

# 鼎湖山森林群落优势种群生态位重叠研究\*

彭少麟

王伯荪

(中国科学院华南植物研究所) (中山大学)

## 摘 要

本文应用 Liven (1968) 和 Colwell 等 (1972) 提出的两种方法, 对鼎湖山 9 个植物优势种群在厚壳桂群落、槲蕨-厚壳桂群落、针阔叶混交林群落和马尾松群落以及在森林植被整体中的生态位重叠分别进行测定, 用表列示出测定结果。对其结果的进一步分析表明, 植物种间若有相近的生态学特性, 会有高的生态位重叠; 种间若有大的利用性竞争也会有高的生态位重叠。但这两方面的结论均不能反推。文章对种间生态位重叠与种间联结的关系, 以及生态位测定的方法等问题也作了进一步的讨论。对多种种群间的生态位重叠, 本文建议用下式来加以测定:

$$C_{1-n} = \sum_{j=1}^{j-1} \min(P_{11j}, P_{12j}, \dots, P_{1nj})$$

实测结果表明效果良好。

关键词: 种群; 生态位; 生态位重叠

鼎湖山森林群落优势种群的生态位宽度的测定, 揭示了这些优势种群在群落中的功能地位以及生态幅度等<sup>[4]</sup>。然而, 当进一步考虑种群对资源的分享数量时, 自然涉及生态位理论的另一个中心问题, 即生态位的重叠。本文对鼎湖山 4 个森林群落中的 9 个优势种群的生态位重叠进行测定, 并进一步探讨植物种群生态位重叠的特点, 以及种群间生态位重叠的生态学结果。

## 一、取 样

本文研究鼎湖山 4 个有代表性的森林群落即: 南亚热带常绿阔叶林厚壳桂群落和槲蕨-厚壳桂群落, 针阔叶混交林马尾松-椎栗-木荷群落, 针叶林马尾松群落<sup>[1-7]</sup>。马尾松群落结构简单, 林内透光率高, 湿度较低, 土壤贫瘠, 生境较差; 厚壳桂群落有 400 多年的林龄, 是接近地带性气候顶极群落类型, 其结构复杂, 林内荫蔽度高、湿度

\* 中国科学院青年科学基金资助项目。



种群间的生态位重叠测定公式不少 [8] 8-12], 通常可应用相似性百分率 (percent-

## 二、测定

种名	样地号								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	33.4	31.9	21.5	44.5	13.8	26.9	7.1	2.4	7.4
厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	7.8	7.6	6.7	4.4	6.9	3.4	4.7	1.5	3.3
木荷 <i>Schinus superba</i>	6.8	14.9	23.4	2.2	5.6	9.8	9.9	3.8	5.1
藜蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	0.0	0.0	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
黄叶树 <i>Xanthophyllum hatnansense</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	36.5	34.0	26.0	17.0	41.2	31.2	24.6	21.8	45.6
Σ	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Table 3 The percentages of important values of 9 species in different resource states in mixed forest community

表 3 9 个种群在混交林群落中不同资源位的重要值百分数

的依据数据。

百分数为优 [4]。本文将样方调查数据统计为重要值百分数，记于表 1、2、3，作为测定多种数据，例如种个体数，胸面积和指标和重要值指标等。但经实际应用认为以重要值面积为 4800m<sup>2</sup>。调查样方中 1.5m 以上立木的数据。由于在进行本项测定时可以利用取样系用 10×10m<sup>2</sup> 样方进行，每个群落设样方 12 个，4 个群落共 48 个，总计样方等 9 个优势种群的生态位重叠。

的 9 个优势种群 [1] 44 [6]，即：黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)、厚壳桂 (*C. chinensis*)、椎栗 (*Castanopsis chinensis*)、木荷 (*Schinus superba*)、藜蒴 (*Castanopsis fissa*)、云南银柴 (*Aporosa yunnanensis*)、黄叶树 (*Xanthophyllum hatnansense*)、柏拉木 (*Blastus cochinchinensis*)、马尾松 (*Pinus massoniana*)。

短，结构也较后者简单，针阔叶混交林群落的结构和生境特征介于针叶林和阔叶林之间。显然，不同的群落结构和生境条件会影响种群的生态位。本文研究这 4 个群落中的大，土壤等生境因素较好；藜蒴-厚壳桂群落类型与厚壳桂群落相近，但由于前者林龄

