

◆ 植物学 ◆

南亚热带马尾松人工林近自然恢复过程中林下木本植物生态位动态^{*}黎露^{1,2,3},王永琪^{2,3},马姜明^{1,2,3**},张惠^{2,3},黄柳欣^{2,3},莫燕华^{1,2,3},李明金⁴

(1. 广西师范大学可持续发展创新研究院,广西桂林 541006;2. 广西师范大学生命科学院,广西桂林 541006;3. 广西优良用材林资源培育重点实验室,广西南宁 530002;4. 横州镇龙林场,广西南宁 5300327)

摘要:为了解广西南亚热带近自然恢复过程中马尾松 *Pinus massoniana* 人工林林下主要木本植物的生态位动态变化特征,以“空间代替时间”的方法,在群落学调查的基础上采用 Levins 生态位宽度指数和 Pianka 生态位重叠指数对马尾松人工林亚乔木层和灌木层木本植物种群生态位进行定量分析。结果表明:(1)马尾松中龄林亚乔木层的山乌桕 *Sapium discolor*、灌木层的鹅掌柴 *Schefflera heptaphylla*,成熟林亚乔木层的狭基润楠 *Machilus attenuata*、灌木层的三桠苦 *Evodia lepta*,以及过熟林亚乔木层的鹅掌柴、灌木层的纽子果 *Ardisia palysticta* 生态位宽度较大,在各自群落中属于优势种群;(2)重要值越大的物种通常生态位宽度越大,但是二者之间的排序并不完全相同,生态位宽度与生态位重叠之间无显著的正相关关系;(3)随着马尾松人工林从中龄林到成熟林到过熟林近自然恢复的进行,亚乔木层物种间生态位分化程度增加,生态位重叠程度逐渐下降,灌木层物种受到可利用资源和自身生物学特性的限制,物种间生态位分化不明显,生态位重叠程度增加,马尾松人工林群落中亚乔木层较灌木层有更高的稳定性。

关键词:生态位宽度 生态位重叠 近自然恢复 马尾松人工林 广西南亚热带

中图分类号:S718.54⁺1 文献标识码:A 文章编号:1005-9164(2021)05-0499-12

DOI:10.13656/j.cnki.gxkx.20211203.001

0 引言

生态位是指物种在特定环境中的功能地位,包括环境对物种的影响以及物种对环境的响应规律^[1],并

可作为定量探索物种在特定环境中的资源利用及竞争能力的指标^[2],也是解释群落中物种共存与竞争机制的理论之一。生态位的主要特征是生态位宽度和生态位重叠,对前者的研究有助于了解物种在群落中

收稿日期:2021-05-06

* 广西创新驱动发展专项(桂 AA17204087-7),广西优良用材林资源培育重点实验室开放课题(2019-B-04-01)和桂林市科学研究与技术开发项目(20190205)资助。

【作者简介】

黎露(1999-),女,在读硕士研究生,主要从事恢复生态学研究。

【**通信作者】

马姜明(1976-),男,教授,博士生导师,主要从事退化生态系统的恢复与重建研究,E-mail:mjming03@163.com。

【引用本文】

黎露,王永琪,马姜明,等. 南亚热带马尾松人工林近自然恢复过程中林下木本植物生态位动态[J]. 广西科学,2021,28(5):499-510.

LI L, WANG Y Q, MA J M, et al. Niche Dynamics of Understory Woody Plants During the Near-natural Restoration of *Pinus massoniana* Plantations in Southern Subtropics [J]. Guangxi Sciences, 2021, 28(5): 499-510.

的适应和资源利用能力,后者用于说明群落中物种利用资源的状态^[3]。近几十年来,生态位理论被广泛应用于生物多样性^[4]、群落结构、种间关系^[5-7]和群落演替^[8]等方面的研究。林下物种是森林群落的重要组成部分,在保护物种多样性、维护生态系统稳定等方面发挥着重要的作用。评估各演替阶段林下木本植物的种间关系及种群在群落中的功能,有助于人工林物种多样性的增加和生态功能的恢复。

马尾松 *Pinus massoniana* 是亚热带常绿阔叶林遭到破坏后最早出现的先锋树种之一^[9],适应性强,在我国南方广泛种植,产生较大的经济、生态效益。目前,关于马尾松人工林生态位的研究较多,主要集中在研究马尾松群落某一阶段主要种群的生态位^[10]和种间联结^[11],但对不同林龄马尾松人工林林下物种生态位的动态变化研究较少并多为现象描述^[12]。因此,本文通过对广西南亚热带不同林龄马尾松人工林林下主要木本植物的生态位研究,揭示不同恢复阶段马尾松人工林林下木本植物资源利用和种间关系的动态变化,为加速人工林近自然演替进程提供重要理论依据。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

研究样地位于广西横州市北部镇龙林场,地理坐

表 1 样方基本情况

Table 1 Basic situation of the sample

林分类型 Stand types	林龄 Ages of forest (a)	坡向 Aspect	坡位 Slope position	海拔 Elevation (m)	平均胸径±标准差 Mean DBH± SD (cm)	平均树高±标准差 Average tree height±SD (m)	密度 Density (trees/hm ²)
中龄林 Middle-aged forest	20	SE	中上 Upper middle	378	12.67±4.45	10.79±2.31	1 407±212
成熟林 Mature forest	33	N	中上 Upper middle	262	28.23±9.12	25.12±3.58	598±112
过熟林 Overripe forest	59	SE	上 Upper	258	41.27±9.39	26.55±5.55	197±42

1.3 数据处理与分析

1.3.1 重要值

利用物种的相对多度、相对显著度和相对频度计算乔木重要值,灌木重要值利用相对多度、相对盖度和相对频度进行计算。重要值表示群落中不同物种的相对重要程度,能够反映不同物种在群落中的地位和重要性,重要值越大说明在群落中越有优势^[8],计算公式如下:

亚乔木层物种重要值 = (相对多度 + 相对显著度 + 相对频度) / 3 × 100,

标为 109°08′ - 109°19′ E, 23°02′ - 23°08′ N, 海拔高度为 400 - 700 m 的低山丘陵。年平均气温为 21.5℃, 极端低温 -1℃, 极端高温 39.2℃; 属于南亚热带季风气候; 年平均降水量为 1 477.8 mm, 降水量充沛; 年平均日照时长为 1 758.9 h, 日照充足; 土壤多为赤红壤, 呈酸性或微酸性^[13]。

1.2 样地设置与群落调查

2018年7-9月,在广西横州市镇龙林场选择立地条件大致相似的中龄林(1999年植)、成熟林(1986年植)和过熟林(1960年植)3种马尾松人工林类型。3种马尾松人工林的初植密度均为 2 500 株/hm², 营林措施为种植第 1-3 年进行除杂草保育措施, 第 8-9 年进行卫生伐抚育措施之后不再进行人为干预, 马尾松人工林进入近自然恢复状态。每种人工林类型在立地条件相似, 土壤质地、土层厚度和林木长势较为一致的地段分别设置 3 个 20 m × 20 m 的标准样方, 并将每个标准样方划分为 4 个 10 m × 10 m 的小样方。对样方中除马尾松外的胸径 ≥ 1 cm 的木本植物进行每木检尺、坐标定位, 其中高度 ≥ 5 m 划分为亚乔木层, 高度 < 5 m 划分为灌木层。记录各样方内木本植物种名、树高、胸径、基径和株数等信息, 样方基本情况见表 1。

灌木层物种重要值 = (相对多度 + 相对盖度 + 相对频度) / 3 × 100。

1.3.2 生态位特征分析

分别选取马尾松中龄林、成熟林和过熟林 3 个阶段的亚乔木层和灌木层中重要值排前 10 和前 20 的主要物种进行生态位宽度和生态位重叠的分析, 生态位宽度采用 Levins 指数 (B_i)^[14] 进行计算分析, 生态位重叠采用 Pianka 重叠指数 (O_{ik})^[15] 进行计算分析。

(1)Levins 生态位宽度指数 (B_i)

$$B_i = \frac{1}{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2},$$

式中 P_{ij} 是物种 i 对第 j 个资源的利用占它对全部资源利用的频度,即 $P_{ij} = \frac{n_{ij}}{N_i}$,而 $N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$, n_{ij} 为物种 i 在资源 j 上的优势度(本研究为物种在样方中的重要值), r 为资源等级数(样方数量),生态位宽度指数越大,说明物种的适应能力越强。

(2)Pianka 生态位重叠指数 (O_{ik})

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij}P_{kj}}{\sqrt{(\sum_{j=1}^r P_{ij})^2 \times (\sum_{j=1}^r P_{kj})^2}},$$

式中, O_{ik} 为物种 i 和物种 k 的生态位重叠指数, P_{ij} 和 P_{kj} 分别表示物种 i 和物种 k 在第 j 个样方中的重要值, r 为样方的总数。当 $O_{ik} = 1$ 时,表明两个物种间所利用的资源状态完全相同,生态位完全重叠;当 $O_{ik} = 0$ 时,表明两个物种间没有利用相同资源,生态位不重叠。

利用 Excel 2019 计算各群落中的物种重要值, R4.0.4 软件种间联结程序分析包 spaa 中的 niche.width()、niche.overlap() 函数计算物种生态位宽度指数和生态位重叠指数。

2 结果与分析

2.1 不同恢复阶段主要木本植物重要值

随着马尾松人工林从中龄林到成熟林和过熟林

表 2 马尾松人工林不同恢复阶段亚乔木层物种重要值和生态位宽度指数

Table 2 Species important values and niche breadth index of Sub-tree layer of *Pinus massoniana* plantations at different restoration stages

林分类型 Stand types	编号 No.	种名 Species name	重要值 Important value	生态位宽度指数 Niche breadth index
中龄林 Middle-aged forest	1	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	58.87	3.00
	2	鹅掌柴 <i>Schefflera heptaphylla</i>	13.07	2.97
	3	广西水锦树 <i>Wendlandia aberrans</i>	5.84	2.89
	4	长毛柃 <i>Eurya patentipila</i>	5.10	2.64
	5	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	4.91	2.88
	6	乌柏 <i>Sapium sebiferum</i>	3.71	1.93
	7	牛耳枫 <i>Daphniphyllum calycinum</i>	2.76	1.97
	8	樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	2.52	2.00
	9	狭基润楠 <i>Machilus attenuata</i>	2.19	1.71
	10	黄毛榕 <i>Ficus esquiroliana</i>	0.51	1.00
成熟林 Mature forest	1	狭基润楠 <i>Machilus attenuata</i>	25.38	2.86
	2	广西水锦树 <i>Wendlandia aberrans</i>	13.11	2.81
	3	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	10.87	2.00

近自然恢复的进行,林下主要木本植物重要值存在明显差异,如表 2 所示。马尾松中龄林亚乔木层物种重要值排序为山乌柏(58.87)>鹅掌柴(13.07)>广西水锦树(5.84)>长毛柃(5.10)>枫香(4.91)>乌柏(3.71)>牛耳枫(2.76)>樟(2.52)>狭基润楠(2.19)>黄毛榕(0.51);成熟林亚乔木层物种重要值排序为狭基润楠(25.38)>广西水锦树(13.11)>枫香(10.87)>黄毛榕(9.11)>毛桐(4.59)>黄连木(4.58)>黄牛木(3.99)>南酸枣(3.96)>山乌柏(3.34)>木油桐(3.09);过熟林亚乔木层物种重要值排序为海南冬青(19.79)>鹅掌柴(18.15)>大叶栎(11.78)>广西石楠(7.55)>狭基润楠(6.88)>变叶榕(4.17)>橄榄(3.68)>石斑木(3.37)>石楠(3.26)>芳槁润楠(2.81)。如表 3 所示,马尾松中龄林林下灌木层重要值排前 5 的物种分别为鹅掌柴(9.34)、三桠苦(9.33)、草珊瑚(6.06)、鼠刺(5.91)、鲫鱼胆(5.04),重要值排后 3 位的是山乌柏(2.06)、短柱柃(2.05)、藤黄檀(1.97);成熟林林下灌木层物种重要值最大的前 5 种分别是三桠苦(16.22)、狭基润楠(11.45)、广西水锦树(5.90)、鹅掌柴(4.69)、黔桂冬青(4.08),重要值排后 3 位的物种是鲫鱼胆(1.58)、草珊瑚(1.45)、台湾榕(1.43);过熟林林下灌木层重要值排前 5 的物种为纽子果(23.81)、海南冬青(8.77)、九节(8.39)、大叶栎(7.08)、三桠苦(6.52),重要值排后 3 位的是广西石楠(1.24)、鼠刺(1.20)、香楠(1.16)。

