

# 阿尔山地区兴安落叶松林下植物种群生态位

李菁<sup>1</sup>, 骆有庆<sup>1</sup>, 石娟<sup>1\*</sup>, 马凌云<sup>2</sup>, 陈超<sup>2</sup>

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护实验室, 北京 100083; 2. 内蒙古阿尔山林业局森林病虫害防治站, 内蒙古 阿尔山 137801)

**摘要:** 将由林龄( $AG$ )、海拔( $AL$ )以及物种数目( $IS$ )组合而成的综合资源位指数( $RGI$ )作为资源轴的划分标准, 应用 Levins( $B_{(sw)i}$ )和 Shannon-Wiener( $B_{(L)i}$ )生态位宽度指数, 生态位重叠指数( $L_{ih}$ 和 $L_{hi}$ )以及生态位相似性比例指数( $C_{ih}$ )等将阿尔山地区不同起源的兴安落叶松林(天然林、人工林及火烧迹地恢复林)划分为6个资源位, 在此基础上进行群落调查, 对林下植物种群的生态位进行了定量分析。结果表明: 兴安苔草和黑麦草的重要值最大, 不同资源位重要值之和达到114.9248%和70.9111%。生态位宽度较大的有北方拉拉藤、粗根老鹳草、黑麦草及兴安苔草, 这些物种适应能力强, 分布范围大, 倾向于泛化种。生态位狭小的植物种群则可能成为林区进行植物多样性保护的重点, 需要引起特别关注。本研究证实生态位宽度较大种群与其他种群存在较大的生态位重叠和相似性, 而这在有些重要值较低且生态位宽度较窄的种群也会出现(如铁杆蒿、黄花委陵菜及巴天酸模), 生态位重叠和相似性并非仅仅取决于生态位宽度。生态位重叠既能反映两种群在共享资源时的竞争关系, 也能反映两者在利用资源时相互促进的关系。生态位宽度较大的植物种可作为植被恢复阶段的先锋种, 而与其生态位重叠较大的物种以及与先锋种生态位相似性比例较小的物种则可作为伴生种, 以便于充分利用环境资源, 逐步恢复受损地区的植被。

**关键词:** 兴安落叶松; 林下植物; 生态位宽度; 生态位重叠; 生态位相似性; 林业实践

中图分类号: S718

文献标识码: A

## Niche of Main Understory Populations of *Larix gmelinii* Rupr Forest in A'ershan Area

LI Jing<sup>1</sup>, LUO You-qing<sup>1</sup>, SHI Juan<sup>1</sup>, MA Ling-yun<sup>2</sup>, CHEN Chao<sup>2</sup>

(1. Key Laboratory for Forest Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Forest Diseases and Insect Pest Control and Quarantine Station in A'ershan, A'ershan 137801, Inner Mongolia, China)

**Abstract:** The Dahurian larch, *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr., forests with different origins (natural forests, man-made forests and burned forests) in A'ershan area were divided into six resource gradients using Resource Gradient Index ( $RGI$ ). The index is composed by stand age ( $AG$ ), stand altitude ( $AL$ ), and species individual ( $SI$ ). After community investigation, the niche breadth ( $B_{(sw)i}$  and  $B_{(L)i}$ ), niche overlap ( $L_{ih}$  and  $L_{hi}$ ) and niche similarity of dominant understory populations ( $C_{ih}$ ) were derived by quantitative analysis. The sum of importance values of *Carex chinganensis* Litw. and *Lolium perenne* L. were the highest, 114.9248% and 70.9111%, respectively. *Geranium dahuricum* DC., *Galium boreale* L., *C. chinganensis* Litw. and *L. perenne* L. had the largest niche breadth. These species had high adaptability, broad habitats, and inclined to be generalist species. The studies showed that the populations with larger niche breadth had relatively larger niche overlap and similarity in resource utilization. However, some species such as *Artemisia sacrorum* Ledeb., *Potentilla chrysantha* Trev. and *Rumex patientia* L. had

收稿日期: 2010-03-19

基金项目: 林业公益性行业科研专项项目(200904029); 北京林业大学中芬合作项目“Biodiversity and Forest Pests Problem in Northeast China (BIOPROC 1114201)”; 中央高校基本科研业务费专项(TD2010-4)

作者简介: 李菁(1986—), 男, 新疆乌苏人, 博士生, 主要从事森林有害生物生态调控研究. Email: jingliq@126.com

\* 通讯作者: 石娟, 女, 副教授, 硕士生导师, E-mail: shi\_juan@263.com

smaller importance value and niche breadth, but relatively higher niche overlap and similarity. Therefore, niche breadth is not the only determinant of niche overlap and similarity. In addition, both the competition in sharing resources and the mutual promotion in utilizing resources of two populations could be reflected by the niche overlap. The species with large niche breadth can function as the pioneer species in artificial vegetation recovery, while the species with high niche overlap can function as accompanying species to fully utilize environmental resources, so that the forest vegetation that had been damaged could be gradually recovered.

