

# 四川黄龙沟森林植被中兰科植物群落优势种 种间联结和相关分析

黄宝强<sup>2,3,4</sup> 罗毅波<sup>1,2,\*</sup> 于飞海<sup>5</sup> 唐思远<sup>6</sup> 董立<sup>6</sup> 安德军<sup>6</sup>

(1 全国兰科植物种质资源保护中心, 深圳 518114) (2 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

(3 中国科学院研究生院, 北京 100049) (4 南昌工程学院, 南昌 330099)

(5 中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室, 北京 100093) (6 四川省黄龙国家级风景名胜区管理局, 四川黄龙 624000)

**摘要** 四川黄龙沟内分布着十分丰富的兰科植物(19属30余种),并且部分种类在沟内形成优势群落。目前尚不清楚在群落中这些兰科植物种之间作用关系。运用种间关联分析和相关分析对黄龙沟森林植被兰科植物群落中的24个优势种的种间关系进行了研究。两种分析方法得到的结果相近,表明黄龙沟优势兰科植物可以分为两组。一组包括无苞杓兰(*Cypripedium bardolphianum*)、黄花杓兰(*C. flavum*)、二叶红门兰(*Orchis diantha*)、广布红门兰(*Orchis chusua*)、少花虾脊兰(*Calanthe delavayi*)和西藏杓兰(*C. tibeticum*),主要分布在光线充足但又具有一定遮荫条件的环境中;另一组包括筒距兰(*Tipularia szechuanica*)、沼兰(*Malaxis monophyllos*)、珊瑚兰(*Corallorhiza trifida*)、小斑叶兰(*Goodyera repens*)、布袋兰(*Calypso bulbosa*)、小花舌唇兰(*Platanthera minutiflora*)和小叶对叶兰(*Listera smithii*),它们主要分布于荫蔽的环境中。这些兰科植物在组内大多呈现显著的正相关关系,组间大多呈现显著的负相关关系,说明黄龙沟兰科植物在资源利用方式上可能产生了分化。

**关键词** 黄龙沟 兰科植物 种间关系

## INTERSPECIFIC RELATIONSHIPS OF DOMINANT SPECIES IN ORCHID COMMUNITIES OF FOREST VEGETATION IN HUANGLONG VALLEY, SICHUAN, CHINA

HUANG Bao-Qiang<sup>2,3,4</sup>, LUO Yi-Bo<sup>1,2,\*</sup>, YU Fei-Hai<sup>5</sup>, TANG Si-Yuan<sup>6</sup>, DONG Li<sup>6</sup>, and AN De-Jun<sup>6</sup>

<sup>1</sup>The National Orchid Conservation Center, Shenzhen 518114, China, <sup>2</sup>State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China, <sup>3</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China, <sup>4</sup>Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, China, <sup>5</sup>Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China, and <sup>6</sup>Huanglong Administration of National Scenic Spot, Huanglong, Sichuan 624000, China

**Abstract Aims** The Huanglong Valley of Sichuan is rich in orchid species, with > 30 species in 19 genera, and some orchids dominate the herbaceous layer. However, little is known about their interspecific relationships. Our aim was to investigate how the orchid species interact with each other and with other species.

**Methods** We sampled 6 621 m × 1 m relevés in the orchid communities in Huanglong Valley, selected 24 dominant species according to importance values and studied interspecific associations and correlations by using  $\chi^2$ -tests and Spearman rank correlations.

**Important findings** Results of  $\chi^2$ -tests of species associations and Spearman rank correlations were consistent and indicated two groups of dominant species. One group, including *Cypripedium bardolphianum*, *C. flavum*, *C. tibeticum*, *Orchis diantha*, *O. chusua* and *Calanthe delavayi*, is mostly distributed where both light and shade are provided by tree overstories. The other group, including *Tipularia szechuanica*, *Malaxis monophyllos*, *Corallorhiza trifida*, *Goodyera repens*, *Calypso bulbosa*, *Platanthera minutiflora* and *Listera smithii*, is mostly distributed in shade. Non-orchid species, *Arctous rube*, *Gentiana scabra*, *Pedicularis davidii*, *Elymus nutans* and *Pinguicula alpine*, which are mostly distributed in open areas, are significantly positively correlated with orchid species of the first group, but mostly negatively correlated with the second group. In contrast, *Clintonia udensis*, *Pedicularis humilis* and *Carex lehmanii*, which are mostly distributed in shaded environmental conditions, have reverse correlations with the two orchid groups. *Polygonum macrophyllum*,

收稿日期:2006-05-29 接受日期:2006-09-08

基金项目:国际科技合作重点计划项目(2001CB711103)

中国科学院植物研究所张树仁研究员和陈文莉博士鉴定了部分标本。本研究还得到中国科学院植物研究所-黄龙国家级风景名胜区管理局合作研究博士工作站的大力支持,在此一并表示感谢

\* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: luoyb@ibcas.ac.cn

E-mail of the first author: hbq-eric@ibcas.ac.cn

*Pyrola calliantha* and the orchid *Oreorchis nana* show no obvious correlations with either of the orchid groups. Our findings indicate that the interspecific interactions of orchid species of Huanglong Valley are complex and the orchid species may have differentiated with regard to the resource use. Reproductive facilitation may play an important role for orchid species diversity in this area.