续表 2

Continued table 2

林分类型 Stand types	编号 No.	种名 Species name	重要值 Important value	生态位宽度指数 Niche breadth index
过熟林 Overripe forest	4	黄毛榕 <i>Ficus esquiroliana</i>	9.11	2.00
	5	毛桐 <i>Mallotus barbatus</i>	4.59	1.95
	6	黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	4.58	1.00
	7	黄牛木 <i>Cratoxylum cochinchinense</i>	3.99	1.80
	8	南酸枣 <i>Choerospondias axillaris</i>	3.96	1.00
	9	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	3.34	1.00
	10	木油桐 <i>Vernicia montana</i>	3.09	1.00
	1	海南冬青 <i>Ilex hainanensis</i>	19.79	1.74
	2	鹅掌柴 <i>Schefflera heptaphylla</i>	18.15	2.83
	3	大叶栎 <i>Quercus griffithii</i>	11.78	1.55
	4	广西石楠 <i>Photinia kwangsiensis</i>	7.55	2.53
	5	狭基润楠 <i>Machilus attenuata</i>	6.88	2.56
	6	变叶榕 <i>Ficus variolosa</i>	4.17	1.00
	7	橄榄 <i>Canarium album</i>	3.68	1.00
	8	石斑木 <i>Raphiolepis indica</i>	3.37	1.70
	9	石楠 <i>Photinia erratifolia</i>	3.26	1.00
	10	芳樟润楠 <i>Machilus suaveolens</i>	2.81	1.00

表 3 马尾松人工林不同恢复阶段林下灌木层物种重要值和生态位宽度指数

Table 3 Species importance values and niche breadth index of the understory shrub layer of *Pinus massoniana* plantations at different restoration stages

林分类型 Stand types	编号 No.	种名 Species name	重要值 Important value	生态位宽度指数 Niche breadth index
中龄林 Middle-aged forest	1	鹅掌柴 <i>Schefflera heptaphylla</i>	9.34	2.74
	2	三桠苦 <i>Evodia lepta</i>	9.33	3.00
	3	草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i>	6.06	2.40
	4	鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	5.91	1.57
	5	鲫鱼胆 <i>Maesa perlarius</i>	5.04	2.25
	6	狭基润楠 <i>Machilus attenuata</i>	4.77	2.80
	7	粗叶榕 <i>Ficus hirta</i>	4.59	2.32
	8	长毛柃 <i>Eurya patentipila</i>	4.08	1.37
	9	黔桂冬青 <i>Ilex stewardii</i>	3.49	2.79
	10	尖叶毛柃 <i>Eurya acuminatissima</i>	3.09	2.08
	11	白花酸藤果 <i>Embelia ribes</i>	2.99	2.86
	12	楠藤 <i>Mussaenda erosa</i>	2.98	2.81
	13	火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	2.56	2.99
	14	越南悬钩子 <i>Rubus cochinchinensis</i>	2.56	1.89
	15	山鸡椒 <i>Litsea cubeba</i>	2.48	1.12

续表 3

Continued table 3

林分类型 Stand types	编号 No.	种名 Species name	重要值 Important value	生态位宽度指数 Niche breadth index
成熟林 Mature forest	16	牛耳枫 <i>Daphniphyllum calycinum</i>	2.21	2.13
	17	大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	2.16	2.69
	18	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	2.06	2.78
	19	短柱柃 <i>Eurya brevistyla</i>	2.05	1.87
	20	藤黄檀 <i>Dalbergia hancei</i>	1.97	1.49
	1	三桠苦 <i>Evodia lepta</i>	16.22	1.81
	2	狭基润楠 <i>Machilus attenuata</i>	11.45	2.74
	3	广西水锦树 <i>Wendlandia aberrans</i>	5.90	2.06
	4	鹅掌柴 <i>Schefflera heptaphylla</i>	4.69	2.19
	5	黔桂冬青 <i>Ilex stewardii</i>	4.08	2.15
	6	粗叶榕 <i>Ficus hirta</i>	3.64	2.14
	7	纽子果 <i>Ardisia palysticta</i>	3.54	2.14
	8	楠藤 <i>Mussaenda erosa</i>	3.02	2.05
	9	大青 <i>Clerodendrum cyrtophyllum</i>	2.86	2.54
	10	越南悬钩子 <i>Rubus cochinchinensis</i>	2.82	2.21
	11	鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	2.72	2.26
	12	毛桐 <i>Mallotus barbatus</i>	2.56	2.95
	13	九节 <i>Psychotria rubra</i>	2.25	2.94
	14	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	2.05	1.53
	过熟林 Overripe forest	15	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	1.98
16		钩藤 <i>Uncaria rhynchophylla</i>	1.82	2.59
17		芳槁润楠 <i>Machilus suaveolens</i>	1.64	1.71
18		鲫鱼胆 <i>Maesa perlaris</i>	1.58	2.75
19		草珊瑚 <i>Sarcandra glabra</i>	1.45	2.83
20		台湾榕 <i>Ficus formosana</i>	1.43	2.11
1		纽子果 <i>Ardisia palysticta</i>	23.81	1.98
2		海南冬青 <i>Ilex hainanensis</i>	8.77	1.79
3		九节 <i>Psychotria rubra</i>	8.39	1.98
4		大叶栎 <i>Quercus griffithii</i>	7.08	2.00
5		三桠苦 <i>Evodia lepta</i>	6.52	1.75
6		鸡眼藤 <i>Morinda parvifolia</i>	5.87	1.99
7		石斑木 <i>Rhaphiolepis indica</i>	3.58	1.37
8	鹅掌柴 <i>Schefflera heptaphylla</i>	2.85	1.99	
9	链珠藤 <i>Alyxia sinensis</i>	2.79	1.85	
10	火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	2.64	1.77	
11	变叶榕 <i>Ficus variolosa</i>	2.27	1.75	
12	子楝树 <i>Decaspermum gracilentum</i>	1.86	1.71	
13	狭基润楠 <i>Machilus attenuata</i>	1.80	1.44	

