是否存在影响;(3)如存在影响,不同生境中蝴蝶花种群格局对草本物种多样性的影响机制?

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地区

研究区位于重庆市北碚区缙云山自然保护区(29°50'N,106°20'E)内,最高海拔900 m左右。气候属典型

的亚热带季风湿润性气候,年均气温 13.6℃,年平均降水量 1143 mm。地带性土壤为酸性黄壤^[14]。缙云山保护区主要植被为常绿阔叶林,暖性针叶林,竹林,常绿阔叶灌丛等,蝴蝶花广布于林缘、毛竹(*Phyllostachys pubescens*)林下及较稀疏的常绿阔叶林下。

1.2 研究方法

1.2.1 群落调查

2007 年 9 月中下旬,在缙云山自然保护区林缘旷地(Open area of forest edge, OAFE)(29°50′15″N,106°23′22″E)、毛竹林(Bamboo forest, BF)(29°49′38″N,106°23′4″E)及常绿阔叶林(Evergreen broadleaved forest, EBF)(29°50′12″N,106°23′27″E)3 类群落(生境)内,为了探讨蝴蝶花有无对不同群落草本多样性的影响,分别选择有蝴蝶花环境(*I. japonica* condition, I+)和无蝴蝶花环境(no *I. japonica* condition, I-)设置样地,把明显具有蝴蝶花分布的区域定为有蝴蝶花环境(I+),把完全无蝴蝶花分布的区域定位无蝴蝶花环境(I-)。林缘旷地、毛竹林和常绿阔叶林每类群落的有蝴蝶花环境和无蝴蝶花环境分别设置 3 个 16 m²的样地,各样地间隔 20 m 以上,每类群落共 96 m²(48 m²有蝴蝶花环境样地与 48 m²无蝴蝶花环境样地)。

同一群落类型中,无蝴蝶花环境的光照及土壤等与有蝴蝶花环境基本保持一致。记录每个样地的地形指标、海拔,并使用 LAI-2000 植物冠层分析仪(美国 LI-COR 公司生产)测定林冠空隙度和叶面积指数,使用照度计(美国 FLUKE 公司生产)^[15]同时测定竹林内(草本层以上, $H = 0.8$ m 左右)、阔叶林内与林外旷地的有效光合辐射强度(PPFD),红光光强(660 nm),远红光光强(730 nm),以计算相对有效光强(RPFD)及红光/远红光(R/FR)。样地概况见表 1。

每个 16 m²的样地都由 4 个随机 2 m × 2 m 的样方组成,每个 2 m × 2 m 样方由相邻的 4 个 1 m × 1 m 的小样方组成,在每个 1 m × 1 m 的小样方中记录草本的种名、平均高度和盖度。同时,测定每个小样方内蝴蝶花分株数与盖度,灌木层与草本层总盖度。

1.2.2 蝴蝶花种群分株格局调查

在林缘旷地、竹林与常绿阔叶林有蝴蝶花分布的典型样地内,各设置 1 个 8 m × 8 m 的格局样方,定点(X,Y)标记蝴蝶花每一分株。同时标记竹林内毛竹(*P. pubescens*)及常绿阔叶林内四川山矾(*Symplocos setchuensis*)冠层($H > 5$ m)每一个体的坐标。由此可得到 8 m × 8 m 格局样方内蝴蝶花及其他树种的空间点格局。

1.3 参数计算

1.3.1 重要值的计算公式

$$\text{草本层重要值} = (\text{相对高度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度})/3$$

1.3.2 物种多样性指数^[16]

Shannon-Wiener 多样性指数(H): $H = - \sum P_i \ln P_i$; Simpson 多样性指数(D): $D = 1 - \sum P_i^2$; Pielou 均匀度指数: $J = (- \sum P_i \ln P_i) / \ln S$; 丰富度指数 S 。其中, P_i 为物种相对重要值, S 为物种总数。

1.3.3 生态位分析^[17]

(1)生态位宽度 Levins 指数:

$$B_i = \frac{1}{r \sum_{j=1}^r (P_{ij})^2}$$

(2)生态位重叠 百分比重叠指数: $PO_{ik} = [\sum_{j=1}^r (\min P_{ij}, P_{kj})] \times 100$

$$\text{Levins 重叠指数: } O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r (P_{ij} P_{kj})}{\sum_{j=1}^r (P_{ij})^2}$$

式中, P_{ij} 为种 i 在样方 j 的相对重要值, P_{kj} 为种 k 在样方 j 的相对重要值, PO_{ik} 与 O_{ik} 分别为种 i 与种 k 的百分比重叠指数和 Levins 重叠指数, r 为样方数。

