

# 基于地形汇流值的东北天然次生林 主要树种的生态位

梁玉莲, 国庆喜\*

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

**摘要:**以不同汇流值梯度作为资源轴,以树种重要值为生态位计测的资源状态指标,在集水区尺度上分析了东北天然次生林群落中主林层和演替层 11 个主要树种(水曲柳、胡桃楸、黄檗、紫椴、糠椴、山杨、白桦、枫桦、春榆、色木槭、蒙古栎)的生态位。提出相对汇流值生态幅和汇流值竞争指数的概念来丰富生态位的测度指标。研究结果显示:在各项生态位指标计算中,主林层以色木槭、蒙古栎以及先锋树种山杨和白桦为主,演替层则以色木槭、春榆、水曲柳、紫椴等原始阔叶红松林的主要阔叶伴生树种占优;另一方面,以群落分层为资源位,主林层和演替层各树种生态位的差异揭示了主要乔木树种在该地区天然次生林群落的演替系列中对资源的占有与利用的情况及其发展变化趋势。在集水区尺度上采用汇流值作为生态位的空间维度能够较好地反映植物种群在不同地形和水分梯度上生态位的时空分布特性。

**关键词:**汇流值;生态位;次生林

## Determining niches of the major tree species based on a flow accumulation technique in a natural secondary forest in Northeastern China

LIANG Yulian, GUO Qingxi\*

School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract:** We studied niche characteristics of key arbor tree species including *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Tilia amurensis*, *Tilia mandshurica*, *Populus davidiana*, *Betula platyphylla*, *Betula costata*, *Ulmus pumila*, *Acer mono* and *Quercus mongolica* that represent natural secondary forests in Northeastern China. We conducted these studies at the catchment scale, taking flow accumulation gradient as resource axes, also forest storey as the resource states. Relative flow accumulation ecological amplitude and flow accumulation competition index were proposed to enrich the measurement of niche characteristics. We found that *Acer mono*, *Quercus mongolica* and light-demanding pioneer species including *Populus davidiana* and *Betula platyphylla* occupied dominant position in the main storey while the main associated broadleaved tree species of the primary broadleaved-Korean pine mixed forest including *Acer mono*, *Ulmus pumila*, *Fraxinus mandshurica*, and *Tilia amurensis* occupied dominant position in the succession storey. On the other hand, niche differences between main and succession storey, based on the forest storey resource theory, indicate requirement of tree species for the habitat and the variation trends of this requirement in the succession sere of the natural secondary forest community in this area. We concluded that it was effective to use flow accumulation as a spatial dimension of niche, which aims to illustrate the niche spatiotemporal patterns among different tree species under the topographic and moisture gradients at a catchment scale.

**Key Words:** flow accumulation; niche characteristics; secondary forest

基金项目:国家科技基础性工作专项资助项目(2006FY210100)

收稿日期:2009-05-11; 修订日期:2009-11-23

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gqx@nefu.edu.cn

生态位的概念<sup>[1]</sup>及其理论<sup>[2-6]</sup>自提出以来已被广泛应用于森林群落结构、群落演替与动态、植物种间和种内关系以及生物多样性及其形成机制等方面<sup>[7-13]</sup>,而地形条件对植被分布的影响历来也为人们所关注<sup>[14]</sup>。在生态位研究中,通常以相关的地形属性包括高程、坡度、坡向、坡位、坡形等差异作为生态位的维度<sup>[15-16]</sup>,针对单个地形因子如坡度或坡向等对植被分布的影响进行讨论;或共同构成“空间生态位”或“ $n$  维超体积”来综合说明地形对植被产生的影响,但只是将各因子机械叠加来作为综合资源轴,没有考虑到各因子间的相关性与组合特性,无法阐释资源轴的内部机理以及各因子有机组合的共同作用过程。

地形汇流值是地理信息系统中的一个常见术语,是常用于水文方面的分析指标。根据汇流值的概念及算法<sup>[17]</sup>,汇流值能够反映地形因素中坡度、坡位和坡形的综合影响,对于一个给定的单元格,能得到多少其他单元格汇集来的水分取决于这 3 个地形因子,因而汇流值的大小还可以间接地反映某一地形条件下土壤水分的丰富程度<sup>[18-19]</sup>,进而了解与此相关的植被分布与生长状况。可以说,用汇流值作为反映地形状况与水分条件的综合指标,不仅具有简单易获性,并且可以避免对各个地形因子属性界定的主观性,真正以一个综合指标来代表生态位的一个维度,能从机理上阐述种群对资源的占有与利用的现状。目前有关汇流值的研究仍集中在计算方法方面<sup>[20-25]</sup>,将汇流值应用于生态学研究中的报道还较为少见。

本文选择东北东部天然次生林典型森林集水区作为研究区域,首次将地形汇流值作为一个生态位的维度引入生态位理论中,并提出与之相关的生态位测度指标,将生态位的抽象概念具体化,从而丰富生态位理论。通过计算不同汇流值梯度上天然次生林主要树种的各个生态位测度指标来阐明种间的地形与水分资源利用状况,探究植被垂直分异与地形水分分配之间的规律。为以集水区为单位的天然次生林经营管理以及区域生物多样性保护提供科学依据。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区域概况

