

鼎湖山厚壳桂群落优势种生态位宽度与重迭之研究*

余世孝

(中山大学生物系)

摘 要

本文把植物群落中的取样地作为资源状态,以种的个体数目和胸面积和为指标,根据 **Shannonwiener** 指数和相似性百分率指数,以及 **Colwell** 和 **Futugma** 提出的资源状态加权因子,测定了鼎湖山厚壳桂群落中8个位于不同层次的乔灌木优势种的生态位宽度及部分种对的生态位重迭。结果表明:

1. 群落中主要优势种——黄果厚壳桂、锥栗、厚壳桂,比其它种有较宽的生态位。
2. 如果两个种都具较宽的生态位,它们间的生态位重迭程度也较高。
3. 以种的胸面积和为指标计算生态位,优于以种的个体数目为指标。
4. 资源状态加权因子的应用能克服 **Shannonwiener** 指数和相似性百分率指数的某些不足,但在种类繁多的森林群落中,其应用是值得考虑的。

生态位研究是近代理论生态学的一个主要内容。种的生态位宽度和种间生态位重迭被认为有可能是物种多样性和群落结构的两个决定因素。生态位宽度和重迭的定量测定,可反映出群落中各个物种对空间、食物或其它资源的利用程度与关系。

生态位宽度和重迭的测定,理论上已提出过不少公式,这些测定公式能否适于分析野外数据曾受到怀疑^[8]。本文以种的个体数目和胸面积和为指标,根据 **Levins** 以及 **Colwell** 和 **Futugma** 提出的测定公式^[4],测定了鼎湖山锥栗+荷木+厚壳桂+黄果厚壳桂群落中各层乔木的优势种群——厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis*)、黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)、锥栗 (*Castanopsis chinensis*)、荷木 (*Schima superba*)、云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*)、红车 (*Syzygium rehderianum*)、肖蒲桃 (*Acmena acuminatissima*) 和灌木层优势种群——柏拉木 (*Blastus cochinchinensis*) 的生态位宽度以及部分种对的生态位重迭,以探讨植物群落中种的生态位宽度和重迭的测定方法,并了解群落中物种间的生态位关系。

一、生态位宽度和重迭的测定公式

*本文承王伯荪老师指导,陆阳、刘雄恩、钟晓东、赵平等同志参加取样工作,谨致谢意。

生态位宽度和重迭测定常与资源利用密切相关。“生态位已越来越与资源利用谱等同”〔7〕。把研究整体中不同类型（或等级）的资源相应地称为资源状态。但“资源状态”一词常被泛义地使用〔6〕，它常根据研究的需要划分，而实质上资源状态的划分也就决定着生态位的测定。

种的生态位宽度与种的生态学特化或泛化相关，通常认为泛化者比特化者应有较宽的生态位，但对这种观点尚有争论〔8〕。所谓特化者即利用很少类型资源的物种，而泛化者则相反。因此，如从食物来讲，杂食性生物比单食性生物应具较宽生态位。

Levins 于1968年提出用Shannon-Wiener 指数来测定种的生态位宽度〔4,8〕：

$$B_i = - \sum_j^r P_{ij} \log P_{ij} \quad (1)$$

B_i 是种*i*在*r*个资源状态下的生态位宽度， P_{ij} 是种*i*对第*j*个资源的利用占它对全部资源利用的频度，即 $P_{ij} = n_{ij}/N_i$ ，而 $N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$ 。

生态位重迭的定义，依研究者对资源的划分以及对资源可利用性的考虑不同而有所不同〔3,4,6,8〕。但其基本涵义是指两个或更多个物种对同一个（或同一类）资源的利用。因此测定两个种，*i*和*h*，对资源利用的生态位重迭，最简单地就是相似性百分率测定：

$$C_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum_j^r |P_{ij} - P_{hj}| = \min(P_{ij}, P_{hj}) \quad (2)$$

