

DOI: 10.5846/stxb202104120937

孙成, 秦富仓, 李龙, 杨振奇, 董晓宇, 李艳. 砒砂岩区不同立地类型人工油松林下草本种群生态位特征及其环境解释. 生态学报, 2022, 42(9): 3613-3623.

Sun C., Qin F. C., Li L., Yang Z. Q., Dong X. Y., Li Y. Environmental interpretation of ecological niche characteristics of herbaceous populations under different site types of *Pinus tabuliformis* forest in feldspathic sandstone region. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3613-3623.

砒砂岩区不同立地类型人工油松林下草本种群生态位特征及其环境解释

孙 成¹, 秦富仓^{1,*}, 李 龙¹, 杨振奇², 董晓宇¹, 李 艳¹

1 内蒙古农业大学, 沙漠治理学院荒漠生态系统保护与修复国家林业和草原局重点实验室, 呼和浩特 010018

2 水利部牧区水利科学研究所, 呼和浩特 010020

摘要:黄土高原砒砂岩区是我国水土流失最为严重的地区之一, 油松(*Pinus tabuliformis*)是该区水土保持与水源涵养的优势乔木。以几种不同立地类型人工油松林为对象, 应用 Levins 生态位宽度指数、Pianka 生态位重叠指数和冗余度分析(RDA), 研究林下草本群落生态位特征及其与环境的相互响应。结果表明: 所调查的 150 个油松林下草本样方中, 共发现 31 种草本植物, 隶属于 11 科 24 属, 阳性旱生植物居多。不同立地类型人工油松林下草本群落生态位特征不同, 生态位宽度指数及生态位重叠指数均表现阳坡大于阴坡, 平坡好于斜缓坡, 但整体指数均较小, 表明物种对环境资源利用程度较低, 种间竞争度不大, 群落处于相对稳定状态。通过对比典范对应分析(CCA)及冗余度分析(RDA), RDA 排序更能较好揭示生态位特征与环境因素的关系, 得出乔灌层郁闭度、土壤有机质、土壤含水率和坡度是林下草本群落生态位特征各异的主导环境因子。

关键词:砒砂岩区; 人工油松林; 生态位特征; 环境解释

Environmental interpretation of ecological niche characteristics of herbaceous populations under different site types of *Pinus tabuliformis* forest in feldspathic sandstone region

SUN Cheng¹, QIN Fucang^{1,*}, LI Long¹, YANG Zhenqi², DONG Xiaoyu¹, LI Yan¹

1 College of Desert science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Key Laboratory of State Forest and Grassland Administration for Desert Ecosystem Protection and Restoration, Hohhot 010018, China

2 Institute of Water Resources for Pastoral Area of the Ministry of Water Resources of China Hohhot, Hohhot 010020, China

Abstract: *Pinus tabuliformis* is a dominant tree for soil conservation and water conservation in the arsenic sandstone region of the Loess Plateau, one of the most serious areas of soil erosion in China. The Levins ecotone width index, Pianka ecotone overlap index, and redundancy analysis (RDA) were applied to study the ecotone characteristics of understory herbaceous communities and their interactions with the environment in several different stand types of planted *P. tabuliformis* forests. On the basis of the variation among sites, the planted forests of *P. tabuliformis* were classified into six types. At each site, topography (slope, aspect, and slope position) and forest stand characteristics (canopy density, stand density) of *P. tabuliformis* was recorded, herb species were measured in 1×1m² quadrats, and soil samples were collected adjacent to each quadrat. In this study, we used the niche breadth and Niche overlap indices for analysis of herb species ecological niche

基金项目:国家自然科学基金项目(41967008); 内蒙古科技计划项目(2020GG0075); 中央引导地方科技发展资金项目(2021ZY0023); 内蒙古自治区研究生科研创新项目(SZ2020085)

收稿日期: 2021-04-12; 网络出版日期: 2022-01-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qinf@126.com

characteristics under different site types of *P. tabuliformis* forests in a feldspathic sandstone region, and studied the relationship between ecological niche characteristics and the environment through CCA and RDA. The results showed that 31 species of herbaceous plants belonging to 11 families and 24 genera were found in the 150 herbaceous samples of *P. tabuliformis* sylvestris understorey surveyed, with a predominance of positive dry plants. The ecological niche characteristics of the herbaceous communities in different types of *P. tabuliformis* forests were different. The ecological niche width index and the ecological niche overlap index both showed that the sunny slopes were larger than the shady slopes, and the flat slopes were better than the gentle slopes, but the overall indices were smaller, indicating that the species used the environmental resources to a less extent, the interspecific competition was not too great, and the communities were in a relatively stable state. By comparing canonical correspondence analysis (CCA) and redundancy analysis (RDA), the RDA ranking better reveals the relationship between ecological niche characteristics and environmental factors. It concludes that tree and shrub layer depression, soil organic matter, soil water content and slope were the dominant environmental factors for the different ecological niche characteristics of understorey herbaceous communities.

Key Words: feldspathic sandstone region; artificial *P. tabulaeformis* forest; niche characteristics; environmental interpretation

林下植物群落是人工林生态系统重要组成部分,对维护林分结构及改善土壤质量有着至关重要的作用^[1],而植物群落生态位能直观反映物种在群落中的地位及作用,对种群适应环境及利用资源有着良好的解释度^[2]。目前,生态位理论被广泛应用于植物群落与环境资源交互影响关系中,其量化指标主要为反映物种对资源利用程度的生态宽度指数和能反映种间相似度及竞争力的生态位重叠指数^[3],因此,研究群落物种间生态位宽度及生态位重叠对了解种间关系,以期探讨生物多样性维持机制具有重要的意义。种群生态位主要受人类活动、种间竞争等生物因子及地形、土壤质量等环境因子影响^[4-6]。环境因素对物种生态位特征的影响,大尺度上主要是气候主导,小尺度上主要是土壤肥力及地形主导^[7-8]。不同的环境因子对种群生态位的影响程度各异,许多研究者就种群生态位特征及其环境影响因素已在多种植被类型及不同生境下进行研究^[9-11],而鲜有对砒砂岩区林下群落物种生态位特征的研究。

