长白山云冷杉群落主要种群生态位特征*

刘 巍[1,2] 曹 伟[1**]

([1]中国科学院沈阳应用生态研究所,沈阳 110016;[2]中国科学院研究生院,北京 100049)

摘 要 应用 TWINSPAN 将 23 块长白山云冷杉林样方划分为 8 个群落类型,以此作为一维资源位,应用 Levins、Hurlbert 生态位宽度公式和 Pianka 生态位重叠公式对长白山云冷杉林群落 12 种主要乔木、13 种主要灌木和 18 种主要草本植物的生态位特征进行分析。结果表明:(1)乔木层中,臭冷杉、鱼鳞云杉具有最大的生态位宽度,它们是该区森林群落的主要建群种。灌木层中,瘤枝卫矛与几种槭树的生态位宽度较大。草本层中,粗茎鳞毛蕨、山酢浆草、二叶舞鹤草具有较大的生态位宽度。表明它们广布于云冷杉林郁闭的林冠下,对环境适应能力强。(2)生态位宽的种群可能产生较小的生态位重叠,生态位较窄的种群间也会产生较大的生态位重叠,这主要取决于物种的生物学特性和对环境资源的需求。(3)从生态位重叠分布格局来看,主要植物种群的生态位重叠较为普遍,但主要集中在较低水平,表明群落内因利用相同资源或占有同一资源而产生的种间竞争并不激烈,对环境资源的共享比较充分,长白山云冷杉群落处于相对稳定阶段。

关键词 长白山;云冷杉林;生态位宽度;生态位重叠

中图分类号 Q948.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)8-1766-09

Niche characteristics of main plant species in spruce-fir forests in Changbai Mountains.

LIU Wei[1,2], CAO Wei[1**] ([1]*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang* 110016, *China*; [2]*Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 110049, *China*).

Chinese Journal of Ecology, 2011, **30**(8): 1766-1774.

Abstract: By using TWINSPAN, the 23 sampling plots of spruce-fir forests in Changbai Mountains were divided into eight community types, and, taking this division as one-dimensional resource state, the niche characteristics of 12 main trees, 13 main shrubs, and 18 main herbs in the spruce-fir forest communities were analyzed by using Levins and Hurlbert formulae of niche breadth and Pianka formula of niche overlap. In tree layer, *Abies nephrolepis* and *Picea jezoensis* had the biggest niche breadth, and were the main constructive species of the forest communities in this region. In shrub layer, *Euonymus pauciflorus* and *Acer* ssp. had larger niche breadth than other species. In herb layer, *Dryopteris crassirhizoma*, *Oxalis acetosella*, and *Maianthemum bifolium* had higher niche breadth, showing that these species widely distributed under the dense canopy of the forests, and had strong capability to adapt to the environment. The populations with larger niche breadth could produce smaller niche overlap, while those with smaller niche breadth would have larger niche overlap, mainly depending on the biological characteristics of plant species and their demands for environmental resources. From the viewpoint of the distribution pattern of niche overlap, there generally existed niche overlaps among main populations, but the niche overlaps were mostly at low level, indicating that the interspecific competition generated by utilizing same resources or occupying specific resources was not intense, and the environmental resources could be sufficiently shared by different populations. The spruce-fir forest communities in Changbai Mountains were at relatively stable stage.

Key words: Changbai Mountains; spruce-fir forest; niche breadth; niche overlap.

* 科技部科技基础性工作专项 2007 年重点项目(2007FY110400)资助。

** 通讯作者 E-mial: caowei@iae.ac.cn

收稿日期: 2010-12-21 接受日期: 2011-04-25

生态位宽度和生态位重叠是生态位理论研究的基本内容之一,被认为是物种多样性及其群落结构的决定因素,不仅能反映种群对资源的利用能力表征其在群落中的功能位置,也可反映种群所处群落的稳定性(李军玲和张金屯,2006)。

云冷杉林也称暗针叶林,是由云杉属(*Picea*)和冷杉属(*Abies*)树种组成或为主要组成的常绿、阴暗、潮湿的森林群落总称。云杉冷杉林木耐阴性强,自然整枝缓慢。自然状态下的云冷杉林通常具有稠密郁闭的林冠,较大的郁闭度使其在群落环境的形成方面具有强烈的建群作用。云冷杉林是我国寒温性常绿针叶林中分布最广的森林类型,具有较高的经济价值和生态价值。它不仅能为经济生产提供多种工业建设用材,也是造纸业和化学工业的重要原料,同时由于云冷杉林分布海拔较高,能在立地条件较为恶劣的生境中生长,因而其在水源涵养、保持水土、维护生态平衡等方面也起着重要作用(李建东等,2001)。

到目前为止,国内关于云杉冷杉林生态位的报道集中在陕西、青海和广西一带(谢强等,1998;史小华等,2007;丁国民等,2010),对我国北温带分布较广的云冷杉林,特别是东北地区的云冷杉林生态位的研究鲜见报道。本文通过研究长白山云冷杉林群落主要植物种群的生态位,揭示该地区主要植物种群在群落中的功能地位、相互关系、生态适应性及各种群对资源的利用状况,并分析这一区域群落的稳定性,为这个地区乃至北温带云冷杉林的经营管理提供科学依据。

1　研究地区与研究方法

1.1　研究区概况

研究区位于长白山自然保护区,地理坐标为41°41′N—42°14′N,127°51′E —128°21′E。本地区气候属于受季风影响的温带大陆性气候,冬季漫长寒冷,夏季短暂温暖多雨。气候随海拔变化较大,山脚表现出典型的温带气候,而山顶却表现出复杂多变的近极地气候。研究样地位于长白山自然保护区海拔900 ~ 1800 m。气候类型以温带山地针叶林气候为主,森林多以云冷杉林为主,在海拔1100 ~ 1800 m形成暗针叶林带。土壤为发育在火山灰上的沙壤质山地棕色针叶林土。该区域具有亚寒带气候特点,年降水量大、多云雾、气温低,1月平均气温在-20 ℃左右,7月平均气温约为15℃,年平均气温0 ~ 2℃,无霜期80 ~ 100 d,降水量800 ~ 1000 mm(李建东等,2001)。