表 1 不同样地概况

Table 1 General situation of plots

类型 Type	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	郁闭度 Canopy density (%)	叶面积指数 Leaf area index	RFPD	R/FR
OAFE I-	770~777	2~5	< 10	< 0.2	0.91 ± 0.01a	1.34 ± 0.02a
OAFE I+			< 10	< 0.2		
BF I-	640~648	5~12	70.71 ± 1.87	1.20 ± 0.06	0.22 ± 0.01b	0.95 ± 0.02b
BF I+			68.98 ± 1.98	1.12 ± 0.06		
EBF I-	755~760	3~8	89.39 ± 0.87	2.78 ± 0.04	0.06 ± 0.01c	0.75 ± 0.03c
EBF I+			88.26 ± 0.95	2.91 ± 0.05		

类型 Type	灌木层盖度 Shrub coverage	草本层盖度 Herb coverage	蝴蝶花盖度 Coverage of <i>I. japonica</i> (%)	蝴蝶花密度 Density of <i>I. japonica</i> /(no./m ²)	冠层优势种 Dominated canopy species
OAFE I-	7.76 ± 1.51	75.92 ± 3.65	—	—	—
OAFE I+	6.84 ± 1.20	87.00 ± 0.99	69.02 ± 5.49a	22.38 ± 2.44a	—
BF I-	8.42 ± 2.10	52.55 ± 2.84	—	—	毛竹 <i>P. pubescens</i>
BF I+	8.02 ± 3.00	47.47 ± 1.47	22.84 ± 4.48b	7.52 ± 0.54b	
EBF I-	3.66 ± 0.85	18.67 ± 1.92	—	—	四川山矾 <i>S. setchuensis</i>
EBF I+	4.26 ± 0.81	20.03 ± 0.77	5.50 ± 0.80c	0.83 ± 0.18c	

OAFE: 林缘旷地 Open area of forest edge; BF: 竹林 Bamboo forest; EBF: 常绿阔叶林 Evergreen broadleaved forest. I-: 无蝴蝶花环境 No *I. japonica* condition; I+: 蝴蝶花环境 *I. japonica* condition. RFPD: 相对有效光强 Relative photon flux density; R/FR: 红光/远红光 Red/far-red. 不同的字母表示不同生境间差异显著 ($p < 0.05$). Different letters mean significant differences ($p < 0.05$) among three micro-habitats. 下同 the same below

1.3.4 格局分析^[17]

(1) 分布类型 以方差均值比(使用 t 检验)和 Morisita 指数(I_s) (使用 F 检验)进行判别; $8\text{ m} \times 8\text{ m}$ 的格局样方内, 以 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 为最小尺度标准, 可分为 256 个小样方, 使相邻 2 个 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 最小样方合并, 得到 $0.5\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的尺度标准, 共 128 个, 以此类推, 得到其他各尺度;

(2) 格局规模 运用 Greig-Smith 的方法计算各区组的均方并绘制格局规模图;

(3) 格局强度 Kershaw 区组格局强度 $PI = [(2 \times \text{均方})/N_s]^{1/2}$, N_s 为区组大小 ($N_s = 2^n$, $n = 0, 1, 2, \dots$)。以不同的区组代表不同的尺度, 可将 $8\text{ m} \times 8\text{ m}$ 的格局样方分为 9 个区组, 具最小面积的区组 1 代表 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 尺度, 区组 2 代表 $0.5\text{ m} \times 1\text{ m}$ 尺度, 区组 3 代表 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 尺度, 面积依次增大 2 倍, 最大区组 9 的尺度为 $8\text{ m} \times 8\text{ m}$ 。

使用 OriginPro7.0 软件作图; 运用 SPSS11.5 软件进行 Independent t -检验和单因素方差分析, 使用 Duncan 多重比较; 使用 DPS v3.01 软件进行生态位分析; 运用 PASSAGE 1.0 软件进行格局分析^[18]。

2 结果与分析

2.1 不同生境蝴蝶花分株种群空间格局

2.1.1 格局类型

图 1 为 3 类生境有蝴蝶花环境的蝴蝶花分株种群及冠层优势种(毛竹与四川山矾)的空间分布图, 直观反映了个体分布状况, 从林缘旷地—竹林—常绿阔叶林, 随着林冠郁闭度增加, 蝴蝶花分株种群盖度与密度显著降低(表 1)。格局判别分析表明, 3 类生境中蝴蝶花分株种群在各区组($0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 至 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 尺度)均为聚集分布, 方差均值比(V/m) t 检验和 Moristia 指数 F 检验显著性较高(表 2)。