砒砂岩区分布在黄河中游段晋陕蒙交界三角地段,砒砂岩独特的成岩特性,极易发生水蚀、风蚀等侵蚀现象,使得该区成为黄土高原区侵蚀最剧烈的区域^[12]。油松(*Pinus tabuliformis*)是砒砂岩区典型针叶树种的代表类型,是该区生态公益林的首选树种之一^[13]。油松具有适应性强、根系发达、生长迅速等优点,人工油松林具有良好的固持水土、涵养水源及改良土壤的作用,对砒砂岩区生态修复及维持生态稳定具有重要的意义^[14]。自 20 世纪 90 年代开始,该区便陆续营造人工油松林,但由于对林下植被的作用认识不足,未能实施周全的造林技术及科学的管理,导致人工林生态系统生物多样性欠佳,从而限制了人工林高质量持续发展。本文以砒砂岩区鲍家沟流域人工油松林为研究对象,调查分析该区人工油松林林下植物群落生态位特征,结合土壤有机质、土壤含水量、乔灌层郁闭度等生态因子,进一步研究种群生态位在不同立地条件下的差异与联系,以期为该区油松人工林生态系统生物多样性保护及营林管理提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于内蒙古自治区,鄂尔多斯市,准格尔旗砒砂岩区水土保持示范园鲍家沟流域(110°31'—110°35'E,39°46'—39°48'N)。流域地势由北向南倾斜,海拔 1100—1300m,属温带半干旱大陆性气候,冬季干燥且漫长,夏季温热且短暂。该区年平均气温 7.2℃,年平均降雨量 400mm,无霜期 150d 左右。土壤类型主要以栗钙土及风沙土为主。研究区主要乔木有油松(*Pinus tabuliformis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)等,主要灌木物种有沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、柠条(*Caragana korshinskii*)等,主要草本物种有本氏针茅(*Stipa capillata*)、百里香(*Thymus mongolicus*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus*

altaicus) 等。

2 研究方法

2.1 样地设置与采样

研究区内人工油松林于 2008 年同一批次栽种,林下土壤主要为次生黄土覆盖,并伴随着以栗钙土及风沙土为主的砒砂岩景观,现存人工油松林密度为 833 株/ km^2 。实验组于 2019 年 7 月在研究区范围内划分 6 种不同立地类型生长状况良好的人工油松林,按照流域地形及植被生长状况,共设置 6 个大样地,详细记录大样地的海拔、坡度、坡向,其分布情况见图 1。每个大样地按四角及中心划分 5 个 $10\text{m}\times 10\text{m}$ 中样地,并记录样地乔灌木郁闭度;在 5 个中样地四角及中心各布设 $1\text{m}\times 1\text{m}$ 的草本样方,研究区共计 150 个草本样方,分别测量

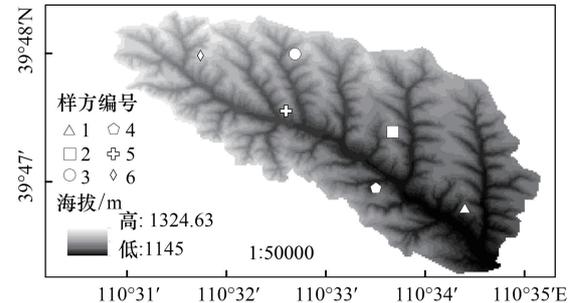


图 1 研究区样地分布

Fig.1 Distribution of sample plots in the study area

各草本样方内植物种类、数量、盖度、高度等指标。清除地表层枯落物等覆盖层开挖土壤剖面,详细记录土壤厚度、土壤质地等指标,于 2019 年 7、8 月(夏)、2019 年 9、10 月(秋)份季节进行土样采集,用环刀及铝盒等工具采集 0—20、20—40、40—60cm 的土样,部分试验点土壤厚度不足 60cm,沿土壤剖面上、中、下采集土样。每个试验点土样采集进行 3 次重复,用塑封袋封存编号转移于室内实验室用于土壤有机质、含水率等相关数据测验。

根据砒砂岩区特定的地理环境及样方油松林分布特点,以土壤、植被、地形因素为出发点,选取了土壤含水率、土壤 pH、土壤厚度、土壤有机质、坡度、坡向、乔灌木郁闭度 7 个指标为环境因子。坡度等级按 $0\text{—}5^\circ$ 为平坡、 $6^\circ\text{—}15^\circ$ 为缓坡、 $16^\circ\text{—}25^\circ$ 为斜坡进行划分,由于各样地海拔高度变化幅度不大,本次研究海拔不纳入环境因子,各项指标数据均以实际观测记录值及测量值表示,各样地基本情况见表 1。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic situation of sample plots

样地编号 Sample number	立地类型 Site types	坡向 Slope aspect	pH	海拔 Elevation/m	土壤含水率 Soil water content/%	土壤厚度 Soil thickness/m	坡度 Slope/ $(^\circ)$	土壤有机质 Soil organic matter/ (g/kg)	郁闭度 Canopy density/%
1	阳平坡	ES	7.52	1207	11	0.23	4	4.33	54
2	阳缓坡	ES	7.61	1228	8	0.15	11	3.77	48
3	阳斜坡	WS	7.48	1210	7	0.10	20	3.39	46
4	阴平坡	N	7.51	1205	16	0.25	3	5.39	49
5	阴缓坡	EN	7.6	1213	15	0.17	10	4.82	46
6	阴斜坡	WN	7.47	1221	11	0.12	21	4.45	42

ES: 东南 South east; WS: 西南 South west; N: 北 North; EN: 东北 North east; WN: 西北 North west

