

福建罗卜岩闽楠(*Phoebe bournei*)林中优势树种生态位研究

吴大荣

(中山大学生命科学院, 广州 510275)

摘要:在福建省三明市罗卜岩自然保护区内选择由落叶阔叶树种为主的常绿阔叶阔叶混交林向中亚热带典型常绿阔叶林演替过程中的 4 个不同演替阶段的代表性群落,以群落组成类型作为一维资源位,以树种的重要值作为资源位上的表现特征,定量分析了闽楠林中优势树种生态位宽度和生态位重叠情况。结果表明,大部分的常绿阔叶树种具有较大的生态位宽度值,而落叶阔叶树种则呈现较小的生态位宽度值;两类树种的生态位虽有一定程度的重叠,但总体仍然较低。这些结果与两类树种对光等生态因子要求不同直接相关。生态位宽度值较大的常绿阔叶树种之间可产生较高的生态位重叠值。生态位宽度值较大的树种与生态位宽度较小的树种也可产生较大的生态位重叠值,但较小生态位宽度值的树种与较大生态位宽度值的树种往往只有小的生态位重叠值。而较小生态位宽度值的树种之间则可有较高的生态位重叠值。上述的生态位研究结果有助于理解由落叶阔叶树种为主的常绿阔叶阔叶林向中亚热带典型常绿阔叶林演替过程中优势种群的生态适应性变化规律。

关键词:闽楠;生态位宽度;生态位重叠;演替

A study on the niche of dominant species in *Phoebe bournei* forests in Luoboyan Nature Reserve of Fujian

WU Da-Rong (School of Life Science, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Four 1600m² plots at different succession stages from evergreen broadleaf and deciduous broadleaf mixed community to mid-subtropical evergreen broadleaf community are investigated by means of contiguous grid quadrats, 5m × 5m, to analyze niche breadth and niche overlap of dominant species in *Phoebe bournei* forests in Luboyan Nature Reserve of Fujian. The results show that shade tolerant evergreen broadleaf species usually show broad niche breadth, while shade intolerant deciduous broadleaf species represent narrow niche breadth niche overlap of them is very low. It is possible for species with broad niche breadth to have high niche overlap with species with narrow niche breadth, and high niche overlap can occur between two species with narrow niche breadth or broad niche breadth, but species of narrow niche breadth generally have low niche overlap with species of broad niche breadth. Besides broad niche breadth, most evergreen broadleaf species share high niche overlap. These enable us to understand adaptation of different species to environment gradient in succession.

Key words: *Phoebe bournei*; niche breadth; niche overlap; succession

文章编号:1000-0933(2001)05-0851-05 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Grinnell 最早提出了生态位(Niche)概念,并得以广泛应用。生态位已是国内外生态学领域广泛使用的术语和研究热点,国外研究集中体现在对生态位概念^[1]和生态位计测公式的研究^[2]及应用上^[3],我国学者也做了大量的卓有成效的研究^[4~6]。

闽楠(*Phoebe bournei* (Hemsl.) Yang)为我国珍稀濒危树种。由于人为砍伐以及自然环境的不断被破坏,致使其资源接近枯竭,现仅在浙南、闽、赣、鄂西、粤北、桂和黔东等地有零星分布,福建省闽楠林保存较

基金项目:广东省博士后基金(2000-022-424442)资助项目

收稿日期:1999-11-22 修回日期:2000-02-05

万方数据

作者简介:吴大荣(1966~),男,福建闽清人,博士,副教授。主要从事珍稀植物种群生态学研究。

完整的仅见于沙县、南平和政和。开展闽楠种群生态位研究,将有助于了解闽楠林内各植物种群的地位和作用及其相互关系,为保护珍稀树种、人工营造混交林等提供科学的理论依据。

