

植物群落中生态位重迭的计测

王 刚

(甘肃省科学院生物研究所)

摘 要

本文阐明了生态位重迭在植物生态学研究中的重要性。指出植物群落中生态位重迭的计测有不同于动物的特殊性,并建议以群落梯度代替生态因子梯度;以生态距离间隔作为生态位重迭计测公式中的加权因子,使生态位重迭的计测简化。以甘肃省马街山林区的林下草本植物为例,计测各种对间的生态位重迭。计测分两种情况进行:其一,在光照、土壤水分、土壤有机质三维复合生态因子梯度上;其二,在群落梯度上。二者所得结果,进行了比较分析。最后在讨论中指出:计测生态位重迭时,必须区分部分重迭与完全重迭,区分样方和资源位。

一、引 言

生态位重迭(niche overlap)是最重要的生态位测度(metrics),在种群生态学和群落学的研究中占有重要地位。

生态位重迭是种间生态学相似性的标度⁽¹⁾,它被一些生态学家用作竞争方程中的竞争系数^(2,3),因而使重迭计测成为种群动态研究中引人注目的论题。生态位重迭也被用于极限相似性(limiting similarity)⁽⁴⁾及资源划分(resource partitioning)⁽⁵⁾等研究中。再者,由多个种对间的竞争系数组成的竞争矩阵常用于群落稳定性的讨论⁽⁶⁾,因而使生态位重迭的计测为群落学的研究所必需。

在植物群落学中,生态位重迭之研究亦有同样的重要性。比如,一片被破坏了森林,其封闭后的恢复演替过程,可看作是各演替种相互竞争和更替的过程。此过程可用竞

争方程组
$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} N_j}{K_i} \right)$$
来描述。此方程组中 α_{ij} 便是生态位重迭或与之

有关。如求得了 α_{ij} 并相应地求得 r_i, K_i ,那么不仅可用此方程组预测演替的终局,还可借助于作为此方程组近似的一组差分方程来描述具体的演替过程。

当然,生态位重迭在植物群落结构之形成与群落稳定性的研究中亦非常有用。但目前生态位重迭的计测以植物为对象者甚少,因之有必要探讨植物群落中生态位重迭计测之特殊性。

二、植物群落中生态位重迭计测的特殊性

要计测群落中各种对间的生态位重迭值,必须由野外调查得如下资源矩阵(resource

matrix)⁽⁴⁾:

$$\begin{pmatrix} x_{11} & \cdots & x_{1j} & \cdots & x_{1m} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ x_{i1} & \cdots & x_{ij} & \cdots & x_{im} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ x_{n1} & \cdots & x_{nj} & \cdots & x_{nm} \end{pmatrix}$$

这里 x_{ij} 为种 i 在资源位(在植物群落中为样地) j 上的种群分布数据。在动物中此数据通常为个体密度,但在植物群落中不同植物种间的个体大小差异很大,很难在同一水平上进行比较,尤其在无性繁殖系中,个体数目无法确定,因而植物种对间的重迭计测中应用种群密度的数据是不适宜的。如果应用植物群落定量分析中常用的重要值(或者盖度、生物量),则较为合理,因为这样就有了统一的可资比较的指数。于是上述“资源矩阵”中的 x_{ij} 便成了种 i 在资源位 j 上的重要值等数据。

为纠正由于资源位(或样地)在生态因子梯度上的不均匀分布而造成的计测重迭时的误差,Colwell等曾提出在计测公式中引入加权因子(weighting factor)⁽⁴⁾,但此方法计算繁复,应用不便。作者在《生态位定义及生态位重迭计测的改进公式》一文中提出计测生态位重迭的改进公式⁽⁵⁾:

$N. O. =$

$$\frac{\sum_{i_1} \cdots \sum_{i_n} \varphi(x_1^{i_1}, x_2^{i_2}, \cdots, x_n^{i_n}) l_1^{i_1} l_2^{i_2} \cdots l_n^{i_n}}{\max \left[\sum_{i_1} \cdots \sum_{i_n} f_1(x_1^{i_1}, x_2^{i_2}, \cdots, x_n^{i_n}) l_1^{i_1} l_2^{i_2} \cdots l_n^{i_n}, \sum_{i_1} \cdots \sum_{i_n} f_2(x_1^{i_1}, x_2^{i_2}, \cdots, x_n^{i_n}) l_1^{i_1} l_2^{i_2} \cdots l_n^{i_n} \right]} \quad (1)$$

其中 l^i 为生态因子间隔,相当于 Colwell 等人提出的加权因子,但计算较为简便。此间隔是相邻资源位生态因子数值之差值,比如在光照梯度上分布的样地 1 和样地 2 的光照分别为 3 万勒克司和 5 万勒克司,则其生态因子间隔数值为 2 万勒克司。这样,计测生态位重迭不仅要得到资源矩阵,而且要测定每个资源位(或样地)所在点的有关生态因子的数据。

对于动物来说,食物是最关重要的生态因子,因之,在计测种间重迭时,生态因子数据主要是食物种类、大小等。但对于植物来说,与之有关的重要生态因子有光照水分、热量、土壤等,这样植物种间的重迭计测应在此多维生态因子梯度上进行。由此,要计测重迭就应测定有关的多个生态因子的数据,并取得各个种在各生态因子梯度上的种群分布数据。但在野外工作中,要测定全部生态因子,工作量很大,难以实现;如果只测定一个或少数几个生态因子又不能较全面地反映种的生态学特性。解决此矛盾的一个较好的方法是利用群落梯度代替有关的多个生态因子梯度,并由群落梯度计算得生态距离间隔,以之作 Colwell 方法中的加权因子和作者提出的改进公式中的生态因子间隔。

三、生态距离的计测

如上所述,计测重迭时以群落梯度代替生态因子梯度,以生态距离间隔代替公式(1)中的生态因子间隔,是计测植物群落中各种对间生态位重迭时应采用的一个较简便而实

用的方法。

处于某生态因子梯度上的植物群落,随着生态因子数值沿梯度的变化其群落组成和结构亦呈现有规律的变化,由此形成的群落序列可称之为群落梯度,而生态距离则是这种“被相应于环境变化的群落结构变化所表征的群落分离度(degree of community separation)”⁽⁹⁾,亦即群落结构变化程度的测度。

群落间的生态距离与群落间相似性是两个互补的测度,即两个群落愈相似则其生态距离愈小,反之则生态距离愈大。由此,我们可利用计测群落相似性的方法来计测生态距离。当然,计测群落相似性的方法及相应的公式是很多的,本文中利用相似百分数公式

$$S. P. = \sum_{i=1}^n \min(a_i, b_i) \quad (2)$$

(这里 a_i 和 b_i 分别为第 i 个种在样方 a 和 b 中所占的百分比, $S. P.$ 之值即为样方 a 和样方 b 之间的相似性值)计算群落相似性,并利用 Whittaker 的“半变”(half-change)法计测群落梯度上样方间生态距离⁽⁹⁾。

排列于某一群落梯度上的样方对于梯度上始端样方的相似性是依次递减的,其半变速率可作为群落中 β 多样性的测度,同时亦可作为生态距离的测度。具体计算步骤为:先利用相似百分数公式计算始端样方的重复相似性(replicate similarity),即于梯度始端重复取样方,计算其间相似性值,记为 a ;又记梯度上某一样方与始端样方的相似性值为 Z ,代入公式:

$$Z = a \times 2^{-\beta} \quad (3)$$

中,解出 β ,即为该样方与始端样方的生态距离。若有两个样方;与始端样方间的生态距离分别为 β_1, β_2 ,则 $l_{12} = \beta_2 - \beta_1$ 为两样方之生态距离间隔。