**Key words** Huanglong Valley, orchid species, interspecific relationship

种间联结(Interspecific association)是指不同物种在空间上的相互关联性。在一个特定群落中,有些种类常常共同出现,有些则互相排斥(孙儒泳等,1992)。群落中出现的物种与其所处的地理环境密切相关,同时群落中各个物种之间存在着复杂的关系(Greig-Smith,1983)。通过对群落中不同个体在空间联接程度的客观测定,对研究种间的相互作用、群落的组成和动态,以及植被的恢复和管理等方面具有重要意义(Cox,1979;杜道林等,1995;张金屯,2004)。

共同存在的物种,可能存在两种关系:一种是对有限资源的竞争。多数观点认为对有限资源的竞争是植物间最主要的作用关系,是维持生物多样性的主要压力(Palmer *et al.*, 2003)。另一种则是相互促进(Facilitation)的关系。越来越多的研究表明,植物与植物之间的相互作用可能表现为相互促进的关系(Callaway,1995;Callaway *et al.*, 2002),包括直接促进作用和间接促进作用。直接促进作用如某一植物对所在的环境和资源有改善作用,使得原来不能生存的物种得以生存(Callaway *et al.*, 2002);间接促进作用如物种间对营养物质的要求不同(Wootton,1994),生长在一起的植物通过共同防御来自自然界的敌人以及共享传粉者等(Miller,1994;Hambäck *et al.*, 2000;Moeller,2004),使共存的物种共同受益。最近的研究表明,植物间的促进作用在群落物种组成和多样性的维持及生态系统功能的发挥中可能起到更大的作用(Callaway,1995;Callaway *et al.*, 2002)。兰科植物一般需要特定的传粉者来帮助其实现花粉传递,从而完成有性生殖过程,大约有1/3的兰科植物是无报偿的,也就是进行欺骗性传粉(Schiestl,2005;Tremblay *et al.*, 2005;Cozzolin & Widmer,2005)。两种兰科植物生长在一起,可能对传粉者有竞争作用,也可能具有促进作用(Johanne & Nilsson,2004)。有报偿的非兰科植物对欺骗性兰科植物的繁殖成功也有类似的作用(Johnson,2000;Johnson *et al.*, 2003)。无报偿的兰科植物往往需要通过各种手段来欺骗传粉者(Tremblay *et al.*, 2005),其中之一就是模拟其它同期开花植物的花部特征,与这些植物共享传粉者,从而提高兰科植物的繁殖成功率(Schiestl,2005)。

兰科植物之间以及兰科植物与非兰科植物之间的复杂作用关系,是维持兰科植物群落稳定的重要因素。

黄龙沟是四川黄龙国家级风景名胜区的主要景区,长约3.6 km、宽约150~300 m。在如此狭窄的沟内却分布有地生兰科植物多达19属30余种,并且部分种类在沟内形成优势草本群落。这种现象是十分罕见的(李鹏等,2005),黄龙沟因此被誉为“兰花的天堂”(Li *et al.*, 2005)。目前尚不清楚形成黄龙沟兰科植物多样性的原因以及这些不同兰科植物物种之间的作用关系。本文通过种间关联和相关性分析,探讨黄龙沟兰科植物群落中优势兰科植物物种之间以及优势兰科植物物种与其它植物之间的相互关系。

## 1 研究地点概况

研究地点位于四川省北部松潘县境内的四川黄龙自然保护区,地理位置103°44'~104°04' E,32°39'~32°54' N。该区地处青藏高原东部,是青藏高原向四川盆地急剧下降的两大地貌单元的一部分(冉江洪和刘少英,2002)。属典型的高原温带-亚寒带季风气候,年平均降雨量758.9 mm,5~9月的降雨量占全年的70%~73%。土壤主要为钙华土及山地暗棕壤(冉江洪和刘少英,2002)。森林覆盖率65.8%,主要植被类型为针阔叶混交林及针叶林(冉江洪和刘少英,2002)。主要乔木树种有紫果云杉(*Picea purpurea*)、岷江冷杉(*Abies faxoniana*)、糙皮桦(*Betula utilis*)、黄果冷杉(*Abies ernestii*)。灌木层主要有金露梅(*Dasiphora fruticosa*)、细枝绣线菊(*Spiraea myrtilloides*)、湖北花楸(*Sorbus hupehensis*)、西南樱桃(*Prunus pilosiuscula*)、峨眉蔷薇(*Rosa omeiensis*)、四子柳(*Salix tetrasperma*)、茶子(*Ribes* sp.)、刺黄花(*Berberis polyantha*)及忍冬(*Lonicera* sp.)。草本层除兰科植物外,主要有糙野青茅(*Deyeuxia scabrescens*)、圆穗蓼(*Polygonum sphaerostachyum*)等(李鹏等,2005;冉江洪和刘少英,2002)。黄龙沟是保护区内一条狭窄的山沟,长仅3.6 km,海拔在3100~3570 m之间。兰科植物主要分布于海拔3100~3250 m的钙华滩流中。根据其生境可分为两类:一类生长在林分稀疏、透光性好的疏林或灌木丛中,通常钙华

