

DOI:10.12171/j.1000-1522.20220084

马尾松次生林林窗初期灌木层优势物种生态位研究

陈仕友¹ 姜春前¹ 白彦锋¹ 王 辉¹ 何云核²

(1. 中国林业科学研究院林业研究所国家林业和草原局林木遗传育种重点实验室, 北京 100091;

2. 浙江农林大学风景园林与建筑学院, 浙江 杭州 311300)

摘要:【目的】以湖南省慈利县天心阁 32 年马尾松次生林为研究对象, 分析比较 3 种不同林窗面积下植物幼苗生态位特征, 以期探究林窗促进更新技术。【方法】采取生态群落调查方法对湖南省慈利县天心阁马尾松次生林林窗植被更新特征进行实地调查, 运用物种重要值、Levins 生态位重叠指数、Shannon-Wiener 生态位宽度指数和 Levins 生态位宽度指数, 以更新幼苗的高度为一维资源位状态, 对马尾松次生林灌木层优势物种在不同林窗面积下生态位特征进行分析。【结果】(1)林窗更新初期, 林窗内灌木层植物种类和数量较林内均得到增加, 灌木层优势树种重要值排序呈现显著差异, 盐肤木、槲木、铁仔等阳性树种在林窗内排序位置较为靠前。(2)植物在林窗更新初期, 其生态位宽度值在不同大小林窗内呈现差异化特征; 盐肤木、槲木、小构树、铁仔、山莓的生态位宽度值都表现出中林窗 > 大林窗 > 小林窗 = 林内, 其他植物生态位宽度值在林窗和非林窗内变化不明显。(3)大林窗(445 ~ 480 m²)、中林窗(150 ~ 180 m²)、小林窗(68 ~ 85 m²)和非林窗(林内)生态位重叠值大于 0.1 的物种数所占比例分别为 85.71%、92.98%、44.64% 和 12.5%。【结论】林窗面积对植物更新有一定的影响, 且不同林窗面积下植物幼苗生态位特征存在差异。中林窗(150 ~ 180 m²)内马尾松次生林更新幼苗生态位重叠大, 各物种对均能相对均衡、有效利用环境资源, 更新情况较好且稳定, 对马尾松次生林更新有较好的促进作用, 有利于马尾松次生林生物多样性的保育和森林碳储量的提升。

关键词: 生态位; 林窗; 马尾松; 次生林; 生态位重叠

中图分类号: S791.248; S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2023)07-0027-09

引文格式: 陈仕友, 姜春前, 白彦锋, 等. 马尾松次生林林窗初期灌木层优势物种生态位研究 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(7): 27-35. Chen Shiyu, Jiang Chunqian, Bai Yanfeng, et al. Niche of dominant species in shrub layer of *Pinus massoniana* secondary forest at the initial stage of forest gap [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(7): 27-35.

Niche of dominant species in shrub layer of *Pinus massoniana* secondary forest at the initial stage of forest gap

Chen Shiyu¹ Jiang Chunqian¹ Bai Yanfeng¹ Wang Hui¹ He Yunhe²

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation,

National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China;

2. School of Landscape Architecture, Zhenjiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] In the low-quality and low-efficiency *Pinus massoniana* secondary forest in Cili County, Hunan Province of central China, the niche characteristics of seedlings under different-sized forest gaps during the early stage of gap phase were analyzed and compared to grasp the niche law of forest gap regeneration, and explore the technology of artificial promotion of natural regeneration. [Method] The ecological community survey method was used to investigate the characteristics of forest gap. Niche characteristics of dominant shrub layer species in *Pinus massoniana* secondary forest during gap vegetation regeneration were analyzed. [Result] (1) At the initial stage of gap regeneration, the species and number of

收稿日期: 2022-03-02 修回日期: 2022-06-21

基金项目: 国家重点研发计划课题(2022YFF1303005)。

第一作者: 陈仕友, 博士生。主要研究方向: 生态工程技术与生态系统服务。Email: ecoshiyouchen@163.com 地址: 100091 北京市海淀区香山南路东小府 1 号院。

责任作者: 姜春前, 博士生导师, 研究员。主要研究方向: 林业碳计量及生态系统服务。Email: jiangchq@caf.ac.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

plants in the shrub layer in the gap were increased compared with those in the forest. The ranking of important values of dominant tree species in the shrub layer was significantly different. Positive tree species such as *Rhus chinensis*, *Loropetalum chinense*, *Myrsine africana* were ranked higher in the gap. (2) During the early stage, the niche breadth values of the plants in different-sized gaps appeared differentiation. The ecological width of *Rhus chinensis*, *Broussonetia kaempferi*, *Rubus corchorifolius* etc. all showed such a pattern (medium gap > large gap > small gap = the understory). Other plants were not sensitive to the forest gap. (3) The species with niche overlap values (> 0.1) accounted for 85.71%, 92.98%, 44.64 and 12.5% of the species in the large forest gaps (445–480 m²), medium forest gaps (150–180 m²), small forest gaps (68–85 m²) and the understory, respectively. [Conclusion] Gap size has a certain effect on plant regeneration, and the niche characteristics of plant seedlings are different under different gap area. In the medium gap (150–180 m²), the ecological overlap of regeneration seedlings in *Pinus massoniana* secondary forest is large. All species could make relatively balanced and effective use of environmental resources, and the regeneration situation is good and stable, which promotes the natural regeneration of the *Pinus massoniana* secondary forest. It is beneficial to the conservation of biodiversity and the improvement of forest carbon storage of *Pinus massoniana* secondary forest.