P_{ij} 同方程（1），而 $P_{hj} = n_{hj}/N_h$ 。

Colwell 和Futugma 提出了依据种在各个资源状态的个体数目分布（表1）来测定生态位宽度和重迭〔4〕。

表1 种在不同资源状态的个体分布数目

Table 1 The individuals of species in different resource states

种类 species	资源状态 (Resource-State)				Σ	
	1	...	j	...		r
1	N_{11}	...	N_{1j}	...	N_{1r}	Y_1
⋮	⋮		⋮		⋮	⋮
⋮	⋮		⋮		⋮	⋮
i	N_{i1}	...	N_{ij}	...	N_{ir}	Y_i
⋮	⋮		⋮		⋮	⋮
⋮	⋮		⋮		⋮	⋮
S	N_{s1}		N_{sj}	...	N_{sr}	Y_s
Σ	X_1	...	X_j	...	X_r	Z

矩阵 = A (N_{ij})_{sxr} 可称为资源矩阵。这时若按方程(1)和(2)计算, 有 P_{ij} = N_{ij}/Y_i, P_{hj} = N_{hj}/Y_j。

Colwell 和 Futugma 认为, Levins 提出的测定没有考虑到各个资源的差异, 因而提出在计算种 i 的宽度或种 i 与种 h 间的重迭时, 利用资源矩阵中其它物种的数据来计算资源状态加权因子。如果不改变表 1 中的符号, 那么计算种 i 的宽度时, 第 j 个资源状态的绝对加权因子为:

$$\delta_j(i) = \frac{(X_j - N_{ij}) [\ln(X_j - N_{ij}) - \ln(Z - Y_i)] - (\sum_i N_{ij} \ln P_{ij} - N_{ij} \ln P_{ij})}{\sum_j (X_j - N_{ij}) \ln(X_j - N_{ij}) - (Z - Y_i) \ln(Z - Y_i)} \quad (3)$$

而把

$$\alpha_j(i) = \frac{\delta_j(i)}{\sum_j \delta_j(i)} \quad (4)$$

定义为相对加权因子。

相似地, 在计算种 i 与种 h 间的重迭时第 j 个资源状态的绝对与相对加权因子分别为:

$$\delta_j(i, h) = \frac{(X_j - N_{ij} - N_{hj}) [\ln(X_j - N_{ij} - N_{hj}) - \ln(Z - Y_i - Y_h)] - (\sum_i N_{ij} \ln P_{ij} - N_{ij} \ln P_{ij} - N_{hj} \ln P_{hj})}{\sum_j [(X_j - N_{ij} - N_{hj}) \ln(X_j - N_{ij} - N_{hj}) - (Z - Y_i - Y_h) \ln(Z - Y_i - Y_h)]} \quad (5)$$

$$d_j(i, h) = \frac{\delta_j(i, h)}{\sum_j \delta_j(i, h)} \quad (6)$$

通过利用加权因子使资源矩阵扩展, 然后再利用方程(1)和(2)计算生态位。如果直接计算, 应用 d_j, 有:

$$Y_i^* = \sum_j d_j k N_{ij} \quad (7)$$

而

$$P_{ij}^* = N_{ij} / Y_i^* \quad (8)$$

k 为大于 r 的常数, 因此生态位宽度为:

$$\beta_j = -K / \ln k \sum_j d_j (P_{ij}^* \ln P_{ij}^*)$$

β_j 具值域 [0, 1]。而生态位重迭为:

$$r_{ih} = 1 - 1/2 \sum_j d_{jk} |P_{ij}^* - P_{hj}^*| \quad (10)$$

r_{ih} 具值域 $[0, 1]$ 。当应用 δ_j 来计算生态位宽度时, 以 δ_j 代替上述各式中的 d_j ; 当应用 δ_j 来计算生态位重叠时, P_{ij}^* 仍按方程 (7)、(8) 计算, 即利用 d_j , 但方程 (10) 改为:

$$r'_{ih} = \sum_j \delta_j - 1/2 \sum_j \delta_{jk} |P_{ij}^* - P_{hj}^*| \quad (11)$$

r'_{ih} 具值域 $[0, \sum_j \delta_j]$ 。根据 d_j (或 δ_j) 计算的生态位宽度(或重叠)称为相对(或绝对)生态位宽度(或重叠)。