**Key words:** *Larix gmelinii*; understory populations; niche breadth; niche overlap; niche similarity; forestry practice

动物学家 Grinnell 在进行研究时使用生态位<sup>[1]</sup> 并为其定义<sup>[2]</sup>:即物种的最终分布单元,每个物种的生态位因其结构和功能上的界限而得以保持。此后的学者不断对其进行完善或提出新的定义<sup>[3-6]</sup>,使生态位理论不断趋于完善。作为生态学的基本概念之一,生态位一直是学者研究的热点。20 世纪 70 年代以来,对于生态位的研究数量多且范围广,涉及生态位宽度<sup>[7]</sup>、种间竞争与物种共存<sup>[8]</sup>、植物种群对资源的分割利用<sup>[9]</sup>、生态位重叠与竞争的关系<sup>[10]</sup>、生物多样性<sup>[11]</sup>、群落结构<sup>[5]</sup>、群落演替<sup>[12]</sup>等。国内对于常绿阔叶林、混交林的种群生态位已有大量报道<sup>[13-14]</sup>。对于针叶树种,现有研究多集中于针叶林优势种生态位或乔木树种间关联<sup>[15]</sup>。兴安落叶松是大兴安岭森林的建群种,属于我国寒温带针叶林区北段的地带性植被,具有较高的生态重要性<sup>[16]</sup>。林下植被是森林的组成部分,在森林生态系统营养元素的积累和循环、森林生物多样性的维持、森林演替及发展等方面作用巨大<sup>[17-20]</sup>;而目前对于兴安落叶松林下植被的研究较少,基于生态位的更是鲜有报道,这与兴安落叶松的地位及林下植被在森林中的重要性相悖。本研究对大兴安岭地区阿尔山林区的兴安落叶松进行了基于林下植被生态位的研究。

以往的研究多通过随机样地选取,并未考虑到对林分类型进行细化,这很难科学全面地反映一个地区林分的植物种群特征,因此必须结合林分类型进行生态位的研究,本研究按照林分起源将森林分为天然林、人工林以及火烧迹地恢复林(1998 年雷击火),并通过建立最优化的资源位指数对环境进行资源轴的确立与梯度划分,对林下植被优势种群的生态位进行测度,试图去揭示优势种群的地位、功能与相互关系及在不同资源位下的生态适应性;对种群的生态位相似性进行分析,进而对兴安落叶松林下植物群落结构进行分析。研究旨在为该地区的森林经营管理提供理论参考,对林区植物多样性保护也有一定的指导意义。

## 1 研究区域与研究方法

### 1.1 研究地区的自然概况

阿尔山林区(119°51'~120°57'E,47°07'~47°55'N)位于内蒙古自治区东北部,与蒙古人民共和国交界,属林区内部划定一类火险区。本区地形主体为山地,境内山峦起伏,沟系纵横交错,海拔位于 820~1 745 m。林区属于寒温带湿润区,冬季严寒而漫长,植物生长期短。常受西伯利亚寒流侵袭,年平均气温 -3.2℃,平均降水量 452.1 mm,无霜期 100~120 d。林区经营总面积  $4.84 \times 10^5 \text{ hm}^2$ ,有林地面积  $3.45 \times 10^5 \text{ hm}^2$ ,活立木总蓄积  $2.28 \times 10^7 \text{ m}^3$ ,森林覆盖率 71.3%,林区优势树种为兴安落叶松(*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.)与白桦(*Betula platyphylla* Suk.)。

### 1.2 样地选取

2008 年 6—8 月,在阿尔山林区选取 10 块 20 m × 20 m 的固定样地(天然林 4 个,人工林 4 个,火烧迹地恢复林 2 个),样地四角和中心分别设置 5 个 2 m × 2 m 的亚样方,记录林下植物的种类、株数、高度和盖度等生态学指标,同时记录样地的环境因子如海拔、坡度、坡位、坡向等。

### 1.3 研究方法

1.3.1 资源位的划分 生态位测定重要的步骤之一是资源轴的确定以及梯度划分。实际研究中,诸多项目如样地<sup>[21]</sup>、土壤生态因子<sup>[22]</sup>、海拔<sup>[23]</sup>等均可作为一维资源位。有学者用群落类型和海拔高度组成的二维资源位<sup>[24]</sup>来划分生态位;也有学者通过组合标准地土壤有机质含量( $w$ )、海拔高度( $A$ )和自定义的伐倒强度指数( $IDISF$ )等因子建立的综合资源位指数( $RG$ )<sup>[25]</sup>(计算公式为  $RG = (w + A + 100 \times IDISF) / 3$ )的三维标准来划分资源位;更有学者利用土壤有机质、土壤含水率、pH 值和土壤总盐等 4 个因子<sup>[26]</sup>作为资源位划分标准。总之,选取不同资源轴的目的,是为了能将研究群落划分成几个区别明显的梯度或等级,因此,不同的研究中,可以根据实

际情况,来确定能使自己的研究群落区分开的资源轴划分方式。

结合前人研究结果,本研究仔细对比样地间生态或环境因子的差异,多次尝试与探索,最终确定利用由林龄(*AG*)、海拔(*AL*)以及植物的个体数(*SI*)组成的综合资源位指数(*RGI*)来划分生态位。其计算公式为:

$$RGI = (AG + AL + SI)/2 - 300$$

本文以林分类型与综合资源位指数为资源轴上取样地段为一维资源状态,将样地依不同综合资源位指数划分,以75为分割单位,依次选出6个水平的资源位(表1),在各资源位调查主要种群的盖度、密度及频度等相关指标,运用生态位公式,进行定量与定性分析。