0.608	厚壳桂 <i>Cryptocarya chinensis</i>	0.294	椎栗 <i>Castanopsis chinensis</i>	0.360	木荷 <i>Schima superba</i>	0.406	槲栎 <i>Castanopsis fissa</i>	0.236	云南银柴 <i>Aporosa yunnanensis</i>	0.417	黄叶树 <i>Xanthophyllum hainanense</i>	0.227	柏拉木 <i>Blastus cochinchinensis</i>	0	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>
-------	----------------------------------	-------	---------------------------------	-------	--------------------------	-------	-----------------------------	-------	---------------------------------	-------	-------------------------------------	-------	------------------------------------	---	-----------------------------

Table 4 The niche overlaps between 9 species in *Cryptocarya* community

表 4 9个种群在厚壳桂群落中的生态位置重叠

式 (6) — (8) 的参数同式 (1) — (5)。

$$(9) \quad D_j(i, h) = S_j(i, h) / \sum_{j=1}^r S_j(i, h)$$

$$(8) \quad Z = \sum_{j=1}^r X_j$$

$$(7) \quad x_j = \sum_{i=1}^m n_{ij} \quad (m \text{ 为种群数})$$

其中:

$$(6) \quad S_j(i, h) = \frac{\sum_{j=1}^r [(X_j - n_{ij} - n_{hj}) \ln(X_j - n_{ij} - n_{hj})]}{-\sum_{i=1}^m N_{ij} \ln P_{ij} + n_{ij} \ln P_{hj}} \cdot (X_j - n_{ij} - n_{hj}) [\ln(X_j n_{ij} - n_{hj}) - \ln(Z - N_i - N_h)]$$

加权因子  $D_j(i, h)$ 。

式 (2) — (5) 的测定是将表 1—3 当作资源矩阵  $A(n_{ij})_{r \times m}$  的。但 Colwell 等 (1972) 认为, 利用 (1) — (5) 式来测定种间生态位重叠与 Levin (1968) 提出测度种群生态位宽度公式一样, 没有考虑到各个资源位之间的不同的差异程度<sup>[4, 9]</sup>, 因此在计算种  $i$  与种  $h$  间的重叠时, 第  $j$  个资源位应有绝对加权因子  $S_j(i, h)$  和相对

$$(5) \quad N_h = \sum_{j=1}^r n_{hj}$$

$$(4) \quad N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$$

$$(3) \quad P_{ih} = n_{ih} / N_h$$

$$(2) \quad P_{ij} = n_{ij} / N_i$$

式中  $C_{ih}$  表示种群  $i$  和种群  $h$  在  $r$  个资源位下的生态位重叠。其中:

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

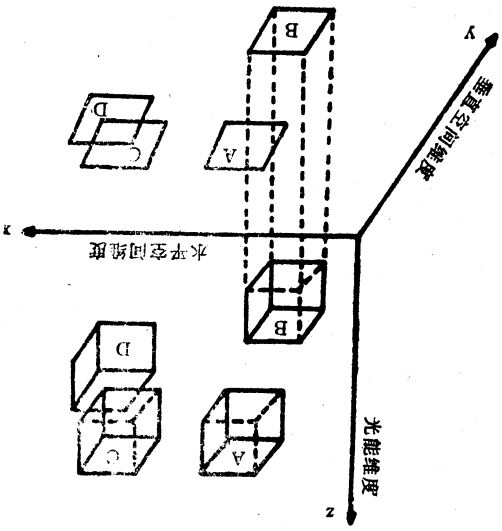
age of similarity) 加以测定<sup>[8, 4]</sup>;



如图2所示,植物种A和种B在X维度上生态位是完全重叠的,但在Y维度上生态位完全没重叠(前者的重叠值为1,后者的重叠值为0);种A和C情况与种A和B类

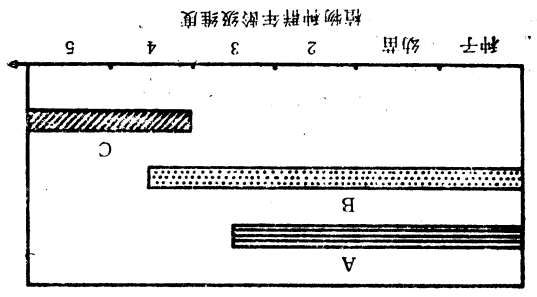
Fig. 2 Showing that populations may avoid competition because of niche broken up in different dimensions even though there are niche overlaps between populations in some niche dimensions

图2 树冠为指标的物种三维生态位模式 of plant (canopy indicator) Fig. 2 The model of tridimensional niche



The overlap of vertical projection on level mon-dimension indicates the niche overlaps between three kinds of population.