Key words: niche; forest gap; *Pinus massoniana*; secondary forest; niche overlap

作为中小尺度干扰方式之一,林窗(forest gap)是促进森林群落演替的主要驱动力^[1],对森林生态系统的植被生产力恢复和生物多样性保育具有不可或缺的作用^[2]。森林生态系统中林窗的形成会显著提高森林环境的异质性,这对林下植被更新和生态系统稳定性十分有利^[3-4]。林窗的形成与消亡是一个动态变化过程,也是森林不断发育与更新的关键生态学过程^[2-6]。有学者认为,不同的林窗发育期在森林动态变化中所起的作用是不同的^[7]。现有的研究表明,可以根据林窗形成时间,并参考林窗内植被高度和物种结构确定其在的林窗发育期^[8]。有学者认为,随着时间的推移,林窗阶段的斑块会逐渐发育为建立阶段(林窗初期),紧接着建立阶段(林窗初期)的斑块逐渐发育为成熟阶段(林窗中期),成熟阶段后则在进入衰老后或衰老前遇到干扰后则又转化为林窗阶段(林窗后期)^[1,8]。林窗内植被组成结构和多样性特征在林窗的不同发育期有着不同的生态学规律^[9]。林窗对更新幼苗的萌发、存活和生长发育有着决定性影响^[10-11]。幼苗是植物整个生活史中对环境变化反映最敏感的一个阶段,其生存动态对林窗内森林动态及森林更新有着重要影响^[5]。关于林窗内幼苗组成动态及生物多样性特征,主要集中在林窗中后期植物组成及多样性特征^[1,3,12-14],关于林窗初期幼苗更新情况及生态位特征研究报道还比较少见。

马尾松(*Pinus massoniana*)是我国南方开展荒山绿化的先锋树种和增加林业产值的用材树种。湖南省为我国亚热带马尾松资源分布中心区和主产区,现有大面积天然飞籽更新形成的马尾松天然次生林^[15]。由于长期的粗放式经营如砍大留小、砍优留劣,湖南

慈利马尾松次生林林分密度差异较大,长期处于质量较低状态,其生物多样性保育、水源涵养、小气候调节等生态功能低下^[16]。次生林的保育又离不开幼苗的更新及生长,如何保证生态效益的同时产生经济效益,成为了湖南慈利马尾松次生林保育的关键问题。幼苗的存活状态及生长特征往往与其在林中的地位 and 资源的占有量有着重要联系,同时也是表征森林生态系统演替的趋势及其森林循环过程主要特征之一^[1,8]。本文以湖南省慈利县天心阁马尾松次生林为研究对象,研究林窗初期灌木层优势物种的生态位特征,有利于进一步认识林窗更新特征和理解植物对环境的适应状况,探究能最大程度提升林下物种多样性水平的最适宜林窗面积,对马尾松次生林的生态恢复与群落健康发育具有重要的现实意义。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

天心阁林场(111°10′~111°11′E, 29°13′~29°14′N)位于湖南省慈利、桃源两县交界处的二坊坪乡境内。地形以丘陵为主,分散于黄石水库中,林地面积近 200 hm²,水面 1 300 hm²。成土母岩为板页岩,土壤为红壤、黄壤、黄棕壤为主,林地土壤有机质含量较高,土层较薄,pH 值 4.4~5.0,立地条件中等。林场地处中亚热带季风湿润气候区,气候温和,雨量充沛,光照充足。年平均气温为 18.2 ℃,极端低温 -15.5 ℃,极端高温 41.6 ℃,年日照时数 1 482.8 h,无霜期 302 d,年降雨量 1 615.1 mm,相对湿度 75.8%。马尾松次生林是从 1998 年开始飞播造林陆续形成

的次生林, 林场建立后基本无人干扰, 林分质量较差, 主林层林木干形较差。研究样地为地形、海拔、土壤类型、坡度和坡向等相近的 32 年生近成熟马尾松次生林, 平均树高 25 m, 林分密度 2 200 株/hm², 郁闭度约 0.8, 林下灌草覆盖度 35%。主要植被有青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*)、樟树 (*Cinnamomum camphora*)、白栎 (*Quercus fabri*)、合欢 (*Albizia julibrissin*)、石栎 (*Lithocarpus glaber*)、小叶栎 (*Quercus chenii*)、麻栎 (*Quercus acutissima*)、冬青 (*Ilex chinensis*)、苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*) 等。

1.2 试验设计与调查

根据随机区组设计方法, 以马尾松次生林为研究对象于 2018 年 12 月人工采伐形成 3 种大小不等的近圆形林窗, 林窗大小按照林窗的径高比 (D/H), 即林窗长轴、短轴之和与边缘木高度的比值来设计^[5], 林窗样地信息见表 1。其中大林窗 (445 ~ 480 m²) 6 个, 中林窗 (180 ~ 200 m²) 6 个, 小林窗 (68 ~ 85 m²) 6 个, 共计林窗 18 个。采伐后转移了树枝、树干等残

体, 未进行掘根处理。在离林窗边缘 10 m 以上的林内, 以林下为对照 (CK), 并设置 3 个 10 m × 10 m 对对照样地。2020 年 6 月对林窗和对照样地内植被更新情况进行调查。考虑到林窗特征, 调查样方严格按照林窗中心、林窗内部、林窗边缘的顺序设置, 林窗中心设置 1 个调查样方 (2 m × 2 m), 沿林窗长轴、短轴的方向分别设置林窗内部、林窗边缘 4 个调查样方 (2 m × 2 m)。大林窗的调查样方为 5 个, 中林窗的调查样方为 5 个, 其中小林窗的调查样方为 5 个, 每个对照样地内设置 5 个 2 m × 2 m 的调查样方, 调查小样方共计 105 个。植物群落调查分灌木层和草本层分别进行, 其中灌木层植被调查和记录的数据包括: 灌木层中所有灌木的物种名称、不同植物的株数、盖度、高度及其在不同样方中出现的频度。由于植被调查时间处于林窗初期, 很多更新物种都是小苗, 本文所研究的灌木层包括了木本植物生长型类群 (乔木、灌木、竹类、藤本植物、附生木本植物、寄生木本植物) 和半木本植物生长类群 (半灌