研究地区位于东北林业大学帽儿山实验林场老爷岭生态站,东经  $127^{\circ}30'—127^{\circ}34'$ ,北纬  $45^{\circ}20'—45^{\circ}25'$ 。平均海拔 300m。属于大陆性气候,四季较分明,年平均气温  $2.8^{\circ}\text{C}$ ,年平均湿度 70%,年降水量 723.8mm,年蒸发量 1093.9mm,年日照时数 2471.3h,无霜期 120—140d。该地区的植被属于长白山植物区系,原地带性顶极群落为红松阔叶林,现存的各类次生林均由原始红松林演变而来。主要森林立地类型有山脊蒙古栎林、杨桦林、白桦林以及河谷硬阔林等。主要树种有春榆(*Ulmus pumila*)、色木槭(*Acer mono*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、白桦(*Betula platyphylla*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、山杨(*Populus davidiana*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、紫椴(*Tilia amurensis*)和蒙古栎(*Quercus mongolica*)等<sup>[26]</sup>。

研究地点具体设置在老爷岭生态站的张家沟集水区,面积约  $150\text{hm}^2$ ,海拔 378—660m,它涵盖了该区域天然次生林的主要森林立地类型,是一个从小流域角度来研究植被与地形、水分关系的理想单元。

### 1.2 群落调查

在老爷岭张家沟集水区随机布设 46 个  $20\text{m} \times 20\text{m}$  的群落样方,样方涵盖了该区域的主要森林类型和海拔、坡度等指标。考虑到乔木幼树与成年个体的生态位宽度指示意义有所不同,以胸径大小为分层指标,将集水区乔木群落分为主林层( $\text{DBH} \geq 5\text{cm}$ )和演替层( $2\text{cm} \leq \text{DBH} < 5\text{cm}$ ) (暂不考虑更新层  $\text{DBH} < 2\text{cm}$  的幼苗分布情况),分别在样地四角及中心设置  $5\text{m} \times 5\text{m}$  的小样方,采用分层频度调查法<sup>[27-28]</sup>获取分层频度信息。并分别记录两个林层所有个体的种名、胸径以及样地中心点坐标等信息,以求重要值和样方所对应的汇流值。

### 1.3 汇流值的计算

在地理信息系统中,DEM 的每个栅格集水能力(汇流能力)反映该栅格汇聚水流能力的强弱程度。将能够流入该栅格的所有栅格数目作为该栅格的汇流特征值(简称汇流值),一个栅格的汇流特征值越大表示其汇流能力越强,反之则越弱,若汇流特征值为零,则表示没有其它栅格的水流向被处理栅格,该栅格所处位置即为该区域内的高地。集水能力函数是用来为排水网络中的每个单元累加位于其上游单元的数量,大部分单元会有非常小的值,汇流值的算法相对成熟且已有文献<sup>[29-30]</sup>。

以 ArcGIS 软件作为工作平台,将张家沟流域 1:50000 地形图作为数据源,生成该区域的数字化高程模型 (DEM)。经洼地填充后,运用 ArcMap 水文分析功能对 DEM 进行流域边界提取(即确定集水区范围),然后再运用“Flow accumulation”计算出集水区每个单元格的汇流值(以  $10\text{m} \times 10\text{m}$  为最小计算单位)。根据所调查样地的汇流值跨度(0—49),将样地沿汇流值资源轴分为 6 个梯度(梯度内的跨度约为 8),以主林层和演替层为两个资源位分别对乔木树种进行生态位计算。

#### 1.4 树种生态位测度

##### 1.4.1 生态位宽度

已有研究<sup>[31]</sup>得出 Shannon-Wiener 指数用于该地区的植物种群生态位宽度计算结果最优,而以汇流值作为资源轴对该地区植物种群进行生态位宽度计算还要考虑到集水区的大部分单元有着非常小的汇流值,即汇流值在集水区范围内存在明显的空间的不等性,因此研究中采用 Shannon-Wiener 指数的加权生态位宽度( $H$ )标准化测式来进行生态位宽度计算:

$$H = -k/\ln k \sum d_j (P_{ij} \ln P_{ij}) \quad (1)$$

式中, $k$  为资源位数, $P_{ij}$  为物种  $i$  对第  $j$  个资源位的利用占全部资源利用的比率,此处具体表示树种  $i$  在第  $j$  个汇流值梯度的重要值。 $d_j$  为加权因子,表示汇流值梯度  $j$  占全部汇流值梯度的权重,  $d_j = n_j / \sum n_j$ ,  $n_j$  为第  $j$  个环境梯度的样方数,加权后有  $\sum H_i = 1$ 。

##### 1.4.2 生态位中心点

根据余世孝<sup>[4]</sup>提出的现实生态位中心点理论,可根据树种在各个资源位的分布情况计算得其汇流值生态位中心点。

$$X'_i = \sum_{j=1}^s W'_j X_j \quad (2)$$

式中, $X'_i$  为物种  $i$  的现实生态位中心, $W'_j$  为物种在资源状态  $j$  所占的比例权重, $X_j$  为各资源分割值, $S$  为资源状态的分割数。