1.2　研究方法

1.2.1　样地调查　长白山地区的云冷杉林分布广泛,群落类型随海拔的升高发生一定程度的更替。为此将取样地设置在长白山保护区海拔900 ~ 1800 m云冷杉林群落分布地段,依据生境、立地条件及群落类型差异,布设23个30 m×30 m的样方。记录样地的海拔、坡度、坡向、郁闭度、种类组成。采用相邻格子法将每一样地划分为36个5 m×5 m的小样方,对每一小样方内的乔木种逐一记录种名、高度和胸径;在每一样地进行乔木调查的36个小样方中随机选取10个小样方进行灌木植物调查,记录灌木的种类、盖度、多度和平均高度;在灌木植物调查样方内设置一个1 m×1 m小样方,调查草本层的种类、盖度、多度以及平均高度。本研究野外调查共记录物种301种,其中乔木38种,灌木68种,草本植物195种。

1.2.2　数据分析

1)重要值。本研究采用植物种的重要值作为综合指标,分别计算每一样地内乔木层、灌木层和草本层植物的重要值。

乔木重要值=(相对多度+相对频度+相对显著度)/300

灌木和草本重要值=(相对盖度+相对高度+相对多度)/300

其中,相对显著度=(该种胸高断面积之和/所有种个体胸高断面积总和)×100

2)群落类型划分。23个样方共记录了301个物种,将重要值<0.05的物种剔除,剩余物种130个,其中,乔木29种、灌木47种、草本54种。以此构成130×23的物种重要值数据矩阵,采用TWINSPAN数量分类方法,利用WinTWINS 2.3(Hill & Šmilauer,2005)进行群落类型划分。

3)资源轴的确定。群落类型是植物和各种生长因子长期综合作用的结果,实际上是空间生态位的一种表现方式,反映群落中物种的空间配置情况。本文以群落类型作为资源轴测定物种的生态位宽度和生态位重叠。

4)生态位测定。包括生态位宽度和生态位重叠的计测。本文以群落类型作为资源状态,同时鉴于群落优势种和常见种对于群落的重要意义,以物种重要值为指标,选取其中12个主要乔木种、13个主要灌木种和18个草本种计算生态位宽度,分析其

生态位重叠。

生态位宽度测定。Levins 生态位宽度(Levins,1968):

$$B_i = -\sum_{j=1}^{r} P_{ij}\ln P_{ij}$$

式中,B_i为种 i 的生态位宽度,P_{ij}为种 i 对第 j 个资源的利用占其对全部资源利用的频度,即 $P_{ij} = n_{ij}/N_i$,而 $N_i = \sum_{j=1}^{r} n_{ij}$,$n_{ij}$为种 i 在资源 j 上的优势度(本文为物种重要值),r 为资源等级数,上述方程的值域为[0, lg$r$]。

Hurlbert 生态位宽度(Hurlbert,1978):

$$B_a = \frac{B_n - 1}{r - 1}$$

式中,$B_n = 1/\sum_{j=1}^{r} P_{ij}^2$,$B_a$为生态位宽度,$P_{ij}$和 r 的含义同上式,该方程的值域为[0,1]。

生态位重叠测定。对称 a 法,即 Pianka 公式(Pianka,1973)能客观地反映种群间对资源利用或生态适应的相似性以及物种在资源利用上的重叠,对于不同种群间的生态位重叠可以进行较为客观的比较,其生态位重叠值不超过 1。

$$NO = \sum n_{ij} \cdot n_{kj} / \sqrt{\sum n_{ij}^2 \cdot \sum n_{kj}^2}$$

式中,NO 为生态位重叠值,n_{ij}和 n_{kj}为种 i 和 k 在资源 j 上的优势度(本文为物种重要值)。

2 结果与分析

2.1 群落类型的划分

对调查区的森林植被进行 TWINSPAN 等级分类,结合生态意义把 23 个样方分为 8 个组,代表 8 个群落类型:

Ⅰ 红松+臭冷杉-瘤枝卫矛+长白茶藨-山酢浆草+二叶舞鹤草群落(Ass. *Pinus koraiensis+Abies nephrolepis-Euonymus pauciflorus+Ribes komarovii-Oxalis acetosella+Maianthemum bifolium*);

Ⅱ 臭冷杉+红松-瘤枝卫矛+尖叶茶藨+北极花-粗茎鳞毛蕨+苔草+二叶舞鹤草群落(Ass. *Abies nephrolepis+Pinus koraiensis-Euonymus pauciflorus+Ribes maximoviczianum+Linnaea borealis-Dryopteris crassirhizoma+ Carex* ssp. + *Maianthemum bifolium*;

Ⅲ 臭冷杉+白桦+红松-髭脉槭+瘤枝卫矛+毛榛-羊胡子苔草群落(Ass. *Abies nephrolepis+Betula platyphylla+Pinus koraiensis-Acer barbinerve+Euonymus pauciflorus+Corylus mandshurica-Carex callitrichos*);

Ⅳ 臭冷杉+黄花落叶松-髭脉槭-猴腿蹄盖蕨等蕨类群落(Ass. *Abies nephrolepis+Larix olgensis-Acer barbinerve-Athyrium multidentatum etc.*);