表 1 林窗样地基本信息

Tab. 1 General information of forest gaps

林窗样地编号 Forest gap sample plot No.	面积等级 Area grade (D/H)	林窗面积 Forest gap area/m ²	地理位置 Geographic position	坡向 Slope direction	形成方式 Formation way
G1	0.5	68	110°11'12"E, 29°13'50"N	正东 Due east	采伐 Cutting
G2	0.5	75	110°18'10"E, 29°13'48"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G3	0.5	70	110°25'12"E, 29°13'46"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G4	0.5	78	110°30'12"E, 29°14'02"N	正东 Due east	采伐 Cutting
G5	0.5	80	110°50'10"E, 29°13'44"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G6	0.5	85	110°10'12"E, 29°13'45"N	正东 Due east	采伐 Cutting
G7	1.5	180	110°41'35"E, 29°13'53"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G8	1.5	183	110°11'52"E, 29°13'48"N	东南 Southeast	采伐 Cutting
G9	1.5	190	110°15'12"E, 29°13'45"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G10	1.5	200	110°10'22"E, 29°14'58"N	正东 Due east	采伐 Cutting
G11	1.5	180	110°52'11"E, 29°13'50"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G12	1.5	185	110°30'39"E, 29°13'55"N	东南 Southeast	采伐 Cutting
G13	2.5	450	110°10'31"E, 29°13'50"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G14	2.5	480	110°45'29"E, 29°13'48"N	正东 Due east	采伐 Cutting
G15	2.5	445	110°21'10"E, 29°13'46"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G16	2.5	460	110°31'12"E, 29°14'06"N	东南 Southeast	采伐 Cutting
G17	2.5	480	110°19'35"E, 29°13'54"N	东北 Northeast	采伐 Cutting
G18	2.5	475	110°13'48"E, 29°13'57"N	东南 Southeast	采伐 Cutting
NG19	0	100	110°12'25"E, 29°15'07"N	东南 Southeast	未伐 Natural
NG20	0	100	110°12'33"E, 29°15'14"N	正东 Due east	未伐 Natural
NG21	0	100	110°13'21"E, 29°15'12"N	东北 Northeast	未伐 Natural

注: D/H 表示林窗的径高比, 即林窗长轴、短轴之和 (D) 与边缘木高度 (H) 的比值。编号 G1 ~ G6 为小林窗, 编号 G7 ~ G12 为中林窗, 编号 G13 ~ G18 为大林窗, 编号 NG19 ~ NG21 为林内。Notes: D/H represents the ratio of diameter to height of forest gap, the ratio of the sum of the long axis and short axis of forest gap (D) to the height of the border trees (H). G1 to G6 are small gaps, G7 to G12 are medium gaps, G13 to G18 are large gaps, and NG19 to NG21 are the understory.

木与小半灌木)。然后以灌木层的更新幼苗的高度为一维资源位状态,并将调查所得的更新幼苗高度划分为10个高度级(资源单位),每个高度级为30 cm,即0~30 cm、30~60 cm、60~90 cm、90~120 cm、120~150 cm、150~180 cm、180~210 cm、210~240 cm、240~270 cm、270~300 cm。计算分析马尾松次生林林窗初期灌木层优势物种生态位特征。

1.3 计算方法及数据处理

(1) 重要值。重要值(V)计算公式如下

$$V = 1/3 (R_C + R_H + R_F) \times 100\% \quad (1)$$

式中: R_C 表示调查样地中某一更新灌木幼苗的分盖度占有所有更新灌木幼苗分盖度之和的百分比; R_H 表示调查样地中某一更新灌木幼苗的高度与所有更新灌木幼苗物种的高度总和的比值; R_F 表示调查样地中某一更新灌木幼苗在全部样方中的频度与所有种频度和之比。开展生态学研究时,可以依据重要值的大小来判断马尾松次生林林窗灌木层植物种群优势度^[17]。

(2) 生态位宽度。生态位宽度(niche breadth)是指物种对资源(食物或者空间)利用程度,本文采用Shannon-Wiener生态位宽度指数和Levins生态位宽度指数计算^[18-19],计算公式如下

$$P_{ij} = n_{ij} / \sum_{j=1}^r n_{ij} \quad (2)$$

$$B_{(SW)i} = \sum_{j=1}^r (P_{ij} \ln P_{ij}) \quad (3)$$

$$B_{(L)i} = 1 / \sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \quad (4)$$

式中: P_{ij} 为某物种*i*在第*j*资源位上的占用率或者表示该物种在某资源状态上的分布比; n_{ij} 为物种*i*在第*j*资源的重要值; r 为资源位总位数(高度级总数)。 $B_{(SW)i}$ 和 $B_{(L)i}$ 值域分别为 $[0, \ln r]$ 和 $[1/r, 1]$ 。

两个生态位宽度指数越大,通常可以说明生态位越宽,在该资源利用上越占优势。当两个指数较小时,则该物种的生态位较窄,对环境的适应性相对较差^[20]。

(3) 生态位重叠。生态位重叠是指在一定资源(食物或者空间)序列上,两个物种利用同一等级资源而相互重叠的情况。本文采用Levins生态位重叠指数计算^[21-22],公式为

$$L_{ih} = B_{(L)i} \sum_{j=1}^r P_{ij} P_{hj} \quad (5)$$

$$L_{hi} = B_{(L)h} \sum_{j=1}^r P_{ij} P_{hj} \quad (6)$$

式中: L_{ih} 表示某一更新物种*i*重叠更新物种*h*的生态位重叠指数; L_{hi} 表示某一更新物种*h*重叠更新物种*i*的生态位重叠指数;取值范围为 $[0, 1]$; $B_{(L)h}$ 为