方程 (1) 具值域 $[0, \log r]$, 可标准化为具值域 $[0, 1]$ 的表达式:

$$B' = -1/\log r \sum_j P_{ij} \log P_{ij} \quad (r \neq 1 \text{ 时}) \quad (12)$$

植物群落中种对资源利用的生态位宽度与重叠的测定, 可从两方面考虑, 一是同类型资源(如光)的利用, 第二是对多种类型资源(如光、水、营养元素、 CO_2 等)的利用。根据植物种的特性, 把群落调查中的每个取样地视作“资源状态”, 以各个种在不同取样地中的个体数目、胸面积和为指标, 计算各个种的生态位宽度和种间的重叠。在这种情况下, 可以认为各个种的指标综合地反映了植物种对多种资源的利用, 同时也反映了植物种的空间关系等。

二、结果和讨论

在鼎湖山庆云寺附近、二宝峰、三宝峰等处的厚壳桂群落中, 于不同海拔、坡向和坡度处, 设置了 5 个取样地, 每个取样地为 3 个 100 平方米样方, 调查了样地内各种植物的数量特征, 统计了厚壳桂等 8 个种的高 1.5 米以上的个体数目以及胸面积总和, 然后依据上述各公式 (取 $k = 100$), 计算出 8 个种的生态位宽度以及 14 对种的生态位重叠, 结果列于表 2、表 3。

表 2 不同种的生态位宽度
Table 2 The niche breadth of species

种号 Species No.	种名 Scientific Name	依据种的个体数目 Based on individuals num.			依据种的胸面积和 Based on tree basal area		
		未加权的 Unweighted	加权的 weighted		未加权的 Unweighted	加权的 weighted	
			相对(dj)	绝对(Sj)		相对(dj)	绝对(Sj)
1	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	0.960	0.978	0.584	0.905	0.970	0.457
2	黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	0.762	0.940	0.543	0.962	0.986	0.448
3	云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	0.875	0.931	0.491	0.645	0.903	0.375
4	锥栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	0.881	0.960	0.556	0.935	0.981	0.585
5	红车 <i>Syzygium rehderianum</i>	0.922	0.984	0.583	0.691	0.875	0.338
6	肖蒲桃 <i>Acmena acuminatissima</i>	0.521	0.734	0.286	0.440	0.820	0.266
7	荷木 <i>Schima superba</i>	0.791	0.943	0.558	0.469	0.817	0.247
8	柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	0.880	0.923	0.502	0.838	0.956	0.441

表3 不同种对的生态位重迭¹⁾

Table 3 The niche overlap of 14 species pairs

种对 Species Pair	依据种的个体数目 Based on individuals num.			依据种的胸面积和 Based on tree basal area.		
	未加权的 Unweighted	加权的 weighted		未加权的 Unweighted	加权的 weighted	
		相对(dj)	绝对(sj)		相对(dj)	绝对(sj)
1+2	0.546	0.488	0.056	0.701	0.736	0.071
1+3	0.725	0.800	0.105	0.551	0.571	0.051
1+4	0.674	0.791	0.125	0.767	0.736	0.132
1+5	0.686	0.794	0.135	0.551	0.535	0.046
1+6	0.460	0.389	0.051	0.454	0.420	0.034
1+7	0.749	0.716	0.112	0.422	0.410	0.030
1+8	0.865	0.671	0.100	0.742	0.847	0.080
2+3	0.440	0.424	0.035	0.526	0.630	0.034
2+4	0.471	0.456	0.044	0.738	0.737	0.168
2+8	0.454	0.422	0.040	0.838	0.851	0.083
3+4	0.568	0.608	0.079	0.717	0.695	0.093
3+5	0.562	0.583	0.081	0.226	0.322	0.025
4+7	0.786	0.848	0.125	0.372	0.590	0.065
5+8	0.549	0.562	0.087	0.293	0.335	0.029