##### 1.4.3 相对汇流值生态幅

生态位宽度值只是一个抽象的值,用一个数值来代表一个树种的生态位宽度显然过于抽象。针对汇流值的资源位,研究中试图用一个汇流值的分布范围来说明树种对汇流值的适应情况,提出相对汇流值生态幅的概念来界定树种的汇流值相对分布范围,将生态位的宽度概念从一个数值具体到一个集合,更适于说明树种对生态位的占据特征。

设定所有样方的汇流值跨度为  $T_{\max}$ ,各树种相对汇流值长度测度为  $T_i = H_i/H_{\max} \times T_{\max}$ ,根据树种分布的相对汇流值长度测度和汇流值中心点确定每个树种的相对汇流值生态幅为  $[A_i, B_i]$ :

$$A_i = X'_i - \frac{1}{2} \times T_i = X'_i - \frac{1}{2} H_i/H_{\max} \times T_{\max} \quad (3)$$

$$B_i = X'_i + \frac{1}{2} \times T_i = X'_i + \frac{1}{2} H_i/H_{\max} \times T_{\max} \quad (4)$$

作为一个相对值,相对汇流值生态幅所规定的值域并不能代表树种的实际汇流值分布长度。它更多说明的是种间的汇流值宽幅测度比较,从而更为直观的反映树种在汇流值资源位上的时空分布情况。当  $X'_i < \frac{1}{2} T_i$  时,该树种的汇流值相对分布范围出现负值,而集水区所有栅格汇流值大小均为非负,因此出现负的相对汇流值宽幅只表示在集水区内汇流值最小之处(0 值)仍适宜该树种的生长,此时  $|A_i|$  越大,其相对抗旱能力越强。

##### 1.4.4 汇流竞争指数

传统生态位重叠度是根据树种的重要值(或多度)及其生态位宽度来计算<sup>[27,31]</sup>。同样,它是基于两者数

值的大小来反映两个树种在一定资源序列上利用同等级资源而相互重叠的测度,而不是根据一个具体的生态位占有范围来界定其利用或竞争资源的能力。资源本身是一个有着空间维度的概念,根据树种的相对汇流值生态幅,特提出汇流值竞争指数的概念,通过计算具体范围的重叠来描述树种在不同汇流值资源位上的重叠与竞争。即认为,当集水区区内各树种的相对汇流值生态幅有着一定的重叠范围时,说明树种在汇流值生态位上存在着资源位的重叠和竞争:

$$C_{ij} = \frac{(A_i, B_i) \cap (A_j, B_j)}{B_i - A_i} \times 100\% \quad \text{即} \quad C_{ij} = \frac{\text{Min}(B_i, B_j) - \text{Max}(A_i, A_j)}{B_i - A_i} \times 100\% \quad (5)$$

$$C_{ji} = \frac{(A_i, B_i) \cap (A_j, B_j)}{B_j - A_j} \times 100\% \quad \text{即} \quad C_{ji} = \frac{\text{Min}(B_i, B_j) - \text{Max}(A_i, A_j)}{B_j - A_j} \times 100\% \quad (6)$$

式中,  $C_{ij}$  表示物种  $j$  对物种  $i$  的汇流竞争指数,  $C_{ji}$  表示物种  $i$  对物种  $j$  的汇流竞争指数。

显然  $C_{ij} \neq C_{ji}$ , 即物种  $i$  相对物种  $j$  汇流值资源位的竞争大小不等于物种  $j$  对物种  $i$  汇流值资源位竞争的大小, 当  $(A_i, B_i) \subseteq (A_j, B_j)$  时, 物种  $j$  对物种  $i$  的汇流值竞争指数为 100%, 表示在物种  $i$  所有的汇流值资源位上, 物种  $j$  对物种  $i$  都存在着竞争; 而物种  $i$  对物种  $j$  的汇流竞争指数不一定为 100%, 则反过来说明在物种  $j$  的汇流值资源位上, 物种  $i$  对物种  $j$  并不一定能形成相应的竞争。同样, 汇流竞争指数反映的只是一个物种占有的汇流值资源位被其它物种共用的多少, 不能说明物种在竞争中的优劣情况, 在某个资源位上哪个物种占优更多地取决于物种的生物学特性。

## 2 结果与分析

样地调查中共包含 16 个树种, 其中包含亚乔木(如千金榆等)。本文仅对 11 个乔木树种进行具体的生态位分析, 未将亚乔木包含在内。在调查的 46 个样地中, 由于林下灌木层对乔木的生长存在着很大的竞争, 有 10 个样地未调查到乔木幼树, 演替层生态位按 36 个样地计算。另外, 调查样地中未发现胡桃楸和枫桦幼树, 一方面可能是由于它们在该地区的分布范围不广, 另一方面还可能受到样地位置的影响。

### 2.1 汇流值与生态位宽度

根据公式(1)计算得出, 主林层各树种生态位宽度值大小顺序为: 色木槭 > 蒙古栎 > 山杨 > 春榆 > 水曲柳 > 白桦 > 紫椴 > 黄檗 > 胡桃楸 > 枫桦 > 糠椴(表 1); 演替层各树种生态位宽度值大小顺序为: 色木槭 > 春榆 > 水曲柳 > 紫椴 > 糠椴 > 蒙古栎 > 黄檗 > 白桦 > 山杨(表 2)。结果与以往相关研究出入较大<sup>[31-32]</sup>。