续表 3

Continued table 3

林分类型 Stand types	编号 No.	种名 Species name	重要值 Important value	生态位宽度指数 Niche breadth index
	14	楠藤 <i>Mussaenda erosa</i>	1.46	1.84
	15	藤黄檀 <i>Dalbergia hancei</i>	1.40	1.76
	16	瓜馥木 <i>Fissistigma oldhamii</i>	1.32	1.99
	17	菝葜 <i>Smilax china</i>	1.26	1.94
	18	广西石楠 <i>Photinia kwangsiensis</i>	1.24	1.84
	19	鼠刺 <i>Itea chinensis</i>	1.20	1.65
	20	香楠 <i>Aidia canthioides</i>	1.16	1.53

2.2 不同恢复阶段主要木本植物生态位宽度

随着马尾松人工林从中龄林到成熟林和过熟林近自然恢复的进行,林下主要木本植物生态位宽度指数有所不同,如表 2 所示。在所选择的重要值排前 10 的亚乔木层木本植物中,中龄林生态位宽度指数最大的是山乌柏(3.00),其次是鹅掌柴(2.97)和广西水锦树(2.89)等,生态位宽度指数最小的是黄毛榕(1.00);成熟林生态位宽度指数最大的是狭基润楠(2.86),其次是广西水锦树(2.81)、枫香(2.00)和黄毛榕(2.00)等,生态位宽度指数最小的是南酸枣(1.00)、山乌柏(1.00)和木油桐(1.00);过熟林生态位宽度指数最大的是鹅掌柴(2.83),其次是狭基润楠(2.56)和广西石楠(2.53)等,生态位宽度指数最小的是变叶榕(1.00)、橄榄(1.00)、石楠(1.00)和芳槁润楠(1.00)。如表 3 所示,在重要值排前 20 的灌木层木本植物中,中龄林生态位宽度指数最大的是三桠苦(3.00),其次是火力楠(2.99)和白花酸藤果(2.86)等,生态位宽度指数最小的是山鸡椒(1.12);成熟林生态位宽度指数最大的是毛桐(2.95),其次是九节(2.94)和草珊瑚(2.83)等,生态位宽度指数最小的是枫香(1.53);过熟林生态位宽度指数最大的是大叶栎(2.00),其次是鸡眼藤(1.99)、鹅掌柴(1.99)和瓜馥木(1.99)等,生态位宽度指数最小的是石斑木(1.37)。

2.3 不同恢复阶段亚乔木层物种生态位重叠

随着马尾松人工林从中龄林到成熟林和过熟林近自然恢复的进行,不同林龄亚乔木层呈现出不同的生态位重叠程度,如表 4 所示。中龄林亚乔木层 45 个种对中,生态位 Pianka 重叠指数 (O_{ik}) 平均值为 0.74; $O_{ik} \leq 0.5$ 的有 8 对,占总种对数的 17.78%,其中乌柏-狭基润楠种对 O_{ik} 值最小(0.22); $O_{ik} > 0.5$

的有 37 对,占总种对数的 83.22%;完全重叠($O_{ik} = 2$)的种对有 2 对,占总种对数的 4.44%,分别为山乌柏-鹅掌柴、牛耳枫-樟。成熟林亚乔木层的 O_{ik} 平均值为 0.53; $O_{ik} \leq 0.5$ 的有 20 对,占总种对数的 44.44%; $O_{ik} > 0.5$ 的有 25 对,占总种对数的 55.56%;不发生重叠($O_{ik} = 0$)的种对有 10 对,占总种对数的 22.22%,分别为黄毛榕-木油桐、毛桐-黄连木、毛桐-南酸枣、毛桐-山乌柏、黄连木-黄牛木、黄连木-木油桐、黄牛木-南酸枣、黄牛木-山乌柏、南酸枣-木油桐、山乌柏-木油桐;完全重叠($O_{ik} = 1$)的种对有 3 对,占总种对数的 6.67%,分别为黄连木-南酸枣、黄连木-山乌柏、南酸枣-山乌柏。过熟林亚乔木层的 O_{ik} 平均值为 0.50; $O_{ik} < 0.5$ 的有 22 对,占总种对数的 48.89%; $O_{ik} > 0.5$ 的种对有 23 对,占总种对数的 51.11%;不发生重叠($O_{ik} = 0$)的种对有 7 对,占总种对数的 15.56%,分别为大叶栎-石楠、变叶榕-石楠、变叶榕-芳槁润楠、橄榄-石楠、橄榄-芳槁润楠、石斑木-石楠、石楠-芳槁润楠;完全重叠($O_{ik} = 1$)的种对有 1 对,占总种对数的 2.22%,为变叶榕-橄榄。

2.4 不同恢复阶段灌木层物种生态位重叠

如表 5 所示,随着马尾松人工林从中龄林到成熟林和过熟林近自然恢复的进行,不同林龄林下灌木层物种重叠程度不同。中龄林林下灌木层的 20 种植物共组成 190 个种对,该群落中的生态位重叠指数 (O_{ik}) 平均值为 0.74; $O_{ik} \leq 0.5$ 的种对有 31 对,占总种对数的 16.32%; $O_{ik} > 0.5$ 的种对有 159 对,占总种对数的 83.68%;完全重叠($O_{ik} = 1$)的种对有 2 对,占总种对数的 1.05%,分别为三桠苦-火力楠、长毛柃-藤黄檀。如表 6 所示,成熟林林下灌木层物种 O_{ik} 平均值为 0.76; $O_{ik} \leq 0.5$ 的种对有 24 对,占总种对数的 12.63%; $O_{ik} > 0.5$ 的种对有 166 对,占总