¹⁾种号同表2, 种对“1+2”表示厚壳桂与黄果厚壳桂的生态位重迭, 余类推。

从表中可看出,同一种(或种对)的同一指标应用不同的测定公式,或不同指标依据同一公式所测定的生态位宽度(或重迭)不同。由于利用 d_j 计算的绝对生态位宽度(或重迭)常用于比较不同资源矩阵的种,故将着重考虑利用 d_j 计算的值来比较这一资源矩阵的不同种。

不同种的生态位宽度间的比较,依据个体分布数目的测定,未加权的与加权的结果有些差异。前者以厚壳桂最宽,依次为红车、锥栗、柏拉木、云南银柴、荷木、黄果厚壳桂,而肖蒲桃具最窄生态位;后者则以红车最宽,其次是厚壳桂,然后依次为锥栗、荷木、黄果厚壳桂、云南银柴、柏拉木、肖蒲桃。由于 d_j 的应用,能克服 Levins 提出的公式的某些缺点⁴⁾,因而可认为,相对生态位宽度较好地反映了群落中的生态位关

系。这种结果实质上反映了各个种的个体在各个取样地的分布均匀度。

以种的个体数目来测定生态位，存在着某些不足之处，因为植物个体大小差异过大，大面积的取样又难以统计幼小植物体，而在测定过程中是不管个体的大小的。在群落学中，植物的胸面积常用于计算种的相对优势度，同时在一定面积取样地中，不同种的个体数目差数相对较小，而胸面积相差较大，幼小个体的忽视对统计结果影响不大，故可认为利用种的胸面积和来测定生态位，能更好地反映植物种对资源的利用以及彼此间的空间关系等。从测定结果看，不同种的生态位宽度，根据两种计算方法结果有些差异，但它们的大小顺序却是基本一致的。具较宽生态位的四个种依次都是黄果厚壳桂、锥栗、厚壳桂、柏拉木。后面四个种在两种测定中的顺序虽略有差异，但红车与云南银柴，以及荷木与肖蒲桃的测定值差不多，因而结果较一致。这一结果表明，以种的胸面积和为指标测定生态位较为适宜。同时各个种的生态位宽度与其在群落中的优势程度也基本相符，黄果厚壳桂占总调查个体数目的46.7%，占有种胸面积总和的21.6%，厚壳桂分别占15.2%和7.7%，而锥栗个体数目虽少，仅占4.5%，但基本上都为V级立木，占胸面积总和高达57.8%。这三个种共占8个种个体数目的66.4%，胸面积总和的87.1%。

应用 Levins 的公式，实质是测定种的某一指标（个体数目、胸面积和等）在各个资源状态分布的均匀度。如荷木虽为主要的V级立木之一，但它在个别样地也已绝迹，故其生态位宽度较低。这一结果，与根据优势种来命名这一群落时将荷木除名的观点^[1]一致。因此生态位宽度的测定有助于了解群落中各个种的地位。处于灌木层的主要优势种之一——柏拉木也具较宽生态位，一是其个体较小，在各取样地的胸面积和差异不大，另一方面它可能与乔木层的一些种类不同，受乔木层主要优势种的影响稍弱，这从另一侧面说明生态位的测定可反映群落结构的空间配置。

不同种对都存在着或高或低的重迭，若依重迭程度从高到低排列，根据种的个体数目，两种结果也不一致，特别在重迭程度较高的前6种对。如厚壳桂与柏拉木间的重迭（1+8），具最高的未加权生态位重迭，但在加权后已排到第6位。根据相对加权生态位重迭，锥栗与荷木（4+7）最高，然后依次是厚壳桂与云南银柴（1+3）、厚壳桂与红车（1+5）、厚壳桂与锥栗（1+4）、厚壳桂与荷木（1+7）、厚壳桂与柏拉木（1+4），其它种对的重迭值相对较低。这种结果取决于种对双方的个体数目在各个取样地的分布相似程度如何。如黄果厚壳桂在有的取样地占总的个体数目比例极高，约可达80%，与别的种个体数目相差很大，因此黄果厚壳桂与其它种间的重迭程度相对较低。但实质上其个体虽多，却多为较小个体。