2.2 指标计算与室内实验

$$\text{重要值} = (\text{相对盖度} + \text{相对高度} + \text{相对密度}) / 3^{[15]}$$

生态位宽度采用 Levins 公式^[16]计算,生态位重叠采用 Pianka 公式^[17]计算,公式如下:

(1) Levins 生态位宽度:

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

$$B = \sqrt{\sum_{i=1}^n B_i^2}$$

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

式中, B_i 为第 i 物种的生态位宽度, P_{ij} 为物种 i 在第 j 资源位上的重要值和该物种在全部资源水平上的重要值的比例; r 为资源位总位数(该文代表样方数); n_{ij} 为物种 i 在第 j 资源位的重要值; B 为某植物群落生态位总宽度, n 为群落类型数。

(2) Pianka 生态位重叠:

$$O_{ij} = \frac{\sum_{h=1}^r P_{ih} P_{jh}}{\sqrt{\sum_{h=1}^r P_{ih}^2 \sum_{h=1}^r P_{jh}^2}}$$

式中, O_{ij} 为种群 i 和 j 的生态位重叠, P_{ih} 和 P_{jh} 分别为第 i 和第 j 物种在第 h 个资源水平下的重要值占该种在所有资源水平下的重要值总和的比例; r 为资源位总位数(该文代表样方数)。

(3) 样地全部种群间生态位重叠值的总平均值 = 样地内全部种群间生态位重叠值总数 / 总种对数。土壤含水量采用烘干法, 土壤 pH 值采用 pH 计法, 土壤有机质采用重铬酸钾外加热法。地形因子中采用 TRASP 坡向指数^[18] 将坡向方位角进行量化转换, 公式如下:

$$\text{TRASP} = 1 - \cos [(\pi/180) (\text{aspect} - 30)] / 2$$

式中, aspect 表示坡向。TRASP 值越大, 表示坡向越向阳; 反之, 越背阴。

2.3 数据处理

采用 Excle 2010 进行数据统计, SPSS 20.0 软件进行单因素方差分析和 LSD 多重比较, 结合 Canoco 5.0 软件对所选环境因子与 150 个样地草本植物生态位特征分别采取 CCA、RDA 排序方法, 进行物种与环境梯度关系分析, 数据可视化在 Origin 9.0 下完成。

3 结果与分析

3.1 不同立地类型人工油松林下草本种群组成特征

本次研究针对 6 种不同立地类型人工油松林下草本层, 共调查发现 31 种草本植物, 隶属于 11 科 24 属(少于天然对照草地 51 种 16 科 32 属), 其中禾本科、菊科、豆科占比相对较大, 总占研究区所调查植物种数的 74.19%。表 2 列出了人工油松林下调查发现的草本植物物种, 可以看出不同立地类型条件下草本群落重要物种不同, 同一草本群落不同立地条件下其重要值不同。阳平坡重要物种为本氏针茅、百里香、兴安胡枝子; 阳缓坡重要物种为本氏针茅、百里香、糙隐子草; 阳斜坡重要物种为本氏针茅、百里香、白草; 阴平坡重要物种为糙隐子草、阿尔泰狗娃花、尖叶丝石竹; 阴缓坡重要物种为本氏针茅、兴安胡枝子、阿尔泰狗娃花; 阴斜坡重要物种为艾蒿、铁杆蒿、大针茅。本氏针茅、百里香、兴安胡枝子、糙隐子草、阿尔泰狗娃花等物种在不同立地类型条件下均占有重要地位, 为人工油松林下草本种群优势物种, 且林下草本生活型多以半灌木及多年生草本为主, 其水分生态类型主要以旱生和中旱生为主。

3.2 不同立地类型人工油松林下草本种群生态位宽度

生态位宽度能客观直接反映物种对于环境资源利用程度的大小, 由表 3 可以看出, 不同立地类型人工油松林下草本群落生态位宽度存在较大差异, 种群生态位总宽度较大的为: 本氏针茅、百里香、糙隐子草、阿尔泰狗娃花、兴安胡枝子, 其生态位总宽度值分别为 0.73、0.59、0.53、0.51、0.50。阳平坡生态位宽度较大的物种为: 百里香、本氏针茅、兴安胡枝子; 阳缓坡生态位宽度较大的物种为: 百里香、糙隐子草、本氏针茅; 阳斜坡生态位宽度较大的物种为: 白草、本氏针茅、百里香; 阴平坡生态位宽度较大的物种为: 糙隐子草、阿尔泰狗娃花、尖叶丝石竹; 阴缓坡生态位宽度较大的物种为: 本氏针茅、兴安胡枝子、草木樨状黄芪; 阴斜坡生态位宽度较大

的物种为: 铁杆蒿、大针茅、艾蒿。本氏针茅、百里香、糙隐子草、阿尔泰狗娃花、兴安胡枝子生态位宽度值大, 分布范围较广, 表现较强的生态适应性, 对环境资源利用程度大; 而兴安虫实、山苦荬、南牡蒿、锋芒草生态位宽度值小, 分布范围较窄, 对环境资源利用程度小, 生态适应性表现较差。

表 2 不同立地类型人工油松林下草本种群重要值

Table 2 Important values of herbaceous populations under different site types of artificial *Pinus tabulaeformis* forests