Ⅴ 臭冷杉+鱼鳞云杉-狗枣猕猴桃+髭脉槭-荨麻叶龙头草+木贼群落(Ass. *Abies nephrolepis+Picea jezoensis-Actinidia kolomikta+Acer barbinerve-Meehania urticifolia+Hippochaete hyemale*);

Ⅵ 臭冷杉+鱼鳞云杉-刺腺茶藨+蓝靛果忍冬-粗茎鳞毛蕨+丝梗扭柄花+山酢浆草群落(Ass. *Abies nephrolepis + Picea jezoensis-Ribes horridum + Lonicera edulis-Dryopteris crassirhizoma +Streptopus streptopoides* var. *koreanus+ Oxalis acetosella*);

Ⅶ 鱼鳞云杉+臭冷杉-蓝靛果忍冬-返顾马先蒿+小叶章群落(Ass. *Picea jezoensis+Abies nephrolepis-Lonicera edulis-Pedicularis resupinata+Calamagrostis angustifolia*);

Ⅷ 鱼鳞云杉+岳桦-花楷槭+辽东丁香-星叶蟹甲草+香根芹群落(Ass. *Picea jezoensis+Betula ermanii-Acer ukurunduense+Syringa wolfi-Cacalia komarowiana+Osmorhiza aristata*)。

群落类型Ⅰ到Ⅷ,海拔逐渐升高,群落各层次的主要植物种发生了一定的更替,基本体现了云冷杉林群落类型的垂直变化,即红松云冷杉林—典型云冷杉林—岳桦云冷杉林这种林分随海拔梯度的变化。群落类型作为空间生态位的一种表现方式,是植物和各种生长因子长期综合作用的结果,不同的群落类型不仅反映了物种组成的不同,同时也反映了各种生态因子在组成、作用方式和结果等方面的差异(张桂萍等,2006)。本研究以此群落划分为起点,将群落类型作为资源序列对长白山云冷杉林群落主要植物种进行生态位分析。

2.2 生态位宽度

生态位宽度是一个物种所能利用资源的总和,体现物种对环境资源的利用状况(马晓勇等,2004)。物种的生态位宽度越大,表明其对环境的适应能力越强,对资源的利用就越充分,在其所处的环境中则处于优势地位。反之,如果物种的生态位宽度越小,则在资源的竞争中处于劣势。

由表 1 可见,乔木层中由各群落类型作为资源位所测定的生态位宽度指数中,B_i与 B_a虽然在个别位置上出现顺序颠倒,但总体趋势是基本一致,其中臭冷杉具有最大的生态位宽度,其B_i和B_a分别为

表 1　长白山云冷杉林群落主要物种生态位宽度

Table 1　Niche breadth of dominant species in the spruce-fir forest community of Changbai Mountain

所属层次	序号	物种名称	生态位宽度	
			B_i	B_a
乔木层	q1	臭冷杉 *Abies nephrolepis*	0.870	0.875
	q2	鱼鳞云杉 *Picea jezoensis*	0.540	0.759
	q3	花楸 *Sorbus pohuashanensis*	0.532	0.744
	q4	花楷槭 *Acer ukurunduense*	0.502	0.702
	q5	青楷槭 *Acer tegmentosum*	0.375	0.640
	q6	红松 *Pinus koraiensis*	0.282	0.556
	q7	糠椴 *Tilia mandshurica*	0.252	0.509
	q8	岳桦 *Betula ermanii*	0.224	0.461
	q9	黄花落叶松 *Larix olgensis*	0.181	0.434
	q10	大青杨 *Populus ussuriensis*	0.157	0.355
	q11	紫椴 *Tilia amurensis*	0.148	0.373
	q12	白桦 *Betula platyphylla*	0.136	0.416
灌木层	g1	花楷槭	0.747	0.450
	g2	瘤枝卫矛 *Euonymus pauciflorus*	0.649	0.397
	g3	小楷槭 *Acer komarovii*	0.634	0.411
	g4	髭脉槭 *Acer barbinerve*	0.612	0.374
	g5	长白茶藨 *Ribes komarovii*	0.581	0.238
	g6	深山蔷薇 *Rosa marretii*	0.490	0.188
	g7	矮茶藨 *Ribes triste*	0.478	0.201
	g8	花楸	0.467	0.266
	g9	狗枣猕猴桃 *Actinidia kolomikta*	0.439	0.167
	g10	尖叶茶藨 *Ribes maximoviczianum*	0.432	0.169
	g11	北极花 *Linnaea borealis*	0.367	0.134
	g12	蓝靛果忍冬 *Lonicera edulis*	0.366	0.125
	g13	辽东丁香 *Syringa wolfi*	0.223	0.048
草本层	c1	粗茎鳞毛蕨 *Dryopteris crassirhizoma*	0.813	0.685
	c2	山酢浆草 *Oxalis acetosella*	0.801	0.600
	c3	二叶舞鹤草 *Maianthemum bifolium*	0.760	0.593
	c4	香根芹 *Osmorhiza aristata*	0.760	0.603
	c5	丝梗扭柄花 *Streptopus streptopoides* var. *koreanus*	0.746	0.542
	c6	唢呐草 *Mitella nuda*	0.734	0.446
	c7	耳叶蟹甲草 *Cacalia auriculata*	0.702	0.481
	c8	深山露珠草 *Circaea alpina* var. *caulescens*	0.673	0.471
	c9	猴腿蹄盖蕨 *Athyrium multidentatum*	0.672	0.454
	c10	星叶蟹甲草 *Cacalia komarowiana*	0.660	0.454
	c11	木贼 *Hippochaete hyemale*	0.623	0.394
	c12	黑水鳞毛蕨 *Dryopteris amurensis*	0.607	0.291
	c13	红鞘苔草 *Carex erythrobasis*	0.489	0.226
	c14	荨麻叶龙头草 *Meehania urticifolia*	0.400	0.167
	c15	羊胡子苔草 *Carex callitrichos*	0.384	0.118
	c16	小叶章 *Calamagrostis angustifolia*	0.348	0.119
	c17	宽鳞苔草 *Carex latisquamea*	0.232	0.064
	c18	返顾马先蒿 *Pedicularis resupinata*	0	0