依种的胸面积和，两种计算结果较一致。按重迭程度从高到低排列，未加权的前6种对依次为黄果厚壳桂与柏拉木（2+8）、厚壳桂与锥栗（1+4）、厚壳桂与柏拉木（1+8）、黄果厚壳桂与锥栗（2+4）、云南银柴与锥栗（3+4）、厚壳桂与黄果厚壳桂（1+2）。相对加权生态位重迭最高的仍为黄果厚壳桂与柏拉木，然后依次为厚壳桂与柏拉木、黄果厚壳桂与锥栗、厚壳桂与锥栗、厚壳桂与黄果厚壳桂、云南银柴与锥栗。后8种对的重迭值顺序也较一致。这种结果同样反映以胸面积和为指标计算生态位较好。

从结果看, 仅当两个种都具较宽的生态位时, 它们间的重迭值也较高, 这一点在相对生态位重迭结果中表现得更为明显, 仅是厚壳桂、黄果厚壳桂、锥栗、柏拉木这几个种间的重迭值大于0.7。如果把这8个种组成的所有种对(即有组合 $C_8^2 = 28$)的重迭值都计算出来, 这一观点也是成立的。可以这样理解, 在一定面积样地内, 如果两个种都具较宽的生态位, 那么它们间的重迭是要高于一个较窄生态位的种与另一个或宽或窄生态位的种之间的重迭的。当然如前所说, 按照相似性百分率指数测定的重迭值大小, 取决于两个种在各个取样地的分布相似性, 但在有大量统计数据情况下, 仅在主要优势种之间具较高程度的重迭这一观点似是成立的。从群落结构来看, 由于重迭并不意味着竞争, 但竞争的结果却影响着两个种间的生态位重迭, 因而由于主要优势种与其它种类的竞争, 使得这些不占主要优势地位的种类的分布在多度与均匀度方面均不如主要优势种, 因而它们之间或与主要优势种之间的重迭程度相对较低。而在相对稳定的群落中, 主要优势种的地位势均力敌, 如在南亚热带常绿阔叶林中, 通常并不是一个种, 而是由几个种共同在群落中占主要优势, 它们在群落中的各部分可单独或共同构成优势, 所以根据种的分布来计算它们间的重迭程度是较高的。

利用Shannon-Wiener指数来测定生态位宽度, 或用相似性百分率指数来测定重迭, 与经过利用资源状态加权因子后(即对处理数据进行标准化后), 再来测定的结果则有基本一致的顺序。它们间的差异主要在同一种(或种对)经过两种计算后的相对大小。但测定生态位宽度或重迭, 主要是比较不同种或种对间的生态位宽度或重迭的相对大小, 因而在种类繁多的群落中, 如在南亚热带常绿阔叶林中, 直接利用Shannon-Wiener指数和相似性百分率指数测定生态位能得以迅速比较。而加权生态位宽度和重迭的测定, 可能会更准确地反映种间的生态位关系, 如在依据种的个体数目计算时, 黄果厚壳桂的相对生态位比未加权的要宽得多。但其计算则复杂得多。如计算s个种在r个资源状态下的生态位宽度, 得先算出 $s \times r$ 个 δ_i 与 d_i , 其工作量倍于直接用方程(1)。况且其计算常要求调查大量种类^[5], 因种类过少会失去加权的意义。但在种类繁多的群落中, 假如把样地内所有种的数据都用于测定, 实际上是办不到的。此外, 计算公式中k值的选择虽不影响重迭值的测定, 但影响宽度的测定, 故其大小的选择, 将影响不同种生态位宽度的比较。在本研究中, k的合适值为100。

