

大岗山毛竹林中主要树种生态位及 DCA 排序分析

杨清培¹, 王 兵², 郭起荣³, 杨光耀¹, 赵广东², 余定坤¹, 宋庆妮¹

(1. 江西农业大学/江西省竹子种质资源与利用重点实验室, 江西 南昌 330045; 2. 中国林业科学研究院 森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 3. 国家林业局 国际竹藤中心, 北京 100102)

摘要: 为探讨竹林中毛竹(*Phyllostachys edulis*)与木本植物间的生态位关系, 主要采用 Levins、MacArthur-Levins 和 Pearson 等指数, 对江西大岗山天然毛竹林中 20 个主要树种的生态位宽度、生态位重叠及种间相关性等生态特征进行了分析和 DCA 排序研究。结果表明: 毛竹是竹林中最强的优势种, 其生态位最宽($B_A = 0.711$), 且对其他树种生态位重叠度较大($O_{ij} > 0.30$), 而其他多数树种对毛竹生态位重叠度则较小($O_{ji} < 0.25$), 说明它对其他树种具有较明显竞争优势。同时, 竹林内种间负关联种对数占 67.89%, 大多树种间存在较大的生态异质性与资源利用差异性, 它们可长期共存, 形成较为稳定的竹木混交林, 尤其是毛竹与丝栗栲、山乌桕、杉木等树种更易形成竹阔(杉)混交林。

关键词: 毛竹林; 生态位; DCA 排序; 大岗山

中图分类号: S795.7; Q948.15 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2012)06-1163-08

Niche Characteristics and DCA Ordination of Main Species of *Phyllostachys edulis* Forests in Dagangshan Mountain, Jiangxi Province

YANG Qing-pei¹, WANG Bing², GUO Qi-rong³, YANG Guna-yao¹,
ZHAO Guang-dong², YU Ding-kun¹, SONG Qing-ni¹

(1. Jiangxi Provincial Key Laboratory for Bamboo Germplasm Resources and Utilization, JAU, Nanchang 330045, China; 2. Institute of Forest Ecology Environment and Protection, CAF, Beijing 100091, China; 3. International Centre for Bamboo and Rattan, SFA, Beijing 100102, China)

Abstract: In order to better understand the relationship between *Phyllostachys edulis* and trees, the niches, interspecific association and DCA ordination of 20 dominant species in *Ph. edulis* forests in Dagangshan Mountain in Jiangxi Province were studied by the methods of indexes of Levins, MacArthur-Levins and Pearson. The results indicated as follows: *Ph. edulis*, with largest niche breadth ($B_A = 0.711$) and larger niche overlap to trees ($O_{ij} > 0.30$), was the dominant species, a superior competitor for resources to trees. Meanwhile species-pairs of negative interspecific association accounted for 67.89%, showing that most species in bamboo forest were greatly different in ecological characteristics and resource exploitation with each other. These species, especially *Castanopsis fargesii*, *Sapium discolor* and *Cunninghamia lanceolata*, could construct bamboo-broadleaved (firry) mixed forest along with *Ph. edulis*.

Key words: *Phyllostachys edulis* forest; niche; DCA order; Dagangshan Mountain

收稿日期: 2012-03-28 修回日期: 2012-09-18

基金项目: 国家自然科学基金(31260120)、江西省教育厅科学技术研究项目(GJJ08192)和大岗山国家级森林生态站资助
作者简介: 杨清培(1970—)男, 副教授, 博士, 主要从事竹林生态与养分管理研究, E-mail: Qingpeiyang@126.com。

毛竹(*Phyllostachys edulis*) 林是我国重要的森林资源之一,它具有速生丰产、用途广泛等特点,且表现出良好的生态与经济效益^[1-3]。但随着社会对毛竹笋材需求的急剧增加,各地对毛竹林实行高强度的集约经营^[3-5],毛竹林物种组成、群落结构都发生了急剧的变化,从而引发了物种多样性丧失、水土流失、土壤质量下降等生态环境问题^[6-8]。为此,有学者反对纯林化经营,提倡竹木混交^[1]。那么,一个健康的竹木混交林将具有怎样的物种组成? 其种间关系怎样? 毛竹与其他树种关系又是怎样的呢?

物种生态位、种间相关性和 DCA 排序都是研究群落结构与功能、群落内物种关系、群落演替及种群地位与作用等方面的重要工具^[9-12]。近年来,国内外在生态位理论与计测^[11,13-15]、种间联结与相关性^[16-17]和 DCA 排序技术具体应用^[18-19]等方面已开展了大量的研究工作,并在森林群落优势种群生态位研究^[20-22]和森林群落排序研究^[18-19]中得到了广泛的应用,但对毛竹林组成树种生态位研究未见报道。为此开展毛竹林主要树种生态位、种间相关性等问题的研究,将有助于了解毛竹林物种组成及其相互关系,为进一步研究毛竹林的群落稳定性、经营管理、竹林扩张机理等方面提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 自然概况

大岗山位于江西省分宜县境内,27°30′~27°50′N,114°30′~114°45′E,属亚热带湿润气候区,年平均气温 15.8~17.7℃,年平均降水量为 1591 mm,降水主要集中在 4—6 月,年平均蒸发量为 1503 mm。常绿阔叶林是本地区的地带性植被,也是森林演替系列的顶级群落^[23]。但由于 20 世纪长期采伐干扰,地带性常绿阔叶林的结构与群落环境受了极大的破坏,毛竹靠其地下茎(鞭)的强大的繁殖能力迅速蔓延发展,形成了大面积的竹阔混交林,或在局部地段还形成了毛竹纯林。