1 调查区自然概况

1983 年福建省三明市沙县罗卜岩建立了闽楠种质资源保护区,为闽楠的保存和研究提供良好的场所。罗卜岩自然保护区位于福建省三明市沙县与明溪县交界处,面积 333.3hm²。该区 λ(N)26°26′30″,Φ(E)117°34′30″。属典型的中亚热带气候。基岩多为花岗岩,土壤为红壤和红黄壤,pH 为 4.5~5.5,土层厚度变化大。区内亚热带常绿阔叶林以闽楠林、栲类林为主;亚热带常绿落叶阔叶混交林有喜树(*Camptotheca acuminata*)、光皮桦(*Betula luminifera*)、拟赤杨(*Alniphyllum fortunei*)和闽楠、台湾冬青(*Ilex formosana*)等组成,此外,尚有马尾松(*Pinus massoniana*)林和竹林等^[7]。

2 研究方法

2.1 野外取样

在保护区内选取以闽楠为优势的、不同演替阶段的群落 4 个,每一个群落内设置一块 1600m² 样地,共计 6400m²。样地群落类型是根据其组成成分中常绿和落叶树种的重要值比来划分。每一样地又用 5m×5m 的相邻格子法细分成 64 个小样方。记测每个样方内胸径大于 5.0cm 的所有个体的种名、胸径、冠幅等。该 4 个群落组成类型分别为①喜树+闽楠+拟赤杨林;②光皮桦+闽楠+台湾冬青林;③闽楠+光皮桦林;④闽楠+浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)林。其常绿树种与落叶树种重要值比见表 1。

2.2 计测方法

以不同演替阶段的群落组成类型为一维资源状态,共分 4 个资源位,如表 1。将每一树种的重要值作为表现特征,按如下生态位公式进行定量计算与分析。

表 1 闽楠林中优势树种重要值及群落类型

Table 1 The important value of dominant species and community types in *Phoebe bournei* forests

样地号 Plot No.	重 要 值 Important value																			群落类型 Community types
	闽楠	黄瑞木	细枝栎	刨花楠	台湾冬青	水团花	青冈栎	鹿角栲	桫欏楠	香港四照花	沉水樟	钩栗	猴欢喜	三花冬青	浙江楠	喜树	拟赤杨	天仙果	光皮桦	
1	10.7	4.7	4.2	3.4	2.8	2.8	1.8	0.0	0.0	0.6	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	28.3	10.2	4.6	0.6	E:0.44 D:0.56
2	20.8	0.5	5.1	1.4	15.3	0.0	0.8	6.3	4.2	3.5	3.2	3.2	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	21.7	E:0.68 D:0.32
3	16.0	0.6	5.0	1.2	7.0	3.1	0.0	7.1	0.0	0.0	2.1	5.4	0.0	8.2	0.0	0.6	0.0	0.0	11.2	E:0.78 D:0.22
4	45.0	2.5	0.0	4.4	1.5	0.0	3.7	1.8	0.5	2.2	4.8	0.0	7.3	0.0	9.1	0.0	1.1	0.0	0.0	E:0.96 D:0.04
Σ	92.58	8.3	14.3	10.4	26.6	5.9	6.3	15.2	4.7	6.3	10.1	9.6	9.4	8.2	9.1	28.9	11.2	4.6	33.5	

1) 闽楠 *Phoebe bournei*; 2) 黄瑞木 *Adinandra millettii*; 3) 细枝栎 *Eurya loquiana*; 4) 刨花楠 *Machilus pauhoi*; 5) 台湾冬青 *Ilex formosana*; 6) 水团花 *Adina pilutifera*; 7) 青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*; 8) 鹿角栲 *Castanopsis lamontii*; 9) 桫欏楠 *Photinia davidsoniae*; 10) 香港四照花 *Dendrobanthamia hongkongensis*; 11) 沉水樟 *Cinnamomum micranthum*; 12) 钩栗 *Castanopsis tibetana*; 13) 猴欢喜 *Sloanea sinensis*; 14) 三花冬青 *Ilex triflora*; 15) 浙江楠 *Phoebe chekiangensis*; 16) 喜树 *Camptotheca acuminata*; 17) 拟赤杨 *Alniphyllum foutunei*; 18) 天仙果 *Ficus beecheyana*; 19) 光皮桦 *Betula luminifera*。E—常绿阔叶树种重要值比重,D—落叶阔叶树种重要值比重