图1 混交林群落中以年龄级为维度的种群生态位 populations (age class indicator) Fig. 1 Mondimensional niches of some plant



取样地中的存在分布状态为指标,进行生态位重叠的测定的。显然是综合的n维生态位指标。

生态位重叠的定义,正如生态位本身的定义一样,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异。但其基本涵义是指两个或更多个物种对相同资源(包括空间)的利用。按现在生态学家普遍接受的生态位理论,种群所利用的资源可区分为独立的超立体的n个维度,则种群占据n维超体积分的生态位(n-dimensional hypervolume niche)。对于每一个独立的维度,则有可能最好的估算。例如如图1所示,我们可以完全准确地确定植物种群在该维度的生态位宽度以及生态位重叠值,但本文是将调查的每个取样地地视为资源位,以各个种在不同

(一) 植物种群生态位重叠

三、讨论

应用以上式(1)-(5)对鼎湖山森林植被九个优势种群间的生态位重叠进行测定。分别将厚壳桂群落、藜蕨-厚壳桂群落、混交林群落中的9个优势种群间的生态位重叠测定结果记于表4-6。马尾松群落只有2个种群出现,则马尾松与木荷的生态位重叠值为0.189。本文研究的4个森林群落实际上是接壤的,故将它们当成一个植被整体加以研究,应用式(1)-(9)测定9个优势种群在其中的生态位重叠,结果记于表7、8。

似，只是X维度与Y维度的不同，而种C和D在两个维度上生态位均有重叠，但重叠较少。若是综合的n维重叠测定，可能这三种情况有相近的测定值，因此，对本文所测度的生态位重叠值的解释应该谨慎。

从本文的测定值看来，种群若有相近特性，例如同是中性树种或同是阳性树种，或是种群间对生境有相近的需求，如同是窄幅分布或是广幅分布种，即种间联结高的种对[2]一般都有高的生态位重叠。在表4中，黄果厚壳桂、厚壳桂、云南银桉、柏拉木等中性树种间均有较高的生态位重叠，而阳性树种种锥栗、木荷、藜蒴等种间也有较高的生态位重叠。表5—8中也有同样的情况。而黄果厚壳桂属于较广幅的生态分布种，它与其它种群间也有较高的生态位重叠。这种情况，可以通过进一步测定多种群间的生态位重叠来说明。

设群落(植被)中有种 $i_1, i_2, \dots, i_n$ ，依据式(1)的定义进一步扩展，不难理解下列的等式可成立：

$$C_{1-n} = \sum_{j=1}^n \min(P_{1j}, P_{2j}, \dots, P_{nj}) \quad (10)$$

应用式(10)测定9个种群的生态位重叠为0；阳性树种种锥栗、藜蒴、木荷三种群的生态位重叠为0.318；中性树种种黄果厚壳桂、厚壳桂、云南银桉、黄叶树、柏拉木5个种群的生态位重叠为0.412；马尾松与中性树种的生态位重叠为0，但与阳性树种(共4个种群)的生态位重叠为0.042。这些结果更好地表现了植物种群间生态位重叠的生态学涵义。此外，生态位重叠也与竞争密切相关。

## (二) 生态位重叠与竞争

种群间的生态位重叠与竞争的关系一直为生态学家们所注意。最典型的是生态位重叠值被借用作为著名的Lojke-volterra竞争方程的竞争系数(competition coefficient)  $a_{ij}$  [11]。但是实际上生态位重叠值绝不能与竞争程度等同。从图2可以看出，种A和种B在X维度上完全重叠，但是在Y维度上分割而避免了竞争；同样种A和种C在Y维度上完全重叠，而由于在X维度上分割而避免了竞争。在这两例中生态位重叠值决不会等于0。这种情况在本文的测定中也反映出来。例如锥栗、木荷等种群作为上层乔木，柏拉木作为第4层的灌木，两者在水平空间维度上可以是重叠的，但在垂直空间维度上的分割，使其对光能的利用具有互补作用而无竞争意义。甚至由于中性小乔木需要一定的荫蔽度，则它与大乔木在水平空间维度上的生态位重叠不仅不是竞争，反而是一种惠利。在4个群落的植被上，虽然马尾松与中性树种如厚壳桂、黄果厚壳桂、云南银桉等在垂直空间维度上可以有重叠，但由于水平空间上的分割，因而避免了竞争。然而，如图2中的种C和D，即如果在n维空间上都重叠的植物乔木种对，必定或多或少有竞争，而且其生态位重叠值可以基本与竞争程度等同。对于种间竞争，一般可以分为干扰性竞争和利用性竞争[11]，本文指的是利用性竞争。生态位重叠与利用性竞争紧密相关，而与干扰性竞争无关；种间利用性竞争越激烈，则生态位重叠越大。在黑湖山森林群落的演替过程中[11, 12]，当锥栗、木荷等阳性树种入侵马尾松林时，就与马尾松产生高的利用性竞争，这时会有高的生态位重叠。这可以从混交林中马尾松种群与阳性树种锥栗、木荷等有高的生态位重叠值(表4)中表现出来，其最后