物种 Plant species	科 Familia	立地类型 Site types					
		阳平坡	阳缓坡	阳斜坡	阴平坡	阴缓坡	阴斜坡
本氏针茅 <i>Stipa capillata</i>	禾本科	0.25	0.20	0.20	0.15	0.25	
百里香 <i>Thymus mongolicus</i>	唇形科	0.34	0.51	0.17			
兴安胡枝子 <i>Lespedeza daurica</i>	豆科	0.20		0.05		0.17	0.05
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	禾本科		0.20		0.25		0.10
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	菊科		0.02		0.19	0.12	0.04
尖叶丝石竹 <i>Gypsophila licentiana</i>	石竹科			0.10	0.15		
斜茎黄芪 <i>Astragalus adsurgens</i>	豆科	0.02			0.07		0.07
艾蒿 <i>Artemisia argyi</i>	菊科					0.06	0.14
山岩簧耆 <i>Hedysarum alpinum</i>	豆科			0.05		0.10	
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	菊科						0.30
白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	禾本科			0.20			
草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	豆科		0.01			0.14	
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	禾本科						0.17
灯芯草 <i>Juncus effusus</i>	灯心草科			0.16			
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	百合科			0.05		0.04	
砂蓝刺头 <i>Echinops gmelini</i>	菊科			0.02		0.06	
细叶远志 <i>Polygala linarifolia</i>	远志科		0.01				0.07
狭叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia stenophylla</i>	豆科	0.05	0.02				
白花草木樨 <i>Melilotus albus</i>	豆科				0.10		
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	大戟科				0.10		
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	菊科	0.05	0.01				
芹叶铁线莲 <i>Clematis aethusifolia</i>	毛茛科						0.04
地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	萝藦科					0.04	
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	禾本科	0.01	0.01				
冠芒草 <i>nneapogon borealis</i>	禾本科	0.01					
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	菊科	0.02					
小画眉草 <i>Eragrostis minor</i>	禾本科	0.02					
山苦荬 <i>Ixeris denticulata</i>	菊科					0.02	
兴安虫实 <i>Corispermum chinganicum</i>	菊科	0.02					
南牡蒿 <i>Artemisia eriopoda</i>	菊科						0.02
锋芒草 <i>Tragus mongolorum</i>	禾本科	0.01	0.01				

表 3 不同立地类型人工油松林下草本种群生态位宽度

Table 3 Niche breadth of herb populations under artificial *Pinus tabulaeformis* forests of different site types

物种 Plant species	科 Familia	立地类型 Site types						生态位总宽度 Total niche breadth
		阳平坡	阳缓坡	阳斜坡	阴平坡	阴缓坡	阴斜坡	
本氏针茅 <i>Stipa capillata</i>	禾本科	0.35	0.32	0.32	0.28	0.35	0.73	
百里香 <i>Thymus mongolicus</i>	唇形科	0.37	0.34	0.31			0.59	
兴安胡枝子 <i>Lespedeza daurica</i>	豆科	0.32		0.15		0.31	0.15	
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	禾本科		0.32		0.35		0.23	
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	菊科		0.28		0.31	0.25	0.13	

续表

物种 Plant species	科 Familia	立地类型 Site types						生态位总宽度 Total niche breadth
		阳平坡	阳缓坡	阳斜坡	阴平坡	阴缓坡	阴斜坡	
尖叶丝石竹 <i>Gypsophila licentiana</i>	石竹科			0.23	0.28			0.37
斜茎黄芪 <i>Astragalus adsurgens</i>	豆科	0.28			0.19		0.19	0.39
艾蒿 <i>Artemisia argyi</i>	菊科					0.17	0.28	0.32
山岩蕨 <i>Hedysarum alpinum</i>	豆科			0.15		0.23		0.28
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	菊科						0.36	0.36
白草 <i>Pennisetum centrasaticum</i>	禾本科			0.32				0.32
草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	豆科		0.17			0.28		0.32
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	禾本科						0.31	0.31
灯芯草 <i>Juncus effusus</i>	灯心草科			0.29				0.29
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	百合科			0.15		0.13		0.20
砂蓝刺头 <i>Echinops gmelini</i>	菊科			0.28		0.17		0.33
细叶远志 <i>Polygala linarifolia</i>	远志科		0.16				0.19	0.24
狭叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia stenophylla</i>	豆科	0.15	0.28					0.32
白花草木樨 <i>Melilotus albus</i>	豆科				0.23			0.23
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	大戟科				0.23			0.23
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	菊科	0.15	0.17					0.22
芹叶铁线莲 <i>Clematis aethusifolia</i>	毛茛科						0.13	0.13
地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	萝藦科					0.13		0.13
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	禾本科	0.14	0.15					0.20
冠芒草 <i>nneapogon borealis</i>	禾本科	0.17	0.14					0.21
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	菊科	0.11						0.11
小画眉草 <i>Eragrostis minor</i>	禾本科	0.13						0.13
山苦荬 <i>Ixeris denticulata</i>	菊科					0.08		0.08
兴安虫实 <i>Corispermum chinganicum</i>	菊科	0.12						0.12
南牡蒿 <i>Artemisia eriopoda</i>	菊科						0.08	0.08
锋芒草 <i>Tragus mongolorum</i>	禾本科	0.07						0.07

不同立地类型人工油松林下草本群落生态位宽度数值虽各异,但整体呈现逐渐减小的趋势,且阳坡草本物种分布数量大于阴坡草本物种分布数量。通过对比林下草本层物种重要值分布(表2),可以看出群落重要值于生态位宽度无客观的定性关系;19.35%的草本群落物种重要值与生态位宽度保持一致性,如本氏针茅、百里香、糙隐子草、阿尔泰狗娃花等;41.93%的物种重要值高,生态位宽度却小,如大针茅的重要值在群落中居第10位,然则生态位宽度降至14位。29.03%的物种重要值小,生态位宽度却大,如斜茎黄芪的重要值在群落中居11位,其生态位宽度升至第6位。

3.3 不同立地类型人工油松林下草本种群生态位重叠度

不同立地类型人工油松林下草本种群生态位重叠指数平均值阴、阳平坡均相对较小,缓坡及斜坡均相对较高,如图2,草本群落生态位重叠指数均值在不同立地类型人工油松林下表现差异显著,且在阴坡与阳坡尺度上呈现变化趋势相对称。从表4可以看出,同一物种在不同立地类型条件下生态位重叠指数大小不同,物种对环境资源的整体需求出现了分化现象,呈现平坡物种生态位重叠指数小,缓斜坡重叠指数大。阳坡草本物种主要以禾本科为主;阴坡草本物种主要以豆科、菊科为主。