生态位宽度与重迭的测定是一个非常复杂的问题。依据Shannon-Wiener指数、相似性百分率指数测定生态位宽度与重迭, 尚有不足之处^[4, 6, 8, 9]。近十多年来, 究者一直在探索如何更准确地测定种的生态位宽度和重迭, 以及它们与种间竞争等的关系, 这些将有助于了解生态系统中物种间的关系。

三、小 结

植物群落中种的生态位测定有助于了解各个种在群落中的优势地位以及彼此间的关系。由于植物可利用的资源, 实质上也是环境中的生态因子, 因此生态位测定在一定程度上反映了种对生态环境的适应程度。

无论从植物种的特性，还是从测定结果来看，若根据种在资源状态中的分布来计算生态位，则以种的胸面积和为指标计算结果较佳。据此，在鼎湖山厚壳桂群落中，主要优势种——黄果厚壳桂、锥栗、厚壳桂具有较宽的生态位，然后依次是柏拉木、云南银柴、红车以及肖蒲桃与荷木。同时，如果两个种彼此都具较宽生态位，那么它们间的重迭程度较高。

在诸如南亚热带常绿阔叶林这样种类繁多的群落中，如果有大量调查资料，利用 Shannon-Wiener 指数以及相似性百分率指数，能迅速地比较不同种或种对的生态位宽度或重迭。而资源状态加权因子的应用，由于计算的繁杂，值得考虑。

参 考 文 献

- [1] 王伯荪、马曼杰, 1982: 鼎湖山自然保护区森林群落的演变。热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 142—156页。
- [2] 王铸豪等, 1982: 鼎湖山自然保护区的植被。热带亚热带森林生态系统研究, 第1集, 89—104页。
- [3] Abrams, P., 1980: Some Comments on Measuring Niche Overlap. *Ecology*, 61(1): 44—49.
- [4] Colwell, R. K. and Futugma, D.J., 1972: On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 52(4): 567—576.
- [5] Feinsinger, P., and Spears, E. E., 1981: A Simple Measure of Niche Breadth. *Ecology*, 62(1): 27—32.
- [6] Hurlbert, S. H., 1978: The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. *Ecology*, 59(1): 67—77.
- [7] May, R.H., (孙儒泳等译), 1982: 理论生态学。科学出版社, 118页。
- [8] Petraits, P.S., 1979: Likelihood Measures of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 60(4): 703—710.
- [9] Smith, E.P. and Zaret, T.M., 1982: Bias in Estimating Niche Overlap. *Ecology*, 63(5): 1248—1253.

STUDIES ON THE NICHE BREADTH AND OVERLAP OF
DOMINANT SPECIES IN CRYPTOCARYA COMMUNITY OF
DING HU SHAN

Yu Shi-xiao

(Department of Biology, Zhongshan University)

Abstract

The niche breadth of 8 species in the *Castanopsis chinensis* + *Cryptocarya concinna* + *Schima superba* + *Cryptocarya chinensis* community of Ding Hu Shan were measured with Shannon-Wiener Index and the niche overlap of 14 pairs species were measured with percentage of similarity. In both case the resource state weighting factors proposed by Colwell and Futugma were also used. A set of sampled quadrats was regarded as a resource state. The data was the individuals number and the total tree basal area of each species. The result are given as follows:

1. The main dominant species in tree layer——*Cryptocarya concinna*, *Castanopsis chinensis*, *Cryptocarya chinensis*, have the broadest niche. The next are *Blastus cochinchinensis*, *Aporosa yunnanensis*, *Syzygium rehderianum*, *Schima superba* and *Acmena acuminatissima* are the last.

2. The niche overlap between the species with broader niche is higher than that between other species.

3. The measure result with the data of total tree basal area is better than with the individuals number.

4. The method by using resource state weighting factors may give more accurate values of niche breadth and overlap. The adequate value of k in this research is 100. In a community with many species, however, the use of this method is needed to consult,