2.1.2 格局规模

3 类生境蝴蝶花环境中蝴蝶花分株种群聚集规模见图 2A。林缘旷地(OAFE)种群格局规模曲线在区组

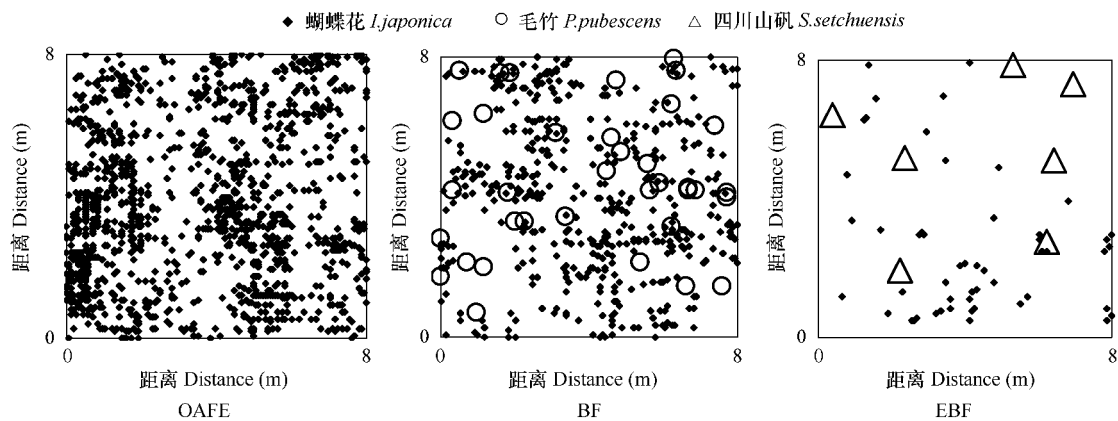


图1 3类生境蝴蝶花环境中蝴蝶花分株种群及冠层优势种(毛竹与四川山矾)分布格局点位图

Fig. 1 Spatial distribution patterns of ramet population of *I. japonica* and dominant canopy species (*P. pubescens* and *S. setchuensis*) in three I+ micro-habitats

OAFE: 林缘旷地 Open area of forest edge, BF: 竹林 Bamboo forest, EBF: 常绿阔叶林 Evergreen broadleaved forest; I-: 无蝴蝶花环境 No *I. japonica* condition, I+: 蝴蝶花环境 *I. japonica* condition; 下同 the same below

4、6 有两个峰值,其峰值对应的斑块聚集尺度为 2 m^2 和更大的 8 m^2 。竹林(BF)种群均方值在区组 4、7 出现两个峰值,其峰值对应的斑块聚集尺度为 2 m^2 和 16 m^2 。常绿阔叶林(EBF)种群格局规模曲线在区组 7 出现峰值,表明聚集尺度为 16 m^2 。从林缘旷地—竹林—常绿阔叶林,种群格局规模曲线的峰值尺度有逐渐增大的趋势,格局规模在各区组(尺度)均呈下降趋势。

表2 3类生境蝴蝶花环境中蝴蝶花分株种群分布的方差均值比(V/m)和 Moristia 指数(I_δ)

Table 2 V/m and Moristia index of ramet population of *I. japonica* in three I+ micro-habitats

区组 Group	尺度 Scale(m)	OAFE		BF		EBF	
		V/m	I_δ	V/m	I_δ	V/m	I_δ
1	0.5×0.5	4.92 ***	1.72 **	2.19 ***	1.64 **	1.40 ***	3.00 *
2	0.5×1	7.17 ***	1.57 **	2.87 ***	1.50 **	1.66 ***	2.63 **
3	1×1	11.23 ***	1.47 **	4.20 ***	1.43 **	1.59 **	1.75 *
4	1×2	17.91 ***	1.39 **	5.40 ***	1.30 **	2.05 ***	1.67 *
5	2×2	27.14 ***	1.30 **	6.50 ***	1.19 **	2.85 ***	1.59 *

V/m 使用 t 检验; I_δ 使用 F 检验 V/m by t distribution and I_δ by F distribution; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$

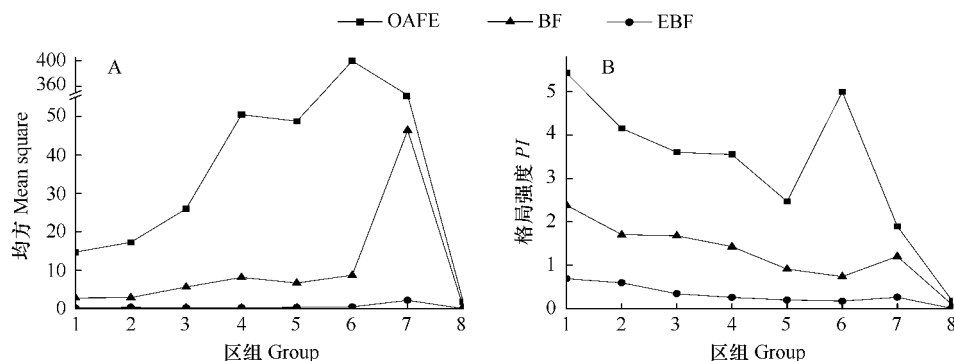


图2 3类生境蝴蝶花环境中蝴蝶花分株种群格局分析

Fig. 2 Pattern analysis of ramet population of *I. japonica* in three I+ micro-habitats