对比表3可知,不同立地类型人工油松林下草本种群生态位重叠与生态位宽度之间存在一定的相关性,但非单一线性关系。16.12%的种群生态位宽度与其生态位重叠指数保持一致,如本氏针茅、斜茎黄芪、砂蓝刺头等;45.16%的种群生态位宽度值较大,但与其他种群的生态位重叠值较低,如尖叶丝石竹与大针茅的总

生态位宽度分别居总物种的第 7、14 位,但其生态位重叠指数分别降至 13、19 位;38.71% 的种群生态位宽度值较小,其生态位重叠指数偏大,如山岩簧耆、狗尾草的总生态位宽度分别居总物种的第 16、22 位,其生态位重叠指数分别升至第 7、14 位。由此可见,在同一个资源位上,优势种往往同时具备较大的生态位宽度值和生态位重叠值。

表 4 不同立地类型人工油松林下草本种群生态位重叠指数平均值

Table 4 Average value of niche overlap index of herb population under artificial *Pinus tabulaeformis* under different site types

物种 Plant species	科 Familia	立地类型 Site types					
		阳平坡	阳缓坡	阳斜坡	阴平坡	阴缓坡	阴斜坡
本氏针茅 <i>Stipa capillata</i>	禾本科	0.51	0.57	0.45	0.74	0.60	
百里香 <i>Thymus mongolicus</i>	唇形科	0.64	0.57	0.79			
兴安胡枝子 <i>Lespedeza daurica</i>	豆科	0.67		0.45		0.74	0.59
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	禾本科		0.74		0.40		0.76
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	菊科		0.72		0.40	0.60	0.64
尖叶丝石竹 <i>Gypsophila licentiana</i>	石竹科			0.54	0.66		
斜茎黄芪 <i>Astragalus adsurgens</i>	豆科	0.61			0.40		0.64
艾蒿 <i>Artemisia argyi</i>	菊科					0.67	0.64
山岩簧耆 <i>Hedysarum alpinum</i>	豆科			0.68		0.68	
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	菊科						0.55
白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	禾本科			0.49			
草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	豆科		0.57			0.60	
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	禾本科						0.74
灯芯草 <i>Juncus effusus</i>	灯心草科			0.75			
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	百合科			0.75		0.60	
砂蓝刺头 <i>Echinops gmelini</i>	菊科			0.72		0.60	
细叶远志 <i>Polygala linariifolia</i>	远志科		0.49				0.64
狭叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia stenophylla</i>	豆科	0.61	0.62				
白花草木樨 <i>Melilotus albus</i>	豆科				0.55		
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	大戟科				0.40		
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	菊科	0.54	0.68				
芹叶铁线莲 <i>Clematis aethusifolia</i>	毛茛科						0.54
地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	萝藦科					0.68	
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	禾本科	0.52	0.68				
冠芒草 <i>nneapogon borealis</i>	禾本科	0.61	0.57				
黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	菊科	0.56					
小画眉草 <i>Eragrostis minor</i>	禾本科	0.54					
山苦荬 <i>Ixeris denticulata</i>	菊科					0.60	
兴安虫实 <i>Corispermum chinganicum</i>	菊科	0.41					
南牡蒿 <i>Artemisia eriopoda</i>	菊科						0.64
锋芒草 <i>Tragus mongolorum</i>	禾本科	0.31					

3.4 种群生态位特征的环境解释

分别对不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位宽度及生态位重叠与群落环境因子进行 DCA 分析,结果显示物种矩阵排序梯度长度均介于 3—4 之间,既可采用单峰模型(CCA)排序,也可采用线性模型(RDA)排序。通过对比两排序结果,RDA 四轴排序累计解释率均比 CCA 排序大(表 5),表明不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位宽度及重叠和环境因子的关系均用冗余分析(RDA)更加适合,分析结果以双轴排序图显示(图 3)。

由表 5 可知,通过采用 RDA 排序,不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位宽度与环境因子的累

计解释率达 94.21%,生态位重叠与环境因子累计解释率为 90.14%,说明两类排序轴均能解释大部分物种生态位宽度及重叠与环境因子之间的关系。

不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位宽度和生态位重叠与环境因子之间的关系通过物种与环境因子之间的夹角大小来体现,夹角越小表示相关性越强;当夹角为锐角时,物种与环境因子表现正相关,为钝角时,物种与环境因子表现负相关;物种箭头方向与环境因子箭头方向越靠近,表明该环境因子与物种相关性越强。由图 3(左)可知,环境因子对种群生态位宽度相关性大小依次为:土壤有机质>乔灌层郁闭度>土壤含水率>坡度>坡向>土壤 pH>土壤厚度,且土壤有机质、土壤含水率以及土壤厚度与群落生态位宽度呈正相关,乔灌郁闭度、坡度、坡向及土壤 pH 与群落生态位宽度呈负相关。由图 3(右)可知,环境因子对种群生态位重叠相关性大小依次为:乔灌层郁闭度>坡度>土壤厚

度>土壤有机质>土壤含水率>坡向>土壤 pH,且郁闭度、土壤厚度、土壤有机质、土壤含水率与群落生态位重叠呈正相关,坡度、坡向、土壤 pH 与群落生态位重叠呈负相关。总体看来,不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位特征受乔灌层郁闭度、土壤有机质、土壤含水率和坡度环境因子主导,郁闭度影响着林下光环境,限制物种分布范围,土壤有机质、土壤含水率和坡度则影响着环境资源分布的不确定性。