B_i为 Levins 生态位宽度;B_a为 Hurbert 生态位宽度。

0.870 和 0.875。其次依次为鱼鳞云杉、花楸树、花楷槭、青楷槭、红松、糠椴,而岳桦、黄花落叶松、大青杨、紫椴和白桦的生态位宽度则较小,其 B_i 与 B_a 分别为 0.223、0.181、0.157、0.148、0.136 和 0.461、0.433、0.354、0.373 和 0.416。由于该区是长白山云冷杉林分布的中心地段,气候、土壤等环境条件非常适宜臭冷杉和鱼鳞云杉的生存,因而其对环境资源的利用能力高,生态幅大,在各种群落类型中广泛分布,成为各群落类型的优势物种,故其生态位宽度大。而岳桦、黄花落叶松、大青杨、紫椴和白桦则只是占据部分的资源位,仅仅在个别或是几个群落类型中作为共优种或是作为优势种的伴生种存在,因而其生态位宽度小。如岳桦,通常分布在海拔较高的区域,即在长白山云冷杉林海拔分布的上部,接近亚高山岳桦林带的区域才作为群落的优势种存在。由于云冷杉林下郁闭度大、遮光强烈、环境阴冷潮湿,白桦、黄花落叶松等阳性树种的幼树更新不力,对环境资源的利用较差,因而分布范围较狭窄生态位宽度较小,在群落中的地位也较低。可以看出,表 1 主要乔木树种生态位宽度测定的结果反映了该地区云冷杉林群落中乔木树种在群落构建中的地位和在所调查的资源序列上分布的均匀程度。

在灌木层中花楷槭、瘤枝卫矛、小楷槭和髭脉槭具有较大的生态位宽度,其 B_i 与 B_a 分别为 0.747、0.648、0.634、0.611 和 0.450、0.396、0.411、0.374。北极花、蓝靛果忍冬和辽东丁香生态位宽度则较小。花楷槭和瘤枝卫矛具弱阳性,能耐阴,适应云冷杉林郁闭度大、林内阴冷潮湿的环境,在实际中几乎分布于所有的群落类型,对生境的利用能力极强,所以具有很大的生态位宽度。蓝靛果忍冬和辽东丁香虽然也是灌木层的主要树种且具有较大的重要值,但其生态位宽度却较小。这是因为蓝靛果忍冬喜冷凉湿润气候,抗寒能力强,因而分布的海拔相对较高,仅分布于部分群落类型;辽东丁香耐寒喜光,喜土壤湿润而排水良好,因而也多分布在海拔较高的上坡位,分布区较窄。生态位较宽的物种,对各类资源环境的利用能力较强,生态位较窄的物种则对多种资源环境的利用能力较弱,更趋向分布于特化生境,在资源轴上出现频率较小。

草本层中粗茎鳞毛蕨、山酢浆草、二叶舞鹤草具有较大的生态位宽度,其 B_i 与 B_a 分别为 0.812、0.801、0.760 和 0.684、0.600、0.593。其作为草本层的主要优势种,存在于所调查的全部群落类型,分布广泛,对环境具有较强的适应能力,因此生态位宽度较大。小叶章、宽鳞苔草和返顾马先蒿的生态位宽度则较小。其中返顾马先蒿的生态位宽度为 0,这是因为它仅仅分布于一种群落类型中,表明其对

表2 主要乔木树种生态位重叠值
Table 2 Niche overlap of dominant arbor species

序号	q2	q3	q4	q5	q6	q7	q8	q9	q10	q11	q12
q1	0.679	0.796	0.657	0.513	0.486	0.631	0.440	0.640	0.680	0.348	0.539
q2		0.902	0.681	0.297	0.162	0.118	0.929	0.189	0.124	0.218	0.128
q3			0.682	0.199	0.140	0.209	0.747	0.294	0.248	0.081	0.243
q4				0.510	0.356	0.159	0.566	0.536	0.215	0.240	0.195
q5					0.661	0.345	0.050	0.373	0.203	0.854	0.277
q6						0.576	0.011	0.348	0.169	0.489	0.743
q7							0	0.347	0.754	0.224	0.914
q8								0.025	0	0.019	0.019
q9									0.682	0.023	0.275
q10										0.083	0.687
q11											0.067

物种序号见表1。

环境资源有较强的选择性,只适合个别资源位。这样的结果客观地反映了主要草本植物的资源利用地位和在环境中的分布状况。

综合乔灌草3个层次可以看出,云冷杉林群落中臭冷杉具有最大的生态位宽度,这与其群落建群种的地位相符。其次为粗茎鳞毛蕨、山酢浆草、二叶舞鹤草,它们同属于阴性草本,适应云冷杉林下阴暗潮湿的环境,因而在资源的利用方面的地位也较高。

2.3 生态位重叠

生态位重叠是不同种群利用同一资源或是共同占据某一资源(食物、营养成分、空间等)而在生态位上所产生的重叠状态。一方面反映了种群间由于相同的资源利用性而产生的竞争关系,同时也反映了种群间在生态因子联系上的相似性。如2个种群间有较为相似的生物学特性亦或是在生态因子的需求上具有相当的互补性时则会产生较大的生态位重叠(史作民等,1999)。由于云冷杉林群落中,林冠层的强烈遮阴作用使得主林层内部以及主林层与下林木之间均存在较强的关联,因而本研究将从同一层次种群内部以及不同层次种群间2个角度来对长白山云冷杉林的生态位重叠状况进行分析。