表1 标准地概况

标准地号	经度(N)	纬度(E)	资源位	综合资源位指数	样地类型	林班号	林龄/a	海拔/m	植物个体数
1	47°20'37.6"	119°38'55.5"	I	425 ~ 500	人工落叶松纯林	杜拉尔 80	26	829	332
2	47°17'19.3"	119°38'52.4"	I	425 ~ 500	人工落叶松纯林	伊尔施 58	30	857	307
3	47°17'58.3"	119°45'34.9"	II	500 ~ 575	人工落叶松纯林	伊尔施 59	31	884	337
5	47°18'43.0"	120°24'38.1"	III	575 ~ 650	天然落叶松纯林	天池 1	46	1001	425
4	47°17'23.4"	119°38'38.0"	IV	650 ~ 725	人工落叶松纯林	伊尔施 57	31	907	662
8	47°16'11.8"	120°23'23.7"	IV	650 ~ 725	落叶松白桦混交林	天池 86	51	1 118	534
6	47°16'05.2'	120°24'49.4"	V	725 ~ 800	落叶松白桦混交林	天池 87	51	1 080	752
10	47°21'28.5"	120°48'49.8"	V	725 ~ 800	火烧迹地恢复林	兴安 2	76	1 208	603
7	47°16'49.1"	120°24'49.8"	VI	800 ~ 875	落叶松白桦混交林	天池 88	51	1 100	826
9	47°21'23.4"	120°48'37.1"	VI	800 ~ 875	火烧迹地恢复林	兴安 1	81	1 200	734

1.3.2 林下植被重要值计算 选择以下重要值来测定灌木草本植物的生态位,其计算公式为:

$$IV(\text{灌草}) = (\text{相对密度}(\%) + \text{相对盖度}(\%) + \text{相对频度}(\%))/3$$

式中:相对频度 = 某一种频度/全部种的频度之和 × 100%, 相对密度 = 某一种的个体数/全部种的个体数 × 100%, 相对盖度 = 某一种的盖度/全部种的盖度之和 × 100%。

1.3.3 生态位宽度 生态位宽度采用 Shannon-Wiener 和 Levins 生态位宽度指数进行计测,计算公式为:

$$B_{(sw)i} = 1/\log s \times \sum_{j=1}^i P_{ij} \times \log P_{ij}$$

$$B_{(L)i} = 1/(r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2)$$

式中: $B_{(sw)i}$ 为物种*i*的 Shannon-wiener 生态位宽度; $B_{(L)i}$ 为物种*i*的 Levins 生态位宽度; $P_{ij}$ 是物种*i*利用第*j*资源占它利用全部资源位的比例;*s*为种群数;*r*为资源位数。其中:

$$P_{ij} = n_{ij}/r_{ij} \quad r_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$$

式中: $n_{ij}$ 为物种*i*在第*j*资源位的重要值, $r_i$ 为物种*i*所在利用全部资源位的重要值之和。

1.3.4 生态位相似性比例 生态位相似性比例是指 2 个物种利用资源的相似程度,值越大,表明两物种对于资源的利用情况越相似,其计算公式为:

$$C_{ih} = 1 - 1/2 \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{hj}| = \sum_{j=1}^r \min(P_{ij}, P_{hj})$$

式中: $C_{ih}$ 表示物种*i*与*h*的相似程度,且有  $C_{ih} = C_{hi}$ , 上式具有域值[0, 1];  $P_{ij}$ 、 $P_{hj}$ 分别为*i*和*h*在资源位*j*上的重要值百分率。

1.3.5 生态位重叠 生态位重叠是指 2 个物种利用同一资源或环境时出现的现象,而生态位重叠指数既能反映这种重叠,又能体现种间共同利用资源的状况<sup>[23]</sup>。其计算公式为:

$$L_{ih} = B_{(L)i} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hj}$$

$$L_{hi} = B_{(L)h} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hi}$$

式中: $L_{ih}$ 为物种*i*重叠物种*h*的生态位重叠指数; $L_{hi}$ 为物种*h*重叠物种*i*的生态位重叠指数; $B_{(L)i}$ 为 Levins 的生态位宽度指数; $B_{(L)i}$ 和  $B_{(L)h}$ 具有域值[1/*r*, 1];  $L_{ih}$ 、 $L_{hi}$ 具有域值[0, 1]。

## 2 结果与分析

### 2.1 物种重要值分析

重要值是描述种群在群落中重要性的常用指标之一。阿尔山地区林下植物种群间重要值相差较大(表2):兴安苔草和黑麦草的重要值最大,分别达 114.924 8% 和 70.911 1%, 这表明两种群在生态系统中的重要性较高。白桦(幼苗按草本植物计数)和

柳兰重要值最低,均低于8%。26.7%的种群(4/15)如兴安苔草、黑麦草、粗根老鹳草、北方拉拉藤在6个

资源位内均有分布,1个种群在5个资源位内有分布,这表明各种群的分布范围和环境适应性差异较大。

表2 不同资源位下主要林下植物的重要值

%

植物 编号	植物	拉丁名	资源位						总和
			I	II	III	IV	V	VI	
1	兴安苔草	<i>Carex chingannensis</i>	20.521 0	17.446 1	6.828 5	36.631 5	18.192 7	15.305 0	114.924 8
2	黑麦草	<i>Lolium perenne</i> L.	4.430 7	16.701 6	7.354 8	9.754 3	14.155 8	18.513 9	70.911 1
3	东方草莓	<i>Fragaria orientalis</i> Lozinsk.	0.000 0	0.127 6	28.781 8	0.000 0	4.336 3	8.206 7	41.452 4
4	问荆	<i>Equisetum palustre</i> L.	0.000 0	0.965 7	22.914 0	0.665 3	1.649 7	8.574 1	34.768 8
5	粗根老鹳草	<i>Geranium dahuricum</i> DC.	2.600 8	5.874 7	2.373 1	4.466 8	4.431 0	6.589 6	26.336 0
6	北方拉拉藤	<i>Galium boreale</i> L.	1.865 0	5.532 5	4.821 4	2.248 9	5.123 4	5.637 8	25.229 0
7	铁杆蒿	<i>Artemisia sacrorum</i> Leded.	11.701 0	8.261 8	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	19.962 8
8	土庄绣线菊	<i>Spiraea pubescens</i> Turcz.	6.403 9	1.541 6	9.814 0	0.000 0	0.000 0	1.581 9	19.341 3
9	蚊子草	<i>Filipendula palmata</i> (Pall.) Maxim.	0.000 0	0.000 0	0.980 8	0.000 0	4.043 3	8.744 7	13.768 8
10	柳叶绣线菊	<i>Spiraea salicifolia</i> L.	1.048 4	0.000 0	0.000 0	2.184 2	4.192 6	4.213 0	11.638 2
11	山野豌豆	<i>Vicia amoena</i> Fisch.	2.403 6	0.000 0	2.784 6	1.480 9	0.000 0	3.998 2	10.667 3
12	黄花委陵菜	<i>Potentilla chrysantha</i> Trev.	10.102 0	1.253 6	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	11.355 6
13	巴天酸模	<i>Rumex patientia</i> L.	2.701 1	1.280 7	0.000 0	4.470 5	0.000 0	0.000 0	8.452 3
14	白桦	<i>Betula platyphylla</i> Suk.	0.000 0	0.000 0	1.087 9	3.092 9	0.000 0	3.308 7	7.489 5
15	柳兰	<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	0.966 1	3.964 6	0.000 0	1.012 8	0.000 0	1.831 8	7.775 3