2.2.1 生态位宽度 生态位宽度采用 Shannon-Wiener 多样性指标测式^[2]

万方数据

$$B_{(SW)i} = - 1/\log S \times \sum_{j=1}^r P_{ij} \times \log P_{ij} \tag{1}$$

式中, $B_{(SW)i}$ 为树种*i*的生态位宽度; P_{ij} 为树种*i*利用第*j*资源占它利用全部资源比例; S 为种群数; r 为

资源位数。其中

$$P_{ij} = n_{ij}/Y_i, Y_i = \sum_{j=1}^n n_{ij} \tag{2}$$

式中, n_{ij} 为树种 i 在第 j 资源位的重要值, Y_i 为树种 i 所利用全部资源位的重要值之和, 生态位宽度 $B_{(sw)i}$ 具有域值 $[0, 1]$ 。

2.2.2 生态位重叠 生态位重叠是指一定资源序列上, 两个树种利用同等级资源而相互重叠的程度, 测式为^[6]

$$L_{ih} = B_{(L)_i} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hj} \tag{3}$$

$$L_{hi} = B_{(L)_h} \sum_{j=1}^r P_{ij} \times P_{hj} \tag{4}$$

$$B_{(L)_i} = 1 / \left(r \sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \right) \tag{5}$$

式中, L_{ih} 为树种 i 重叠树种 h 的生态重叠指标; L_{hi} 为树种 h 重叠树种 i 的生态位重叠指标; B_L 为 Levins(1968)的生态位宽度指数。

3 结果分析

从表 1 可知, 4 个样地的演替顺序先后是沿着样地 1→2→3→4。首先是喜光的阔叶树种, 如光皮桦、喜树、拟赤杨等侵入林中空地, 随着群落演替, 耐荫的闽楠、台湾冬青等常绿阔叶树种进入以上述先锋树种为优势的林地中, 并逐渐更新发展, 直至如样地 4, 该群落已是以往常绿阔叶树种为绝对优势的多树种组成的接近气候顶极的森林群落。其重要值比例变化详见表 1。

以各树种的重要值为种群的表现特征, 根据(1)~(5)式计算各资源位优势种群生态位特征值, 结果如表 2、表 3 所示。

3.1 生态位宽度

从表 2 可知, 采用(1)和(5)式计算优势种群生态位宽度结果稍有差异。 B_L 值大小顺序为刨花楠、闽楠、细枝桉、沉水樟、鹿角桉、台湾冬青、黄瑞木、钩栗、香港四照花、青冈栎、水团花、光皮桦、猴欢喜、拟赤杨、桫欏木、喜树、三花冬青、浙江楠、天仙果, 而 B_{sw} 值大小顺序则为刨花楠、闽楠、细枝桉、台湾冬青、沉水樟、黄瑞木、鹿角桉、青冈栎、钩栗、香港四照花、光皮桦、水团花、猴欢喜、桫欏木、拟赤杨、喜树、三花冬青、浙江楠、天仙果。但由上述可知, 刨花楠、闽楠的生态位均较宽, 表明在由落叶成分为主的常绿落叶阔叶林混交群落→常绿成分为主的常绿落叶阔叶林混交群落→常绿成分占绝对优势的常绿阔叶林群落的演替梯度上, 刨花楠、闽楠分布较广, 利用资源较充分。光皮桦、拟赤杨、喜树、天仙果等喜光的落叶树种的生态位宽度值均较低, 说明这些树种在群落演替梯度上, 只占据了部分资源位。部分常绿阔叶树种如三花冬青、浙江楠等虽然在个别群落中占有相当的重要值(前者在样地 3 中为 8.2, 后者在样地 4 中为 9.1, 见表 1), 但在演替过程的其它群落中, 它们却没有种群个体分布。另外, 浙江楠也是珍稀濒危树种, 分布区也十分局限, 这也可能与生态位宽度值有一定程度的关系。从总体上看, 生态位宽度值排在前面的树种均为常绿且较耐荫的树种, 隶属樟科、壳斗科、山茶科、冬青科, 这些树种正是组成中亚热带典型常绿阔叶林的重要成分, 它们是在针叶树如马尾松等或阔叶树中的喜光树种如光皮桦等占优势的群落中通过竞争在林下更新起来, 较大生态位宽度值正是这种生态适应性的体现。