表 1 主林层各树种在不同汇流值梯度上重要值生态位宽度

Table 1 The importance value niche breadths of trees species in the main storey on different flow accumulation gradients

主林层 Main storey	树种重要值 Importance value of trees species										
汇流值梯度 Flow accumulation gradients	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k
0—8	0.049	0.0147	0.1696	0.103	0.1127	0.098	0.1775	0.117	0.109	0.029	0.016
>8—16	0.071	0.054	0.225	0.117	0.163	0.088	0.070	0.092	0.067	0.046	0.012
>16—24	0.034	0.049	0.142	0.098	0.093	0.075	0.138	0.220	0.099	0.051	0
>24—32	0.028	0.063	0.131	0.143	0.055	0.094	0.129	0.082	0.181	0.042	0.053
>32—40	0.060	0.173	0.143	0.145	0.036	0.058	0.087	0.141	0.066	0.075	0.015
>40—49	0.111	0.109	0.153	0.135	0.122	0.083	0.109	0.098	0.096	0.013	0.010
<i>H</i>	0.074	0.067	0.134	0.113	0.106	0.096	0.118	0.114	0.104	0.049	0.024
	8	9	1	4	5	7	2	3	6	10	11

*H*: 上为生态位宽度值  $n_i$ , 下为生态位宽度排序值; a: 黄檗 *Phellodendron amurense*; b: 胡桃楸 *Juglans mandshurica*; c: 色木槭 *Acer mono*; d: 春榆 *Ulmus pumila*; e: 水曲柳 *Fraxinus mandshurica*; f: 紫椴 *Tilia amurense*; g: 蒙古栎 *Quercus mongolica*; h: 山杨 *Populus davidiana*; i: 白桦 *Betula platyphylla*; j: 枫桦 *Betula costata*; k: 糠椴 *Tilia mandshurica*

基于汇流值梯度测度的生态位宽度因受集水区景观特征的限制和群落物种相互作用的影响, 是一种现实

生态位,它反应的是某一时刻次生林群落中各种群对资源的占有与利用的格局。这种格局与集水区内群落所处的演替阶段有关,并随着森林演替进程而改变;再者,次生林的种群分布格局因受干扰历史的不同而异。研究结果中各树种生态位宽度值大小排序的差异是研究区域干扰历史和演替进程不同的表现。以往研究多在区域尺度上进行,各样地的干扰历史及演替阶段不尽相同,研究结果受很多不确定因素的影响。同一集水区内次生林群落的发展状况和受干扰历史大致相同,能较为准确地反映次生林群落同一演替时期下竞争与共生的现状。此外,选取的资源轴和研究尺度的不同也可能在某种程度上造成结果差异明显。

表 2 演替层各树种在不同汇流值梯度上重要值生态位宽度

Table 2 The importance value niche breadths of trees specie in the succession storey on different flow accumulation gradients

演替层 Succession storey	树种重要值 Importance value of trees species								
汇流值梯度 Flow accumulation gradients	a	c	d	e	f	g	h	i	k
0—8	0	0.427	0.199	0.201	0.049	0.073	0.007	0.008	0.035
>8—16	0	0.491	0.33	0.179	0	0	0	0	0
>16—24	0	0.52	0.269	0.157	0.054	0	0	0	0
>24—32	0	0.396	0.34	0.226	0.038	0	0	0	0
>32—40	0	0.47	0.361	0.033	0.073	0	0.033	0	0
>40—49	0.021	0.481	0.231	0.135	0.712	0	0	0	0.046
H	0.007	0.155	0.15	0.124	0.06	0.028	0.01	0.006	0.029
	7	1	2	3	4	6	8	9	5

## 2.2 相对汇流生态位宽幅

Roughgarden<sup>[33]</sup>将一维生态位宽度定义为“该种群在某一资源轴上获得其大多数资源的区间长度”。然而生态位宽度只是一个数值,在分析也只能以之数值或数量级的大小来说明其“占有长度”的多少。本研究并没有就生态位宽度值大小加以分析,而是通过生态位宽度得出相对汇流生态位宽幅,用一个具体的区间范围来说明各树种在汇流值资源轴上的分布情况。

运用公式(2)得出各树种的汇流值生态位中心点,再根据公式(3)、(4)得出各个树种的相对汇流值生态幅(图1,图2)。主林层各树种的中心点集中分布在9—20之间,前9个树种的相对汇流值生态幅有着很大的重叠度;演替层各树种的汇流值生态位中心分异性较大(小至0点,大至40)。相对汇流值生态幅的大小也有明显差异。