2.3.1 主要乔木树种的生态位重叠 从表2可知,鱼鳞云杉与岳桦的重叠值为最高的0.929,其次鱼鳞云杉与花楸的生态位重叠值也高达到0.902,而鱼鳞云杉与其他种群的生态位重叠值普遍较低,多分布在0.1~0.3,这可能是在鱼鳞云杉作为优势种的群落中,林内阴冷潮湿,适于耐阴更新、耐寒冷且抗性高的岳桦、花楸等物种生存,而不利于喜光的阳性树种生长更新,这与它们在生态因子需求上存在较强的互补性有关。此外,鱼鳞云杉与同为群落优势种的臭冷杉的生态位重叠值却仅为0.679,说明彼此间的竞争并不激烈,这可能与其在环境中共享的资源较为丰富有关,2种群具有相似的生物学特性,在长期群落演替进程中彼此相互适应,形成了共优的生存状态。

在全部66个种对中仅有2个种对的重叠值为0,分别是大青杨与岳桦,糠椴与岳桦,说明岳桦与大青杨、糠椴之间对资源环境的要求不一致,生境存在明显的差异。但大青杨与糠椴之间的重叠值(0.754)则相对较高,表明大青杨与糠椴之间的对资源需求和生物学特性具有相似性。实际情况也是如此,岳桦因其具有高耐寒耐土壤贫瘠、喜光的生物学特性,适应在海拔较高的山体顶部直到森林上限区域生活,而大青杨和糠椴则适应于生长在海拔较低、土壤肥沃排水良好的缓坡或山谷。

生态位重叠值的大小与生态位宽度有一定的联系。作为云冷杉林主要建群种的臭冷杉具有最大的生态位宽度,并且与其他种群的生态位重叠均较大,在0.35~0.80。通常认为,生态位宽度较大的物种间具有较高的生态位重叠;而物种生态位宽度较小,生态位重叠值则一般较小。这是因为,生态位宽的物种,在资源环境中分布较广,彼此间相遇对资源产生竞争的机会多,反之,则较少。但这也并非是绝对的,生态位重叠与生态位宽度之间并没有绝对的正相关关系。调查发现,长白山云冷杉群落内的白桦和糠椴虽然都具有较小的生态位宽度(分别为0.1360和0.2516),但是它们之间的重叠值却很高(0.914)。其原因,生态位宽度较窄的物种本身的生物学特性可能会相同,对环境资源的要求相似,这就导致了生态位宽度较窄的物种间较高的生态位重叠。

从生态位重叠值分布格局图(图1)可知,乔木

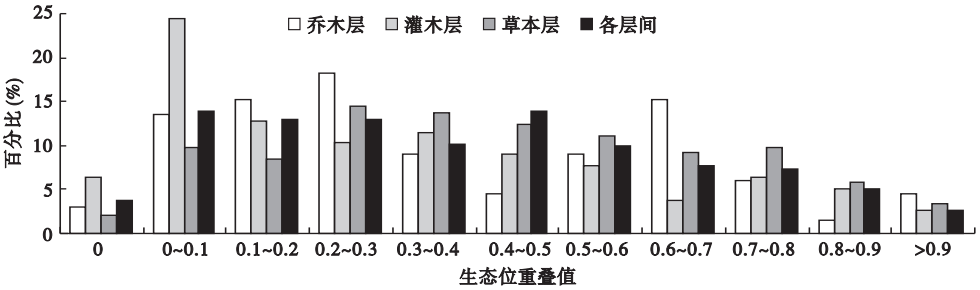


图1　生态位重叠值分布格局

Fig. 1　Distribution characteristics niche overlap values

0-0.1 表示生态位重叠值在(0,0.1]内,其他类推。

种生态位重叠值在 0 ~ 0.6 的种对占全部种对的 72.7%,种间生态位重叠程度总体相对偏低,各种群对资源的利用存在一定的分化,对资源的共享比较充分,种间竞争相对较弱。

2.3.2　主要灌木树种的生态位重叠　从表 3 可知,矮茶藨与尖叶茶藨、蓝靛果忍冬与深山蔷薇、矮茶藨与北极花、北极花与尖叶茶藨、瘤枝卫矛与长白茶藨、瘤枝卫矛与矮茶藨等种对之间的生态位重叠相对较大,分别为 0.943、0.903、0.880、0.876、0.848 和 0.805。以上生态位重叠较高的种对多出现在相同的群落类型,这表明各种对的生物学特性较为相似,或在同一空间内生态需求互补性较强,在同一资源位出现的频率大(廖宝文等,2005),利用资源的能力较为相近。

调查发现,同属物种的矮茶藨与尖叶茶藨之间存在着最大的生态位重叠(0.943),这可能是同属物种对环境资源的需求分化较小,种群间对资源的竞争较为激烈,因而具有较大的生态位重叠值。

在全部种对中,花楸与尖叶茶藨、狗枣猕猴桃与北极花、髭脉槭与花楸、花楸与狗枣猕猴桃、矮茶藨与花楸共 5 对生态位重叠值为 0,表明这些种对无论是对生境因子的要求还是生物学特性都不相似。生态位宽度大的物种,与其他种的生态位重叠却可能不大,如生态位宽度最大的花楷槭与其他种群的生态位重叠值多在 0.4 以内。这是因为生态位宽度只表征某一种群在资源轴上所占空间大小的能力,而生态位重叠则表示各种群对资源的共享能力,即表示种对之间的共存或竞争关系(王仁忠,1997;康永祥等,2008)。生态位宽度较窄的蓝靛果忍冬和辽东丁香与其他物种的生态位重叠则普遍较小。