滩流贯穿其中;另一类生长在林分较密、透光性差的针阔混交林或针叶林中,林中地表一般覆盖着苔藓,土壤肥沃,无水流(李鹏等,2005)。

## 2 研究方法

### 2.1 调查方法

野外调查于2005年6~8月在四川省黄龙自然保护区进行。在黄龙沟有兰花分布的地方随机设置1 m × 1 m的样方,共计662个。记录样方中植物的

种类及每个植物种的个体数、高度和盖度,并记载样方中草本层的总盖度、林分郁闭度、灌木层盖度、苔藓盖度、土壤厚度以及海拔高度。所有样方内共记录到124种植物,其中兰科植物33种。根据得到的样方资料计算每个植物种的重要值,即重要值=(相对盖度+相对频度)/2。根据每种植物的重要值进行排名,选取排名前20位的草本植物以及排名20位以后、但排名相对靠前的4种兰科植物,共计24种(表1)进行种间联结和相关性分析。

表1 24个优势种的序号、频度、平均盖度和重要值  
Table 1 Codes and characteristics of the 24 dominant species in the orchid communities in Huanglong Valley

植物种 Plant species	频度 Frequency (%)	盖度 Cover (%)	重要值 Important value (%)	高度 Height (cm)	种名代号 Species code
(a) 兰科植物 Orchid species					
无苞杓兰 <i>Cypripedium bardolphianum</i>	40.94	1.926 3	4.107 5	3.7	1
黄花杓兰 <i>Cypripedium flavum</i>	48.49	5.685 6	7.553 3	27.9	2
二叶红门兰 <i>Orchis diantha</i>	36.86	1.718 3	3.685 6	2.9	3
广布红门兰 <i>Orchis chusua</i>	31.27	0.707 1	2.534 0	2.9	4
少花虾脊兰 <i>Calanthe delavayi</i>	45.77	4.607 9	6.530 4	10.3	5
西藏杓兰 <i>Cypripedium tibeticum</i>	33.69	1.540 0	3.344 4	12.8	6
硬叶山兰 <i>Oreorchis nana</i>	5.74	0.094 3	0.437 2	1.2	7
筒距兰 <i>Tipularia szechuanica</i>	13.44	0.522 2	1.261 8	1.1	8
沼兰 <i>Malaxis monophyllos</i>	4.68	0.773 3	0.906 6	3.6	9
珊瑚兰 <i>Corallorhiza trifida</i>	3.02	0.024 2	0.210 0	10.4	10
小斑叶兰 <i>Goodyera repens</i>	21.15	0.143 4	1.449 4	0.7	11
布袋兰 <i>Calypso bulbosa</i>	3.32	0.017 4	0.223 8	1.1	12
小花舌唇兰 <i>Platanthera minutiflora</i>	6.04	0.053 2	0.423 8	4.6	13
小叶对叶兰 <i>Listera smithii</i>	3.17	0.026 6	0.221 4	5.8	14
(b) 非兰科植物 Other species					
红北极果 <i>Arctous ruber</i>	56.65	20.181 7	19.515 8	4.1	15
圆穗蓼 <i>Polygonum macrophyllum</i>	76.44	6.731 6	10.144 9	8.4	16
龙胆 <i>Gentiana scabra</i>	43.35	0.984 4	3.516 4	3.5	17
矮马先蒿 <i>Pedicularis humilis</i>	27.49	1.560 3	2.969 1	2.3	18
扭盔马先蒿 <i>Pedicularis davidii</i>	20.85	0.711 9	1.879 2	6.9	19
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	52.11	4.579 2	4.530 2	11.1	20
膨囊苔草 <i>Carex lehmanii</i>	26.28	3.633 9	4.530 2	10.1	21
捕虫堇 <i>Pinguicula alpina</i>	8.76	0.176 1	0.692 7	0.6	22
鹿蹄草 <i>Pyrola calliantha</i>	6.65	0.627 4	0.915 4	4.1	23
七筋姑 <i>Clintonia udensis</i>	16.77	0.181 8	1.202 9	5.8	24

### 2.2 种间联结

种间联接研究采用定性数据(张金屯,2004),即将物种是否在样方中出现转化为662 × 24的0、1二元数据矩阵,0表示物种在样方中未出现,1表示出现。两个种是否关联一般采用 $\chi^2$ 检验,根据2 × 2列联表的 $\chi^2$ 统计量来测定成对种间的联结性,公式为:

$$\chi^2 = \frac{N(ad - bc)^2}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \quad (1)$$

理论分布是一连续性分布曲线,而实测值往往是一些离散性分布的数据,在2 × 2列联表中任一小格期望值小于1和多于两个小格的期望值小于5时,常常会造成偏低估计,这种偏差可以用Yates的连续校正系数来纠正(张金屯,2004),其公式为:

$$\chi^2 = \frac{N(|ad - bc| - \frac{1}{2}N)^2}{(a + b)(c + d)(a + c)(b + d)} \quad (2)$$