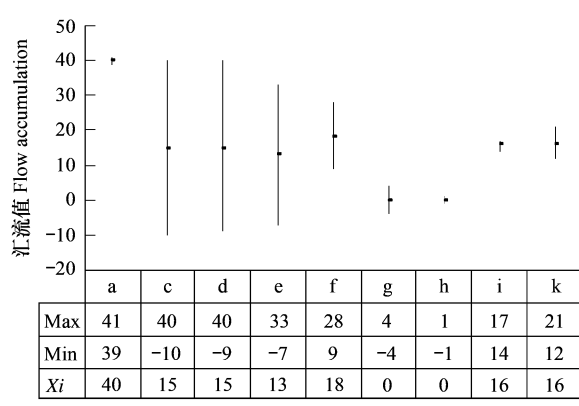


图1 主林层各树种相对汇流生态宽幅与生态位中心点  
Fig. 1 Flow accumulation ecological amplitude and niche center of trees species in the main storey

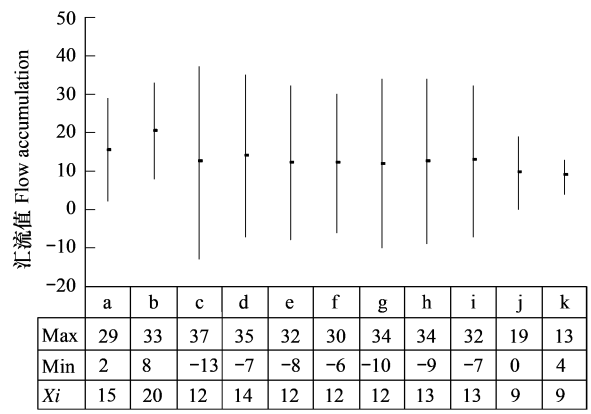


图2 演替层各树种相对汇流生态宽幅与生态位中心点  
Fig. 2 Flow accumulation ecological amplitude and niche center of trees species in the main storey

张家沟天然次生林是 20 世纪 30 年代的大范围干扰后形成的,目前正向硬阔树种崛起的阶段过渡。主林层中,先锋树种山杨和白桦在资源的占有上仍存在一定优势,硬阔树种中色木槭与蒙古栎的优势明显。色木槭的相对汇流值生态幅以 $[-13, 37]$ 的区间分布涵盖了所有树种的分布范围,也反映出其在各汇流值梯度上的重要值分布方面都有一定分量。色木槭广泛适应集水区的地形及水分条件,原生群落受干扰后形成的地形光照和水分条件使之成为最先进入主林层的阔叶树种。而蒙古栎以 $[-10, 34]$ 的区间分布高居第二,这一方面与集水区次生林受干扰特性有关,该地区原生群落受干扰后,集水区原有优势树种受到严重破坏,在资源占有上的优势下降,在其它树种竞争力下降的情况下,蒙古栎凭借其喜光、耐干旱、抗干扰能力强等独特优势占据了资源。另一方面还与其独特的生物学特性有关,蒙古栎能够适应干燥、土层瘠薄的山脊或陡坡,并形成单优群落,而其它树种则不宜;在次生林群落未形成强烈种间竞争之前,蒙古栎在中、下坡位等汇流值较大的潮湿地带亦能够稳定生长。

演替层树种相对生态位宽幅的变化反映着群落不同演替阶段对资源占有的变化情况及发展趋势。从趋势上看,山杨和白桦的相对汇流值生态宽幅减小,椴树增大,色木槭、春榆、水曲柳占据明显优势。随着群落年龄的增加,先锋树种山杨和白桦的优势逐渐衰退,让位于其它阔叶树种。榆树则以其耐阴喜湿的特性,在沟谷地带优势凸显,水曲柳、紫椴等原始阔叶红松林的主要伴生树种也逐渐显示其在该地区的广泛适应性与占有资源的优势。

在三大硬阔的比较中,水曲柳的相对汇流生态宽幅值明显大于其它两种,这除了与历史种源有关以外,更说明水曲柳比其它两者能更好的利用集水区的资源。黄檗个体仅在 $>40-49$  汇流值梯度的样方中有出现,这也从侧面反映了其优势范围保持在沟谷潮湿地区。

蒙古栎的相对汇流值生态幅为 $[-4, 4]$ ,退居第 6 位,其优势仅维持在山脊等汇流值小的地区。自 20 世纪 60 年代该地区实施封山育林以来,次生林得到了一定程度的保护,其它阔叶树种相继崛起,林内竞争加剧,蒙古栎在强烈的种间竞争下也无法发挥其抗干扰能力强的优势,尤其蒙古栎幼树往往处于受抑制状态,使得它仅能在干燥、土层瘠薄的山脊等地的优势能够保持,在潮湿、肥沃等地带则易被其它树种所取代。此外,蒙古栎只在 $0-8$  汇流值梯度中出现,可见蒙古栎在山脊干旱贫瘠等汇流较小之处仍占有其它树种无法替代的地位。

汇流值宽幅的长度测度是根据所涉及样地的汇流值跨度( $0-49$ )而定,因此 $T_{\max} = 50$  是一个相对指标,并不能代表各树种的实际汇流值分布范围;另外,不同林层的参考体系不同,因而不能将不同林层的树种相对汇流值生态幅进行直接比较。