1.2 研究方法

1.2.1 样地调查 2007—2009 年,在对大岗山毛竹林群落全面踏查的基础上,根据海拔高度、群落类型和立地条件等环境因子,共设 19 个样地,样方面积为 1200 m²。采用相邻格子法^[24],对样地内所有树种(*DBH*≥5 cm)进行每木检尺,记录种名、胸径、高度和多度等。同时测定每块样地的海拔、坡度和坡向等环境因子(表 1)。

1.2.2 数据处理 (1) 重要值(*IV*)。它是计量某物种在群落中重要性的常用指标^[10,24],其计算式为:

$$IV = (\text{相对密度 } RD + \text{相对多度 } RA + \text{相对频度 } RF) / 3 \tag{1}$$

IV 取值范围: 0~100

(2) 生态位宽度(*B*)。利用重要值作为物种数据的综合指标,采用 Levins 指数计算生态位宽度^[10,25-26]:

$$B_i = \frac{1}{\sum_{k=1}^m P_{ik}^2} \tag{2}$$

式②中,*B_i*为物种*i*的生态位宽度,*P_{ik}*为物种*i*利用资源状态*k*的资源比例,即*P_{ik}*=*n_{ik}*/*N_i*,*n_{ik}*为物种*i*利用资源状态*k*的数量(本文以物种*i*在第*k*个样方的重要值表示),*N_i*为物种*i*的总数量,*m*为样方数。同时,Hurlbert^[26]提出,Levins 生态位宽度可标准化为:*B_A*=(*B_i*-1)/(*r*-1)。

(3) 生态位重叠(*O*)。采用 MacArthur-Levins 指数计算种间生态位重叠^[10,26]:

$$O_{(i,j)} = \frac{\sum_{k=1}^m P_{ik}P_{jk}}{\sum_{k=1}^m P_{ik}^2} \text{ 或 } O_{(j,i)} = \frac{\sum_{k=1}^m P_{ik}P_{jk}}{\sum_{k=1}^m P_{jk}^2} \tag{3}$$

式③中,*O_(i,j)*为物种*i*对物种*j*的生态位重叠指数,*O_(j,i)*物种*j*对物种*i*的生态位重叠指数,且*P_{ik}*、*P_{jk}*同②式。*O_(i,j)*或*O_(j,i)*取值范围: 0~1gr。

(4) 种间相关性(*r*)。是指不同种类在空间分布上的相互关联性,它不局限于物种存在与否的二元数据,同时还涉及它们的数量多少,是一种定量的关系,结果接近实际^[10]。将成对物种的定量数据代入*r*公式,计算其种间相关性,并检验其显著性。

$$r_{(i,j)} = \frac{\sum_{k=1}^m (n_{ki} - n_i)(n_{kj} - n_j)}{\sqrt{\sum_{k=1}^m (n_{ki} - n_i)^2 \sum_{k=1}^m (n_{kj} - n_j)^2}} \quad (4)$$

式④中 n_{ik} 、 n_{jk} 同②~③式, 为两个物种的数量值 n_i 、 n_j 为其平均值, m 为样方数。 $r_{(i,j)}$ 取值范围: $-1 \sim +1$ 。

(5) DCA 排序。以重要值为指标, 采用除趋势面分析(DCA)方法, 可反映物种空间分布格局和生态适应性^[10], 评价与检验生态位重叠与种间相关性。DCA 分析由 PC - ORD (Version 4) 分析软件完成^[18, 27], 其他计算通过 Matlab6.5 和 Excel2007 完成。

表 1 各实验样地基本概况

Tab.1 General conditions of sampling plots of *Ph. edulis* forest

样地 Plot	海拔/m Alt.	坡向 Aspect	坡度/° Slope degree	坡位 Slope position	物种丰富度 Species richness	多样性指数 Shannon index	均匀度 Pielou eveness	生态优势度 Ecological dominant
1	587	西坡	45	中坡	21	1.40	0.46	0.43
2	728	东坡	40	上坡	27	1.78	0.54	0.29
3	430	南坡	45	下坡	36	1.60	0.45	0.43
4	868	向南	38	中坡	47	2.61	0.68	0.13
5	550	西南	25	下坡	59	3.17	0.78	0.07
6	540	东坡	25	上坡	21	1.80	0.59	0.27
7	360	西坡	37	下坡	41	2.67	0.72	0.10
8	800	东坡	20	上坡	52	2.87	0.73	0.10
9	590	东坡	22	下坡	26	1.73	0.53	0.30
10	350	南坡	30	下坡	30	1.79	0.52	0.29
11	570	北坡	32	中坡	57	2.88	0.71	0.13
12	524	南坡	20	中坡	48	2.90	0.75	0.10
13	430	北坡	30	下坡	34	2.41	0.68	0.15
14	360	北坡	40	中坡	50	2.82	0.72	0.11
15	400	北坡	25	中坡	44	2.64	0.70	0.13
16	527	东坡	22	上坡	28	2.13	0.64	0.24
17	370	西坡	53	下坡	37	2.48	0.69	0.15
18	405	南坡	21	上坡	48	2.84	0.73	0.09
19	280	南坡	20	下坡	15	1.52	0.56	0.36