## 2.2 生态位宽度

主要种群的生态位宽度存在一定差异(表3),因而能较好地反映不同种群对于资源环境的适应性。粗根老鹳草、北方拉拉藤、黑麦草以及兴安苔草的生态宽度较大,反映其生态位宽度的 Shannon-Wiener 指数和 Levins 指数分别达到:0.404 0, 0.401 2, 0.396 1, 0.394 3 和 0.889 8, 0.880 9, 0.862 8, 0.821 6;生态位宽度较小的植物有黄花委陵菜、土庄绣线菊、铁杆蒿以及蚊子草,生态位宽度指数仅为 0.081 2, 0.108 3, 0.158 6, 0.195 6 和 0.207 4, 0.282 7, 0.323 7, 0.336 9,表明林下植物在该地区森林生态系统的地位、分布的广度与均匀度不同。15个物种中有11个(73.33%)的  $B_{(sw)_i}$  值小于0.3(表4),其中10个(66.67%)为0.1~0.3;仅有2个(13.33%)大于0.4。 $B_{(L)_i}$  值则呈现两极分化的规律,0.2~0.4与0.8~1之间的物种共有10个,另有4个在0.4~0.6之间,而0.6~0.8仅有1个。

## 2.3 生态位重叠

林下植物优势种群生态位重叠格局见表5,物种10-13最大,达0.444 7,其他生态位重叠值较高的物种有11-15、1-13、6-13(均大于0.27),表明这几种植物在同一资源位上出现的频率相当,利用资源的能力和要求的生境因子相似,对植物群落的结

构和分布影响显著。生态位重叠值最小值(非0)出现于物种3-12,仅0.000 1,物种3-7、4-12、4-7生态位重叠值次之,均低于0.005,表明这些种群在利用资源或适应环境上存在一定差异,因而可以较大程度地利用环境资源。15个种群共形成105个物种对,生态位重叠值平均达0.105 3( $L_{hi}$ )和0.079 3( $L_{ih}$ )。另外,种群7、8、9、10、12、14若干物种间生态位重叠值为0,这是由某些种群在资源位中重要值缺失造成的,如种群7、8、12在4个资源位下(种群9、10于3个资源位)的重要值均为0(表3),导致部分物种间生态位的不重叠。

## 2.4 生态位相似性

生态位相似性比例值在各种群间差异较大(表6),其中,1对物种(1-13)相似比达0.940 6为最大值;2对物种(2-6,5-6)大于0.86,4对物种(1-5,2-5,1-7,1-2)大于0.70,表明这些植物间生态位相似性程度较大,对环境的要求相似,也证实了生态位宽的种群间生态位相似程度较大。生态位相似比例的最小值(非0)0.003 1出现于物种3-7,8,12,13,另外物种4-7,8,12(0.027 8)与物种4-15(0.028 3)均具有较小的生态位相似比例,表明这些种群之间对环境的要求差异性大。另外,10对物种(7-9,10,14;8-9,10,14;9-12,13;10-12;12-14)相似性比例为0,对资源的利用状况完全不同。

表3 林下植物种群生态位宽度值

植物编号	植物	重要值和/%	资源位						$B_{(sw)i}$	$B_{(L)i}$
			I	II	III	IV	V	VI		
1	兴安苔草	114.924 8	0.178 6	0.151 8	0.059 4	0.318 7	0.158 3	0.133 2	0.394 3	0.821 6
2	黑麦草	70.911 1	0.062 5	0.235 5	0.103 7	0.137 6	0.199 6	0.261 1	0.396 1	0.862 8
3	东方草莓	41.452 4	0.000 0	0.003 1	0.694 3	0.000 0	0.104 6	0.198 0	0.193 6	0.313 1
4	问荆	34.768 8	0.000 0	0.027 8	0.659 0	0.019 1	0.047 4	0.246 6	0.219 8	0.334 3
5	粗根老鹳草	26.336 0	0.098 8	0.223 1	0.090 1	0.169 6	0.168 2	0.250 2	0.404 0	0.889 8
6	北方拉拉藤	25.229 0	0.073 9	0.219 3	0.191 1	0.089 1	0.203 1	0.223 5	0.401 2	0.880 9
7	铁杆蒿	19.962 8	0.586 1	0.413 9	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.158 6	0.323 7
8	土庄绣线菊	19.341 3	0.119 2	0.758 6	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.108 3	0.282 7
9	蚊子草	13.768 8	0.000 0	0.000 0	0.071 2	0.000 0	0.293 7	0.635 1	0.195 6	0.336 9
10	柳叶绣线菊	11.638 2	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.211 2	0.405 3	0.407 3	0.247 9	0.444 7
11	山野豌豆	10.667 3	0.225 3	0.000 0	0.261 0	0.138 8	0.000 0	0.374 8	0.230 0	0.731 3
12	黄花委陵菜	11.355 6	0.889 6	0.110 4	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.000 0	0.081 2	0.207 4
13	巴天酸模	8.452 3	0.319 6	0.151 5	0.000 0	0.528 9	0.000 0	0.000 0	0.230 9	0.411 7
14	白桦	7.489 5	0.000 0	0.000 0	0.145 3	0.413 0	0.000 0	0.441 8	0.235 1	0.466 1
15	柳兰	7.775 3	0.124 3	0.509 9	0.000 0	0.130 3	0.000 0	0.235 6	0.282 6	0.479 1