### 2.3 汇流竞争指数

从各树种的相对汇流值生态幅中可看出,集水区内主林层的各树种相对汇流值生态幅有着一定的重叠范围,说明主力层中各树种在汇流值生态位上均存在着资源位的重叠和竞争。根据公式(5)、(6)的计算结果显示(表 3),主林层中除了枫桦和糠椴以外,其它树种之间相互的竞争指数都达到 50% 以上,主林层中大多数树种对资源的竞争都十分的激烈。色木槭对其它树种的竞争均达 100%,它在集水区内的生态幅较宽,在各个资源位上都对别的树种构成竞争。

演替层中,树种相互竞争的分异性明显(表 4),色木槭、春榆、水曲柳对其它树种(黄檗除外)的竞争均在 80% 以上,在资源占有方面的优势凸显,表现出强大的势头。其中色木槭仍保持对除黄檗外其他树种的竞争力为 100%。黄檗则继续保持其在沟谷潮湿地区的竞争优势。其它各树种的相互竞争大多在 50% 以下,出现 0 值的情况也不少。由此可见,经过几十年的自我恢复,集水区内次生林群落中各种群对资源的争夺优劣状况已逐渐明晰。

### 3 讨论

(1) 热量和水分是影响森林群落组成、演替发展的两个主要生态因子<sup>[31]</sup>,而地形是决定山区内温度与湿度分配的重要因素。汇流值是一个反映地形条件和水分分布的综合指标。以汇流值这一代表地形与水分的

综合因子作为生态位的资源轴,描述处于不同演替阶段的次生群落及其种群对该地区资源的占有利用格局,用以说明集水区内主要树种的生态学特性与生态学过程,相比单一地形因子更具代表性。相对汇流值生态幅与汇流竞争指数的概念的提出,更加具体地阐明了各个树种在集水区内对地形与水分需求的相对阈值及范围,相互抑制以及受抑制的大小。然而,汇流值毕竟不是对光、热、水分等因子的直接测度,它并不能反映所有地形差异(如光照、坡向等)所引起的植被分布变化,更不能涵盖资源轴的所有部分(如土壤理化性质、土壤养分等),因此,研究次生林树种的时空分布与环境的相关关系时可与其它方法相结合<sup>[34-36]</sup>。

表3 主林层各树种汇流竞争指数/%

Table 3 Flow accumulation competition index of tree species in the main storey

$C_{ji} \setminus C_{ij}$	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k
a	—	77.8	100	100	100	100	100	100	100	63	33.3
b	84	—	100	100	96	88	100	100	96	44	20
c	54	50	—	84	78	72	88	84	78	44	20
d	64.3	59.5	100	—	92.9	85.7	97.6	97.6	92.9	45.2	21.4
e	67.5	60	100	97.5	—	90	100	100	97.5	47.5	22.5
f	75	61.1	100	100	100	—	100	100	100	52.8	25
g	61.4	56.8	100	93.2	90.9	81.8	—	97.7	88.6	43.2	20.5
h	62.8	58.1	100	95.3	93	83.7	100	—	90.7	44.2	20.9
i	69.2	61.5	100	100	100	92.3	100	100	—	48.7	23.1
j	89.5	57.9	100	100	100	100	100	100	100	—	47.4
k	100	55.6	100	100	100	100	100	100	100	100	—

表4 演替层各树种汇流竞争指数/%

Table 4 Flow accumulation competition index of tree species in the succession storey

$C_{ji} \setminus C_{ij}$	a	c	d	e	f	g	h	i	k
a	—	50	50	0	0	0	0	0	0
c	2	—	98	80	38	16	4	6	18
d	2	100	—	81.6	38.8	16.3	4.1	6.1	18.4
e	0	100	100	—	47.5	20	5	7.5	22.5
f	0	100	100	100	—	0	0	15.8	47.4
g	0	100	100	100	0	—	25	0	0
h	0	100	100	100	0	1	—	0	0
i	0	100	100	100	100	0	0	—	100
k	0	100	100	100	100	0	0	33.3	—

(2)以群落分层为资源位,研究不同树种重要值在分层中的分布情况来反映各树种的生态位宽度值、相对汇流值生态幅以及汇流竞争指数大小,从空间上反映了树种的瞬时生态位分布格局。同时从主林层和演替层各树种生态位差异揭示了其生态位格局的变化情况。另一方面,这些分析结果也从侧面反映树种对生境的要求以及群落的演替趋势。研究结果表明,原始红松林主要伴生阔叶树种占据集水区大部分资源的趋势显而易见。虽然色木槭在两个林层中生态位宽度值与相对汇流值生态幅都位居第一,但这种优势也呈现出减小趋势,色木槭能否最终发展成天然次生林的优势树种仍不能过早定论。

(3)历史上大范围高强度的干扰已经造成东北东部地区原生地带顶极群落优势种群——红松的缺失,现存的天然次生林由原先的始生群系在严重的干扰下经过多次群落结构改组而成<sup>[26]</sup>。研究区域内典型森林集水区涵盖了该区域天然次生林的主要森林立地类型,且集水区内森林群落区系及受干扰历史大致相同,在集水区尺度上进行生态位测度研究很大程度上减少了不同干扰历史对植物群落发展造成差异的不确定因素,各种群对资源的占有与利用状况更多的取决于它们的种间竞争能力及其生态学特性,从而使研究结果能更准