A: 蝴蝶花种群格局规模, B: 蝴蝶花种群格局强度 A means pattern scale of *I. japonica* ramet population; B: means pattern intensity of *I. japonica* ramet population

2.1.3 格局强度

格局强度分析(图 2B)表明,林缘旷地(OAFE)种群高密度区与低密度区的差异明显高于竹林(BF)种群与常绿阔叶林(EBF)种群,常绿阔叶林环境分株种群格局强度的曲线总体上有随区组(尺度)增加而减小的趋势。从林缘旷地—竹林—常绿阔叶林,格局强度(PI)在各区组(尺度)均呈下降趋势。

2.2 蝴蝶花对物种多样性的影响

3 类生境蝴蝶花环境中蝴蝶花为优势种。林缘旷地与竹林生境中,蝴蝶花的广泛分布,降低了原优势种的优势度;但在常绿阔叶林生境中,蝴蝶花的影响较小(表 3)。

林缘旷地与竹林生境中,无蝴蝶花环境草本层物种多样性指数(H)、均匀度指数(J)及物种丰富度指数(S)显著高于蝴蝶花环境($p < 0.05$);但在常绿阔叶林生境中,两类环境各指数无显著差异(图 3)。

表 3 3 类生境下无蝴蝶花环境与蝴蝶花环境草本层主要物种及其重要值

Table 3 Main species of herb layer and their importance value in I- and I+ of three micro-habitats (48 m²)

物种 Species	重要值 Importance value					
	OAFE		BF		EBF	
	I-	I+	I-	I+	I-	I+
蝴蝶花 <i>I. japonica</i>	—	32.38	—	28.59	—	12.28
金疮小草 <i>Ajuga decumbens</i>	11.90	—	—	—	—	—
白英 <i>Solanum lyratum</i>	8.22	—	—	—	—	—
聚花过路黄 <i>Lysimachia congestiflora</i>	8.11	—	—	—	—	—
小白酒草 <i>Conyza Canadensis</i>	5.09	—	—	—	—	—
鸭跖草 <i>Commelina communis</i>	—	—	12.88	14.77	—	—
红盖鳞毛蕨 <i>Dryopteris erythrosora</i>	—	—	9.45	—	16.71	5.14
镰叶复叶耳蕨 <i>Arachniodes falcate</i>	—	—	8.62	—	8.06	—
棕叶狗尾草 <i>Setaria pamlifolia</i>	—	—	6.69	6.05	—	—
浆果苔草 <i>Carex baccans</i>	—	—	6.39	—	—	—
尖叶乌菰莓 <i>Cayratia japonica</i>	—	—	6.18	—	—	—
竹叶草 <i>Oolismenus compositus</i>	—	—	5.16	6.90	5.12	11.23
多序楼梯草 <i>Elatostena macintyreii</i>	—	—	—	—	11.69	5.54
边缘鳞毛蕨 <i>Microlepia marginata</i>	—	—	—	—	—	15.41
冷水花 <i>Pilea</i> sp.	—	—	—	—	—	6.11

表中列出(重要值 > 5 , 频度 $> 20\%$) 的物种 Species (IV > 5 and frequency $> 20\%$) in herb layer were listed in the table above, 下同 the same below

偶见种的统计表明(图 4),林缘旷地与竹林生境中,无蝴蝶花环境偶见种(出现 1 次与出现 1~2 次的物种)丰富度高于蝴蝶花环境,尤其是林缘旷地生境最为明显;但在常绿阔叶林生境中,两类环境差异较小。

对 3 类生境蝴蝶花环境中蝴蝶花盖度及密度与草本层物种丰富度进行回归,只有林缘旷地回归较好,表现出蝴蝶花盖度及密度与草本层物种丰富度的负相关关系;同时,高盖度与高密度的样方比例较高(图 5)。

2.3 不同生境生态位分析

3 类生境下无蝴蝶花环境与蝴蝶花环境草本层主要物种生态位宽度(表 4)表明,3 类生境蝴蝶花存在时,蝴蝶花的生态位宽度很大。林缘旷地与常绿阔叶林生境中,总体看来,蝴蝶花的存在对原优势种的生态位宽度影响较小;但在竹林生境中,蝴蝶花的存在,降低了原优势种的生态位宽度,鸭跖草除外。

3 类生境下蝴蝶花环境草本层主要物种生态位重叠(表 4)表明,林缘旷地生境,蝴蝶花与其他优势种的生态位重叠相对较大;在竹林与常绿阔叶林生境中,蝴蝶花与其他优势种的生态位重叠相对较小。