2 结果与分析

2.1 重要值及其生态位宽度

大岗山 19 个毛竹林样地共调查到乔木树种 183 种, 隶属 61 科 109 属, 其中樟科和壳斗科最多, 均为 16 种, 其次是山茶科和大戟科, 说明毛竹林物种组成具有地带性植物区系特征^[28]。

根据物种平均重要值大小列出前 20 位物种, 并计算其生态位宽度(表 2)。由表 2 可知, 毛竹重要值最大(20.630), 其次是丝栗栲(5.695)、杉木(5.338)等, 最小的是杨梅(0.691)。同时, 根据 Levins 生态位宽度指数(B_i), 可将毛竹林内 20 个主要树种分成 3 个类型: 即宽生态位($B_i \geq 6.0$)、中生态位($2.0 \leq B_i < 6.0$)、窄生态位($B_i < 2.0$)。其中毛竹、日本杜英、青冈、鹿角杜鹃、拟赤杨、丝栗栲、杉木 7 树种属宽生态位类型, 薄叶润楠、银木荷、刨花楠、马银花、山乌桕、虎皮楠、柃木、小叶青冈、马尾松等 9

树种属中生态位类型,木荷、猴欢喜、红翅槭等 4 种属窄生态位类型。

物种生态位宽度反映它对环境资源的利用状况,生态位宽度越大,说明它对环境的适应能力越高,分布范围越广^[29]。毛竹的重要值和生态位宽度都远远大于丝栗栲、杉木等树种,这表明毛竹对本区环境具有较强的适应能力和竞争力,能在竹林中处于绝对优势地位,在形成和构建森林环境起着重要作用。

表 2 毛竹林优势种群的生态位宽度

Tab. 2 The niche breadth of dominant populations in *Ph. edulis* forest

编号 No.	物种 Speices	平均重要值 Mean important value (<i>MIV</i>)	生态位宽度 Levins niche breadth(<i>B_i</i>)	标准化生态位 Standardized niche breadth(<i>B_A</i>)	生态位排序 Niche order	生态位等级 Niche class
1	毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	20.630	13.797	0.711	1	W
2	丝栗栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	5.695	6.569	0.309	6	W
3	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	5.338	6.051	0.281	7	W
4	鹿角杜鹃 <i>Rhododendron latoucheae</i>	4.321	7.537	0.363	4	W
5	拟赤杨 <i>Alniphyllum fortunei</i>	3.796	6.875	0.326	5	W
6	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	3.640	8.603	0.422	3	M
7	薄叶润楠 <i>Machilus leptophylla</i>	2.469	3.578	0.143	8	M
8	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis gracilis</i>	2.228	2.812	0.101	15	M
9	山乌桕 <i>Sapium discolor</i>	1.996	3.254	0.125	12	M
10	刨花楠 <i>Machilus pauhoi</i>	1.825	3.365	0.131	10	M
11	日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	1.763	9.210	0.456	2	W
12	马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1.745	2.253	0.070	16	M
13	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	1.599	3.342	0.130	11	M
14	红翅槭 <i>Acer fabri</i>	1.436	1.349	0.019	19	N
15	银木荷 <i>Schima argentea</i>	1.156	3.553	0.142	9	M
16	虎皮楠 <i>Daphniphyllum oldhamii</i>	1.148	3.230	0.124	13	M
17	柃木 <i>Eurya japonica</i>	1.065	2.890	0.105	14	M
18	猴欢喜 <i>Sloanea sinensis</i>	0.980	1.539	0.030	18	N
19	木荷 <i>Schima superba</i>	0.764	1.996	0.055	17	N
20	杨梅 <i>Myrica rubra</i>	0.691	1.262	0.015	20	N

W - 宽生态位 Wide niche, M - 中生态位 Medium niche, N - 窄生态位 Narrow niche.

2.2 种间生态位重叠

大岗山毛竹林主要树种生态位重叠情况(表 3)。按生态位重叠指数大小,将生态位重叠程度分成 0、1、2、3、4 五个等级,分别表示完全分离 ($O = 0$)、部分重叠($0 < O < 0.25$)、中等重叠($0.25 \leq O < 0.50$)、较大重叠($0.5 \leq O < 0.75$)和高度重叠($O \geq 0.75$) (图 1)。从表 3、图 1 可看出,20 个主要树种构成 190 种对。从 O_{ij} 值来看,生态位分离(0 级) 57 对、部分重叠(1 级) 88 对、中等重叠(2 级) 36 对、较大重叠(3 级) 8 对和高度重叠(4 级) 1 对,分别占总对数的 30.00%、46.32%、18.95%、4.21%、0.53%;从 O_{ij} 来值来看,其 0、1、2、3、4 重叠等级的物种对分别占总对数的 28.95%、27.89%、21.58%、13.16% 和 8.42%。不论 O_{ij} 值还是 O_{ij} 值,毛竹林内生态位重叠度较低(0 1 级) 树种对占 145 对或 108 对,占总种对数的 76.32% 或 56.84%,而重叠程度较大(4、5 级) 种对仅占 4.74% 或 20.48%。因为种间生态位重叠越小,生态位分化起明显,竞争就越小^[10],所以大岗山毛竹林中主要树种间生态异质性较大,对环境资源利用分化明显。