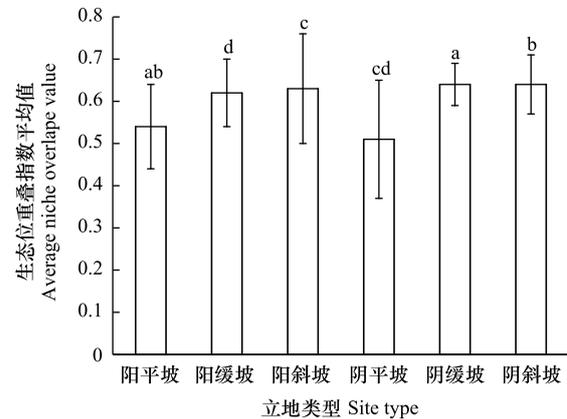


图 2 不同立地类型人工油松林下草本种群生态位重叠指数平均数值

Fig.2 Average number of niche overlap index of herb population under artificial *Pinus tabulaeformis* under different site types

不同字母表示差异显著 ($P < 0.5$)

表 5 CCA 与 RDA 排序分析

Table 5 CCA and RDA ranking analysis

类型 Types	排序方式 Mode of sequence	指标 Norm	轴 I Axis I	轴 II Axis II	轴 III Axis III	轴 IV Axis IV
生态位宽度 Niche breadth	CCA	特征值	0.64	0.46	0.46	0.34
		坐标轴累计解释率%	31.5	53.98	76.31	93.11
	RDA	特征值	0.36	0.24	0.2	0.14
		坐标轴累计解释率%	36.4	59.95	79.76	94.21
生态位重叠 Niche overlap	CCA	特征值	0.63	0.6	0.47	0.32
		坐标轴累计解释率%	27.89	54.56	75.58	89.73
	RDA	特征值	0.33	0.28	0.16	0.14
		坐标轴累计解释率%	32.54	60.71	76.26	90.14

CCA: 典范对应分析 Canonical correlation analysis; RDA: 冗余分析 Redundancy analysis

4 讨论

生态位宽度是一个体现物种相对环境资源站位利用的衡量指标,是物种与环境相互博弈而存在的,其大小取决于物种对于环境资源的可支配程度^[19-21];物种生态位宽度越宽对环境资源支配力越大,适应能力越强,对此往往能成为群落物种中的优势种^[22]。本研究发现,不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位宽度整体较小,只有本氏针茅、百里香、兴安胡枝子等少数阳性草本物种生态位相对较宽,这与处于生长初期的油松林及土壤环境有密切联系。油松生长初期,林冠幅小,林下光照强度大,同时乔木层物种单一,枯落物归还量及其分解速率慢,土壤肥力不足^[23],致使草本物种特化程度高,对环境资源利用程度低,生态宽度指数小,而对于本氏针茅、百里香、兴安胡枝子等少数阳性草本物种,耐干旱,抗逆性强,生态位宽度值相对较大。

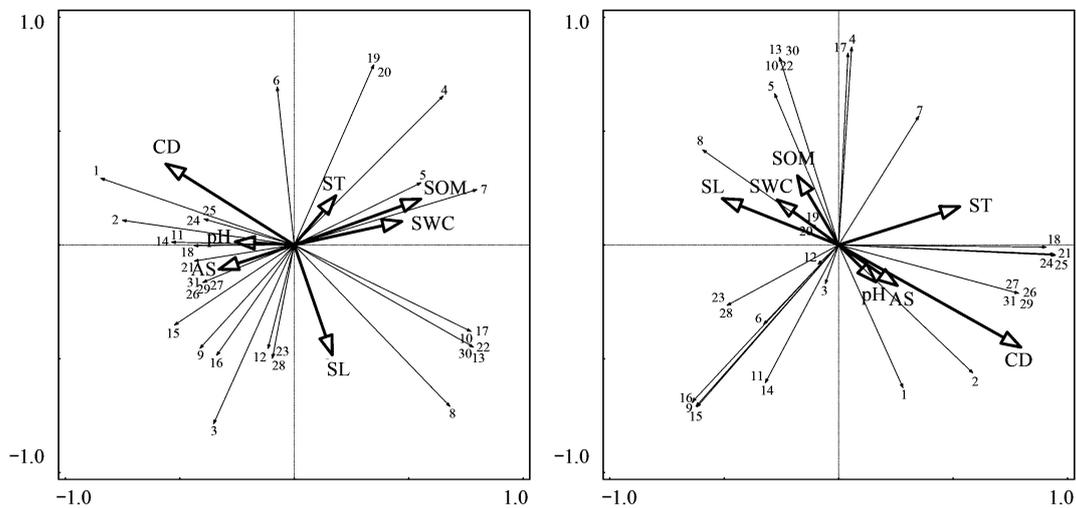


图3 不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位宽度(左)和生态位重叠(右)与环境因子 RDA 分析排序图

Fig.3 Species niche width (left) and niche overlap (right) of the herbaceous community under different site types of artificial *Pinus tabulaeformis* forests and RDA analysis ordination of environmental factors

CD:乔灌层郁闭度 Canopy density;pH:土壤 pH 值;AS:坡向 Slope aspect;SL:坡度 Slope;SWC:土壤含水量 Soil water content;SOM:土壤有机质 Soil organic matter;ST:土壤厚度 Soil thickness;1: 本氏针茅 *Stipa capillata*;2: 百里香 *Thymus mongolicus*;3: 兴安胡枝子 *Lespedeza daurica*;4: 糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*;5: 阿尔泰狗娃花 *Heteropappus altaicus*;6: 尖叶丝石竹 *Gypsophila licentiana*;7: 斜茎黄芪 *Astragalus adsurgens*;8: 艾蒿 *Artemisia argyi*;9: 山岩黄耆 *Hedysarum alpinum*;10: 铁杆蒿 *Artemisia gmelinii*;11: 白草 *Pennisetum centrasiaticum*;12: 草木樨状黄芪 *Astragalus melilotoides*;13: 大针茅 *Stipa grandis*;14: 灯芯草 *Juncus effusus*;15: 细叶韭 *Allium tenuissimum*;16: 砂蓝刺头 *Echinops gmelini*;17: 细叶远志 *Polygala linarifolia*;18: 狭叶米口袋 *Gueldenstaedtia stenophylla*;19: 白花草木樨 *Melilotus albus*;20: 狼毒 *Stellera chamaejasme*;21: 猪毛菜 *Salsola collina*;22: 芹叶铁线莲 *Clematis aethusifolia*;23: 地梢瓜 *Cynanchum thesioides*;24: 狗尾草 *Setaria viridis*;25: 冠芒草 *nneapogon boreali*;26: 黄蒿 *Artemisia scoparia*;27: 小画眉草 *Eragrostis minor*;28: 山苦荬 *Ixeris denticulata*;29: 兴安虫实 *Corispermum chinganicum*;30: 南牡蒿 *Artemisia eriopoda*;31: 锋芒草 *Tragus mongolorum*