注: $B_{(sw)i}$ 为植物*i*的Shannon-wiener生态位宽度; $B_{(L)i}$ 为物种*i*的Levins生态位宽度。

表4 林下植物种群生态位宽度分布

生态位宽度指数	不同范围的植物个数					
	范围	0~0.1	0.1~0.2	0.2~0.3	0.3~0.4	0.4~0.5
$B_{(sw)i}$	植物个数/个	1	4	6	2	2
$B_{(L)i}$	范围	0~0.2	0.2~0.4	0.4~0.6	0.6~0.8	0.8~1
	植物个数/个	0	6	4	1	4

表5 优势种群生态位重叠

植物编号	$L_{hi}$	$L_{ih}$	植物编号	$L_{hi}$	$L_{ih}$	植物编号	$L_{hi}$	$L_{ih}$	植物编号	$L_{hi}$	$L_{ih}$
1-2	0.134 2	0.115 8	3-4	0.162 0	0.171 0	5-9	0.191 1	0.072 4	8-11	0.007 6	0.019 6
1-3	0.069 5	0.026 5	3-5	0.040 8	0.116 0	5-10	0.183 2	0.091 6	8-12	0.053 6	0.039 4
1-4	0.073 8	0.030 0	3-6	0.062 3	0.175 2	5-11	0.145 1	0.119 3	8-13	0.043 3	0.063 0
1-5	0.140 4	0.152 0	3-7	0.000 4	0.000 4	5-12	0.100 1	0.023 3	8-14	0.000 0	0.000 0
1-6	0.121 7	0.130 5	3-8	0.006 9	0.006 7	5-13	0.138 0	0.063 8	8-15	0.113 5	0.192 4
1-7	0.230 1	0.090 7	3-9	0.064 5	0.069 4	5-14	0.165 7	0.086 8	9-10	0.127 3	0.168 0
1-8	0.191 4	0.065 8	3-10	0.038 5	0.054 7	5-15	0.184 2	0.099 2	9-11	0.086 5	0.187 7
1-9	0.111 2	0.045 6	3-11	0.080 0	0.186 8	6-7	0.118 1	0.043 4	9-12	0.000 0	0.000 0
1-10	0.152 6	0.082 6	3-12	0.000 1	0.000 1	6-8	0.154 3	0.049 5	9-13	0.000 0	0.000 0
1-11	0.123 2	0.109 6	3-13	0.047 4	0.062 4	6-9	0.189 5	0.072 5	9-14	0.094 2	0.130 4
1-12	0.202 6	0.051 1	3-14	0.056 7	0.084 4	6-10	0.169 3	0.085 5	9-15	0.050 4	0.071 7
1-13	0.279 4	0.140 0	3-15	0.015 1	0.023 1	6-11	0.128 6	0.106 8	10-11	0.080 9	0.133 1
1-14	0.157 3	0.089 2	4-5	0.046 3	0.123 2	6-12	0.079 3	0.018 7	10-12	0.000 0	0.000 0
1-15	0.141 7	0.082 6	4-6	0.066 4	0.174 8	6-13	0.277 0	0.129 5	10-13	0.444 7	0.046 0
2-3	0.125 4	0.045 5	4-7	0.003 8	0.003 7	6-14	0.138 3	0.073 2	10-14	0.114 2	0.119 7
2-4	0.130 6	0.050 6	4-8	0.007 0	0.006 0	6-15	0.163 2	0.088 8	10-15	0.054 9	0.059 1
2-5	0.164 2	0.169 3	4-9	0.072 7	0.073 3	7-8	0.124 2	0.108 5	11-12	0.144 6	0.041 6
2-6	0.161 5	0.164 9	4-10	0.041 4	0.055 0	7-9	0.000 0	0.000 0	11-13	0.106 4	0.059 9
2-7	0.110 2	0.043 4	4-11	0.089 3	0.195 4	7-10	0.000 0	0.000 0	11-14	0.183 4	0.116 9
2-8	0.160 6	0.052 6	4-12	0.001 0	0.002 2	7-11	0.042 8	0.096 6	11-15	0.358 5	0.234 8
2-9	0.200 0	0.078 1	4-13	0.004 8	0.005 9	7-12	0.183 6	0.117 6	12-13	0.062 4	0.123 9
2-10	0.186 6	0.096 2	4-14	0.068 3	0.095 3	7-13	0.080 9	0.102 9	12-14	0.000 0	0.000 0
2-11	0.136 4	0.115 6	4-15	0.025 0	0.035 8	7-14	0.000 0	0.000 0	12-15	0.034 6	0.079 9
2-12	0.070 4	0.016 9	5-6	0.158 9	0.157 4	7-15	0.091 9	0.136 0	13-14	0.086 5	0.097 9
2-13	0.110 8	0.052 9	5-7	0.133 6	0.048 6	8-9	0.000 0	0.000 0	13-15	0.076 5	0.089 0
2-14	0.155 3	0.083 9	5-8	0.161 0	0.051 2	8-10	0.000 0	0.000 0	14-15	0.205 8	0.211 5
2-15	0.178 8	0.099 3									