式中:N表示样方数;a、b、c、d是观测值,a为两物

种同时出现的样方数,  $b$ 、 $c$  分别为仅有 1 个物种出现的样方数,  $d$  为两物种均未出现的样方数。通常  $p > 0.05$ , 即  $\chi^2 < 3.841$  时, 认为两个种独立分布, 即中性联结;  $0.01 < p < 0.05$ , 即  $3.841 < \chi^2 < 6.635$  时, 认为种间联结显著;  $p < 0.01$  即  $\chi^2 > 6.635$  时, 认为种间联结极显著。当  $ad > bc$  时为正联结,  $ad < bc$  则为负联结。

### 2.3 相关性分析

应用定量数据(盖度值)对种间关系进行 Spearman 秩相关分析(张金屯, 2004), 计算公式如下:

$$r_{s(i,j)} = 1 - \frac{6 \sum_{k=1}^N d_k^2}{N^3 - N} \quad (3)$$

式中:  $r_{s(i,j)}$  为 Spearman 秩相关系数;  $N$  为样方数;  $d_k = x_{ik} - x_{jk}$ ,  $x_{ik}$  和  $x_{jk}$  分别为种  $i$  和  $j$  在样方  $k$  中的秩。

## 3 结果

### 3.1 物种间的关联性

根据 Yates 公式校正后的  $\chi^2$  检验值半矩阵图(图 1)种对间呈正相关出现的种对与呈负相关的种对数很接近, 分别为 136 对和 140 对。呈显著相关的种对数为 154 个, 占总数的 55.8%, 其中呈显著正相关和极显著正相关的种对有 80 个, 占总对数的 28.99%, 极显著正相关的种对 69 个, 占总对数的 25%(图 1 表 2)。

根据种间关联程度, 可将 14 种兰科植物分成两组。第一组包括无苞杓兰(*Cypripedium bardolphianum*)、黄花杓兰(*C. flavum*)、二叶红门兰(*Orchis diantha*)、广布红门兰(*O. chusua*)、少花虾脊兰(*Calanthe delavayi*)和西藏杓兰(*C. tibeticum*); 第二组包括筒距兰(*Tipularia szechuanica*)、沼兰(*Malaxis monophyllos*)、珊瑚兰(*Corallorhiza trifida*)、小斑叶兰(*Goodyera repens*)、布袋兰(*Calypso bulbosa*)、小花舌

唇兰(*Platanthera minutiflora*)和小叶对叶兰(*Listera smithii*)。在组内两两兰科植物之间多呈现出正相关, 而组间两两之间则多呈现出负相关(图 1)。而硬叶山兰(*Oreorchis nana*)与上面两组兰科植物的关系不明显(图 1 图 2)。分布于光线较好生境中的红北极果(*Arctous ruber*)和龙胆(*Gentiana scabra*)与第一组兰科植物之间呈现出极显著的正相关, 而与第二组兰科植物之间呈现出极显著的负相关。而分布于荫蔽环境下的七筋姑(*Clintonia udensis*)与第一组兰科植物间呈现显著或极显著的负相关, 与第二组兰科植物之间呈现出正相关(图 1)。

扭盔马先蒿(*Pedicularis davidii*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和捕虫堇(*Pinguicula alpina*)与第一组兰科植物之间多呈现正相关关系, 与第二组兰科植物多呈现负相关关系, 而矮马先蒿(*Pedicularis humilis*)和膨囊苔草(*Carex lehmanii*)与这两组兰科植物的相关性正好相反, 即与第一组兰科植物之间多呈现负相关关系, 与第二组兰科植物多呈现正相关关系(图 1)。圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*)和鹿蹄草(*Pyrola calliantha*)与两组兰科植物之间的相关性规律不明显(图 1)。

### 3.2 相关分析

Spearman 秩相关分析的结果与种间关联分析的结果基本一致(图 2)。对应于种间关联分析结果划分的组别, 在第一组兰科植物中, 无苞杓兰和广布红门兰、黄花杓兰和二叶红门兰、二叶红门兰和广布红门兰、黄花杓兰和少花虾脊兰以及二叶红门兰和少花虾脊兰之间存在着极显著的正相关(图 2)。在第一组兰科植物与第二组兰科植物之间, 第二组中的筒距兰、小斑叶兰、布袋兰和小叶对叶兰与第一组中的所有种之间, 两两存在着显著的负相关; 沼兰与无苞杓兰、黄花杓兰、二叶红门兰和少花虾脊兰之间以及珊瑚兰与无苞杓兰之间存在着显著的负相关; 小

表 2 24 个物种种间关联和相关性统计表

Table 2 Interspecific association and correlation of the 24 dominant species in the orchid communities in Huanglong Valley