同时,本氏针茅、百里香、兴安胡枝子等生态位宽度较大的物种也具有较高的物种重要性,因而这些植物种群在群落中处于明显的优势地位,对林下水土保持及群落构建起着重要的作用。值得探讨的是,在以往对砒砂岩区植物多样性等研究中发现,乔灌林下草本植物多样性均小于天然草地^[24],而对于砒砂岩区有既定营林目标的人工林而言,势必会对林下植物进行筛选,留下优势种,因此,人工林本身对区域草本群落演替的影响究竟如何值得探讨。

生态位重叠被看作是量化不同群落物种对环境资源支配力共性的参数,用以衡量物种间生态相似性,诠释彼此物种的竞争力^[25];生态位重叠程度越高,种间竞争越激烈,反之,生态位重叠指数越小,种间竞争也就越缓和,其群落也更接近稳定状态^[26];有学者认为生态位重叠可能是物种多样性及群落结构稳定的决定因素之一^[27]。本研究显示,不同立地类型人工油松林下草本群落物种生态位重叠相对较小,且阳坡生态位重叠大于阴坡,平坡小于斜缓坡,可以看出阳坡草本物种相似性比阴坡大,平坡草本物种相似性比斜缓坡小。表明在长期的群落物种与环境资源的博弈下,多数草本植物都已各自找准相对独立的资源站位,种间关系处于协调至稳定状态,整个群落处于相对稳定的阶段。但不同的立地条件下存在差异,林下草本群落在阴平坡地理位置分化较明显,种间竞争小,群落生态相对稳定;而在阳斜坡位置分化较细微,种间竞争激烈,群落生态相对波动。这可能与土壤水肥条件有关,阳平坡土壤含水率及土壤有机质含量均比阴平坡小,阳坡物种更多以土壤含水及土壤有机质为彼此竞争资源,使其群落分化相对较小,种间竞争相对较大。

种群生态位特征的不同是各环境因子多方协同影响下的表征,研究范围差别,其影响因素也有所不同^[28]。许多研究表明,林下群落物种的生态位特征与林冠幅度、地形、土壤养分等环境因素均有密切关

系^[29];郑晓阳等^[30]认为乔冠层郁闭度是影响林下植物生态位特征的决定性因素之一;吴会峰等^[11]认为土壤养分是影响种群适应性及种间关系的主要因素。砒砂岩区水土流失严重,土壤养分贫瘠,现阶段土壤有机质、土壤含水率均处于较低水平,小流域气候条件基本一致^[31],林下群落物种生态位宽度普遍较窄,生态位重叠基本不高。本研究表明,环境因素对林下群落物种的适应性及彼此竞争的影响是不同的^[32],通过 RDA 排序方式可以看出人工油松林郁闭度是形成林下草本群落生态位特征结果的最重要因素,郁闭度小,林下植被光照充足,阳性植物种居多;在砒砂岩区整体水肥条件不佳的条件下,植物对水源养分的需求更加强烈^[12],因而使得土壤含水率及土壤有机质在种群生态位宽度及重叠均处于靠前位置;本文研究发现,坡度对生态位特征的影响大于坡向,尤其对于生态位重叠,主要原因可能是在整体光照及水肥条件基本一致的条件下,坡度不仅影响着光照角度,也影响着土壤水源养分的分布,相对于坡向对于种群生态位特征的影响更显著;值得强调的是,土壤厚度是作为环境因子较为独特的指标,砒砂岩区水土流失严重,部分区域土壤厚度不足 5cm,并伴随砒砂岩碎屑及其裸露的风化物,如遇雨水浸湿,砒砂岩碎屑胶结状态不稳定,分散成细小的沙砾,很容易使其覆之于上的土壤发生水土流失,不难看出土壤厚度本身对于该区土壤持水及保肥有着较大影响,并间接影响着林下植物群落生态位的变化^[33]。

5 结论

(1) 砒砂岩区不同立地类型人工油松林下共发现草本物种 31 种,主要以阳性、旱生物种为主,且大部分为禾本科、菊科、豆科。

(2) 油松林下草本层物种生态位特征随立地条件的变化表现出不同的结果,物种生态位宽度指数表现为阳坡比阴坡大,平坡比斜坡大,阳面平坡油松林下草本物种对环境资源利用最佳;物种生态位重叠指数表现为阳坡大于阴坡,平坡小于斜坡,阴面平坡油松林下草本物种彼此竞争最小,稳定性最佳。

(3) 环境因子从不同角度影响着油松林下物种生态位特征,土壤有机质和含水量是影响林下草本物种生态位宽度的关键因素,坡度和土壤厚度是影响林下草本物种生态位重叠的关键因素,而乔灌层郁闭度则对林下草本物种生态位宽度及生态位重叠均有明显影响。

参考文献 (References):