3.2 生态位重叠

由表 4 可以看出, 闽楠林中优势树种生态位重叠值为 $0 \sim 0.300 (L_{ih})$ 和 $0 \sim 0.200 (L_{hi})$ 的, 分别占 86.56% 和 90.65%。生态位宽度值前 10 位的树种间生态位重叠 L_{ih} 值大于 0.150 的占 66.7%, 它们之间的 L_{hi} 值大于 0.150 的有 66.4%, 说明较宽生态位值的树种之间生态位重叠值总体较大。闽楠与其它树种的生态位重叠 L_{ih} 和 L_{hi} 值在 0.100~0.300 之间, 而其它树种与闽楠的生态位重叠 L_{hi} 值则主要在 0.000~0.200 之间。其中闽楠与浙江楠、闽楠与猴欢喜的生态位重叠值较大, 分别为 0.368 和 0.324 (如表 3), 但它

们与闽楠生态位重叠值却并不大,分别为 0.122 和 0.164。同样,黄瑞木与喜树、拟赤杨或天仙果、刨花楠与浙江楠、台湾冬青与栲木石楠、青冈栎与浙江楠、沉水樟与浙江楠、钩粟与三花冬青的生态位重叠 L_{ih} 值较高,均大于 0.300,但它们的 L_{hi} 值普遍偏低,说明生态位宽度值较大的树种与较小的树种可产生较大的生态位重叠值,而生态位宽度值较小的树种与生态位宽度值较大的树种生态位重叠却较小。生态位宽度值较小的树种之间生态位重叠值可能较大,如拟赤杨与喜树、天仙果与喜树 L_{hi} 值分别为 0.266 和 0.2450, L_{ih} 值也较大。从 60 对常绿阔叶树种与落叶阔叶树种生态位重叠值看,78.4% 的种对生态位重叠值 L_{hi} 小于 0.100,60.0% 的 L_{ih} 值小于 0.100,说明两种特征的树种生态位重叠值总体较低,进一步反映了两种特征的树种利用资源的能力存在差异。另外,它们的 L_{ih} 值中有 25.0% 的种对值大于 0.200,说明常绿阔叶树种与落叶树种具有一定程度的生态位重叠,而 L_{ih} 值中则不到 2.0% 的值大于 0.200。这也说明了在中亚热带气候条件下,耐荫的常绿阔叶树种较之喜光的落叶阔叶树种具有较大的竞争能力,将发展为顶极群落的主要组成成分。