表 3 毛竹林主要树种的生态位重叠指数

Tab.3 The niche overlap of dominant species in *Ph. edulis* forest

物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		0.65	0.86	0.60	0.71	0.52	0.87	0.58	0.40	0.73	0.70	1.09	0.61	0.46	0.46	0.37	0.30	1.25	0.56	1.07
2	0.31		0.21	0.24	0.24	0.51	0.11	0.00	0.74	0.43	0.35	0.09	0.33	0.00	0.35	0.86	0.22	0.00	0.62	0.29
3	0.38	0.20		0.14	0.33	0.16	0.46	0.14	0.30	0.32	0.40	0.33	0.04	0.16	0.27	0.21	0.10	0.00	0.33	0.59
4	0.33	0.28	0.18		0.11	0.29	0.00	0.62	0.16	0.05	0.32	0.92	0.32	0.00	0.85	0.20	1.06	0.05	0.00	0.16
5	0.35	0.25	0.38	0.10		0.33	0.78	0.20	0.20	0.81	0.35	0.07	0.18	1.79	0.15	0.04	0.27	0.44	0.12	0.20
6	0.33	0.67	0.23	0.33	0.41		0.43	0.39	0.73	0.67	0.67	0.00	0.97	0.39	0.15	0.84	0.21	0.34	0.69	0.00
7	0.23	0.06	0.27	0.00	0.40	0.18		0.00	0.03	0.39	0.24	0.00	0.00	0.61	0.00	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00
8	0.12	0.00	0.07	0.23	0.08	0.13	0.00		0.00	0.00	0.03	0.03	0.62	0.01	0.34	0.00	0.21	0.43	0.00	0.00
9	0.09	0.37	0.16	0.07	0.10	0.28	0.02	0.00		0.11	0.23	0.00	0.20	0.00	0.29	0.65	0.00	0.00	0.71	0.00
10	0.18	0.22	0.18	0.02	0.39	0.26	0.37	0.00	0.12		0.27	0.00	0.10	0.14	0.00	0.20	0.14	0.00	0.00	0.00
11	0.47	0.48	0.61	0.39	0.47	0.71	0.63	0.10	0.65	0.75		0.48	0.48	0.67	0.19	0.96	0.21	0.00	0.49	0.06
12	0.18	0.03	0.12	0.27	0.02	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.12		0.00	0.00	0.04	0.00	0.03	0.00	0.34	0.72
13	0.15	0.17	0.02	0.14	0.09	0.38	0.00	0.74	0.21	0.10	0.18	0.00		0.01	0.00	0.39	0.00	0.51	0.19	0.00
14	0.04	0.00	0.03	0.00	0.35	0.06	0.23	0.00	0.00	0.06	0.10	0.00	0.00		0.00	0.00	0.01	0.06	0.00	0.00
15	0.12	0.19	0.16	0.40	0.08	0.06	0.00	0.44	0.32	0.00	0.07	0.06	0.00	0.00		0.16	0.29	0.00	0.00	0.00
16	0.09	0.42	0.11	0.09	0.02	0.32	0.00	0.00	0.64	0.19	0.34	0.00	0.38	0.00	0.14		0.00	0.00	0.45	0.00
17	0.06	0.10	0.05	0.41	0.11	0.07	0.02	0.22	0.00	0.12	0.07	0.04	0.00	0.02	0.24	0.00		0.00	0.00	0.00
18	0.14	0.00	0.00	0.01	0.10	0.06	0.00	0.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.06	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00
19	0.08	0.19	0.11	0.00	0.03	0.16	0.00	0.00	0.44	0.00	0.11	0.30	0.11	0.00	0.00	0.28	0.00	0.00		0.92
20	0.10	0.06	0.12	0.03	0.04	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.58

表中物种编号同表 2。The species codes identified with table 2.

另外,从毛竹与其他 19 树种的生态位重叠关系 (O_{ij}) 看,它与杉木、薄叶润楠、杨梅、马尾松、猴欢喜是高度重叠(4 级),与青冈、木荷、小叶青冈、丝栗栲、拟赤杨、刨花楠等 9 种是较大重叠(3 级),与柃木、虎皮楠、山乌桕、红翅槭、银木荷是中等重叠(2 级),即毛竹对其他树种的生态位重叠度都在 2 级以上 ($O_{ij} > 0.30$),说明毛竹可与其他树种进行生境或资源竞争,形成竹木混交林。但从其他树种对毛竹的生态位重叠指数 (O_{ji}) 看,除杉木、丝栗栲、拟赤杨、日本杜英、鹿角杜鹃、青冈等 6 种树种外,其他 13 种树种对毛竹生态位只有较低重叠度(1 级) ($O_{ji} < 0.25$),说明大多数树种对毛竹资源利用竞争性妨碍较小。毛竹与其他树种间的生态位重叠关系一定程度解释了毛竹林能不断向邻近森林扩张的原因。

2.3 种间相关性

种间相关性是指植物在空间分布上的相互关联性。如不同植物具有相近的生物学特性或相似的生境适应性,则其种间相关表现为正相关,反之,则表现为负相关^[10,30]。大岗山毛竹林主要树种种间相关性(表 4、表 5)。

由表 4、表 5 可知,竹林内 20 种主要树种构成的 190 种对,其中正关联、负关联及无关联的种对数分别为 55、129 和 6 对,分别占总对数的 28.95%、67.89%、3.16%。较高比例负关联说明毛竹林内主要树种间存在较大生态异质性和生境差异性。