种对数的 87.37%; 完全重叠 ($O_{ik} = 1$) 的种对有 8 对, 分别为狭基润楠-鲫鱼胆、鹅掌柴-鼠刺、黔桂冬青-纽子果、黔桂冬青-鼠刺、粗叶榕-楠藤、纽子果-越南悬钩子、大青-山乌柏、鼠刺-山乌柏。由表 7 可知, 过熟

林林下灌木层物种的 O_{ik} 平均值为 0.89, 该群落中 20 个物种均发生生态位重叠, 其中, $O_{ik} > 0.5$ 的种对有 190 对, 占总种对数的 100%; 完全重叠 ($O_{ik} = 1$) 的种对有 39 对, 占总种对数的 20.53%。

表 4 不同恢复阶段马尾松人工林亚乔木层生态位重叠指数

Table 4 Niche overlap indexes of the sub-tree layer of the *Pinus massoniana* plantations at different stages of restoration

林分类型 Stand types	编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9
中龄林 Middle-aged forest	2	1.00								
	3	0.98	0.99							
	4	0.94	0.96	0.90						
	5	0.98	0.99	0.97	0.98					
	6	0.81	0.80	0.69	0.90	0.83				
	7	0.81	0.76	0.80	0.56	0.68	0.44			
	8	0.81	0.77	0.82	0.57	0.69	0.42	1.00		
	9	0.75	0.74	0.84	0.52	0.68	0.22	0.88	0.91	
	10	0.57	0.50	0.45	0.40	0.43	0.57	0.78	0.73	0.39
	成熟林 Mature forest	2	0.99							
3		0.70	0.64							
4		0.78	0.86	0.49						
5		0.91	0.89	0.42	0.57					
6		0.40	0.45	0.70	0.71	0.00				
7		0.84	0.75	0.64	0.32	0.89	0.00			
8		0.40	0.45	0.70	0.71	0.00	1.00	0.00		
9		0.40	0.45	0.70	0.71	0.00	1.00	0.00	1.00	
10		0.59	0.46	0.72	0.00	0.59	0.00	0.89	0.00	0.00
过熟林 Overripe forest		2	0.67							
	3	0.18	0.67							
	4	0.88	0.80	0.61						
	5	0.81	0.81	0.72	0.99					
	6	0.12	0.48	0.96	0.57	0.68				
	7	0.12	0.48	0.96	0.57	0.68	1.00			
	8	0.26	0.88	0.63	0.43	0.46	0.38	0.38		
	9	0.97	0.45	0.00	0.79	0.70	0.00	0.00	0.00	
	10	0.23	0.75	0.28	0.23	0.22	0.00	0.00	0.93	0.00

注:物种编号同表 2

Note: Species number identical to table 2

表 5 中龄林林下灌木层物种生态位重叠指数

Table 5 Niche overlap indexes of species in the shrub layer of middle-aged forest

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
2	0.96																		
3	0.72	0.89																	
4	0.49	0.72	0.95																
5	0.80	0.86	0.84	0.64															
6	0.96	0.96	0.82	0.59	0.94														
7	0.70	0.88	0.99	0.97	0.76	0.77													
8	0.78	0.69	0.37	0.22	0.26	0.58	0.41												
9	0.93	0.96	0.87	0.67	0.96	0.99	0.82	0.51											
10	0.91	0.84	0.55	0.37	0.49	0.76	0.58	0.97	0.70										
11	0.91	0.98	0.90	0.79	0.76	0.89	0.91	0.73	0.89	0.85									
12	0.85	0.97	0.97	0.87	0.83	0.89	0.97	0.57	0.92	0.73	0.98								
13	0.94	1.00	0.92	0.76	0.85	0.95	0.91	0.67	0.95	0.82	0.99	0.98							
14	0.77	0.78	0.72	0.49	0.98	0.91	0.64	0.21	0.93	0.43	0.65	0.73	0.77						
15	0.77	0.62	0.24	0.05	0.24	0.56	0.27	0.98	0.47	0.94	0.63	0.46	0.59	0.22					
16	0.96	0.85	0.52	0.26	0.62	0.85	0.50	0.88	0.79	0.95	0.80	0.69	0.82	0.61	0.90				
17	0.84	0.94	0.96	0.82	0.95	0.94	0.92	0.41	0.97	0.61	0.90	0.96	0.95	0.88	0.33	0.66			
18	0.99	0.96	0.77	0.53	0.89	0.99	0.73	0.67	0.97	0.83	0.89	0.87	0.94	0.86	0.66	0.91	0.90		
19	0.68	0.78	0.85	0.70	0.98	0.86	0.78	0.09	0.90	0.34	0.68	0.80	0.78	0.96	0.05	0.46	0.93	0.78	
20	0.79	0.71	0.42	0.28	0.29	0.60	0.47	1.00	0.53	0.97	0.76	0.61	0.70	0.22	0.97	0.88	0.44	0.68	0.13