确的描述各阔叶树种之间的生态关系。因此,以集水区作为研究尺度来进行树种生态位的测度,对了解主要种群在群落中的状态及其相对地位以及天然次生林的现状与发展趋势研究都有着重要的意义。

#### References:

- [ 1 ] Grinnell J. The niche-relationship of the California Thrasher. *Auk*, 1917,34:427-433.
- [ 2 ] Colwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 1971,52: 567-576.
- [ 3 ] Mueller L D, Altenberg L. Statistical inference on measures of niche overlap. *Ecology*, 1985,66(4): 1204-1210.
- [ 4 ] Yu S X, Orloci L. On the fundamental, realized niche and niche center. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 1993,32(4):70-80.
- [ 5 ] Leibold M A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 1995,76(5):1371-1382.
- [ 6 ] Vandermeer J. The niche construction paradigm in ecological time. *Ecological Modelling*, 2008, 214(2/4):385-390.
- [ 7 ] Austin M P, Nicholls A O, Margules C R. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five *Eucalyptus* species. *Ecological Monographs*, 1990,60(2):161-177.
- [ 8 ] Westman W E. Measuring realized niche spaces: climatic response. *Ecology*, 1991,72(5):1678-1684.
- [ 9 ] Wu D R. A study on the niche of dominant species in *Phoebe bournei* forests in Luoboyan Nature Reserve of Fujian. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(5):851-855.
- [ 10 ] Kang Y X, Kang B W, Yue J W, Liang Z S, Lei R D. The classification of *Quercus liaotungensis* communities and their niche in Loess Plateau of North Shaanxi. *Acta Ecologica Sinica*, 2007,27(10): 4096-4105.
- [ 11 ] Wallin K F, Kolb T, Skov K R, Wagner M. Forest management treatments, tree resistance, and bark beetle resource utilization in ponderosa pine forests of northern Arizona. *Forest Ecology and Management*, 2008,255(8/9):3263-3269.
- [ 12 ] Duan X F, Xu X G. Niche analysis of dominant forests in mountainous area of Beijing based on GIS. *Scientia Geographica Sinica*, 2008,28(5): 865-869.
- [ 13 ] Chen Y R, Yi L K. Community composition and niche change characteristics of dominant species in the wind-breaking and sand-fixing forest, Xinjiang, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2008,32(5): 1126-1133.
- [ 14 ] Shen Z H, Zhang X S, Jin Y X. Gradient analysis of the influence of mountain topography on vegetation pattern. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000,24(4): 430-435.
- [ 15 ] Shen Z H, Fang J Y. Niche comparison of two *fagus* species based on the topographic patterns of their populations. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001,25(4):392-398.
- [ 16 ] Ren Q S, Li X R, Hong J, Zhang J, Geng X W. Application of spatial niche analysis method in forest resources evaluation. *Journal of Northeast Forestry University*, 1998, 26(4):1-6.
- [ 17 ] O'Callaghan J F, Mark D M. The extraction of drainage networks from digital elevation data. *Computer Vision Graphics and Image Processing*, 1984, 28(3): 323-344.
- [ 18 ] Bi H X, Zhu J Z, Wu B. Study on Assessment and prediction of water and sediment benefits for protection forest system in loess region of western Shanxi Province. *Journal of Beijing Forestry University*, 1996,2(1):69-74.
- [ 19 ] Bi H X, Zhu J Z, Wu B, Wu B, Yu X X. Geomorpho-climatic instantaneous unit hydrograph (GIUH) convergence model under geographical Information system (GIS). *Journal of Beijing Forestry University*, 1996, 18(1): 6-12.
- [ 20 ] Garbrecht J. Determination of the execution sequence of channel flow for cascade routing in a drainage network. *Hydrosoft*, 1988,1(3):129-138.
- [ 21 ] Jenson K, Dominique J O. Extracting topographic structure from digital elevation data for geographical information system analysis. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 1988,54(11): 1593-1600.
- [ 22 ] Martz W. Catch: a Fortran program for measuring catchment area from digital elevation models. *Computers & Geosciences*, 1988,14(5):627-640.
- [ 23 ] Fairfield J, Leymarie P. Drainage networks from grid digital elevation models. *Water Resources Research*, 1991,27(4):29-61.
- [ 24 ] Garbrecht J, Martz L W. Automated channel ordering and node indexing for raster channel networks. *Computers & Geosciences*, 1997,23(9): 961-966.
- [ 25 ] Ren L L, Liu X R. A review of the digital elevation model extraction and digital hydrological modeling. *Advances in Water Science*, 2000,11(4): 463-469.
- [ 26 ] Chen D K, Zhou X F, Zhu N. Secondary forest- structure, function, dynamic and management. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1994:80-90.
- [ 27 ] Su Z Y, Wu D R, Chen B G. Niche characteristics of dominant populations in natural forest in North Guangdong. *Chinese Journal of Applied Ecology*