从毛竹与其他 19 种树种的相关性看,除了与杉木、薄叶润楠、刨花楠等 6 树种有着不显著的正相关

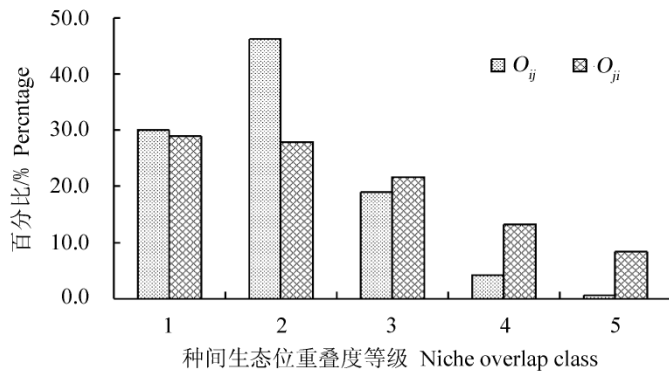


图 1 大岗山毛竹林主要树种生态位重叠度分配格局

Fig.1 The distribution pattern of niche overlap between main species in *Ph. edulis* forest

外,它与丝栗栲、青冈、拟赤杨等 13 树种成负相关,说明毛竹与其他 19 树种具有不同的生物学特性和生态需求,容易与之形成竹木混交林^[3,31-32]。

表 4 大岗山毛竹林种间相关性系数半矩阵

Tab. 4 Half-matrix of interspecific association test in *Ph. edulis* forest

1																				
-0.13	2																			
0.21	-0.19	3																		
-0.23	-0.18	-0.31	4																	
-0.03	-0.17	0.02	-0.44	5																
-0.42	0.32	-0.31	-0.20	-0.06	6															
0.16	-0.24	0.15	-0.39	0.42	-0.02	7														
-0.13	-0.3	-0.16	0.19	-0.14	-0.05	-0.20	8													
-0.33	0.38	-0.02	-0.22	-0.15	0.25	-0.19	-0.19	9												
0.01	0.08	0.00	-0.32	0.43	0.21	0.24	-0.19	-0.07	10											
-0.05	0.00	0.17	-0.15	-0.02	0.41	0.14	-0.32	0.15	0.24	11										
0.30	-0.19	0.01	0.39	-0.23	-0.33	-0.18	-0.12	-0.17	-0.17	0.00	12									
-0.12	-0.01	-0.28	-0.07	-0.17	0.48*	-0.22	0.61*	0.04	-0.1	0.00	-0.17	13								
-0.17	-0.2	-0.10	-0.22	0.82***	-0.03	0.3	-0.11	-0.13	-0.02	0.10	-0.10	-0.12	14							
-0.29	0.00	-0.05	0.45	-0.21	-0.29	-0.23	0.27	0.15	-0.22	-0.28	-0.11	-0.22	-0.13	15						
-0.36	0.49*	-0.11	-0.18	-0.31	0.35	-0.22	-0.19	0.57*	0.02	0.43	-0.17	0.26	-0.13	-0.04	16					
-0.40	-0.11	-0.2	0.57*	-0.08	-0.20	-0.17	0.07	-0.19	-0.04	-0.23	-0.12	-0.20	-0.10	0.11	-0.19	17				
0.35	-0.22	-0.2	-0.21	0.05	-0.07	-0.14	0.24	-0.13	-0.14	-0.29	-0.11	0.26	-0.02	-0.14	-0.13	-0.13	18			
-0.13	0.2	0.01	-0.28	-0.17	0.17	-0.17	-0.14	0.49*	-0.16	0.00	0.23	0.01	-0.09	-0.16	0.25	-0.15	-0.10	19		
0.21	-0.03	0.16	-0.13	-0.09	-0.24	-0.13	-0.11	-0.12	-0.12	-0.22	0.50*	-0.12	-0.07	-0.13	-0.12	-0.11	-0.08	0.71**20		

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$. 表中树种编号同表 2。The species codes identified with table 2.

表 5 毛竹林主要树种间相关性分析统计

Tab. 5 The statistics of correlation analysis of main species in *Ph. edulis* forest

种对 Species - pairs	正相关 Positive association		负相关 Negative association		无相关 No association	合计 Total
	显著 Significant	不显著 No significant	显著 Significant	不显著 No significant		
种对 Species - pairs	9	46	0	129	6	190
比例 Percentage	4.74	24.21	0.00	67.89	3.16	100.00

2.4 DCA 排序与树种生态型划分

毛竹林 20 种主要树种 DCA 排序分析结果(图 2)。从图 2 可看出,DCA1 轴是土壤含水量由高到低变化梯度轴,DCA2 轴是土壤肥力由高到低变化梯度轴。20 种树种可大致划分成 4 种生态类型。