注:物种编号同表 3

Note:Species number identical to table 3

表 6 成熟林林下灌木层物种生态位重叠指数

Table 6 Niche overlap indexes of species in the shrub layer of mature forest

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
2	0.63																		
3	0.38	0.79																	
4	0.54	0.74	0.97																
5	0.62	0.70	0.92	0.99															
6	0.37	0.96	0.80	0.68	0.60														
7	0.62	0.69	0.91	0.99	1.00	0.59													
8	0.37	0.95	0.75	0.63	0.55	1.00	0.54												
9	0.69	0.80	0.92	0.98	0.99	0.69	0.99	0.65											
10	0.35	0.93	0.91	0.80	0.73	0.97	0.72	0.96	0.79										
11	0.60	0.74	0.95	1.00	1.00	0.66	1.00	0.61	0.99	0.78									
12	0.84	0.91	0.80	0.86	0.87	0.77	0.87	0.75	0.93	0.79	0.88								
13	0.69	0.95	0.90	0.90	0.88	0.87	0.88	0.85	0.94	0.91	0.91	0.97							
14	0.30	0.89	0.55	0.41	0.33	0.94	0.31	0.97	0.45	0.85	0.39	0.62	0.72						
15	0.62	0.79	0.95	0.99	0.99	0.70	0.99	0.66	1.00	0.81	1.00	0.91	0.94	0.45					
16	0.91	0.78	0.72	0.84	0.88	0.59	0.88	0.56	0.93	0.63	0.87	0.97	0.90	0.42	0.89				
17	0.52	0.89	0.44	0.35	0.31	0.86	0.30	0.89	0.45	0.74	0.36	0.69	0.72	0.95	0.42	0.53			
18	0.59	1.00	0.84	0.79	0.74	0.96	0.73	0.95	0.83	0.95	0.78	0.91	0.97	0.87	0.83	0.78	0.85		
19	0.90	0.87	0.74	0.82	0.85	0.70	0.85	0.68	0.91	0.72	0.85	0.99	0.94	0.56	0.88	0.99	0.66	0.86	
20	0.98	0.67	0.52	0.68	0.75	0.42	0.76	0.41	0.81	0.44	0.73	0.90	0.78	0.30	0.75	0.97	0.48	0.65	0.94

注:物种编号同表 3

Note:Species number identical to table 3

表 7 过熟林林下灌木层物种生态位重叠指数

Table 7 Niche overlap indexes of species in the shrub layer of overripe forest

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
2	0.92																		
3	1.00	0.91																	
4	1.00	0.94	1.00																
5	0.90	1.00	0.90	0.92															
6	1.00	0.92	1.00	1.00	0.90														
7	0.87	0.60	0.88	0.85	0.57	0.87													
8	1.00	0.92	1.00	1.00	0.90	1.00	0.87												
9	0.93	1.00	0.93	0.95	1.00	0.93	0.64	0.94											
10	0.97	0.78	0.97	0.95	0.76	0.97	0.97	0.97	0.81										
11	0.90	1.00	0.90	0.92	1.00	0.90	0.57	0.90	1.00	0.76									
12	0.89	1.00	0.88	0.91	1.00	0.89	0.55	0.89	0.99	0.74	1.00								
13	0.89	0.63	0.89	0.86	0.60	0.89	1.00	0.89	0.67	0.98	0.60	0.58							
14	0.93	1.00	0.93	0.95	1.00	0.93	0.63	0.93	1.00	0.81	1.00	1.00	0.66						
15	0.96	0.78	0.97	0.95	0.75	0.96	0.97	0.96	0.80	1.00	0.75	0.73	0.98	0.80					
16	0.99	0.97	0.98	0.99	0.96	0.99	0.78	0.99	0.98	0.91	0.96	0.95	0.80	0.98	0.90				
17	1.00	0.87	1.00	0.99	0.86	1.00	0.92	0.99	0.89	0.99	0.85	0.84	0.93	0.89	0.98	0.96			
18	0.93	1.00	0.93	0.95	1.00	0.93	0.64	0.93	1.00	0.81	1.00	0.99	0.67	1.00	0.80	0.98	0.89		
19	0.87	0.99	0.87	0.90	1.00	0.87	0.52	0.87	0.99	0.72	1.00	1.00	0.55	0.99	0.71	0.94	0.82	0.99	
20	0.91	0.67	0.92	0.89	0.65	0.91	1.00	0.91	0.71	0.99	0.64	0.62	1.00	0.70	0.99	0.83	0.95	0.70	0.59

注:物种编号同表 3

Note: Species number identical to table 3

3 讨论

3.1 主要物种重要值与生态位宽度

重要值与生态位宽度指数均可表征物种在群落中的地位 and 作用,但又有所不同^[16]。重要值是通过简单量化的方式来反映物种在群落中的地位 and 作用的综合指标,利用重要值确定群落中的优势种^[17],体现的是物种在群落中的优势程度^[18]。生态位宽度可作为衡量物种或种群适应环境和利用资源的实际广度和潜能的指标,也可表示物种在群落中的地位^[19],生态位宽度指数的大小反映的是物种在群落中的资源利用能力和对生态的适应能力^[20]。大量研究表明,通常物种的重要值较大,其生态位宽度也较大^[21]。本研究中马尾松中龄林亚乔木层的山乌柏和成熟林亚乔木层的狭基润楠重要值最大,生态位宽度也最大,但是重要值与生态位宽度的排序并不完全相同,如中龄林亚乔木层的长毛柃重要值大于枫香,但是其生态位宽度却小于枫香;成熟林亚乔木层的黄连

木重要值大于黄牛木,但其生态位宽度却小于黄牛木。这一现象与马姜明等^[8]在研究漓江流域岩溶区灌木群落不同恢复阶段主要共有种生态位变化中的结论相似。这可能是因为重要值不是唯一影响物种生态位宽度的因素,分布频度同样可以影响物种生态位宽度的大小。物种在资源位上出现的频度越大,说明其对环境的适应性越强,分布范围越广,所以就会出现物种重要值虽小,但生态位宽度却较大的情况。

一般而言,物种的生态位宽度越大,其生态位特化程度越低,更倾向于泛化种,通常就是群落的优势种^[22]。本研究发现中龄林亚乔木层的山乌柏、灌木层的鹅掌柴,成熟林亚乔木层的狭基润楠、灌木层的三桠苦,过熟林亚乔木层的鹅掌柴、灌木层的组子果,在各自的群落中对资源的利用能力和环境适应能力强,在群落中分布广泛,物种个体数量多,所以它们的生态位宽度较大,在群落中属于优势种群。而中龄林亚乔木层的黄毛榕、灌木层的藤黄檀;成熟林亚乔木层的黄连木、南酸枣、木油桐、山乌柏,灌木层的台湾