- [1] 李国雷,刘勇,于海群,吕瑞恒,李瑞生. 油松 (*Pinus tabulaeformis*) 人工林林下植被发育对油松生长节律的响应. 生态学报, 2009, 29 (3): 1264-1275.
- [2] 彭文俊,王晓鸣. 生态位概念和内涵的发展及其在生态学中的定位. 应用生态学报, 2016, 27(1): 327-334.
- [3] 陈俊华,刘兴良,何飞,刘世荣. 卧龙巴朗山川滇高山栎灌丛主要木本植物种群生态位特征. 林业科学, 2010, 46(3): 23-28.
- [4] Bampfyde C J, Brown N D, Gavaghan D J, Maini P K. Modelling rain forest diversity: the role of competition. Ecological Modelling, 2005, 188 (2/4): 253-278.
- [5] Niggemann M, Jetzkowitz J, Brunzel S, Wichmann M C, Bialozyt R. Distribution patterns of plants explained by human movement behaviour. Ecological Modelling, 2009, 220(9/10): 1339-1346.
- [6] Sang W G. Plant diversity patterns and their relationships with soil and climatic factors along an altitudinal gradient in the middle Tianshan Mountain area, Xinjiang, China. Ecological Research, 2009, 24(2): 303-314.
- [7] Ramírez-Albores J E, Bustamante R O, Badano E I. Improved predictions of the geographic distribution of invasive plants using climatic niche models. PLoS One, 2016, 11(5): e0156029.
- [8] Ikeda D H, Max T L, Allan G J, Lau M K, Shuster S M, Whitham T G. Genetically informed ecological niche models improve climate change predictions. Global Change Biology, 2017, 23(1): 164-176.
- [9] 班卫强,严成,尹林克,杨美琳,王忠臣. 古尔班通古特沙漠南缘不同立地条件植物多样性和优势种群生态位特征研究. 中国沙漠, 2012, 32(6): 1632-1638.
- [10] 赵家豪,叶钰倩,陈斌,袁在翔,刘江南,杨涛,袁荣斌,关庆伟. 江西武夷山南方铁杉针阔混交林主要植物生态位特征. 林业科学, 2021, 57(1): 191-199.
- [11] 吴会峰,宋丽娟,杜峰,郝文芳. 黄土丘陵区草地主要种群生态位及其环境解释. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3494-3504.

- [12] 杨振奇, 秦富仓, 张晓娜, 李晓琴, 牛晓乐, 刘力川. 砒砂岩区不同立地类型人工沙棘林下草本物种多样性环境解释. 生态学报, 2018, 38(14): 5132-5140.
- [13] 仇苏倩. 砒砂岩区不同林龄油松林林下生物多样性及土壤生态特征[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019.
- [14] 吴晓光, 刘龙, 张宏飞, 孙林, 闫旭东, 董晓宇, 姚云峰. 砒砂岩区主要造林树种枯落物持水性能及土壤物理性质. 水土保持学报, 2020, 34(4): 137-144.
- [15] 王育松, 上官铁梁. 关于重要值计算方法的若干问题. 山西大学学报: 自然科学版, 2010, 33(2): 312-316.
- [16] Levins R. *Evolution in Changing Environments; Some Theoretical Explorations*. Princeton: Princeton University Press, 1968.
- [17] Pianka E R. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4(1): 53-74.
- [18] 尤业明, 徐佳玉, 蔡道雄, 刘世荣, 朱宏光, 温远光. 广西凭祥不同年龄红椎林林下植物物种多样性及其环境解释. 生态学报, 2016, 36(1): 164-172.
- [19] 王仁忠. 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, 1997, 21(4): 304-311.
- [20] 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. 应用生态学报, 2004, 15(4): 549-555.
- [21] 陈玉凯, 杨琦, 莫燕妮, 杨小波, 李东海, 洪小江. 海南岛霸王岭国家重点保护植物的生态位研究. 植物生态学报, 2014, 38(6): 576-584.
- [22] 李一凡, 刘梦芸, 甘先华, 黄芳芳, 张卫强. 深圳市坝光湿地园根叶树群落优势种生态位特征. 生态环境学报, 2020, 29(11): 2171-2178.
- [23] 徐扬, 刘勇, 李国雷, 郭蓓, 李瑞生. 间伐强度对油松中龄人工林林下植被多样性的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2008, 32(3): 135-138.
- [24] 滕玉凤, 马力, 占玉芳, 甄伟玲, 钱万建, 鲁延芳, 田晓萍. 金塔沙漠人工林植被物种多样性研究. 西北林学院学报, 2021, 36(2): 68-74.
- [25] 张伟, 何俊皓, 郝文芳. 黄土丘陵区不同管理方式下草地优势种群的生态位. 草业科学, 2016, 33(7): 1391-1402.
- [26] 刘巍, 曹伟. 长白山云冷杉群落主要种群生态位特征. 生态学杂志, 2011, 30(8): 1766-1774.
- [27] Tilman D. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982: 88-91.
- [28] 孙杰杰, 江波, 朱锦茹, 吴丹婷, 叶诺楠, 邱浩杰, 袁位高, 吴初平, 黄玉洁, 焦洁洁, 沈爱华. 应用生态位模型预测橡木在浙江省的潜在适生区与主导环境因子. 东北林业大学学报, 2020, 48(2): 1-6.
- [29] 徐春燕, 俞秋佳, 徐凤洁, 胡雪芹, 由文辉. 淀山湖浮游植物优势种生态位. 应用生态学报, 2012, 23(9): 2550-2558.
- [30] 郑晓阳, 赵冲, 刘青青, 冯玉超, 朱晨曦, 王正宁, 刘博. 成熟杉木人工林林下草本层生态位特征. 生态学杂志, 2018, 37(2): 332-338.
- [31] 姚俊娜, 秦奋. 基于 GIS 和 RS 的砒砂岩区生态环境质量综合评价. 水土保持研究, 2014, 21(6): 193-197.
- [32] 储诚进, 王西石, 刘宇, 蒋林, 何芳良. 物种共存理论研究进展. 生物多样性, 2017, 25(4): 345-354.
- [33] 杨振奇, 秦富仓, 李晓琴, 刘力川, 牛晓乐. 砒砂岩区主要造林树种枯落物及林下土壤持水特性. 水土保持学报, 2017, 31(3): 118-122.