(1)耐旱肥沃型植物(I型):主要包括银木荷、小叶青冈、鹿角杜鹃、马银花,它们对土壤水肥条件要求不高,都具有较强耐旱性,主要分布于山坡阔叶林或针阔混交林中。

(2)中生肥沃型植物(II型):主要包括毛竹、丝栗栲、杉木、青冈、日本杜英、虎皮楠、山乌桕。它们多喜土壤深厚湿润,排水良好中生环

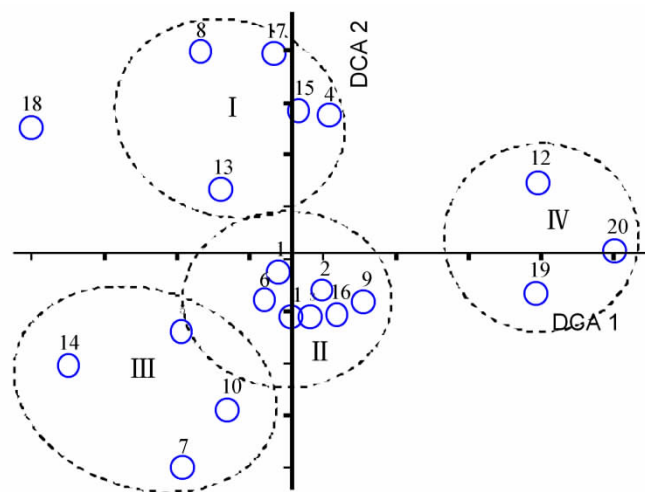


图 2 大岗山毛竹林主要树种 DCA 二维排序图

Fig. 2 Two-dimensional DCA ordination diagram of the 20 main species in *Ph. edulis* forest in Dagangshan mountain

境,都是亚热带常绿阔叶林干扰后自然恢复过程中出现的树种,毛竹更易与之形成次生性混交林。

(3) 喜湿喜肥型植物(Ⅲ):主要包括红翅槭、薄叶润楠、刨花楠、拟赤杨4树种,它们喜疏松肥沃、湿润排水良好的土壤,主要分布山沟、山谷潮湿地段。

(4) 中生耐瘠型植物(Ⅳ型):主要有马尾松、木荷和杨梅。它们都比耐旱耐瘠,对土壤改良能力较强,是本地森林群落演替的先锋树种,容易形成松阔混交。

3 结论与讨论

3.1 毛竹林中主要树种重要值和生态位宽度特征

重要值是衡量物种在群落中的地位、作用以及优势程度的综合数量指标^[25]。生态位宽度反映了物种对资源的利用程度和对环境的适应情况,生态位宽度越大,对环境的适应能力越强。选取重要值作为资源利用的参数,得出的生态位宽度还具有多维的意义^[10, 25]。一般来说,因优势种数量多、生物量大,对整个群落环境构建具有重要作用,在群落中具有较强的生态适应能力和资源利用能力,故其生态位宽度往往较大^[29]。大岗山毛竹不但重要值最大,而且生态位最宽,可见它在群落中占有明显优势地位,对资源利用较为充分;其次是青冈、鹿角杜鹃、拟赤杨、丝栗栲、杉木等树种,它们不但重要值较大,而且生态位也较宽,说明它们不但能与毛竹形成竹木混交林,而且还是可能成为共优种;重要值与生态位较小树种是猴欢喜、红翅槭和杨梅,它们对环境资源的利用能力较弱,生态适应范围较窄。然而,物种重要值与生态位宽度并不完全一致,如日本杜英,虽个体不大,数量不多,重要值不高,但它生态位宽度较大,可能因为它适应能力强,在大多数生境都有分布。

3.2 毛竹林中主要物种生态位重叠与种间相关性

当不同物种利用或共同占有同一资源(食物、营养成分和空间等)时,就会出现生态位重叠现象,而且生态位重叠越大,竞争就越激烈^[24, 33]。种间相关性是指植物在空间分布上的相互关联性,如果不同植物具有相近的生物学特性和相似的生境适应性,那么其种间相关表现为正相关,反之则表现为负相关^[29]。所以,生态位重叠和种间相关性分析在反映群落物种关系方面具有一定的联系。从前文生态位重叠与相关性分析可知,大岗山毛竹林中主要20种主要树种相互构成的190种对中,生态位重叠较大(3级A级)的种对数仅占4.21%(O_{ij})或13.16%(O_{ji}),而生态位重叠较小(0级,1级)的种对数高达76.32%或56.84%;同时种间正相关种对数也仅占28.95%,而负相关与无相关种对占71.05%,可见种间生态位重叠与相关性分析结果相似,二者都说明了毛竹林内主要树种间具有较大的生态异质性和资源利用差异性,生态位分化明显。因此,大多数树种能长期共存于毛竹林,从而形成物种丰富、结构稳定的竹木混交林。

3.3 DCA 排序与物种生态特性及种间关系

DCA 排序图可以综合反映植物间的生态特性相似程度及其空间分布的综合对比关系^[10]。生态位较窄的树种多分布于排序图的外围,如杨梅、木荷、猴欢喜、红翅槭等,而生态位较宽的树种多位于排序图的中心,如毛竹、日本杜英、丝栗栲、杉木、青冈等(图2)。同时,结合生态位重叠表(表3)和种间相关性表(表4)还可知,生态位重叠度大或相关性较大的种对,在排序图中一般都相邻或相近,如毛竹-青冈、青冈-丝栗栲、虎皮楠-山乌桕等。同时,可根据DCA排序图对林内树种进行生态型划分。本文可将毛竹林内主要20种树种分成4种生态类型,即耐旱肥沃型植物(Ⅰ型)、中生肥沃型植物(Ⅱ型)、喜湿喜肥型植物(Ⅲ型)和中生耐瘠型植物(Ⅳ型)。