榕;过熟林亚乔木层的石楠、芳樟润楠,灌木层的香楠等分布较为集中,种群数量少,重要值较小,在群落中的地位较低,对环境适应能力较差,生态位宽度较小,说明这些物种分布范围较窄,倾向于特化种^[23],在群落演替进行阶段容易被其他物种所取代。

3.2 生态位宽度与生态位重叠

生态位重叠指的是两个或两个以上的生态位相似的物种生活于同一空间时分享或竞争共同资源的现象^[24]。生态位重叠指数可表征物种间对同一资源利用能力的差异性和竞争关系,生态位重叠指数越大说明物种间对资源的需求越相似,物种间可能会产生激烈的竞争^[25]。往往生态位宽度大的物种,都会产生较大的生态位重叠^[26,27]。本研究中马尾松中龄林亚乔木层的山乌柏与鹅掌柴,灌木层的三桠苦和火力楠之间的相互关系符合这一规律。生态位宽度较小的两个物种间有较高的生态位重叠指数,如中龄林亚乔木层的牛耳枫和樟,成熟林亚乔木层的南酸枣和山乌柏等,说明生态位重叠与生态位宽度之间没有绝对的正相关关系。这可能与马尾松人工林林窗的形成有关。相关研究表明^[28],林窗的形成可改变马尾松人工林林下的小生境。由于生境的差异性,有些物种会倾向于在局部适宜的区域有较高的聚集度,比如牛耳枫、樟、南酸枣和山乌柏均为喜光植物,在林窗处生长良好,而适宜生境外的地方分布较少,以致于这些物种生态位宽度较小,但具有较高的生态位重叠。

本研究中,各群落物种生态位重叠指数均较大,反映的是马尾松林下物种生态位特性较为相似,能较好地利用林下资源,这与康冰等^[12]的研究结论一致。随着近自然恢复演替的进行,马尾松人工林亚乔木层物种生态位重叠程度逐渐降低,如中龄林生态位重叠指数均值为0.74,成熟林均值为0.53,过熟林均值为0.50;灌木层物种生态位重叠程度随着演替进行而增加,如中龄林生态位重叠指数均值为0.74,成熟林均值为0.76,过熟林均值为0.89。造成该现象的原因可能是在演替的过程中亚乔木层比灌木层更早地进入稳定阶段。相关研究表明^[29],随着森林群落的恢复,乔木层在针阔混交林阶段群落结构趋于稳定,灌木层需演替到常绿阔叶林阶段结构才稳定。亚乔木层物种随着群落演替的进行,生态位的分化程度越高,物种间的竞争逐渐变弱,林下亚乔木层物种间关系趋向稳定,所以在群落中随着演替的进行物种间的生态位重叠指数均值出现下降的趋势。这一结论与张明霞等^[30]在秦岭天然次生林优势种群的研究中所

得出的,在针阔混交林阶段,乔木层优势种群间联结较为松散,具有一定的独立性,基本趋于稳定,灌木层优势种群则处于动态演替的不稳定阶段的结论基本一致。而灌木层物种由于受可利用资源和自身生物学特性的限制,扩散范围相对较小,物种分布较为集中,物种种类比同恢复阶段的乔木层更为丰富^[31],物种间的生态位分离程度较低,导致随着演替的进行灌木层物种的生态位重叠指数均值增加。

4 结论

随着近自然恢复的进行,马尾松人工林林下优势种发生改变,优势种的变化趋势为强生阳性树种-阳性树种-半阳性树种。亚乔木层中,中龄林优势种为山乌柏,成熟林为狭基润楠,过熟林为鹅掌柴;灌木层中,中龄林优势种为鹅掌柴,成熟林为三桠苦,过熟林为纽子果;随着亚乔木层物种间生态位特化程度增加,物种间的生态位重叠程度逐渐降低,灌木层物种可利用资源受限,各物种间资源利用相似度增加,生态位重叠程度逐渐升高,亚乔木层较灌木层具有更高的稳定性。在人工林近自然恢复演替进程中,宜优化物种间的配置,充分利用资源。物种的选择上,将生态位宽度大的物种作为先锋物种,以与其生态位重叠小的物种作为伴生种,以加速近自然恢复演替的进行,同时又能保持群落物种的多样性。群落物种间的配置需注意,不可将生态位重叠很大的物种配置在一起,以减少物种间的竞争,同时也要注意避免将生态位重叠程度较小的物种配置在一起,充分利用林下资源,维持群落的稳定性,加速人工林近自然恢复演替的进行。

参考文献

- [1] 张光明,谢寿昌.生态位概念演变与展望[J].生态学杂志,1997,16(6):46-51.
- [2] 牛克昌,刘恽宁,沈泽昊,等.群落构建的中性理论和生态位理论[J].生物多样性,2009,17(6):579-593.
- [3] 李婷婷,容丽,王梦洁,等.黔中喀斯特次生林主要物种的生态位及种间联结性动态变化[J].热带亚热带植物学报,2021,29(1):9-19.
- [4] 高浩杰.舟山群岛红楠群落物种多样性研究[D].杭州:浙江农林大学,2019.
- [5] 林建勇,李娟,梁瑞龙.灌木层的叉叶苏铁种内和种间竞争[J].森林与环境学报,2019,39(2):159-164.
- [6] 魏志兵,柴毅,罗静波,等.长湖浮游植物优势种季节演替及生态位分析[J].水生生物学报,2020,44(3):612-