结果是马尾松种群被排斥。而在以阳性性树种为主的群落中，中生性树种黄果厚壳桂、厚壳桂等与阳性性树种锥栗、木荷等产生激烈的利用性竞争，这时两者会有较高的生态位重叠(表5)，最后是阳性性树种被排斥。总的说来，种间生态位重叠是利用性竞争的必要条件，而不是充分条件。

(三) 植物种间生态位重叠的测定方法

从本文的测定结果看，应用式(1)一(5)测定植物种间生态位重叠有良好的效果。应用式(6)一(9)测定种间加权后的生态位重叠，其结果趋势与式(1)一(5)测定的基本一致，但式(6)一(9)测定过于繁杂<sup>[8]</sup>，在本文的应用以式(1)一(5)为佳。但如果在资源位间差异程度不等时，则加权还是必要的。

### 参 考 文 献

[1] 王伯荪、彭少麟, 1987: 鼎湖山森林群落植物优势种群数量动态分析. 生态学报, 7(3): 214—221.

[2] 王伯荪、彭少麟, 1983: 鼎湖山森林群落分析 I. 种间联结性. 中山大学学报(自然科学版), 第4期, 27—35页.

[3] 余世孝, 1985: 鼎湖山厚壳桂群落优势种群生态位宽度与重迭研究. 热带亚热带森林生态系统研究. 第3集, 32—41页.

[4] 彭少麟、王伯荪, 1989: 鼎湖山森林群落植物优势种群生态位宽度研究. 中山大学学报(自然科学版), 第3期, 16—24页.

[5] 彭少麟、王伯荪, 1985: 鼎湖山森林群落分析 II. 非线性演替系统. 热带亚热带森林生态系统研究. 第3集, 25—31页.

[6] 彭少麟, 1984: 森林群落植物种群分布格局成因探讨. 生态科学, 第1期, 10—15页.

[7] 彭少麟等, 1989: 广东森林群落的组成结构数量特征. 植物生态学与地植物学学报. 13(1): 10—17.

[8] Abrams, P., 1980: Some Comments on Measuring Niche Overlap. Ecology, 6(11): 44—49.

[9] Colwell, R. K. and Futuyma, D. J., 1972: On the Measurement on Niche Breadth and Overlap. Ecology, 52(4): 567—576.

[10] Feinsinger, P. and Spears, E. E., 1981: A Simple Measurement of Niche Breadth. Ecology, 62(1): 27—32.

[11] May, R. M. (孙儒泳等译), 1982: 理论生态学, 科学出版社.

[12] Wang Bosun and Peng Shaolin(王伯荪、彭少麟), 1986: Quantitative Ecological Analysis on Forest communities on Dinghusan, Guangdong, China. Proceedings of the International Symposium on Mountain Vegetation. 43—46.



STUDIES ON THE PLANT POPULATION NICHES  
OVERLAP IN FOREST COMMUNITIES ON DINGHU SHAN

Peng Shaolin

(South China Institute of Botany, Academia Sinica)

Wang Bosun

(Zhongshan University)

Abstract

In this paper, the niche overlap between 9 species in *Cryptocarya* community and *Cryptocarya chinensis* - *Castanopsis fissa* community and mixed forest community and *Pinus massoniana* community as well as vegetation whole are individually measured based on two ways that suggested by Liven (1968) and Colwell and Futuyma (1972). The tables show the results. According to the further analysis of the results, we found that there is higher niche overlap between two species if they have similar biological characters and if they have higher competition to same resource needs. The relationship between niche overlap and species association and the measured ways of niche overlap are discussed.

Key words: Population; Niche; Niche overlap