表 2 闽楠林中优势树种生态位宽度值

Table 2 The niche breadth of dominant species in *Phoebe bournei* forests

资源位 Resources	种 名 Species																		
	闽楠	黄瑞木	细枝桫欓	刨花楠	台湾冬青	水团花	青冈栎	鹿角栲	栲木石楠	香港四照花	沉水樟	钩栗	猴欢喜	三花冬青	浙江楠	喜树	拟赤杨	天仙果	光皮桦
P_{i1}	0.1	0.6	0.3	0.3	0.1	0.5	0.3	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	1.0	0.9	1.0	0.0
P_{i2}	0.2	0.1	0.4	0.1	0.6	0.0	0.1	0.4	0.9	0.6	0.3	0.3	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6
P_{i3}	0.2	0.1	0.3	0.1	0.3	0.5	0.0	0.5	0.0	0.0	0.2	0.6	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3
P_{i4}	0.5	0.3	0.0	0.4	0.1	0.0	0.6	0.1	0.1	0.3	0.5	0.0	0.8	0.0	1.0	0.0	0.1	0.0	0.0
B_{sw}	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.2	0.3	0.3	0.1	0.3	0.4	0.3	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.2
B_L	0.8	0.6	0.7	0.8	0.6	0.5	0.6	0.6	0.3	0.6	0.7	0.6	0.4	0.3	0.3	0.3	0.3	0.3	0.5
$-\sum P \ln P$	1.2	1.0	1.1	1.2	1.1	0.7	0.9	1.0	0.3	0.9	1.0	0.9	0.5	0.0	0.0	0.1	0.3	0.0	0.7

1) 闽楠 *Phoebe bournei*; 2) 黄瑞木 *Adinandra millettii*; 3) 细枝桫欓 *Eurya loquiana*; 4) 刨花楠 *Machilus pauhoi*; 5) 台湾冬青 *Ilex formosana*; 6) 水团花 *Adina pilutifera*; 7) 青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*; 8) 鹿角栲 *Castanopsis lamontii*; 9) 栲木石楠 *Photinia davidsoniae*; 10) 香港四照花 *Dendrobanthamia hongkongensis*; 11) 沉水樟 *Cinnamomum micranthum*; 12) 钩栗 *Castanopsis tibetana*; 13) 猴欢喜 *Sloanea sinensis*; 14) 三花冬青 *Ilex triflora*; 15) 浙江楠 *Phoebe chekiangensis*; 16) 喜树 *Camptotheca acuminata*; 17) 拟赤杨 *Alniphyllum foutunei*; 18) 天仙果 *Ficus beecheyana*; 19) 光皮桦 *Betula luminifera*。

表 3 闽楠林中优势树种生态位 L_{ih} 及 L_{hi} 值表*

Table 3 The value of L_{ih} and L_{hi} of dominant species in *Phoebe bournei* forests

种对号 No. of species contrast	L_{ih}	L_{hi}	种对号 No. of species contrast	L_{ih}	L_{hi}	种对号 No. of species contrast	L_{ih}	L_{hi}	种对号 No. of species contrast	L_{ih}	L_{hi}
1-9	0.240	0.069	2-16	0.331	0.145	3-17	0.200	0.080	5-9	0.314	0.141
1-13	0.324	0.164	2-17	0.324	0.162	4-9	0.131	0.045	7-15	0.332	0.147
1-14	0.131	0.043	2-18	0.337	0.169	4-14	0.090	0.029	11-15	0.322	0.119
1-15	0.368	0.122	3-9	0.238	0.086	4-15	0.334	0.106	12-14	0.321	0.141
1-16	0.089	0.031	3-14	0.260	0.087	4-16	0.254	0.084	16-17	0.233	0.266
1-17	0.116	0.046	3-16	0.220	0.057	4-17	0.268	0.101	16-18	0.256	0.245

* 序号同表 1, 表 3 仅列部分种对的 L_{ih} 和 L_{hi} 值。

表 4 闽楠林中优势树种生态位重叠分配
Table 4 The Distribution of niche overlap among dominant species in *Phoebe bournei* forests

范围	Range	0	0~0.1	0.1~0.2	0.2~0.3	0.3~0.4	0.4~0.5	0.5~0.6	0.6~0.7
L_{ih} 百分比	Percentage of L_{ih}	12.87	24.56	25.15	23.98	7.60	2.92	1.75	1.17
L_{hi} 百分比	Percentage of L_{hi}	11.70	43.86	35.09	8.77	0.58	0.00	0.00	0.00