更新灌木*h*的生态位宽度指数; P_{hj} 为更新灌木*h*在第*j*资源位上的重要值或它在该资源状态上的分布比。本研究的资源单位是高度级,将所调查的林分高度划分为10个资源位,每个高度级为30 cm。

(4) 采用SPSS 19.0软件进行数据统计分析,在Excel 2010软件中计算生态位的各项指数,用Origin 9.1构建生态位重叠指数图表。

2 结果与分析

2.1 林窗初期灌木层优势物种重要值特征

林窗调查样方中,共记录种子植物110种58科95属,林窗内植物种类和数量较林内均增加。优势度用物种的重要值表征,重要值可以直观地反应物种在群落中的地位 and 作用^[18]。表2所示,林窗内植物优势度靠前的有漆树科(Anacardiaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、百合科(Liliaceae)、五加科(Araliaceae)、大戟科(Euphorbiaceae)、壳斗科(Fagaceae)、桑科(Moraceae)、葡萄科(Vitaceae)等,这些科的灌木、乔木幼苗或幼树及藤本植物在马尾松次生林林窗初期更新中响应迅速,并在林窗内占据重要地位。

不同物种优势度在同一大小的林窗内有所不同,同一物种在不同大小林窗内优势度也存在明显差异。在灌木层,盐肤木(*Rhus chinensis*)、欒木(*Loropetalum chinense*)、铁仔(*Myrsine africana*)的重要值次序都较为靠前,这些树种生态适应性强,在林窗更新植被中都占据着重要位置,为马尾松次生林内更新幼苗的优势树种(图1)。大林窗内重要值排序靠前是小构树(*Broussonetia kaempferi*)、铁仔、山莓(*Rubus corchorifolius*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、粉叶菝葜(*Smilax corbularia*)、油茶(*Camellia oleifera*)、竹叶花椒(*Zanthoxylum armatum*)、红叶野桐(*Mallotus paxii*)。中林窗重要值排序靠前是青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、木腊树(*Toxicodendron sylvestre*)、白栎(*Quercus fabri*)。小林窗中林窗重要值排序靠前红叶野桐、黄檀(*Dalbergia hupeana*)、紫弹树(*Celtis biondii*)、梔子(*Gardenia jasminoides*)。林窗干扰对林内环境有着重要影响,因林窗面积的不同会导致林窗小环境条件呈现不同的差异^[1]。林窗小环境条件的不同对林窗植被的物种多样性、结构、密度分布和更新苗木的空间分布都存在不同程度的影响。

2.2 林窗初期灌木层优势物种生态位宽度

一般来说,物种或种群在群落中的数量越多,分布广泛且均匀,那么这个物种或种群的生态位宽度就越大^[11]。生态位宽度能较好地反应物种在生境

表 2 马尾松次生林林窗内灌木层优势物种重要值特征

Tab. 2 Importance value of dominant species in shrub layer of <i>Pinus massoniana</i> secondary forest gaps					
物种 Species	科 Family	相对高度 Relative height	相对频度 Relative frequency	相对盖度 Relative coverage	重要值 Important value/%
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	漆树科 Anacardiaceae	0.92	0.07	0.12	36.77
檣木 <i>Loropetalum chinense</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	0.83	0.06	0.12	33.52
小构树 <i>Broussonetia kazinoki</i>	桑科 Moraceae	0.79	0.06	0.04	29.74
铁仔 <i>Myrsine africana</i>	紫金牛科 Primulaceae	0.02	0.73	0.06	27.29
山莓 <i>Rubus corchorifolius</i>	蔷薇科 Rosaceae	0.05	0.70	0.05	26.75
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>	壳斗科 Fagaceae	0.05	0.67	0.07	26.40
粉叶菝葜 <i>Smilax corbularia</i>	百合科 Liliaceae	0.03	0.63	0.02	22.77
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	壳斗科 Fagaceae	0.63	0.03	0.03	22.68
油茶 <i>Camellia oleifera</i>	山茶科 Theaceae	0.02	0.63	0.02	22.51
红叶野桐 <i>Mallotus paxii</i>	大戟科 Euphorbiaceae	0.03	0.60	0.04	22.34
竹叶花椒 <i>Zanthoxylum armatum</i>	芸香科 Rutaceae	0.02	0.63	0.01	22.34
野毛漆 <i>Toxicodendron sylvestre</i>	漆树科 Anacardiaceae	0.54	0.06	0.04	21.29
乌桕 <i>Triadica sebifera</i>	大戟科 Euphorbiaceae	0.03	0.57	0.03	20.90
白栎 <i>Quercus fabri</i>	壳斗科 Fagaceae	0.54	0.03	0.03	19.79
金樱子 <i>Rosa laevigata</i>	蔷薇科 Rosaceae	0.54	0.02	0.02	19.36
紫弹树 <i>Celtis biondii</i>	榆科 Ulmaceae	0.03	0.53	0.01	18.99
槲木 <i>Aralia chinensis</i>	五加科 Araliaceae	0.50	0.03	0.01	18.11
三叶木通 <i>Akebia trifoliata</i>	木通科 Lardizabalaceae	0.50	0.01	0.01	17.36
黄檀 <i>Dalbergia hupeana</i>	豆科 Leguminosae	0.02	0.43	0.02	15.70
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	松科 Pinaceae	0.38	0.01	0.01	13.30
白马骨 <i>Serissa serissoides</i>	茜草科 Rubiaceae	0.01	0.37	0.01	12.94
牡荆 <i>Vitex negundo</i> var. <i>cannabifolia</i>	马鞭草科 Verbenaceae	0.33	0.03	0.01	12.61