3 讨论

3.1 不同生境蝴蝶花种群空间格局

光照通过不同林冠到达林下,由于灌木层郁闭度低(表 1),受灌木层影响较小,因此,草本层光环境主要

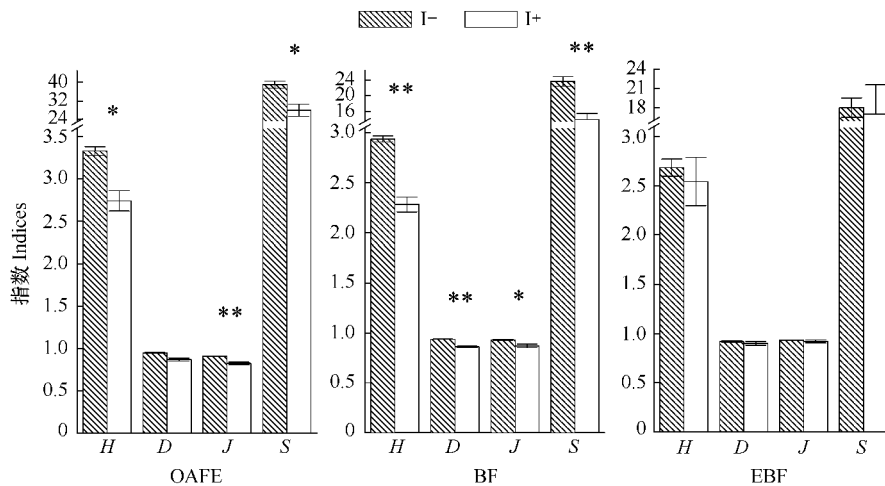


图3 3类生境下无蝴蝶花环境与蝴蝶花环境草本层物种多样性特征

Fig. 3 Species diversity of herb layer in I- and I+ of three micro-habitats

H: Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index; D: Simpson 多样性指数 Simpson diversity index; J: Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index; S: 丰富度指数 Richness index; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$

受林冠层的影响。表1所示,林缘旷地生境,RPFD最高,光照充足,有利于蝴蝶花生长;同时,R/FR最大,导致植株生长矮化^[19, 20]。竹林生境,RPFD相对较低,但能满足蝴蝶花生存的基本要求;并且,R/FR相对减小,植株伸长生长增加,叶片变薄变大^[19, 20],植株总体变高变大,且克隆生长明显。常绿阔叶林生境,RPFD很低,基本不利于喜光的蝴蝶花生存,其密度很低;同时,R/FR最低,可导致植物叶片叶绿素积累降低,不利于植株的光合与生长^[20, 21]。总的来说,从林缘旷地—竹林—常绿阔叶林,随着林冠郁闭度增加,林下RPFD与R/FR显著降低,蝴蝶花分株种群密度显著降低(表1)。因此,格局规模(图2A)表现出:蝴蝶花分株种群大斑块的形成需要更大的面积来体现(林缘 $2 \sim 8 \text{ m}^2 \rightarrow$ 竹林 $4 \sim 8 \text{ m}^2 \rightarrow$ 林下至少 16 m^2),且每一尺度下,格局规模(蝴蝶花斑块大小)呈明显的下降趋势;同时,从林缘—竹林—林下,由于蝴蝶花分株密度显著降低,格局强度(图2B)也展现出蝴蝶花分株种群高密度斑块与低密度斑块的差异在各尺度上显著减小,并由于林下蝴蝶花稀少,随着尺度增加,分株种群高密度斑块与低密度斑块的

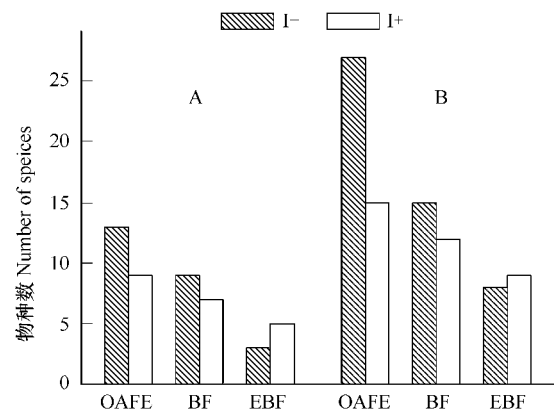


图4 3类生境下无蝴蝶花环境与蝴蝶花环境草本层偶见种丰富度

Fig. 4 Richness of rare species of herb layer in I- and I+ of three micro-habitats

A: 出现1次的物种数, B: 出现1~2次的物种数(48个样方) A means the number of species occurring once, B means the number of species occurring 1~2 times in 48 quadrats; 此处偶见种定义为出现1~2次的物种 Here rare species is the species occurring 1~2 times of three micro-habitats