注:1, 2, ..., 15 所代表的物种同表2, 下同。 $L_{ih}$ 为物种*i*重叠物种*h*的生态位重叠指数; $L_{hi}$ 为物种*h*重叠物种*i*的生态位重叠指数。

表6 林下优势植物种群生态位相似性比例

植物编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	0.702 8													
3	0.300 3	0.409 4												
4	0.286 9	0.286 9	0.409 4											
5	0.771 1	0.771 1	0.395 8	0.431 0										
6	0.665 7	0.897 7	0.496 8	0.508 9	0.864 1									
7	0.708 5	0.298 0	0.003 1	0.027 8	0.321 9	0.293 2								
8	0.613 1	0.298 0	0.003 1	0.027 8	0.321 9	0.293 2	0.533 1							
9	0.350 9	0.531 9	0.373 8	0.365 2	0.489 6	0.277 8	0.000 0	0.000 0						
10	0.502 7	0.598 3	0.302 6	0.313 1	0.588 0	0.515 7	0.000 0	0.000 0	0.701 0					
11	0.510 0	0.564 8	0.459 0	0.526 7	0.577 9	0.577 6	0.225 3	0.119 2	0.446 0	0.513 6				
12	0.555 8	0.172 9	0.003 1	0.027 8	0.209 2	0.176 2	0.696 5	0.229 6	0.000 0	0.000 0	0.225 3			
13	0.940 3	0.351 6	0.003 1	0.046 9	0.419 9	0.314 5	0.471 1	0.270 7	0.000 0	0.211 2	0.364 1	0.430 0		
14	0.511 3	0.502 4	0.337 7	0.405 4	0.509 9	0.452 3	0.000 0	0.000 0	0.496 0	0.618 5	0.505 6	0.000 0	0.397 1	
15	0.539 6	0.663 9	0.201 1	0.028 3	0.687 8	0.605 8	0.538 2	0.629 1	0.235 6	0.365 9	0.365 9	0.234 6	0.406 1	0.365 8

### 3 结论与讨论

生态位宽度表示一个种群在群落中所利用的各种资源的总和,以度量它对资源多样性的利用水平。一般来说,种群的生态位宽度越大,对各种资源的利用更为充分,对环境的适应能力越强<sup>[27]</sup>,同时也表明该物种的特化程度越小,倾向于泛化种,在资源竞争中处于优势;反之,物种倾向于竞争能力明显较弱的特化种<sup>[28-29]</sup>。粗根老鹳草、北方拉拉藤分布范围广,适应力强,利用资源充分;兴安苔草和黑麦草主要分布在人工林以及火烧迹地恢复林中,属植被恢复阶段的先锋种,数量较大且常相伴而生,分布也较广。这些具有较宽生态位的种群,具有较强的生态适应性,对环境条件的要求不高,因此成为该地区的优势种群<sup>[22]</sup>。黄花委陵菜和土庄绣线菊仅出现在少数资源位,生态位宽度小,资源利用能力较弱。铁杆蒿与蚊子草种群数量较大,但分布过于集中,生态位宽度也不高。整体而言,林下植物种群生态位宽度偏低,生态位宽度平均值仅为0.251 9和0.519 1。另外,生态位宽度两极值间差别较大,最大值与最小值比例达到5.0和4.3,这导致样地内广布种与偶见种并存。Shannon-Wiener和Levins生态位宽度指数存在一定差异但基本一致,基本反映林下植物优势种群的生态位状况。

兴安落叶松林下植被的种群生态位宽度在不同资源位间存在较大差异,这是由内外因素共同决定的。植物种的生物生态学特性起着决定性的作用,而立地条件作为外因之一,通过影响土壤水分、太阳辐射等环境因子,从而改变种群生态位<sup>[30]</sup>。由于植

被构成复杂,天然林下灌木众多;机械的栽培方式又造成人工林树种单一、种植密度大。这使得两种林分郁闭度都偏大,林下光照条件较差,但却是粗根老鹳草和北方拉拉藤等众多喜阴植物理想的环境,这2种植物的生态位宽度最大,成为该地区的优势种。由于适宜生境较少,黄花委陵菜、土庄绣线菊、铁杆蒿及蚊子草的生态位宽度较小(表3),种群发展受到一定的限制,仅在少数地区有分布,易受人为因素干扰,从生物多样性保护的角度来讲,生态位宽度较小的植物种是生物多样性保护的重点。

种群生态位宽度仅反映了某个时期的种群分布状况,群落的发展演替<sup>[31]</sup>,环境或人为因素都可能使种群生态位宽度发生变化。这是因为环境条件的不合适会降低种群的生存适合度,改变种群对资源的利用方式即发生生态位移动,导致种群间的生态位重叠程度降低。在环境资源范围变窄时,泛化种往往扩展其生态位,而特化种一般收缩其生态位<sup>[32]</sup>;因此,通过不同时期种群生态位宽度的测定以及考虑到外界因素的干扰,利于更深入地掌握植物群落的发展动态,这对进一步研究林下植被的种群变化、恢复、保护等具有重要意义。

生态位重叠被视为种群对相同资源的共同利用或对生态空间区域的共同占有<sup>[9]</sup>,有学者认为它可能是物种多样性和群落结构的决定因素之一<sup>[33-34]</sup>。本研究证实:该地区林下植物种群的生态位宽度虽存在一定差异,但在不同区间均有出现且分布均匀,能较好地反映植物种群间的竞争重叠状况。整体上,优势种群间的生态位重叠较小,这与该地区森林植物种较少,群落过于简单有关。兴安苔草、黑麦