	各显著水平下的种对数 Number of species pairs associated at different significance levels					
	极显著 ( $p \leq 0.01$ ) Distinctly significant		显著 ( $p \leq 0.05$ ) Significant		不显著 ( $p > 0.05$ ) Not significant	
	正相关 Positive	负相关 Negative	正相关 Positive	负相关 Negative	正相关 Positive	负相关 Negative
$\chi^2$ 检验 $\chi^2$ -tests of species associations	69	61	11	13	56	66
Spearman 秩相关 Spearman rank correlations	73	69	16	19	46	53

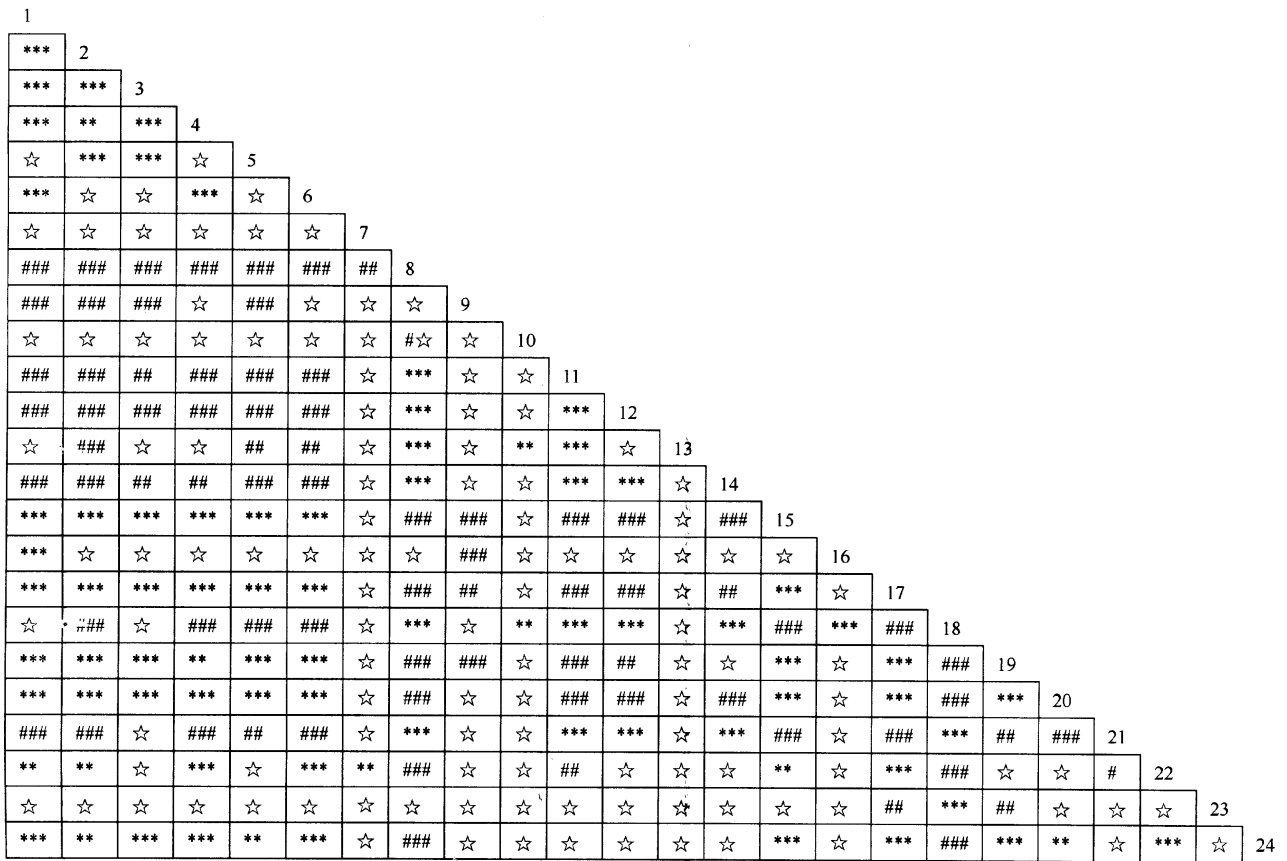


图 1 种间关联性的校正  $\chi^2$  检验值半矩阵图

Fig. 1 The semi-matrix of  $\chi^2$  correction test of associations of 24 dominant species in the orchid communities in Huanglong Valley

种名代号见表 1 Species codes are shown in Table 1 \*\*\* :极显著正相关 Positive correlation at  $p=0.01$  (1-tailed) \*\* :显著正相关 Positive correlation at  $p=0.05$  (1-tailed) ### :极显著负相关 Negative correlation at  $p=0.01$  (1-tailed) ## :显著负相关 Negative correlation  $p=0.05$  (1-tailed) ☆ :不相关 No correlation

花舌唇兰与黄花芍兰、少花虾脊兰和西藏杓兰之间也存在着显著的负相关(图 2)。红北极果与第一组中的无苞杓兰、黄花杓兰、二叶红门兰、广布红门兰和少花虾脊兰之间呈现出极显著的正相关,红北极果与西藏杓兰的关系为显著正相关。而红北极果与第二组兰科植物所有种的关系为显著负相关(图 2)。