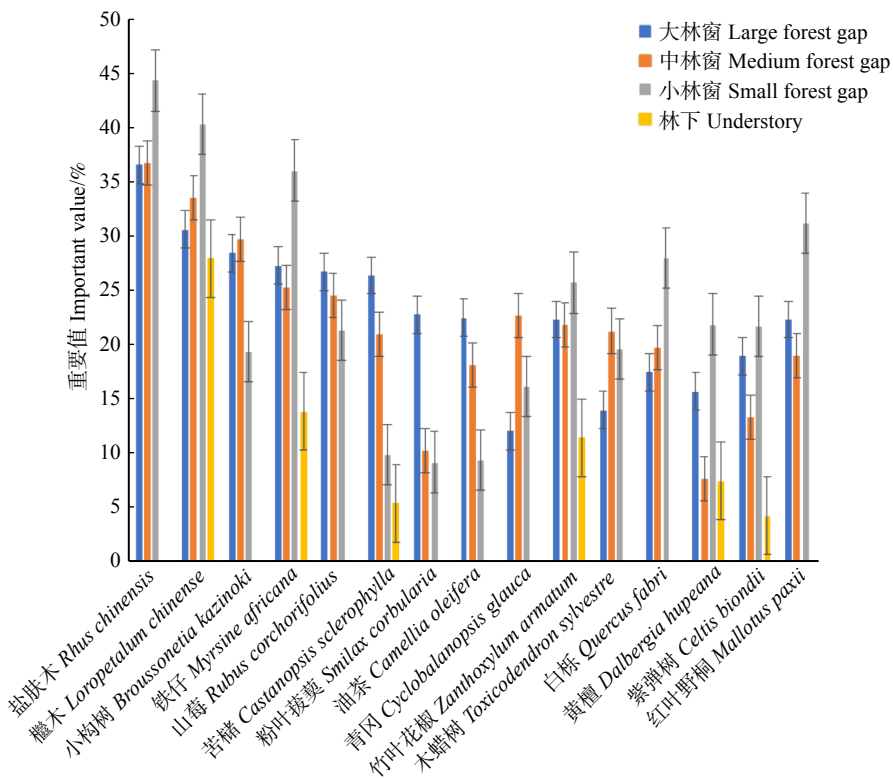


图 1 马尾松次生林不同大小林窗内灌木层优势物种重要值特征

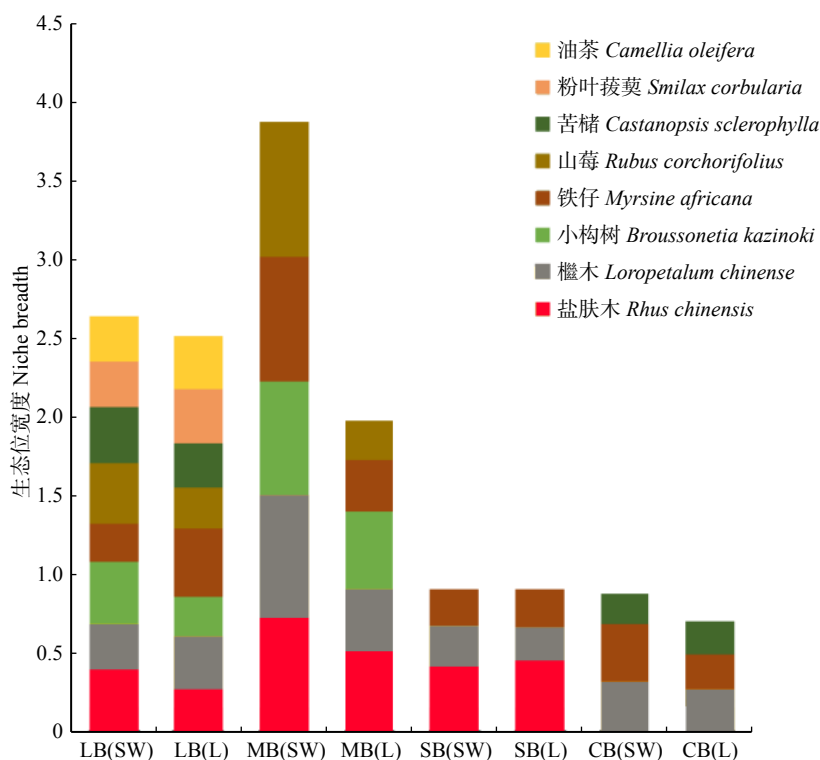
Fig. 1 Characteristics of dominant species in shrub layer of *Pinus massoniana* secondary forest gaps

中的生态特性^[23]。利用式(2~4)对马尾松次生林林窗内重要值排序靠前的灌木植物生态位宽度值进行分析。从图2可见,在灌木层,盐肤木、槲木、铁仔、山莓的生态宽度值较大,说明它们在各个高度级内的分布较为均匀;粉叶菝葜的生态位宽度最小,山莓的生态位宽度稍大于苦槠,说明它们在各个高度级内分布差别较大,其个体主要分布在少数几个高度级内。不同植物在相同的生境下,其生态位宽度值不同,同一植物在不同的生境下的生态位宽度也会不同。盐肤木的生态宽度值: $MBSW(0.71) > LBSW(0.38) > SBSW(0.26) = CBSW(\text{林内})$; 槲木、小构树、铁仔、山莓都表现这样的规律,说明这些物种在中林窗($150 \sim 180 \text{ m}^2$)的更新较好。其他树种的生态宽度值变化不明显,对林窗的响应不敏感,林窗与林内都有特定的高度生态位。