- Ecology, 2003, 14(1): 25-29.
- [28] Zhong X Q, Zhang H D, Fang W. Dynamic succession in subtropical broadleaved forests of Heishiding in Hongkai Country, Guangdong Province. *Scientia Silvae Sinicae*, 1996, 32(4): 305-310.
- [29] Martz L W, Garbrecht J. Numerical definition of drainage Network and subcatchment Areas from digital elevation models. *Computers & Geo Sciences*, 1992, 18(6): 747-761.
- [30] Li J, Tang G A, Zhang T, Xiao C C. Conflux threshold of extracting stream networks from DEM in north Shaanxi Province of Loess Plateau. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2007, 27(2): 75-78.
- [31] Ren Q S. Study on niche structure of dominant population in natural secondary forests. *Journal of Northeast Forestry University*, 1998, 26(2): 5-10.
- [32] Li D Z, Li G X, Sun S Y. The measurements and analyses of niches of main tree populations in natural secondary forest communities of eastern mountain areas in Northeast China. *Journal of Jilin Forestry University*, 1995, 11(2): 69-74.
- [33] Roughgarden J. Evolution of niche width. *American Naturalist*, 1972, 106(952): 683-718.
- [34] Lin S Z, Huang S G, Hong W, Huang B L, Yu X T. The Characteristics of multi-dimension niche of dominant populations in Chinese fir and broad-leaved mixed forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(6): 962-968.
- [35] Liu J Z, Chen Y N, Zhang Y M. Analysis on ecological characteristics of main plants in middle reaches of Tarim River. *Geographical Research*, 2003, 22(5): 663-670.
- [36] Zhang C Y, Zhao X H, Xia F C. Spatial distribution of tree species and environmental interpretations of secondary forest in Changbai Mountains. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(8): 1-8.

#### 参考文献:

- [4] 余世孝, L. 奥罗西. 基础与实现生态位及其中心点的涵义与测度. *中山大学学报(自然科学版)*, 1993, 32(4): 70-80.
- [9] 吴大荣. 福建罗卜岩闽楠(*Phoebe bournei*)林中优势树种生态位研究. *生态学报*, 2001, 21(5): 851-855.
- [10] 康永祥, 康博文, 岳军伟, 梁宗锁, 雷瑞德. 陕北黄土高原辽东栎(*Quercus liaotungensis*)群落类型划分及其生态位特征. *生态学报*, 2007, 27(10): 4096-4105.
- [12] 段晓峰, 许学工. 基于 GIS 的北京山区优势林分生态位分析. *地理科学*, 2008, 28(5): 865-869.
- [13] 陈艳瑞, 尹林克. 人工防风固沙林演替中群落组成和优势种群生态位变化特征. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1126-1133.
- [14] 沈泽昊, 张新时, 金义兴. 地形对亚热带山地景观尺度植被格局影响的梯度分析. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 430-435.
- [15] 沈泽昊, 方精云. 基于种群分布地形格局的两种水青冈生态位比较研究. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 392-398.
- [16] 任青山, 李茹秀, 洪军, 张军, 耿叙武. 空间生态位的分析方法在森林资源评价中的应用. *东北林业大学学报*, 1998, 26(4): 1-6.
- [18] 毕华兴, 朱金兆, 吴斌. 晋西黄土地区场(时段)暴雨地表径流量计算方法——下渗曲线法初探. *水土保持学报*, 1996, 2(1): 69-74.
- [19] 毕华兴, 朱金兆, 吴斌, 余新晓. 应用地理信息系统技术的地貌气候单位线汇流模型. *北京林业大学学报*, 1996, 18(1): 6-12.
- [25] 任立良, 刘新仁. 数字高程模型信息提取与数字水文模型研究进展. *水科学进展*, 2000, 11(4): 463-469.
- [26] 陈大珂, 周晓峰, 祝宁. 天然次生林——结构、功能、动态与经营. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994: 80-90.
- [27] 苏志尧, 吴大荣, 陈北光. 粤北天然林优势种群生态位研究. *应用生态学报*, 2003, 14(1): 25-29.
- [28] 钟晓青, 张宏达, 方炜. 广东封开黑石顶一种亚热带常绿阔叶林群落演替动态研究. *林业科学*, 1996, 32(4): 305-310.
- [30] 李俊, 汤国安, 张婷, 肖晨超. 利用 DEM 提取陕北黄土高原沟谷网络的汇流阈值研究. *水土保持通报*, 2007, 27(2): 75-78.
- [31] 任青山. 天然次生林主要种群生态位结构的研究. *东北林业大学学报*, 1998, 26(2): 5-10.
- [32] 李德志, 李广祥, 孙淑艳. 东北东部山区天然次生林群落中主要树木种群生态位的测度与分析. *吉林林学院学报*, 1995, 11(2): 69-74.
- [34] 林思祖, 黄世国, 洪伟, 黄宝龙, 俞新妥. 杉阔混交林主要种群多维生态位特征. *生态学报*, 2002, 22(6): 962-968.
- [35] 刘加珍, 陈亚宁, 张元明. 塔里木河中游主要植物种群的生态特征分析. *地理研究*, 2003, 22(5): 663-670.
- [36] 张春雨, 赵秀海, 夏富才. 长白山次生林树种空间分布及环境解释. *林业科学*, 2008, 44(8): 1-8.