相同生态类型内,种间生态位重叠度明显较高。如Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ植物类型生态位重叠指数平均值(O_{ij}/O_{ji})分别为0.28/0.43、0.37/0.54、0.3/0.75、0.43/0.66,远高于整个竹林种间重叠指数平均值(0.15/0.28)。而且,其正相关种对比例分别达到70.00%、47.62%、83.33%、100.00%,也远远高于竹林平均值28.95%。然而,不同生态类型间的生态位重叠指数平均值和正相关种对比例要明显较低,如在排序图上距离较远的Ⅰ-Ⅲ、Ⅳ-Ⅲ、Ⅰ-Ⅳ的生态位重叠指数平均值分别为0.04/0.06、0.00/0.03、0.04/0.09,正相关种对比例分别为0.00、0.00和13.33%,都远远低于群落的平均水平。排序图上相邻生态类型植物间上述两个指标有所增加,但仍低于相同生态类型内部。如Ⅰ-Ⅱ、Ⅱ-Ⅲ、Ⅲ-Ⅳ类型间的生态位重叠指数平均值介于0.100~0.196/0.258~0.374,正相关种对数比例介于11.43%~42.86%,表

现出不同类型植物间的过渡性。这表明生态特性相近的物种在排序图上往往比较接近,相反则较远。可见,DCA排序方法是对生态位重叠与相关性分析的有力补充和评价。因此,应用DCA排序结合生态位特征分析,可以对毛竹林内物种资源利用和空间分布进行全面的分析。

3.4 毛竹与其他树种的关系

本区竹林中毛竹重要值最大,生态位最宽,是资源利用和生态适应性最强的优势物种,在维持竹林物种多样性和稳定性中发挥重要作用。那么它与其他物种的关系怎样呢?生态位重叠关系分析发现,它对其他树种的生态位重叠指数(O_{ij})较大,都在中等重叠等级(2级)以上($O_{ij} > 0.3$)。反之,其他树种对毛竹的生态位重叠度(O_{ji})较小($O_{ji} < 0.47$) (表4),除杉木、丝栗栲、拟赤杨、日本杜英、鹿角杜鹃、青冈等6种树外,其他树种对毛竹生态位只有较低重叠度(1级)。这说明在群落水平进行空间或资源竞争时,毛竹较其他树种具有明显优势。这在一定程度上解释了毛竹林能不断向邻近森林扩张形成竹木混交林的原因^[31-32]。

同时,相关性分析表明,虽然毛竹与杉木、薄叶润楠、刨花楠、马尾松、猴欢喜、杨梅6种树,存在不显著正相关关系外,与丝栗栲、青冈、拟赤杨等13种树种成负相关关系,可见,毛竹与这些树种资源利用差异性。DCA排序结果进一步表明,毛竹与丝栗栲、杉木、青冈、山乌桕、日本杜英、虎皮楠具有相似的生态学特征,都比较喜欢生长在土层深厚、湿润肥沃、排水透气性良好的山坡或谷地,因此,毛竹更易与之形成竹阔(杉)混交林。

总之,在毛竹林抚育经营或森林资源保护的实践中,应加强对木本植物在毛竹林中的地位和作用的认识,反对纯林化经营,不必完全伐除混交林内木本植物。同时,加强种群生态位和相关性计量研究,合理保留或补植木本植物,从而加速毛竹林向健康方向演替与恢复。

参考文献:

- [1]陈存及. 福建毛竹林生态培育与生态系统管理[J]. 竹子研究汇刊, 2004, 23(2): 1-4.
- [2]陈双林, 萧江华, 薛建辉. 竹林水文生态效应研究综述[J]. 林业科学研究, 2004, 17(3): 399-404.
- [3]高志勤, 傅懋毅. 毛竹林等不同森林类型枯落物水文特性的研究[J]. 林业科学研究, 2005, 18(3): 274-279.
- [4]郭晓敏, 牛德奎, 张斌, 等. 集约经营毛竹林平衡施肥效应研究[J]. 西南林学院学报, 2005, 25(4): 84-88.
- [5]邱尔发, 郑郁善, 洪伟. 竹林施肥研究现状及探讨[J]. 江西农业大学学报, 2001, 23(4): 551-555.
- [6]楼一平, 吴良如, 邵大方, 等. 毛竹纯林长期经营对林地土壤肥力的影响[J]. 林业科学研究, 1997, 10(2): 125-129.
- [7]徐秋芳, 徐建明, 姜培坤. 集约经营毛竹林土壤活性有机碳库研究[J]. 水土保持学报, 2003, 17(4): 16-17, 21.
- [8]郑成洋, 何建源, 罗春茂, 等. 不同经营强度条件下毛竹林植物物种多样性的变化[J]. 生态学杂志, 2003, 22(6): 1-6.
- [9]Veronika B, Kurt B, Roland F G. Living on the edge - modelling habitat suitability for species at the edge of their fundamental niche[J]. Ecological Modelling, 2008, 214: 153-167.
- [10]张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 78-177.
- [11]Silvertown J. Plant coexistence and the niche[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2004, 19(11): 605-611.
- [12]钱逸凡, 伊力塔, 胡军飞, 等. 普陀山主要植物种生态位特征[J]. 生态学杂志, 2012, 31(3): 561-568.
- [13]李德志, 刘科轶, 臧润国, 等. 现代生态位理论的发展及其主要代表流派[J]. 林业科学, 2006, 28(8): 88-94.
- [14]王莹莹, 左金淼, 刘家冈. 以态势理论为基础的更新生态位测度研究[J]. 林业科学, 2005, 41(4): 20-24.
- [15]Scott A W. Niche overlap and potential for competition and intraguild predation between size structured populations[J]. Ecology, 1992, 73(4): 1431-1444.
- [16]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.
- [17]康永祥, 康博文, 岳军伟, 等. 陕北黄土高原辽东栎(*Quercus liaotungensis*)群落类型划分及其生态位特征[J]. 生态学报, 2007, 27(10): 4096-4105.
- [18]王得祥, 蔺雨阳, 雷瑞德, 等. 秦岭山地天然油松林群落结构特征和数量分类研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(5): 867-873.
- [19]张先平, 王孟本, 余波, 等. 庞泉沟自然保护区森林群落的数量分类和排序[J]. 生态学报, 2006, 26(3): 754-761.
- [20]胡正华, 钱海源, 于明坚. 古田山国家级自然保护区甜槠林优势种群生态位[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3670-3677.