扭歪马先蒿、垂穗披碱草、捕虫堇、矮马先蒿、膨囊苔草以及圆穗蓼和鹿蹄草与两组兰科植物之间的相关性规律与  $\chi^2$  检验的结果基本一致(图 1,图 2)。

### 4 讨论

显著相关的种对数占总种对数的比例达到 55.8%(图 1),说明 24 个优势种之间存在一定的竞争。但物种间正联接的种对数(136 对)与负联接的种对数(140 对)基本相近(图 1,表 2),表明这种竞争还在环境的容纳范围内,还未出现种对间的极强竞

争和资源危机,群落处于比较稳定的发展状态(王琳和张金屯,2004)。

根据关联分析和相关分析结果,黄龙沟 14 种优势兰科植物可以分为两组(图 1,图 2)。第一组包括无苞杓兰和黄花杓兰等 6 种兰科植物,第二组包括筒距兰和沼兰等 7 种兰科植物。这些兰科植物在组内两两之间多呈现出正相关,而两组间的种与种之间多呈现显著的负相关(图 1,图 2)。从分类属性上看(郎楷永等,1999),第二组中的兰科植物似乎比第一组中的兰科植物在分类属性上的亲缘关系更近。第二组兰科植物都属于兰亚科,其中筒距兰、沼兰、珊瑚兰和布袋兰属于树兰族,小斑叶兰和小叶对叶兰属于鸟巢兰族,小花舌唇兰属于兰族,而第一组兰科植物在分类属性上亲缘关系相对较远,无苞杓兰、黄花杓兰和西藏杓兰属于杓兰亚科杓兰属,二叶红门兰和广布红门兰属于兰亚科兰族红门兰属,少花虾脊兰属于兰亚科的树兰族。同一组兰科植物中的

J	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
349																							
680*	-.21**																						
-.11**	.061	.160**																					
583	.401**	.067*	.32*																				
547*	-.103	.074	.547**	.677**																			
571	-.024	.061	.617	.361	.653																		
-.057**	.322**	-.233**	.332**	.332**	.332**																		
.112**	.163**	.199**	.164	.159**	.197	.015																	
.068*	-.054	.074	.311	.329	.629	.143	.048	.15															
-.176**	-.267*	-.106*	.193*	.153**	.230**	.018	.740	.11															
-.116*	-.158**	-.129**	.122**	.122**	.122**	.032	.246**	.12	.346**														
-.076	-.084**	-.032	.028	.122**	.058*	.061	.168**	.327	.345**	.356*													
-.022**	.125**	.089*	.045**	.122**	.112**	.044	.032	.237*	.048	.025													
.162**	.5.1**	.340*	.269*	.249**	.667	-.089*	-.503*	-.153**	-.193**	-.054*	-.155**												
-.22**	.346	-.356	.068*	-.053	.666*	.040	.038	-.157**	-.092**	-.025	-.007	-.085*	-.031	-.065*									
-.097*	-.587*	.189*	.309*	.210*	.734*	.030	-.743**	-.086*	-.034	-.113**	-.135**	-.105**	-.105**	-.252**	.161**								
-.065*	-.712**	-.087*	.037**	.112**	.184**	.007	.213**	.012	.582**	.293**	.179**	.013	.179**	.314**	.297*								
.17**	-.2.7**	.157**	.138**	.5.7**	.2.7**	.607	.146**	.112**	.019	.116**	.094**	.026	.073*	.265*	.301	.177**	-.211**	.19					
.157**	.155**	.145**	.152**	.272**	.272**	.627	-.342**	.047	.029	-.289**	-.177**	-.191*	-.190**	.124*	.373	.236**	-.272**	.073**					
.125**	-.078*	-.018	-.137**	.169	-.163**	-.664*	.711*	.015	.046	.187**	.2.7**	.030	.190**	.232**	.366**	.1.3**	.250**	.035*	-.114**				
.077	.341	.324	.174*	.055	.066*	.104**	.172**	.066*	-.055	-.132**	-.057	-.073*	-.024	.20**	.150**	.104**	.059*	.086*	.086*	.029	.22		
.316	-.065	-.061	-.011	-.020	.058	.063*	.315	.060*	.043	.031	.2.0	.021	.015	.08**	.025	-.035	-.025	-.052**	-.025	.371	-.142	.24	
-.1.6**	.366*	.145**	.238**	.27**	.27**	.201*	-.152**	-.052	-.058	-.075*	-.182*	-.044	-.063	.243**	.363*	.151**	-.136**	.113**	.053	.501	.311**	.023	

图2 24个新Hsuarano族和关系系数半矩阵图  
 Fig. 2 The semi matrix of Suarano race correlation coefficient for the 24 dominant species in the orchid communities in Huangling Valley  
 种名代号见表1 Species codes are shown in Table 1 \*\*; P<0.01 \*; P<0.05

相关性是否是因为其在分类属性上有比较近的亲缘关系呢?第二组兰科植物似乎能够支持这一观点。但由于缺乏完整的系统树研究,因此要从分类的属性上来解释这些兰科植物之间的相互关系还缺乏充分的依据。