由图 1 可知,生态位重叠值<0.5 的种对占全部种对的 74.4%,并且在 0 ~ 0.3 内高度集中,占全部种对的 53.9%;没有生态位完全重叠的种对,生态位重叠值在 0.8 以上的种对占全部种对的 7.7%;生态位重叠值为 0 的种对共有 5 对。这说明在林下的灌木层,主要灌木种群生态位普遍重叠,但是生态位重叠的程度较低,对资源的竞争并不激烈,资源共享较充分。云冷杉林下灌木受林冠层强烈遮阴的影响,灌木层发育一般,种类较稀少、盖度也较小,但由于资源环境的选择压力,生态位重叠发生较为普遍,

表 3　主要灌木树种生态位重叠值

Table 3　Niche overlap of dominant shrub species

序号	g2	g3	g4	g5	g6	g7	g8	g9	g10	g11	g12	g13
g1	0.239	0.690	0.436	0.204	0.417	0.301	0.616	0.332	0.182	0.250	0.242	0.763
g2		0.556	0.541	0.848	0.136	0.805	0.027	0.367	0.764	0.563	0.096	0.014
g3			0.427	0.184	0.219	0.763	0.251	0.411	0.754	0.709	0.073	0.510
g4				0.427	0.229	0.352	0	0.538	0.391	0.088	0.022	0.076
g5					0.051	0.440	0.109	0.350	0.326	0.153	0.060	0.013
g6						0.151	0.468	0.077	0.106	0.315	0.903	0.181
g7							0	0.120	0.943	0.880	0.087	0.024
g8								0	0	0.249	0.631	0.538
g9									0.119	0	0.006	0.049
g10										0.876	0.082	0.001
g11											0.377	0.005
g12												0.023

物种序号见表 1。

表4 主要草本种生态位重叠值
Table 4 Niche overlap of dominant herb species

序号	c2	c3	c4	c5	c6	c7	c8	c9	c10	c11	c12	c13	c14	c15	c16	c17	c18
c1	0.627	0.715	0.542	0.679	0.541	0.735	0.557	0.450	0.719	0.532	0.437	0.498	0.728	0.202	0.143	0.298	0.035
c2		0.845	0.623	0.921	0.961	0.561	0.641	0.786	0.746	0.347	0.525	0.486	0.337	0.287	0.368	0.263	0.245
c3			0.428	0.701	0.889	0.347	0.489	0.752	0.538	0.313	0.240	0.810	0.276	0.419	0.154	0.014	0.024
c4				0.550	0.433	0.668	0.653	0.625	0.467	0.613	0.736	0.173	0.533	0.296	0.743	0.627	0.572
c5					0.862	0.753	0.668	0.585	0.931	0.406	0.646	0.371	0.365	0.212	0.301	0.396	0.262
c6						0.404	0.535	0.782	0.679	0.246	0.355	0.559	0.143	0.361	0.213	0.093	0.102
c7							0.806	0.329	0.823	0.556	0.862	0.138	0.617	0.180	0.235	0.785	0.195
c8								0.457	0.591	0.213	0.890	0.358	0.425	0.167	0.125	0.847	0
c9									0.345	0.564	0.266	0.416	0.313	0.709	0.281	0.092	0.105
c10										0.404	0.641	0.225	0.348	0.097	0.266	0.434	0.255
c11											0.320	0.162	0.501	0.712	0.413	0.213	0.415
c12												0.145	0.365	0.062	0.412	0.947	0.366
c13													0.076	0.368	0.008	0.001	0
c14														0.007	0.098	0.330	0
c15															0.044	0.003	0.017
c16																0.259	0.942
c17																	0.207

物种序号见表1。

虽然程度不高,但在适宜的生境内种间仍存在着一定的竞争。

2.3.3 主要草本种生态位重叠 由表4可知,生态位重叠值>0.9的共有5对,依次为唢呐草与山酢浆草(0.961)、黑水鳞毛蕨与宽鳞苔草(0.947)、小叶章与返顾马先蒿(0.942)、星叶蟹甲草与丝梗扭柄花(0.931)、山酢浆草与丝梗扭柄花(0.921)。其中唢呐草与山酢浆草的重叠值最大,表明它们在某一资源位上出现的频率相近,利用资源的能力和对生境因子的需求较为相似。生态位宽度较大的种群间的生态位重叠普遍较高,如唢呐草与山酢浆草(0.961)、唢呐草与二叶舞鹤草(0.889)、山酢浆草与二叶舞鹤草(0.845)等。实际上它们几乎遍布各种群落类型,对多种资源的利用能力均较强,竞争较为激烈,因此生态位重叠较大。与乔木层相同,生态位宽度较小的2个种群也可能会有较大的生态位重叠,如返顾马先蒿与小叶章(0.942)。生态位宽度最小的返顾马先蒿与其他多数种群的生态位重叠值普遍较小,其中返顾马先蒿与深山露珠草、红鞘苔草和荨麻叶龙头草的重叠值均为0,表明它们之间对资源的利用完全不同,即对生态因子的需求和生物学特性均不同。事实上,返顾马先蒿仅分布单一群落类型,分布过于特化,与大多数物种的资源利用性不同,因而生态位重叠值较低。

与灌木层同属物种间较高的生态位重叠值不同,草本层中同属物种羊胡子苔草与宽鳞苔草、红鞘苔草与宽鳞苔草的重叠值却很小,分别为0.003和0.001,这可能是由于在物种演化过程中,同属物种由于具有较为相似的生物学特性,为了长期适应生存的需要,对环境资源的需求上产生分化,因而导致生态位重叠降低。