4 讨论

运用不同测式计算闽楠林中优势种群生态位宽度值结果存在一定差异,但总体上仍然是一致的,即大部分耐荫的常绿阔叶树种在森林群落向中亚热带典型常绿阔叶林演替过程中较之喜光的落叶阔叶树种具有更大的生态位宽度值。在群落演替的初期,喜光的光皮桦、喜树、拟赤杨、天仙果等落叶阔叶树种首先侵入林中空地,生长迅速,很快占据主林层,象样地 1 即是其典型的代表群落。喜树、拟赤杨、天仙果等主要是在该群落中占据资源位,其 P 值接近 1.0(表 2),生态位宽度值小,在其它群落中它们几乎没有个体分布,但光皮桦却较之表现出稍宽的生态适应性。因此,同样是喜光的树种其生态适应性也有差异。当喜光的阔叶树种群落经过一定时期发育后,耐荫的常绿阔叶树种如闽楠、刨花楠、细枝桉、台湾冬青、黄瑞木等侵入进林地,并逐渐占据主林层。在这过程中,这些树种表现出较宽的生态位,群落演替的过程实际上也就是这些树种种群发展和稳定的过程。而桫木石楠、浙江楠、三花冬青等虽然也是耐荫的常绿树种,但其生态位宽度却有明显差异,仅在个别群落中出现。因此,虽然在向气候顶极群落演替过程中,喜光的落叶阔叶树种和耐荫的常绿阔叶树种的生态位存在很大差异,但两类树种中不同树种的生态位宽度也还存在着差别。如果说两类树种的生态位宽度的差异主要是由于对光照水平的适应性不同引起,那么,两类树种中不同树种的生态位宽度差异则不仅仅是光照水平引起,还与其它生态因子密切相关。例如,拟赤杨与喜树,两者虽然都为喜光树种,生态位宽度总体均较狭,但喜树自然分布于湿度较高的溪谷,而拟赤杨则分布较广,因此,它们的生态位宽度值也存在差异。

耐荫的常绿阔叶树种与喜光的落叶阔叶树种之间虽有一定程度的生态位重叠,但总体较低。这种结果进一步清楚地解释了在中亚热带气候条件下森林群落最终演替为典型常绿阔叶林的机理。两类树种生态位重叠值低,反映了森林群落演替过程中对光照水平的不同反应。在演替的初始阶段,群落主要是由喜光的树种组成,而当演替接近顶极群落时,这些喜光树种在群落组成中逐渐被取代。在林冠下更新发展起来的耐荫树种虽然在群落演替初期与喜光树种能共存,拥有一定程度的生态位重叠,但发展的最终结果是取代喜光树种,而不是与之共存,例如样地 1、2、3 的喜光的落叶阔叶树种重要值渐次减少即是如此(表 1)。随后能共存的是耐荫的常绿阔叶树种,它们的生态位重叠值通常较大,这预示着常绿阔叶林群落最终应是由多树种组成的顶极群落,群落 4 即预示着这种趋势。但喜光的落叶阔叶树种虽然在不同资源位上分布不均匀,表现为狭生态位型,但是在特定的某些资源位上,如演替初始阶段以落叶阔叶树种为主的林分中有着较为相似的生态位,这些树种在该阶段上竞争激烈而共同组成多树种的以落叶阔叶树为主的森林群落,如群落 1。

参考文献

[1] Grinnell J. The niche-relations of the California Thrasher. *Auk*,1917,**34**:427~433.
[2] Levins R. Evolution in changing environments. *Monographs in population biology*, volume 2. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 1968.
[3] Austin M P, Nicholis A O and Margules C R. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs*, 1990, **60**(2):161~177.
[4] 王 刚. 青杆林次生演替的生态位模型. *生态学报*, 1990, **8**(4):371~379.
[5] 彭少麟. 鼎湖山森林群落植物优势种群生态位宽度的研究. *中山大学学报*, 1989, (3):16~24.
[6] 刘金福, 洪 伟. 格氏栲群落生态学研究. *生态学报*, 1999, **19**(3):347~352.
[7] 邹惠渝, 吴大荣. 闽楠种群生态学. 北京: 中国林业出版社, 1997. 8~20.