与第一组兰科植物呈正相关的非兰科植物大多是阳性植物,如红北极果、龙胆、扭盔马先蒿和捕虫堇等,而与第二组兰科植物同时出现的非兰科植物多是耐阴植物,如七筋姑和膨囊苔草等。说明这两组兰科植物之间可能存在互相排斥或者竞争的关系,也可能是对生态环境条件的要求产生了分化。事实上,在调查中我们发现,第一组兰科植物多出现在滩流中,这种环境中上层植被稀疏,透光性较好,而第二组兰科植物多分布于林下或灌木丛等比较荫蔽的环境中。这说明组内各种对生境的要求基本一致,它们具有相同或相近的资源利用方式或近似的生态位(孙儒泳等,1992)。硬叶山兰与上面两组兰科植物的关系不明显(图1,图2),可能是因为硬叶山兰多分布于林缘,环境条件处于上述两类环境的中间,与其它的兰科植物要求的环境条件不太一致造成的。而圆穗蓼与两组兰科植物之间相关性规律不明显,可能是因为圆穗蓼分布范围较广,在两种生境中均有分布而造成的。

处于正联结的种对,正联接性越强,则其生态位重叠值越大(郭志华等,1997),它们之间可能存在着竞争。但物种之间的关系是十分复杂的,正关联可能是因为一个种依赖于另外一个种而存在,或者两者受生物和非生物的环境因子的影响而生长在一起(孙儒泳等,1992);负关联则可能由于空间排挤、竞争或他感作用或不同的环境要求而形成的(孙儒泳等,1992)。在黄龙沟黄花杓兰和二叶红门兰之间的正相关,可能是因为这两种兰花的空间分布状况的差异造成的,黄花杓兰平均高度可达到将近30 cm,而二叶红门兰的平均高度只有3 cm左右(表1),两者共同生存在一起,有可能是由于对光资源的生态位要求不同,因而两者之间不存在竞争,而能和谐的生长在一起。兰科植物与其它植物之间也可能有类似的关系,如在美国Sheyeme国家草原上,兰科植物*Platanthera praeclara*的出现与非兰科植物*Callamagrostis stricta*的盖度呈现高度的正相关(Sieg & King, 1995),说明后者的存在对*P. praeclara*是有益处的。但兰科植物与其它植物之间也可能在资源利用方式

上存在竞争(Palmer *et al.*, 2003),McKendrick(1996)和Willems等(2001)认为兰科植物种群的表现很可能取决于光照的有效性以及与周围植物的竞争,Janečková等(2006)在研究不同管理方式和环境因素对*Dactylorhiza majalis*的影响时,发现类似的结果。有研究表明,适度的干扰,如割草、放牧和火烧,可以减少灌木杂草等对兰科植物的竞争,有利于兰科植物的繁育(Wheeler *et al.*, 1998; Jones, 1998; Tali *et al.*, 2004; Janečková *et al.*, 2006; Coates *et al.*, 2006),其中最为主要的原因是,适度的干扰减少了与兰科植物共存的其它植物对兰花的遮荫,减少了对光的竞争,从而有利于兰科植物的生存与繁育(Janečková *et al.*, 2006)。

运用样方数据研究群落中物种之间的联结性可以在一定程度上揭示物种之间的关系,而要完全理解黄龙沟兰科群落物种间的相互关系,从而进一步揭示黄龙沟兰科植物的多样性及其维持机制,还需要做进一步的研究。尤其是相互之间存在显著正相关的黄花杓兰、二叶红门兰、广布红门兰、少花虾脊兰和西藏杓兰以及与它们呈负相关的小斑叶兰共享传粉者<sup>1)</sup>,共享传粉者会是黄花杓兰、二叶红门兰、广布红门兰、少花虾脊兰和西藏杓兰呈正相关的原因吗?在2004年的调查中<sup>1)</sup>发现二叶红门兰、广布红门兰、少花虾脊兰生长在一起时的结实率比它们单独生长时的结实率要高,可能的解释之一是这几种兰科植物生长在一起有促进作用,同期开花吸引了更多的传粉者,从而提高了繁殖成功率(Johnson, 2000; Johnson *et al.*, 2003)。但2005年的调查结果却没有表现出这样的趋势,说明它们之间可能存在复杂的相互作用关系,它们共享传粉者的机制是什么、相互之间是竞争关系还是互惠互利的关系以及它们对资源的利用方式上有什么异同之处,这是值得进一步研究的内容。

## 参 考 文 献

- Callaway RM (1995). Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61, 306–349.
- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortie CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaire FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armas C, Kikodze D, Cook BJ (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844–848.
- Coates F, Lunt ID, Tremblay RL (2006). Effects of disturbance on population dynamics of the threatened orchid *Prasophyllum correctum* D.L. Jones and implications for grassland management