由图1可知,生态位重叠值<0.5的种对占总物种对的60.8%,重叠值>0.8的种对仅占总物种对的9.2%,没有生态位完全重叠的种对。与乔木和灌木层类似,草本层物种间生态位存在普遍的重叠,虽然重叠主要集中在0.2~0.6,生态位重叠程度较乔木和灌木层强,但总体上生态位重叠的程度同样较低,说明主要草本种之间对资源的竞争并不十分激烈,对资源的利用较为充分。这与乔木和灌木层所表现出来的规律相类似。

2.3.4 不同层次种群间生态位重叠 通过计算不同层次种群间生态位重叠可知,生态位宽度较大的种群由于分布较广,对不同资源的适应能力较强,易于与其他种群发生交集而产生相对较大的生态位重叠,如臭冷杉与髭脉槭(0.738)、鱼鳞云杉与灌木层中的花楷槭(0.762)、瘤枝卫矛与山酢浆草(0.703)、香根芹与花楷槭(0.807)、瘤枝卫矛与二叶舞鹤草(0.900)。臭冷杉作为群落的建群种具有最大的生态位宽度,其与灌木、草本种群间的生态位重叠也均较大,在0.337~0.811。与同一层次种群内部的重叠状况类似,生态位宽度较窄的种群间也可具有较高的生态位重叠,如紫椴与狗枣猕猴桃

(0.942)、蓝靛果忍冬与返顾马先蒿(0.946)、白桦与羊胡子苔草(0.964)和宽鳞苔草与辽东丁香(0.975)等。这可能是因为具有相似的生态需求,在适应的生境中聚集而产生较大的重叠。另一方面,由于不同层次物种所占据的空间在高度上存在差异,这也可能使得种对在生态环境的需求上产生互补,相互促进形成共优状态。

图1显示,不同层次种群间生态位重叠<0.5的种对占总物种对的67.5%,重叠值>0.8的种对仅占全部物种对的7.6%,不存在生态位完全重叠的种对,生态位重叠值为0的共23对,占全部物种对的3.8%。由此可见,云冷杉林群落中不同层次种群的生态位重叠程度较小,表明各种群对群落环境资源的共享比较充分,不同层次种群间的竞争相对较弱。结合乔木层、灌木层和草本层所表现出的生态位重叠的分布格局分析可知,云冷杉林群落将保持相对稳定状态。

3　讨　论

长白山植被的地带垂直分布特征明显,云冷杉林的分布也体现了明显的林分更替,本文通过对23个样方进行的TWINSPAN数量分类结果结合生态意义分析显示,除典型云冷杉林外,有向山体下部红松阔叶林过渡而形成的红松云冷杉林,也有向亚高山岳桦矮曲林过渡而产生的岳桦云冷杉林,基本体现了由红松云冷杉林经典型云冷杉林过渡到岳桦云冷杉林的群落类型的演替,这与李文华等(1994)对长白山暗针叶林的群落特征研究结果基本一致。

物种的生态位宽度反映了物种对环境资源的利用程度和对环境的适应状况,也表征了物种的生态适应性和分布幅度,即生态位宽度越大,对环境的适应能力越强(王立龙等,2006)。本文应用Levins和Hurlbert生态位宽度公式对各层次主要植物种生态位测度的结果基本一致。在乔木层中,臭冷杉的生态位宽度最大,它广泛分布于各个群落类型,是该地区主要的建群种,对环境资源的利用具有明显优势。其次,鱼鳞云杉也具有较大的生态位宽度,作为该区另一主要建群种,在海拔相对较低的地方,可以适应臭冷杉林内阴冷潮湿的环境,在高海拔地区则作为主林层的优势种对群落环境的构建起重要作用。在灌木层中,花楷槭、瘤枝卫矛、小楷槭和髭脉槭具有较大的生态位宽度,这与它们的生物学特性密切相关,花楷槭、瘤枝卫矛、小楷槭和髭脉槭较耐阴,幼苗可以在郁闭度较大的林冠下生长更新,因而在多种类型的生境中广布。草本层中,粗茎鳞毛蕨、山酢浆草、二叶舞鹤草具有较大的生态位宽度,在调查区内的多个群落类型中都可以见到。这样的结果正反映了主要植物种在群落构建中的地位和在资源序列上分布的均匀程度。

一般认为,生态位宽度大的种群对资源的利用能力较强,分布范围大,因而与其他种群的生态位重叠也较大;生态位宽度小的种群对资源的利用能力有限,彼此间产生竞争的机会较少,导致生态位重叠较小。而本研究发现,长白山云冷杉林内灌木层中生态位宽度最大的花楷槭与其他种群的生态位重叠普遍较小,而林内生态位宽度较小的白桦与糠椴、返顾马先蒿与小叶章2个种对间却出现了极高的生态位重叠。另外,在不同层次间生态位宽度较窄的种群也出现了较多的高生态位重叠状况。这种生态位宽度与生态位重叠非正相关的状况,在以往对亚热带常绿阔叶林(胡正华等,2009)和杉阔混交林(黄世国等,2001;林思祖等,2002)、山地寒温性针叶林(王志高等,2003)以及河滩草本植物群落(吴东丽等,2009)的研究发现。这种状况出现在多种气候特点区域与不同植被群落类型中,充分说明生态位重叠与生态位宽度之间的关系较为复杂,不可一概而论,其间关系并非是简单的正相关。这是因为生态位宽度反映的是一个种群在资源序列上占据空间的能力,而生态位重叠考虑的则是种群之间的竞争和共存关系,是建立在物种生物学特性和生态因子需求性基础上的。本研究表明,具有较大生态位宽度种群之间的生态学特性不同,对资源段位要求不完全一致,从而导致生态位重叠不高;生态位宽度较窄的物种本身的生物学特性可能会相同,对环境资源的要求可能较为相似,这就导致了生态位宽度较窄的物种间较高的生态位重叠。