的差异越来越小。可见,相对光强与光质对蝴蝶花的生长与分布有影响^[22],不同的林冠郁闭度造成蝴蝶花分株种群密度、格局规模及格局强度的巨大差异。但是,蝴蝶花的分布不仅受其克隆格局及林冠的影响,生境状况(土壤等)及自身扩散(包括有性繁殖与克隆生长)区域大小都会影响蝴蝶花种群的分布^[2, 3, 11, 23]。

3.2 不同生境蝴蝶花种群对草本层物种多样性的影响机制

不同生境中蝴蝶花种群格局对草本层物种多样性的影响机制各不相同。林缘旷地,林冠及灌木层郁闭度很小,高密度蝴蝶花斑块占优势地位(图5),形成其高格局强度。蝴蝶花与其他优势种的重叠很大(表4,表

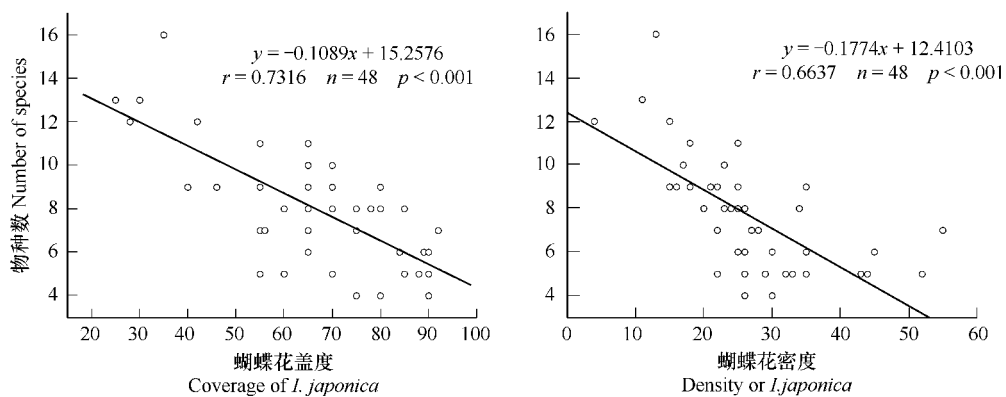


图5 林缘旷地蝴蝶花环境中蝴蝶花盖度及密度与草本层物种丰富度的回归

Fig. 5 Regression between coverage and density of *I. japonica* and richness of herb layer in I+ of OAFE

5),存在激烈的生态位竞争。本研究发现,旷地其他主要物种为高于蝴蝶花的物种,如小白酒草等,还有白英和尖叶乌蕨等攀援草质藤本。可见,密布的蝴蝶花环境地上空间有限,且竞争非对称性决定矮小个体在竞争中更趋于死亡,矮的草本难以更新^[24],或占据无蝴蝶花的空隙而生存;该环境也使地下被其分株根系所占据,一定程度上,导致蝴蝶花与其他物种存在一定的水分、养分竞争。因此,林缘旷地,较强的更新生态位(regeneration niche)(地上空间生态位和地下根生态位)竞争与营养生态位(trophic niche)(地下获取水分、养分)竞争^[22, 25]在很大程度上降低了草本层偶见种(图4)和矮小、扩展能力弱及根系竞争弱的其他草本的生存(图5)^[24]。同时,蝴蝶花与其他物种间较强的生态位竞争也可能导致未来某些物种的消失^[3, 4]。

表4 3类生境下无蝴蝶花环境与蝴蝶花环境草本层主要物种生态位宽度及3类生境下蝴蝶花环境草本层蝴蝶花与其它主要物种生态位重叠(48 m²)

Table 4 Niche breadth of main species in herb layer in I- and I+ of three micro-habitats and niche overlap between *I. japonica* and other species in herb layer in three I+ micro-habitats (48 m²)