2.3 林窗初期灌木层优势物种生态位重叠特征

资源是有限的,生态系统中也是如此。两个物种利用同级生态资源(食物、营养成分、空间等)时,就会出现生态位重叠现象^[24]。两个物种利用生态资

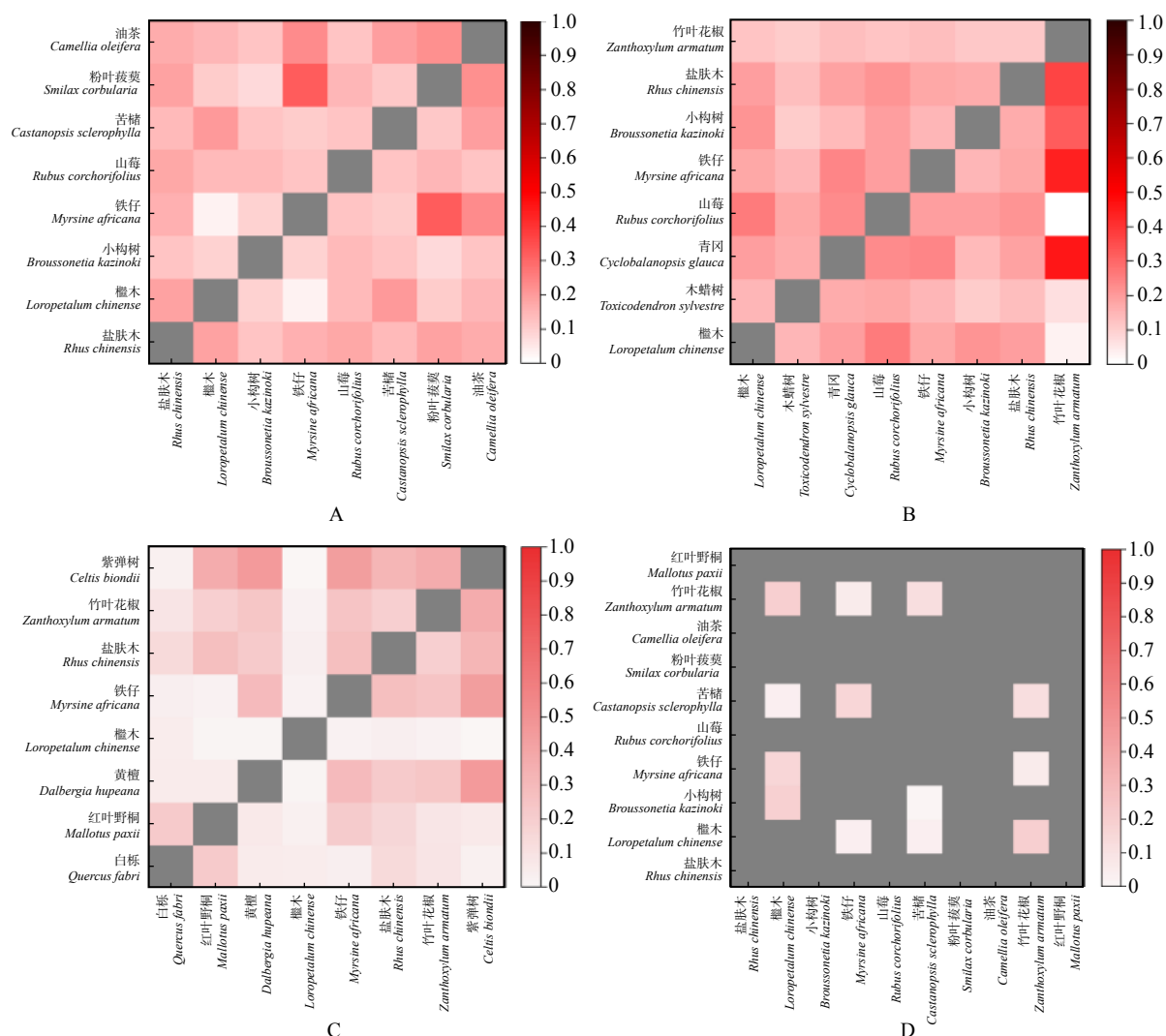
源的能力越相似,那么生态位重叠值就越大^[6]。生态位重叠值较大的两个物种间往往存在互相竞争,这种竞争往往与植被演替与更新联系在一起^[23]。从图3可以看出,在大林窗、中林窗、小林窗和非林窗的灌木层,生态位重叠值大于0.1的物种数所占比例分别为85.71%、92.98%、44.64和12.5%;生态位重叠值为0.2~0.5的物种数比例分别为12.81%、23.24%、41.07%和0.78%。在大林窗中,粉叶菝葜与铁仔的生态位重叠值最大,说明这两个物种在高度生态位上利用能力相似。在中林窗内,青冈与竹叶花椒的生态重叠值最大,其次是铁仔与竹叶花椒,竹叶花椒与多物种存在资源共享。小林窗中,紫弹树与黄檀、铁仔两个物种出现生态位重叠。非林窗内,铁仔与小构树重叠值较大,其他物种生态重叠较小。将生态位重叠值大于0.2的树种定义为生态位幅度大的树种,这些树种苦槠、青冈、紫弹树属于生态位幅度大的树种。与林下相比,这些生态位幅度大的树种在林窗生境内都有所变宽。在生态资源利用上,生态位幅度大的树种占据重要位置。物种间的生态位