同属物种在系统发育上具有较强的亲缘关系,因而往往存在较为相似的生物学特性或对环境的需求较为相似。然而,本研究发现,同属物种间的生态位重叠却出现截然相反的2种情况。此外,赵永华等(2004)在研究秦岭锐齿栎林种群生态位时也发现同属物种间有时会存在很高的生态位重叠而有时则完全不重叠。这是具有长期生存适应的生态学意义的。通常,同属物种对环境资源的分化较小,种群间对资源存在着相似的利用性,所以生态位存在着普遍的重叠。但另一方面,来自共同祖先的较为相

似的生物学特性又可能使物种在长期的进化过程中,为了更好的在某一生境中共存,而在对资源的需求上产生分化,进而在某种程度上回避了种群间对资源的竞争,这一机制将导致同属物种间生态位重叠程度的降低甚至为零。

生态位重叠反映物种间在资源利用上的竞争,重叠程度越高,将对群落结构和分布产生显著的影响,推动群落演替进程,反之,重叠程度越低,则群落内物种将可以充分共享环境资源,保持种间关系的协调和平衡,使群落处于相对稳定的状态(徐治国等,2007;胡正华等,2009)。研究发现,研究区内主要植物种之间存在着普遍的生态位重叠,但是重叠的程度较低,群落内因利用相同资源或占有同一资源而产生的种间竞争并不激烈,对环境资源的共享比较充分,主要种群间能够相互适应共存,保持较为协调的关系,云冷杉林群落将长期处于一种动态平衡的稳定状态,是该区的地带性顶极群落。

本文应用生态位理论,对长白山云冷杉林群落主要植物种群的生态位宽度和生态位重叠进行了研究,较清楚地了解了群落中主要植物种对资源的利用能力,揭示了优势种群在群落中的功能地位。对该地区森林群落进行保护与开发利用时,要充分考虑物种的生物学特性,使物种处于合理的格局之中,保持群落的稳定性。本文对云冷杉林群落进行的是以群落类型作为一维资源位的生态位特征分析,实质上是基于空间生态位的分析,如能引入基于物种基础生态位、营养生态位以及其他诸多环境因子进行多维生态位的研究,将会使我们从不同侧面了解云冷杉林的生态位动态特征,这还需在今后的研究中做进一步的探讨。

参考文献

丁国民, 杨全生, 刘建泉. 2010. 青海云杉群落植物种群生态位初步研究. 防护林科技,(1): 1-3, 22.

胡正华, 钱海源, 于明坚. 2009. 古田山国家级自然保护区甜槠林优势种群生态位. 生态学报, **29**(7): 3670-3677.

黄世国, 林思祖, 林云珠. 2001. 武夷山杉阔混交林种群生态位特征. 福建林学院学报, **21**(2): 149-152.

康永祥, 岳军伟, 雷瑞德, 等. 2008. 陕北黄龙山辽东栎群落优势种群生态位研究. 西北植物学报, **28**(3): 0574-0581.

李建东, 吴榜华, 盛连喜. 2001. 吉林植被. 长春: 吉林科学技术出版社.

李军玲, 张金屯. 2006. 太行山中段植物群落优势种生态位研究. 植物研究, **26**(2): 156-162.

李文华, 邓坤枚, 邵 彬, 等. 1994. 长白山暗针叶林的基本特征及群落结构的研究. 森林生态系统研究, **7**: 1-15.

廖宝文, 李 玫, 郑松发, 等. 2005. 海南岛东寨港几种红树植物种间生态位研究. 应用生态学报, **16**(3): 403-407.

林思祖, 黄世国, 洪 伟, 等. 2002. 杉阔混交林主要种群多维生态位特征. 生态学报, **22**(6): 962-968.

马晓勇, 上官铁梁, 庞军柱. 2004. 太岳山森林群落优势种群生态位研究. 山西大学学报(自然科学版), **27**(2): 209-212.

史小华, 许晓波, 张文辉. 2007. 秦岭冷杉群落主要种群生态位研究. 植物研究, **27**(3): 345-349.

史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 1999. 宝天曼落叶阔叶林种群生态位特征. 应用生态学报, **10**(3): 265-269.

王立龙, 王广林, 黄永杰, 等. 2006. 黄山濒危植物小花木兰生态位与年龄结构研究. 生态学报, **26**(6): 1862-1871.

王仁忠. 1997. 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究. 植物生态学报, **21**(4): 304-311.

王志高, 王孝安, 肖娅萍. 2003. 太白红杉群落优势种的生态位研究. 西北植物学报, **23**(10): 1780-1783.

吴东丽, 张金屯, 王春乙, 等. 2009. 野生大豆群落主要种群生态位特征研究. 草地学报, **17**(2): 166-173.

谢 强, 覃干超, 黄家林. 1998. 元宝山冷杉群落主要木本种群的生态位分析. 广西师范大学学报(自然科学版), **16**(2): 79-85.

徐治国, 何 岩, 闫百兴, 等. 2007. 三江平原典型沼泽湿地植物种群的生态位. 应用生态学报, **18**(4): 783-787.

赵永华, 雷瑞德, 何兴元, 等. 2004. 秦岭锐齿栎林种群生态位特征研究. 应用生态学报, **15**(6): 913-918.

Hill MO, Šmilauer P. 2005. TWINSPAN for Windows version 2.3. Centre for Ecology and Hydrology and University of South Bohemia, Huntingdon and Ceske Budejovice.

Hurlbert SH. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, **59**: 67-77.

Levins R. 1968. Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Exploration. Princeton: Princeton University Press.

Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**: 53-74.

作者简介 刘 巍,男, 1983年7月,硕士研究生,研究方向为植物学、植物生态学。E-mail: liuweis@yeah.net

责任编辑 王 伟