四、植物群落中生态位重迭的实例

植物群落样地位于甘肃马街山林区麻家寺,海拔2340—2400米,年降雨量550—700毫米,年均温3.1℃—5.5℃。顶极植被类型,阴坡为青杆(*Picea wilsonii*)林,阳坡为辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、山杨(*Populus davidiana*)混交林。该样地地段位于阴、阳两个坡面上。阴坡因遭砍伐青杆早已不复存在,现为次生植被——山杨、白桦(*Betula platyphylla*)、混交林;阳坡之山杨、辽东栎呈灌丛状。在此例中分析林下草本植被,用样方法,样方面积一平方米,由南坡至北坡等高走向布置九条取样线(南坡四条,山脊一条,北坡四条)、取样线间距15米,在每条取样线上做10个样方,记录样方中每个种的多度、频度、盖度,换算为重要值⁽²⁾。每条取样线上的十个样方取均值,看作一个样地。同时,在每个样方上测定光照土壤水分、土壤有机质含量。光照用照度计测,从早上八时至下午六时每隔一小时测一次,共十一次,测三天,取平均值。土壤水分测吸湿水,有机质分析用重铬酸钾法。

植被分析及生态因子测定结果如表1所示。

由表1中选出铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、柳叶紫菀(*Aster ageratoides*)、淫羊藿(*Epimedium brevicornum*)三个种,计测各种对间的生态位重迭。计测分两种情况进行,即在群落梯度上和多维生态因子梯度上。

表 1 复合生态因子梯度上各草本种群按重要值表征的分布状况

重要值 种名	样地号									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
铁杆蒿 (<i>Artemisia gmelinii</i>)	90.18	69.30	73.51	92.45	29.94	0	0	0	0	
柳叶紫菀 (<i>Aster ageratoides</i>)	0	0	1.74	1.49	19.73	27.54	20.51	26.94	52.99	
短柄草一种 (<i>Brachypodium sp.</i>)	61.55	67.84	45.60	58.36	30.96	76.83	65.69	4.46	7.11	
密生苔草 (<i>Carex crebra</i>)	29.12	39.30	51.57	19.61	68.90	27.58	16.49	57.43	0	
野菊 (<i>Chrysanthemum indicum</i>)	20.92	20.73	26.68	2.96	6.11	25.01	24.94	24.96	51.42	
精柄菝葜 (<i>Smilax vaginata</i>)	0	0	0	0	2.18	42.65	8.20	72.54	84.10	
淫羊藿 (<i>Epimedium brevicornum</i>)	0	0	0	0	12.35	5.36	23.93	67.64	31.29	
瓣蕊唐松草 (<i>Thalictrum petaloideum</i>)	6.74	3.39	4.23	16.30	27.68	10.86	5.35	23.40	11.83	
生态因子	光照(IU _x)	45141	41448	40716	34874	14432	6455	6062	6048	5996
	土壤水分(%)	21.47	21.63	23.00	23.31	34.16	34.18	42.10	44.96	48.77
	土壤有机质(%)	5.23	5.57	6.08	6.65	6.77	6.85	9.06	10.23	11.37

样地 4 在阳坡,为稀疏灌丛,样地 6 在阴坡,为较密郁的山杨、白桦林。由于坡向差异和植被差异的双重影响,样地 4、5、6 间光强差异较大。

1. 在群落梯度上: 首先用半变法求出各样地与样地 1 (即始端样方) 的生态距离及生态距离间隔如表 2。

表 2 诸样地与始端样地之生态距离及间隔

样地号	1	2	3	4	5	6	7	8	9
样地相似性	85.02	81.72	81.57	79.26	45.88	38.93	33.77	20.41	11.59
生态距离	0	0.05	0.07	0.11	0.90	1.18	1.34	2.07	2.88
间隔	—	0.05	0.02	0.04	0.79	0.23	0.21	0.73	0.81