1)李鹏,未发表数据

- in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, 129, 59 – 69.
- Cox GW (Translated by Jiang YX (蒋有绪)) (1979). *Experiment Handbook for General Ecology* (in English). Science Press, Beijing, 106 – 109. (in Chinese)
- Cozzolino S, Widmer A (2005). Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 487 – 494.
- Du DL (杜道林), Liu YC (刘玉成), Li R (李睿) (1995). Studies on the interspecific association of dominant species in a subtropical *Catanopsis fargesii* forest of Jinyun Mountain, China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 19, 149 – 157. (in Chinese with English abstract)
- Greig-Smith P (1983). *Quantitative Plant Ecology* 3rd edn. Blackwell Scientific Publication, Oxford, 105 – 128.
- Guo ZH (郭志华), Zhou ZD (卓正大), Chen J (陈洁), Wu MF (吴梅凤) (1997). Interspecific association of trees in mixed evergreen and deciduous broadleaved forest in Lushan Mountain. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 21, 424 – 432. (in Chinese with English abstract)
- Hambäck PA, Ågren J, Ericson L (2000). Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. *Ecology*, 81, 1784 – 1794.
- Janečková P, Wotavová K, Schödelbauerová I, Jersáková J, Kindlmann P (2006). Relative effects of management and environmental conditions on performance and survival of populations of a terrestrial orchid, *Dactylorhiza majalis*. *Biological Conservation*, 29, 40 – 49.
- Johanne M, Nilsson LA (2004). On the mechanism of floral shifts in speciation: gained pollination efficiency from tongue- to eye-attachment of pollinia in *Platanthera* (Orchidaceae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 83, 481 – 495.
- Jones PS (1998). Aspects of the population biology of *Liparis loeselii* (L.). Rich. var. *ovata* Ridd. ex Godfrey (Orchidaceae) in the dune slacks of South Wales, UK. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126, 123 – 139.
- Johnson SD (2000). Batesian mimicry in the nonrewarding orchid *Disa pulchra*, and its consequences for pollinator behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 119 – 132.
- Johnson SD, Peter CI, Nilsson LA, Ågeren J (2003). Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*, 84, 2919 – 2927.
- Lang KY (郎楷永), Chen SC (陈心启), Luo YB (罗毅波), Zhu GH (朱光华) (1999). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志), Tomus 17. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Li P, Tang SY, Dong L, Kou Y, Perner H, Luo YB (2005). Temperate paradise: orchids in the Huanglong Valley. *Orchid Review*, 113, 154 – 159.
- Li P (李鹏), Tang SY (唐思远), Dong L (董立), Luo YB (罗毅波), Kou Y (寇勇), Yang XQ (杨小琴), Holger P (2005). Species diversity and flowering phenology of Orchidaceae in Huanglong Valley, Sichuan. *Biodiversity Science* (生物多样性), 13, 255 – 261. (in Chinese with English abstract)
- McKendrick SL (1996). The effects of shade on seedlings of *Orchis morio* and *Dactylorhiza fuchsii* in chalk and clay soil. *New Phytologist*, 134, 343 – 352.
- Miller TE (1994). Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *American Naturalist*, 143, 1007 – 1025.
- Moeller DA (2004). Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology*, 85, 3289 – 3301.
- Palmer TM, Stanton ML, Young TP (2003). Competition and coexistence: exploring mechanisms that restrict and maintain diversity within mutualist guilds. *American Naturalist*, 162, 63 – 79.
- Ran JH (冉江洪), Liu SY (刘少英) (2002). *Scientific Expedition of Huanglong Nature Reserve, Sichuan* (黄龙自然保护区综合考察报告). Sichuan Forestry Press, Chengdu. (in Chinese)
- Schiestl FP (2005). On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften*, 92, 255 – 264.
- Sieg CH, King R (1995). Influence of environmental factors and preliminary demographic analyses of a threatened orchid, *Platanthera praeclara*. *American Midland Naturalist*, 134, 307 – 323.
- Sun RY (孙儒泳), Li B (李博), Zhuge Y (诸葛阳), Shang YC (尚玉昌) (1992). *General Ecology* (普通生态学). Higher Education Press, Beijing, 140. (in Chinese)
- Tali K, Foley MJY, Kull T (2004). Biological flora of the British Isles *Orchis ustulata* L. *Journal of Ecology*, 92, 174 – 184.
- Tremblay RL, Ackerman JD, Zimmerman JK, Calvo R (2005). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84, 1 – 54.
- Wang L (王琳), Zhang JT (张金屯) (2004). Interspecific association and correlation of dominant species of Lishan Mountain meadow in Shanxi Province. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 24, 1435 – 1440. (in Chinese with English abstract)
- Wheeler BD, Lambley PW, Geeeson J (1998). *Liparis loeselii* (L.) Rich in eastern England: constraints on distribution and population development. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 126, 141 – 158.
- Willems JH, Balounová Z, Kindlmann P (2001). The effect of experimental shading on seed production and plant survival in the threatened species *Spiranthes spiralis* (Orchidaceae). *Lindleyana*, 16, 31 – 37.
- Wootton JT (1994). The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 443 – 466.
- Zhang JT (张金屯) (2004). *Quantitative Ecology* (数量生态学). Science Press, Beijing, 100. (in Chinese)