草、粗根老鹳草以及北方拉拉藤种群生态位宽度较大,均为广布性种群,对资源的利用能力强,与其他种群的生态位重叠大(表3、4),这与前人的研究结果一致<sup>[35]</sup>;而某些重要值和生态位宽度较小的种群却出现了较大的生态位重叠(兴安苔草与巴天酸模、铁杆蒿与黄花委陵菜,表3、4)。这是由于生态位宽度较小的种群生态学特性不尽相同,对环境的适应力和资源要求存在较大差别;另外阿尔山林区内人类干扰频繁无序,森林生态系统受到严重影响,使得适宜生境呈斑块状分布,环境资源的空间异质性高。林下植物种群在适宜林分常聚集分布,而在其他空间分布稀少,这导致某些种群在整个群落内的生态位宽度较小。因此,较小的生态位宽度也可能伴随着较高的生态位重叠,前人研究也得出了类似结论<sup>[22]</sup>。

生态位重叠作为衡量种间生态相似性的指标,与种间竞争也存在一定联系。在共享资源不足的情况下,2个种群的生态位重叠在表征其生态位相似的同时,还反映了二者的竞争关系。竞争的结果促使种群对生态位做出相应的选择。通常,种内竞争促使2个种群生态位相互接近,种间竞争则使2个种的生态位分离。如果共享资源丰富,2个种群的生态位重叠并不反映竞争的程度,而只表明这两个种群的生态位相似即占据了相近的生态空间<sup>[36]</sup>。生态位重叠值较高可能存在两种情况:一是种间共享资源的同时存在竞争关系,二是种间资源利用上彼此促进的关系<sup>[37]</sup>;因此,生态位重叠与种间竞争并不存在必然因果关系。

林下植被生态位的研究结果可用于该地区火烧迹地的植被恢复。植被恢复的过程即群落的建立和演替过程,核心便是种群的更替<sup>[38]</sup>。火烧迹地的人工恢复应首先考虑生态位宽度较大的广布种(如粗根老鹳草、北方拉拉藤、黑麦草以及兴安苔草),可将这些物种作为植被恢复的先锋植物。生态位重叠值较大的种群具有相似的生境条件和资源需求,因此在先锋种群建立并发展为优势种群之后,可以进一步发展与上述种群生态位重叠较大的物种(如巴天酸模、柳叶绣线菊、蚊子草及铁杆蒿)作为伴生种。随后,可引入与优势种群生态位相似性比例较小的物种以便充分利用环境资源。这样,通过人工干扰下的种群的逐步演替,火烧迹地的受害生态系统可以逐步趋于稳定,最终达到恢复林下植被的目的<sup>[22]</sup>。

大兴安岭兴安落叶松林生态系统,是我国重要生态屏障,对维护我国北部特别是东北地区的生态稳定起着非常重要的作用<sup>[39]</sup>。我国林业的发展已不再单纯追求经济效益,而是更多地强调森林的生态与社会效益。对现有林分进行改造是提升森林健康水平,实现森林综合效益的必由之路。本研究结果可应用于诸多林业实践,在实施营林改造(如森林树种配置、植被培植)时,应将林下植物种群的生态位宽度、生态位相似性比例、生态位重叠等考虑在内,要保证存在竞争关系的种群至少在某一维资源不重叠<sup>[40]</sup>,以保证营林改造的精准化和科学化。在进行林业引种时,应充分考虑种群间的竞争关系,避免引入种与乡土种产生较大的生态位重叠,以免种群间出现恶性竞争,对本地种造成损失。此外,也要注意保证物种间合适的生态位相似性比例以保证群落类各物种充分利用环境资源。在进行火烧迹地植被恢复时,可选择对生境具有相似的生态适应性的树种进行搭配,加之对物种间的生态位互补关系的充分考虑,才能做到合理配置植被。同时,也可采取一定的人为干扰措施,达到调节种群间关系的目的,从而诱导植被演替更新,提升火烧迹地植被生态系统的多样性水平。因此,只有将生态位理论与林业实践紧密结合,才能平衡种群关系,有效利用环境资源,提高群落的初级生产力<sup>[41]</sup>,最终提升森林生态系统的健康水平并实现其生态和社会价值。

本文对我国内蒙古大兴安岭林区优势树种兴安落叶松林下植物群落进行了基于生态位的研究,为该地区植物多样性的保护以及火烧迹地的人工恢复提供了理论依据。对于林区的经营管理也提出了切合实际的建议,这对于提高林区森林健康水平具有重要意义。植物群落的种类分布与林分条件、气候条件以及调查时间密切相关,而林分的发育阶段对于生态位也有较大影响。因此需要在不同林分、季节、发育阶段、年份以及气候条件下进行相关调查,这也是下一步研究工作的重点。

#### 参考文献:

- [1] Grinnell J. The Niche Relationship of California Thrasher [J]. *Auk*, 1917, 34: 427 - 433
- [2] Whitaker R H, Levin S A . Niche: theory and application [M]. Stroudsburg: Dowden Hutchinson and Ross, Inc. 1975
- [3] Elton C. Animal Ecology [M]. London: Methuen. 1927: 63 - 68
- [4] Krebs C J. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance [M]. New York: Fairfield Graphics, 1978: 225 - 228