将表 1 中铁杆蒿、柳叶紫菀、淫羊藿三个种的重要值数据及表 2 中的生态距离间隔数据代入(1)式中(种群分布数据为九个,而生态距离间隔数据为八个,因而样地 1 之间隔数据用样地 2 的),计测得各种对间的生态位重迭值为:

铁杆蒿-柳叶紫菀: $N.O. = 0.176$

铁杆蒿-淫羊藿: $N.O. = 0.108$

柳叶紫菀-淫羊藿: $N.O. = 0.665$

2. 在光照、水分、有机质三维生态因子梯度上: 由表 1 求得各样地间的光照、土壤水分、土壤有机质的生态因子间隔如表 3。

表 3 各样地间生态因子间隔

间隔 生态因子	样地号								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
光照	—	3693	732	5842	20442	7977	393	14	52
土壤水分	—	0.16	1.37	0.31	10.85	0.02	7.92	2.86	3.81
土壤有机质	—	0.34	0.51	0.57	0.12	0.11	2.18	1.17	1.14

由表 3 中三种生态因子的数值可直观地看出它们之间有一定的相关关系。用回归分析的方法求得表示光照与土壤水分及土壤有机质之间相关关系的经验公式为:

$$y_1 = 45.294 - 0.000567x \quad r = -0.928 \quad P < 0.01$$

$$y_2 = 9.716 - 0.00009746x \quad r = -0.799 \quad P < 0.01$$

式中 x 为光照, y_1 为土壤水分, y_2 为土壤有机质。在此生态因子间显著线性相关的多维梯度上的生态位重迭值应是各单维重迭值的算术平均值⁽⁸⁾。

将表 1 中铁杆蒿等三个种群分布数据和表 3 中的诸生态因子间隔数据代入公式 (1), 分别求得各单维生态因子梯度上的重迭值, 再求其平均值, 得出三维复合生态因子梯度上的各种对间的生态位重迭值为:

$$\text{铁杆蒿-柳叶紫菀: } N.O. = 0.196$$

$$\text{铁杆蒿-淫羊藿: } N.O. = 0.110$$

$$\text{柳叶紫菀-淫羊藿: } N.O. = 0.696$$

由上述计算结果可看出, 在群落梯度上测得的重迭值比在三维复合生态因子梯度上测得的重迭值小, 但差值不大。这说明在此例群落中以群落梯度代替光照强度、土壤含水量、土壤有机质含量三维复合生态因子梯度进行生态位重迭的计测是可行的。此例中, 群落结构的变化主要是由上述三种生态因子的差异所决定的。但是, 光照强度、土壤水分、有机质含量并不是决定林下草本植物种群数量分布的全部生态因子, 即它并不包括影响群落中种群数量变化的全部环境差异的信息。影响种群数量的肯定还有土壤养分含量差异, 群落中各组分的竞争、互惠, 人畜干扰等多种生态因子和种子的散播方式, 萌发条件等繁殖习性。而群落梯度是由所有有关生态因子的综合影响而形成的, 所以这种由群落的组成和结构变化而显示出的群落梯度, 反映了影响群落组分种群数量变化的全部环境差异信息。也就是群落梯度所隐含的生态位维度(niche dimensions)大于三维生态因子(光、水分、有机物), 这种生态维度的增加导致群落组分生态位中心在生态因子空间中的进一步分散, 使各种对间的重迭值降低, 所以, 在群落梯度上测得的重迭值, 比在三维复合生态因子梯度上测得重迭值小。群落梯度较全面地反映了生态因子的变化, 因而由它计测得重迭值也较好地反映了各组分的生态学特性。