物种 Species	生态位宽度 Niche breadth						生态位重叠 Niche overlap					
	OAFE		BF		EBF		OAFE		BF		EBF	
	I-	I+	I-	I+	I-	I+	PO	O	PO	O	PO	O
蝴蝶花 <i>I. japonica</i>	—	0.961	—	0.935	—	0.928	—	—	—	—	—	—
金挖小草 <i>Ajuga decumbens</i>	0.577	0.630	—	—	—	—	39.587	0.432	—	—	—	—
白英 <i>Solanum lyratum</i>	0.391	0.321	—	—	—	—	11.667	0.162	—	—	—	—
聚花过路黄 <i>Lysimachia congestiflora</i>	0.646	0.585	—	—	—	—	34.652	0.406	—	—	—	—
小白酒草 <i>Conyza Canadensis</i>	0.696	0.712	—	—	—	—	46.724	0.544	—	—	—	—
鸭跖草 <i>Commelina communis</i>	0.693	0.674	0.687	0.934	—	—	51.811	0.593	74.163	0.801	—	—
红盖鳞毛蕨 <i>Dryopteris erythrosora</i>	—	—	0.641	—	0.391	0.092	—	—	—	—	9.448	0.127
镰叶复叶耳蕨 <i>Arachniodes falcate</i>	—	—	0.542	0.181	0.162	0.179	—	—	1.916	0.037	1.660	6.640
棕叶狗尾草 <i>Setaria pamlifolia</i>	—	—	0.637	0.203	—	—	0.132	0.001	3.604	0.055	—	—
浆果苔草 <i>Carex baccans</i>	—	0.179	0.536	0.160	—	—	1.976	0.039	1.629	0.031	—	—
尖叶乌蕨 <i>Cayratia japonica</i>	0.367	0.404	0.465	0.344	0.042	0.014	24.569	0.341	18.870	0.247	1.643	0.030
竹叶草 <i>Oolismenus compositus</i>	0.123	—	0.683	0.450	0.375	0.397	—	—	8.541	0.118	36.985	0.412
多序楼梯草 <i>Elatostena macintyreii</i>	—	—	—	—	0.109	0.136	—	—	—	—	4.073	0.062
边缘鳞盖蕨 <i>Microlepia marginata</i>	—	—	—	—	0.076	0.148	—	—	—	—	17.888	0.215
冷水花 <i>Pilea</i> sp.	—	—	—	—	0.022	0.091	0.228	0.001	—	—	9.480	0.126

竹林生境,中等密度蝴蝶花斑块构成其中等格局强度,其降低了原有优势种的优势度与生态位宽度,说明生态位竞争导致其他物种优势度及生存机会降低(表4,表5)。该生境光资源相对较弱,蝴蝶花种群未达饱和,对光资源的竞争强烈;同时,竹林环境该种群通过旺盛的克隆生长获取更多养分资源^[26],根状茎发达,在地下错落分布,蝴蝶花与其他物种存在较强的根系竞争。因此,竹林环境,较强的更新生态位(根生态位)竞争与营养生态位(光资源与养分资源)竞争^[25, 27]在很大程度上降低了其他物种的生存机会(偶见种的丰富度)(图4)。

常绿阔叶林生境,因光环境很差,形成蝴蝶花低密度与低格局强度,其他草本也难以生存^[22],只有耐荫草本存在,蝴蝶花分布随机性大,物种间生态位重叠较低,存在一定低强度的营养生态位(光照与养分资源)竞争,蝴蝶花对草本层物种多样性的影响很小。

另外,不同生境中土壤异质性^[26]及蝴蝶花存在时土壤理化状况的改变、林下光斑^[2]及土壤温度等对草本分布有一定的影响。

三类生境,蝴蝶花与其他物种间生态位竞争的强度可能与资源(光、水分及养分)^[28, 29]及蝴蝶花盖度有关,其分株格局与克隆强度都在一定程度上影响(地上与地下)竞争。虽然,地上及地下部分竞争有时存在权衡关系且相互影响^[26],但总的来说,林冠决定蝴蝶花分株种群格局(格局强度与克隆生长的强弱)及土壤环境状况变化,从而影响蝴蝶花与其它物种之间生态位竞争(包括更新生态位(地上空间生态位与根生态位)竞争与营养生态位(光资源与水分、养分资源)竞争)的强弱是决定蝴蝶花种群对草本多样性影响机制的重要因素。

References:

- [1] Prach K, Pyšek P. Clonal plant-what is their role in succession? *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, 1994, 29: 307—320.
- [2] Song M H, Dong M, Jiang G M. Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research*, 2002, 17, 705—716.
- [3] Song M H, Dong M. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 237—244.
- [4] Zhang J Y, Zhao H L, Cui J Y, *et al.* Effects of clonal plants on community structure and function along a restorational gradient in Horqi sandy land. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(1): 5—9.
- [5] Griscom B W, Ashton P M. Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management*, 2003, 175: 445—454.
- [6] Lin J C, Qiang S. Influence of *Alternanthera philoxeroides* on the species composition and diversity of weed community in spring in Nanjing. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(4): 585—592.
- [7] Taylor A H, Huang J Y, Zhou S Q. Canopy tree development and undergrowth bamboo dynamics in old-growth *Abies-Betula* forests in southwestern China: a 12-year study. *Forest Ecology and Management*, 2004, 200: 347—360.
- [8] Itô H, Hino T. Dwarf bamboo as an ecological filter for forest regeneration. *Ecological Research*, 2007, 22: 706—711.
- [9] Wang Y J, Tao J P, Li Y, *et al.* Effects of *Fargesia nitida* on species diversity and trees regeneration in different forest cycles of subalpine forest in Wolong Nature Reserve. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(2): 1—7.
- [10] Perkins T E, Wilson M V. The impacts of *Phalaris arundinacea* (reed canarygrass) invasion on wetland plant richness in the Oregon Coast Range, USA depend on beavers. *Biological Conservation*, 2005, 124: 291—295.
- [11] Young A G, Hill J H, Murray B G, *et al.* Breeding system, genetic diversity and clonal structure in the subalpine forb *Rutidosia leiopis* F. Muell. (Asteraceae). *Biological Conservation*, 2002, 106: 71—78.
- [12] Han Y C, Teng C Z, Zhong S, *et al.* Genetic variation and clonal diversity in population of *Nelumbo nucifera* (Nelumbonaceae) in central China detected by ISSR markers. *Aquatic Botany*, 2007, 86: 69—75.
- [13] Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agendae Academiae Sinicae Edit. *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (Tomus 16 (1)). Beijing: Science Press, 1985. 176—177.
- [14] Liu Y C, Zhong Z C, Miao S L, *et al.* A brief account of the resources of vegetation of the Jinyun Mountain Reserve. *Journal of Southwest China Teachers College*, 1984, 9(5): 117—128.