- [5] Sylvain D, Daniel C, Clementine G C. Niche separation in community analysis: A new method [J]. *Ecology*, 2000, 81 (10): 2914 - 2927
- [6] Jorge S A, Townsend P. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas [J]. *Biodiversity Informatics*, 2005, 2: 1 - 10
- [7] Feinsinger P, Spears E E, Poole R W. A simple measure of niche breadth [J]. *Ecology*, 1981, 62: 27 - 32
- [8] Thomas M G, Robert K S. Body size, niche breadth, ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape [J]. *Biological Conservation*, 2003, 109: 283 - 295
- [9] Abrams P A. Alternative models of character displacement and niche shift I. Adaptive shifts in resource use when there is competition for nutritionally non substitutable resources [J]. *Evolution*, 1987, 41: 651 - 661
- [10] Holt R D. On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimensions [J]. *Oikos*, 1987, 48: 110 - 114
- [11] Tilman D. Cause consequences and ethics of biodiversity [J]. *Nature*, 2000, 405: 208 - 211
- [12] Rosenthal G. Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration [J]. *Agriculture Ecosystem & Environment*, 2003, 98(3): 227 - 246
- [13] 刘金福, 洪伟. 格氏栲群落生态学研究 - 格氏栲林主要种群生态位的研究 [J]. *生态学报*, 1999, 19(3): 347 - 352
- [14] 余树全, 李翠环. 千岛湖水源涵养林优势树种生态位研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2003, 25(2): 18 - 23
- [15] 武纪成. 落叶松冷杉林结构特征及调整研究 [D], 北京: 中国林业科学研究院, 2008
- [16] 李峰, 周广胜, 曹铭昌, 等. 兴安落叶松地理分布对气候变化响应的模拟应用 [J]. *生态学报*, 2006, 17(12): 2255 - 2260
- [17] Fabio A, Martins M C, Cerverira C, et al. Influence of soil and organic residue management on biomass and biodiversity of understorey vegetation in a *Eucalyptus globules* Labill Plantation [J]. *Forest Ecology and Management*, 2002, 171: 87 - 100
- [18] Kume A, Satomura T, Tsuboi N, et al. Effects of understorey vegetation on the ecophysiological characteristics of an overstorey pine, *Pinus densiflora* [J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 176: 195 - 203
- [19] 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 [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 200: 347 - 360
- [20] Taylor A H, Jang S W, Zhao L J, et al. Regeneration patterns and tree species coexistence in old-growth *Abies picea* forests in southwestern China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, 223: 303 - 317
- [21] 王树森, 余新晓, 刘凤芹, 等. 华北土石山区天然森林植被种间联结和生态位的研究 [J]. *水土保持研究*, 2006, 13(4): 170 - 173
- [22] 冶民生, 关文彬, 吴斌, 等. 岷江干旱河谷主要灌木种群生态位研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2006, 28(1): 7 - 13
- [23] 马晓勇, 上官铁梁, 庞军柱. 太岳山森林群落优势种群生态位研究 [J]. *山西大学学报: 自然科学版*, 2004, 27(2): 209 - 212
- [24] 魏文超, 何友均, 邹大林, 等. 澜沧江上游森林珍稀草本植物生态位研究 [J]. *北京林业大学学报*, 2004, 26(3): 7 - 12
- [25] 石娟, 骆有庆, 曾凡勇, 等. 松材线虫入侵对于马尾松主要种群生态位的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 2005, 27(6): 76 - 82
- [26] 刘加珍, 陈亚宁, 张元明. 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*, 2004, 15(4): 549 - 555
- [27] 张金屯. 植被数量生态学方法 [M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1995
- [28] 王刚. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究 [J]. *生态学报*, 1984, 4(2): 119 - 127
- [29] 张德魁, 王继和, 马全林. 古浪县北部荒漠植被主要植物种的生态位特征 [J]. *生态学杂志*, 2007, 26(4): 471 - 475
- [30] 胡相明, 程积民, 万惠娥. 黄土丘陵区不同立地条件下植物种群生态位研究 [J]. *草业学报*, 2006, 15(1): 29 - 35
- [31] 林伟强, 贾小容, 陈北光. 广州帽峰山次生林主要种群生态位宽度与重叠研究 [J]. *华南农业大学学报*, 2006, 27(1): 84 - 87
- [32] 刘加珍, 陈亚宁, 张元明. 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*, 2004, 15(4): 549 - 555
- [33] Begon M, Harper J L, Townsend C R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* [M]. London: Blackwell Science, 1986: 54 - 87
- [34] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure* [M]. Princeton: Princeton University Press, 1982: 88 - 91
- [35] Walker B. Conserving biological diversity through ecosystem resilience [J]. *Conservation of Biology*, 1995 (9): 747 - 752
- [36] 杨利民, 周广胜, 王国宏. 草地群落物种多样性维持机制的研究 II 物种实现生态位 [J]. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 634 - 638
- [37] 姚小贞, 丁炳扬, 金孝锋, 等. 凤阳山红豆杉群落乔木层主要种群生态位研究 [J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2006, 32(5): 569 - 575
- [38] 张继义, 赵哈林, 张铜会, 等. 科尔沁沙地植物群落恢复演替系列种群生态位动态特征 [J]. *生态学报*, 2003, 23(12): 2741 - 2746
- [39] 赵鹏武, 海龙, 宋彩玲, 等. 大兴安岭北部兴安落叶松原始林倒木研究 [J]. *干旱区资源与环境*, 2010, 24(3): 173 - 177
- [40] 丛沛桐, 颜廷芬, 周福军, 等. 东北羊草群落种群生态位重叠关系研究 [J]. *植物研究*, 1999, 19(2): 212 - 219
- [41] 李意德. 海南岛尖峰岭热带山地雨林主要种群生态位特征研究 [J]. *林业科学研究*, 1994, 7(1): 78 - 85