LB(SW) 表示大林窗 Shannon-Wiener 生态宽度指数, MB(SW) 表示中林窗 Shannon-Wiener 生态宽度指数, SB(SW) 表示小林窗 Shannon-Wiener 生态宽度指数, LB(L) 表示大林窗 Levins 生态宽度指数, MB(L) 表示中林窗 Levins 生态宽度指数, SB(L) 表示小林窗 Levins 生态宽度指数, CB(L) 表示对照样地的 Shannon-Wiener 生态宽度指数, CB(SW) 表示对照样地的 Levins 生态宽度指数。LB(SW) indicates Shannon-Wiener ecological width index in the large forest gap, MB(SW) indicates Shannon-Wiener ecological width index in the medium gap, SB(SW) indicates Shannon-Wiener ecological width index in the small gap, LB(L) indicates Levins ecological width index in the large gap. MB(L) indicates the Levins ecological width index in the medium gap, SB(L) indicates the Levins ecological width index in the small gap, CB(L) indicates the Shannon-Wiener ecological width index in the understory, and CB(SW) indicates the Levins ecological width index in the understory.

图2 马尾松次生林灌木层优势物种生态位宽度

Fig. 2 Niche breadth of the dominant species in shrub layer of *Pinus massoniana* secondary forest gaps



A 表示大林窗内灌木层优势种群的生态位重叠度；B 表示中林窗内灌木层优势种群的生态位重叠度；C 表示小林窗内灌木层优势种群的生态位重叠度；D 表示对照样地灌木层优势种群的生态位重叠度。A indicates the niche overlap of dominant species in the shrub of large gaps; B indicates niche overlap of dominant species in the shrub of medium gaps; C indicates niche overlap of dominant species in the shrub of small gap; D indicates niche overlap of dominant species in the shrub of controlled sample.

图 3 灌木层优势种群的生态位重叠度

Fig. 3 Niche overlap of dominant species in the shrub

重叠值在不同生境中呈现差异性，表明不同生境中物种的生态位幅度有所不同。

3 讨 论

形成林窗后，环境的水热条件发生改变，这有利于形成异质性较强的微生境^[1]，从而影响林窗更新早期的种子萌发和外来种定居。林窗面积大小的不同，林窗内的水热条件也会存在明显的差异，这就使得了早期的更新幼苗在营养资源利用谱上产生异质化，从而影响了森林群落生物多样性和物种优势度^[25]。本研究发现，林窗初期时，林窗对马尾松次生林更新幼苗的优势度有着重要影响。同一植物的重要值次序在林窗初期时呈现显著差异。其中盐肤木、铁仔、小构树、山莓等阳性树种在大林窗或中林窗中，由于郁闭度的大幅度降低且没有其他高大乔木树种的竞

争，迅速生长并居于优势地位，占有大量的光照资源，在高度生态位上占据重要位置。林窗更新初期时，更新幼苗呈现集群分布，重要值之和较大，在生态资源利用谱上占据重要位置^[26]。青冈、苦槠等耐阴性树种在小林窗内或者林下都有分布，且优势度高，但在大林窗中的资源利用度却很小^[27]。总体而言，林窗的形成改变了马尾松次生林植被的组成结构，增加了马尾松次生林植物多样性。

在生态资源（食物或者空间）利用谱上，林窗初期出现两种生物学特性和生态学特性相似的更新树种时，就会表现出高度生态位接近生态学规律，产生更新物种生态位重叠现象^[25,28]。在大林窗中，苦槠与铁仔的生态位重叠值最大，说明这两个物种在高度生态位上利用能力相似。在中林窗内，青冈与竹叶花椒的生态重叠值最大，其次是铁仔与竹叶花椒，竹

叶花椒与多物种存在资源共享。小林窗中,紫弹树与黄檀、铁仔两个物种出现生态位重叠。非林窗内,铁仔与小构树重叠值较大,其他物种生态重叠较小。本项研究仅考虑林窗大小这一特征,比较了马尾松次生林林窗内外更新幼苗的空间的利用情况。在马尾松次生林中,林窗内外不同更新幼苗高度生态位重叠情况可能要复杂得多,除与树种的生物学特性有关外,还与马尾松次生林环境因子的高度不均匀性和异质性有关^[18,26]。林窗内更新幼苗高度特征只是多维空间中的一维,而其他维度的利用情况有待于进一步的探讨。由于不同物种存在更新幼苗有实生或萌生差异,迁入定居时间差异以及生活型差异,导致不同树种在林窗初期会存在高度差异本研究初步探究了林窗初期的幼苗更新规律及生态位特征,未来应继续连续关注对林窗中后期幼苗的生长动态,探究初期-中期-后期植被更新规律,丰富生态位理论和促进林窗研究发展。

森林生态系统内幼苗的高度生态位是一个关键指标,对生物多样性的保育具有十分重要的生态学意义^[27-28]。以高度为资源位,研究林窗更新幼苗生态位特征,不仅可以反映更新幼苗高度生态位特征,同时也用来表征林窗初期马尾松次生林植被更新动态,以及表征森林生态系统演替趋势及森林循环过程途径^[27,29]。本研究说明了马尾松次生林生态系统内,开造中等林窗(150~180 m²)在早期能为大多数生活史周期中具有不同生物生态学特性树种的更新提供条件与资源,这有利于马尾松与其他树种对生态资源的合理利用,从而维持其生物多样性和生态平衡,对促进林分更新生长和演替具有重要意义。