由上述论证可知, 在植物种对间生态位重迭的计测中利用群落梯度和生态距离, 不仅简便易行, 而且所得结果有较好的生态学之合理性。

五、讨 论

为计测植物群落中各种对间的生态位重迭而取得的各个种的种群分布数据, 通常是取自某一地区或地段。由此数据计测得的重迭值只反映了各种对在生态因子梯度上某一范围内的生态学相似性, 可称之为“部分重迭”。如果能够取得各个种在各自的整个分布区内种群分布的数据(在通常条件下这很难办到), 则由此数据计测得的重迭值反映了各种对在整个生态因子梯度上的生态学相似性, 可称之为“全重迭值”。如用重迭值作竞争方程中的竞争系数, 则应该用部分重迭值。因为某一组竞争方程只是描述某一具体生境条件(可用有关生态因子的某一范围值来表示)下的各有关种的种群动态。至于全重迭值则

可用于较为全面地描述种的生态学特征。

在计测植物种对间的生态位重迭时, Hurlbert和 Colwell 等人建议以样方或样方组合为资源位^[4,5], 但资源位并不等同于样方。资源位是生态因子空间中的一个点或一个很小的体积, 而一个样方则是此空间中的某一区域, 即样方中每个生态因子是一个范围值, 有一个变化的幅度。比如说, 我们在一个云杉林中做一个样方, 在所记录的植物中会有云杉、灌木和草本植物等。它们虽同处于一个样方中, 但其叶层处于不同的光照条件下, 根系分布于不同的土壤深度中, 其它有关的生态因子数值也不会一致。这样的一个样方是一个分化了的生境, 同在一个样方中的种并不一定在同一个资源位上。因此要较精确地计测各种对间的生态位重迭, 就应得到各个种在各资源位(而不是样方)上的种群分布数据。这样就必须分别测定每个种在其所处生境中的有关生态因子的数据。然而这样的测定工作量很大, 在野外调查中很难实现。如果有两个种生活型相近, 当它们出现于同一个样方中时, 可粗略地看作是处在同一资源位上。这样做虽然较粗放, 但比较简便和实用。

参 考 文 献

- (1) 王刚, 1983年: 生态位定义及生态位重迭计测的改进公式。中国植物学会五十周年年会学术报告及论文摘要汇编, 565—566页。
- (2) 考克斯, G. W., (蒋有绪译, 1979) 1972: 普通生态学实验手册。科学出版社, 32—43页。
- (3) Brown, J. H. and G. A. Liberman., 1973: Resource utilization and coexistence of Seed-eating desert rodents in sand dune habitats, *Ecology*, **54**:788—797.
- (4) Colwell, R. K. and D. J. Futuyma., 1971: On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, **52**:567—576.
- (5) Hurlbert, S. H., 1978: The measurement of niche overlap and some relatives, *Ecology*, **59**:66—77.
- (6) MacArthur, R. H. and R. Ievins., 1967: The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**:377—385.
- (7) May, R. M., 1974: On the theory of niche overlap, *Theoretical Population Biology*, **5**:297—332.
- (8) May, R. M., 1975: Some notes on estimating the competition matrix, α , *Ecology*, **56**:737—741.
- (9) Whittaker, R. H. and G. M. Woodwell., 1978: Direct gradient analysis, in Whittaker, R. H. (ed) *Ordination of plant communities*, p. 35, 16, Dr. W. Junk by Publishers, The Hague, Boston.

ON THE MEASUREMENT OF NICHE OVERLAP IN PLANT COMMUNITIES

Wang Gang

(Institute of Biology, Gansu Academy of Sciences)

Abstract

In this paper, the importance of niche overlap to plant ecology is expounded. It is pointed out that the measurement of niche overlap between plant species is distinct from that between animal species.

The author suggests that ecological factor gradient should be replaced by community gradient and the interval of ecological distance may be used as weighting factor in the formula for measuring niche overlap. Thus measurement of overlap can be simplified. Taking the herbs growing under the forests of the Mahan Mountain as an example, the author measured the overlaps between species on two different conditions respectively, i. e. first on the gradient of light intensity, soil moisture and organic matter, and then on the community gradient. Both the results were analysed. Finally, the difference between partial overlap and total overlap and that between quadrats and resource states were discussed.