- 621.
- [7] 邢海涛. 马尾松针阔混交人工林种间关系和作业法研究[D]. 北京:中国林业科学研究院,2017.
- [8] 马姜明,占婷婷,莫祖英,等. 漓江流域岩溶区櫟木群落不同恢复阶段主要共有种生态位变化[J]. 西北植物学报,2012,32(12):2530-2536.
- [9] 李玉凤,马姜明,何静桦,等. 广西不同林龄马尾松人工林土壤碳储量动态变化[J]. 广西科学,2020,27(6):638-645.
- [10] 王秀云,朱汤军,徐高福. 千岛湖马尾松群落种群生态位与种间联结[J]. 浙江林业科技,2015,35(3):36-42.
- [11] 胡正华,吴芳芳,刘巧辉,等. 古田山自然保护区马尾松林主要种群生态位研究[J]. 林业科学研究,2009,22(3):330-334.
- [12] 康冰,刘世荣,史作民,等. 南亚热带人工马尾松林下植物组成特征及主要木本种群生态位研究[J]. 应用生态学报,2005,16(9):1786-1790.
- [13] 秦佳双,李明金,宋尊荣,等. 不同年龄阶段马尾松人工林土壤水分-物理性质[J]. 广西科学,2019,26(2):245-251.
- [14] LEVINS R. Evolution in changing environments: Some theoretical explorations [M]. Princeton: Princeton University Press,1968.
- [15] PPIANKA E R. The structure of lizard communities [J]. Annual Review of Ecology and Systematics,1973,4:53-74.
- [16] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京:科学出版社,2004.
- [17] 冯宜明,陈学龙,齐瑞,等. 甘肃亚高山云杉人工林下植物种群生态位特征[J]. 草业科学,2018,35(4):807-815.
- [18] 庞圣江,张培,杨保国,等. 广西大青山西南桦人工林草本优势种群生态位研究[J]. 中南林业科技大学学报,2018,38(6):94-101.
- [19] 黄耀,王乃江,党鹏,等. 黄土高原沟壑区油松人工林林下主要种群生态位研究[J]. 内蒙古农业大学学报:自然科学版,2016,37(4):46-51.
- [20] 陈秀明,李荣伟,王乐辉,等. 岷江上游亚高山植物群落主要乔、灌木树种生态位研究[J]. 四川林业科技,2005,26(5):12-19.
- [21] 郭平平,税伟,江聪,等. 退化天坑倒石坡林下优势物种生态位特征[J]. 应用生态学报,2019,30(11):3635-3645.
- [22] 柴宗政,王得祥,张丽楠,等. 秦岭山地天然油松群落主要植物种群生态位特征[J]. 生态学杂志,2012,31(8):1917-1923.
- [23] 黄甫昭,李冬兴,王斌,等. 喀斯特季节性雨林优势种群生态位特征及其对石漠化地区植被修复的启示[J]. 广西科学,2018,25(5):599-610.
- [24] 刘润红,常斌,荣春艳,等. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种群生态位[J]. 应用生态学报,2018,29(12):3917-3926.
- [25] 俞筱押,余瑞,黄娟,等. 贵州茂兰喀斯特森林四药门花群落优势种群生态位特征[J]. 生态学杂志,2017,36(12):3470-3478.
- [26] 刘润红,陈乐,涂洪润,等. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结[J]. 生态学报,2020,40(6):2057-2071.
- [27] 袁志忠,何丙辉. 生态位理论及其在植物种群研究中的应用[J]. 福建林业科技,2004,31(2):123-127.
- [28] 姚俊宇,伍炫蓓,孙千惠,等. 林窗大小对川西马尾松人工林林下物种多样性和生物量的影响[J]. 应用与环境生物学报,2018,24(2):214-220.
- [29] 刘鸿雁. 缙云山森林群落次生演替中土壤特性动态变化及其影响因素研究[D]. 重庆:西南农业大学,2005.
- [30] 张明霞,王得祥,康冰,等. 秦岭华山松天然次生林优势种群的种间联结性[J]. 林业科学,2015,51(1):12-21.
- [31] 杨红震. 河南伏牛山区栎类天然次生林群落结构与生物量、碳储量研究[D]. 郑州:河南农业大学,2016.

Niche Dynamics of Understory Woody Plants During the Near-natural Restoration of *Pinus massoniana* Plantations in Southern Subtropics

LI Lu^{1,2,3}, WANG Yongqi^{2,3}, MA Jiangming^{1,2,3}, ZHANG Hui^{2,3}, HUANG Liuxin^{2,3},
MO Yanhua^{1,2,3}, LI Mingjin⁴

(1. Institute for Sustainable Development and Innovation, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541006, China; 2. College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541006, China; 3. Guangxi Key Laboratory of Superior Timber Trees Resource Cultivation, Nanning, Guangxi, 530002, China; 4. Zhenlong Forest Farm of Hengzhou, Nanning, Guangxi, 530327, China)

Abstract: In order to understand the dynamic changes of the niche characteristics of the main woody plants under the *Pinus massoniana* plantations of near-natural recovery in southern subtropical of Guangxi, based on community survey, the method of "space instead of time", the Levins niche breadth index and the Pianka niche overlap index were used to quantitatively analyze the niche of wood plant populations in the understory trees and shrub layer of *P. massoniana* plantations. The results showed that *Sapium discolor* in the understory trees and *Schefflera heptaphylla* in the shrub layer of the middle-aged *P. massoniana* plantations, *Machilus attenuate* in the understory trees and *Evodia lepta* in the shrub layer of mature *P. massoniana* plantations, *S. heptaphylla* in the understory trees and *Ardisia palysticta* in the shrub layer of the overripe *P. massoniana* plantations, exhibited larger niche breath and belonged to the dominant population in their respective communities. Species with greater importance value generally had larger niche breadth, but the order between the two was not exactly the same, and there was no significant positive correlation between niche breadth and niche overlap. With the advancing of near-natural restoration in *P. massoniana* plantations from middle-aged forest to mature forest to overripe forest, the degree of niche differentiation among species in the understory trees increased, while the degree of niche overlap gradually decreased. Species in the shrub layer were limited by available resources and their own biological characteristics, and the niche differentiation among species was not obvious and the degree of niche overlap increased. The understory trees in *P. massoniana* plantations communities had higher stability than the shrub layer.

Key words: niche breadth, niche overlap, near-natural restoration, *Pinus massoniana* plantations, Guangxi south subtropical zone

责任编辑: 陆雁, 陆媛峰



微信公众号投稿更便捷

联系电话: 0771-2503923

邮箱: gxxk@gxas.cn

投稿系统网址: <http://gxxk.ijournal.cn/gxxk/ch>