- [15] Yan M, Zhong Z C, Fang X. Habitat fragmentation impacts on biodiversity of evergreen broad-leaved forest in Jinyun Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 1028—1036.
- [16] Wang Y J, Tao J P, Zhang W Y, *et al.* Vegetation restoration patterns and their relationships with disturbance on the Giant Panda Corridor of Tudingling, Southwest China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3525—3532.
- [17] Zhang J T. *Quantitative Ecology*. Beijing: Science Press, 2004. 113—115, 247—250, 255—256, 264.
- [18] Fang Wei. Spatial analysis of an invasion front of *Acer platanoides*: dynamic inferences from static data. *Ecography*, 2005, 28(3): 283—294.
- [19] Miyashita Y, Kitaya Y, Kozai T, *et al.* Effects of red and far-red light on the growth and morphology of potato plantlets in vitro: using light emitting diode as a light source for micropropagation. *Acta Horticulturae*, 1995, 393: 189—194.
- [20] Suneetha A, Chinnappa C C, David M R. Red/far-red light mediated stem elongation and anthocyanin accumulation in *Stellaria longipes*: Differential response of alpine and prairie ecotypes. *Canadian Journal of Botany*, 2002, 80: 72—81.
- [21] Heraut-Bron V, Robin C, Varlet-Grancher C, *et al.* Light quality (red: far-red ratio): does it affect photosynthetic activity, net CO₂ assimilation, and morphology of young white clover leaves? *Canadian Journal of Botany*, 1999, 77: 1425—1431.
- [22] Emborg J. Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 1998, 106: 83—95.
- [23] Tarasjev A. Impact of genet size and flowering stage on fruit set in *Iris pumila* L. clones in wild. *Acta Oecologica*, 2005, 27: 93—98.
- [24] Blair B. Effect of soil nutrient heterogeneity on the symmetry of belowground competition. *Plant Ecology*, 2001, 156: 199—203.
- [25] Silvertown J. Plant coexistence and the niche. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 2004, 19(11): 605—611.
- [26] Day K J, John E A, Hutchings M J. The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology*, 2003, 17: 454—463.
- [27] Wang P, Wang T H, Zhou D W, *et al.* A literature review on the above-and below-ground competition. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3489—3499.
- [28] Cahill J F. Interactions between root and shoot competition vary among species. *Oikos*, 2002, 99: 101—112.
- [29] Pugnaire F J, Luque M T. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 2001, 93: 42—49.

参考文献:

- [4] 张继义,赵哈林,崔建垣,等. 沙地植被恢复过程中克隆植物分布及其对群落物种多样性的影响. *林业科学*, 2005, 41(1): 5—9.
- [6] 林金成,强胜. 空心莲子草对南京春季杂草群落组成和物种多样性的影响. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 585—592.
- [9] 王永健,陶建平,李媛,等. 华西箭竹对卧龙亚高山森林不同演替阶段物种多样性与乔木更新的影响. *林业科学*, 2007, 43(2): 1—7.
- [13] 中国科学院中国植物志编辑委员会. *中国植物志*(第16卷第1分册). 北京:科学出版社, 1985. 176—177.
- [14] 刘玉成,钟章成,缪世利,等. 缙云山自然保护区植被概况. *西南师范学院学报*, 1984, 9(5): 117—128.
- [15] 闫明,钟章成,方兴. 缙云山生境片断化对常绿阔叶林生物多样性的影响. *生态学报*, 2005, 25(4): 1028—1036.
- [17] 张金屯. *数量生态学*. 北京:科学出版社, 2004. 113—115, 247—250, 255—256, 264.
- [27] 王平,王天慧,周道玮,等. 植物地上竞争与地下竞争研究进展. *生态学报*, 2007, 27(8): 3489—3499.