(下转第1185页)

(3) 小班综合评价法是基于森林资源二类调查的数据,所选取的评价因子主要来源于小班调查因子,有效地利用了二类调查的资源。评价方法操作简便,结果清晰明了,便于分析和比较,实用性强,只要具备一定基础知识的林业技术人员就可以进行评价,可在林场的森林经营实践中推广应用。具体操作时可根据林场森林资源现状和特点,进行适当的补充调查,使评价的结果更为客观、合理。

(4) 江西省森林资源二类调查基本上是每5年进行1次,小班设置采用固定小班法,这为小班森林资源质量的监测创造了条件。可进一步探索定期对固定小班进行质量评价,以监测各小班森林资源质量动态变化和经营成效,以便总结经验,修订或制订相应的经营技术措施,为经营好每一块林地,实现林场由粗放经营向集约经营转变提供科学依据。

参考文献:

- [1]詹昭宁. 现代林业集约化森林经营的思考[J]. 林业经济问题, 2007, 27(5): 472-479.
- [2]梁星权. 森林分类经营[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001: 157-160.
- [3]韦新良. 乡村森林生态适宜性定量评价技术研究[J]. 浙江林学院学报, 2009, 26(1): 1-6.
- [4]詹昭宁. 对当前森林经营的思考[J]. 林业资源管理, 2010(6): 1-6.
- [5]陈述彭, 鲁学军, 周成虎. 地理信息系统导论[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [6]赵惠勋, 周晓峰, 王义弘, 等. 森林质量评价标准和评价指标[J]. 东北林业大学学报, 2000, 28(5): 58-61.
- [7]马履一, 王希群, 贾忠奎, 等. 提高北京山区生态公益林质量的对策研究[J]. 西南林学院学报, 2005, 25(4): 17-23.
- [8]刘学全, 唐万鹏, 汤景明, 等. 鄂西三峡库区防护林林分质量综合评价[J]. 应用生态学报, 2002, 13(7): 911-914.
- [9]林进. 公益林与商品林分类指标体系及技术标准的研究[J]. 林业科学, 1998, 35(4): 93-100.
- [10]黄国胜, 王雪军, 孙玉军. 河北山区森林生态环境质量评价[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(5): 77-80.
- [11]蒋有绪. 国际森林可持续经营的标准与指标体系研制的进展[J]. 世界林业研究, 1997(2): 9-14.
- [12]张志云, 蔡学林, 欧阳勋志. 江西省森林立地质量评价系统研究[J]. 江西农业大学学报, 1997, 19(6): 62-74.

(上接第1170页)

- [21]刘春生, 刘鹏, 张志祥, 等. 九龙山濒危植物南方铁杉的生态位研究[J]. 武汉植物学研究, 2009, 27(1): 55-61.
- [22]王祥福, 郭泉水, 巴哈尔古丽, 等. 崖柏群落优势乔木种群生态位[J]. 林业科学, 2008, 44(4): 6-13.
- [23]李少宁, 王兵, 郭浩, 等. 大岗山森林生态系统服务功能及其价值评估[J]. 中国水土保持科学, 2007, 5(6): 58-64.
- [24]王伯荪, 余世孝, 彭少麟, 等. 植物群落学实验手册[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1996: 107-158.
- [25]王立龙, 王广林, 黄永杰, 等. 黄山濒危植物小花木兰生态位与年龄结构研究[J]. 生态学报, 2006, 26(6): 1862-1871.
- [26]张文军. 生态学研究方法[M]. 广州: 中山大学出版社, 2007: 104-112.
- [27]史作民, 刘世荣, 程瑞梅, 等. 河南宝天曼植物群落数量分类与排序[J]. 林业科学, 2000, 36(6): 20-27.
- [28]王兵, 李海静, 李少宁, 等. 大岗山中亚热带常绿阔叶林物种多样性研究[J]. 江西农业大学学报, 2005, 27(5): 678-682, 699.
- [29]杨锋伟, 余新晓, 王树森, 等. 华北土石山区天然植被种间联结和生态位研究[J]. 中国水土保持科学, 2007, 5(1): 60-67.
- [30]韩文衡, 李先琨, 叶铎桂, 等. 西北喀斯特区常绿落叶阔叶混交林种群间联结性与相关性[J]. 山地学报, 2009, 27(6): 719-726.
- [31]丁丽霞, 王祖良, 周国模, 等. 天目山国家级自然保护区毛竹林扩张遥感监测[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23(3): 297-300.
- [32]吴家森, 姜培坤, 王祖良, 等. 天目山国家级自然保护区毛竹林扩张对林地土壤肥力的影响[J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(4): 689-692.
- [34]史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 宝天曼落叶阔叶林种群生态位特征[J]. 应用生态学报, 1999, 10(3): 265-269.