4 结 论

林窗更新初期,林窗内灌木层植物种类和数量较林内均得到增加,灌木层优势树种重要值排序呈现明显差异,盐肤木、欏木、铁仔等阳性树种在林窗内排序位置较为靠前。植物在林窗初期更新中,其生态位宽度值在不同大小林窗内呈现差异化特征,盐肤木的生态宽度值:MBSW(0.71) > LBSW(0.38) > SBSW(0.26) = CBSW(林内);欏木、小构树、铁仔、山莓都表现出这样的规律,其他植物对林窗的响应不敏感,生态宽度值在林窗和非林窗内变化不明显。大林窗、中林窗、小林窗和非林窗生态位重叠值大于0.1的物种数所占比例分别为85.71%、92.98%、44.64%和12.5%。

生态位在林窗初期反映了幼苗对林窗生存环境的适应性,不同大小林窗幼苗生态位特征存在明显差异。林窗内的幼苗高度结构与林下相比较为均

匀、完整。中林窗(150~180 m²)内马尾松次生林更新幼苗生态位重叠大,更新情况较好且稳定,对马尾松次生林更新有较好的促进作用,有利于马尾松次生林生物多样性的保育和森林碳储量的提升。

参 考 文 献

- [1] 臧润国,徐化成. 林隙(GAP)干扰研究进展[J]. 林业科学, 1998, 34(1): 90-98.
Zang R G, Xu H C. Advances in forest gap disturbance research[J]. Scientia Silvae Sinicae, 1998, 34(1): 90-98.
- [2] 谭辉,朱教君,康宏樟,等. 林窗干扰研究[J]. 生态学杂志, 2017, 26(4): 587-594.
Tan H, Zhu J J, Kang H Z, et al. A research review on forest gap disturbance[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 26(4): 587-594.
- [3] 陈仕友,姜春前,王辉,等. 近30年林窗研究进展与展望: 基于文献计量分析[J]. 陆地生态系统与保护学报, 2021, 1(2): 68-79.
Chen S Y, Jiang C Q, Wang H, et al. Advance in studies on forest gap in recent 30 years based on bibliometrics[J]. Terrestrial Ecosystem and Conservation, 2021, 1(2): 68-79.
- [4] Watt A S. Pattern and process in the plant community[J]. Journal of Ecology, 1947, 35(1/2): 1-22.
- [5] Zhu J J, Lu D L, Zhang W D. Effects of gaps on regeneration of woody plants: a meta-analysis[J]. Journal of Forestry Research, 2014, 25(3): 501-510.
- [6] 陈俊华,刘兴良,何飞,等. 卧龙巴朗山川滇高山栎灌丛主要木本植物种群生态位特征[J]. 林业科学, 2010, 46(3): 23-28.
Chen J H, Liu X L, He F, et al. Niche characteristics of dominant woody populations in *Quercus aquifolioides* shrub community in Balangshan Mountain in Wolong Nature Reserve[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(3): 23-28.
- [7] 李羽翎,张广奇. 林窗定义及林窗特征测定方法研究进展[J]. 世界林业研究, 2021, 34(5): 58-63.
Li Y L, Zhang G Q. Forest gap definition and forest gap characteristics measurement methods[J]. World Forestry Research, 2021, 34(5): 58-63.
- [8] 闫淑君,洪伟,吴承祯. 福建万木林中亚热带常绿阔叶林林隙更新研究[J]. 林业科学, 2004, 40(6): 25-31.
Yan S J, Hong W, Wu C Z. Gap phase regeneration in mid-subtropical evergreen broadleaved forest in Wanmulin, Fujian[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2004, 40(6): 25-31.
- [9] 李德志,石强,臧润国,等. 物种或种群生态位宽度与生态位重叠的计测模型[J]. 林业科学, 2006, 42(7): 95-103.
Li D Z, Shi Q, Zang R G, et al. Models for niche breadth and niche overlap of species or populations[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(7): 95-103.
- [10] 宋新章,肖文发. 林隙微生境及更新研究进展[J]. 林业科学, 2006, 42(5): 114-119.
Song X Z, Xiao W F. Research advance of microsite and regeneration within canopy gap[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(5): 114-119.

- [11] 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.
- Shi Z M, Cheng R M, Liu S R. Niche characteristics of plant populations in deciduous broadleaved forest in Baotianman[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(3): 265–269.
- [12] 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.
- Zhang G M, Xie S C. Development of niche concept and its perspectives: a review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16(6): 46–51.
- [13] 管云云, 费菲, 关庆伟, 等. 林窗生态学研究进展[J]. *林业科学*, 2016, 52(4): 91–99.
- Guan Y Y, Fei F, Guan Q W, et al. Advances in studies of forest gap ecology[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, 52(4): 91–99.
- [14] Elias R B, Dias E. Gap dynamics and regeneration strategies in *Juniperus-Laurus* forests of the Azores Islands[J]. *Plant Ecology*, 2009, 200(2): 179–189.
- [15] 孟祥江, 何邦亮, 马正锐, 等. 我国马尾松林经营现状及近自然育林探索[J]. *世界林业研究*, 2018, 31(3): 63–67.
- Meng X J, He B L, Ma Z R, et al. Current situation of Masson pine forest management and its practice of close to nature silviculture in China[J]. *World Forestry Research*, 2018, 31(3): 63–67.
- [16] 张治军, 张小全, 王彦辉, 等. 重庆铁山坪马尾松林生态系统碳贮量及其分配特征[J]. *林业科学*, 2009, 12(5): 49–53.
- Zhang Z J, Zhang X Q, Wang Y H, et al. Carbon storage and distribution of *Pinus massoniana* forest ecosystem in Tieshanping of Chongqing[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2009, 12(5): 49–53.
- [17] Lu D L, Zhang G Q, Zhu J J, et al. Early natural regeneration patterns of woody species within gaps in a temperate secondary forest[J]. *European Journal of Forest Research*, 2019, 138(6): 991–1003.
- [18] 董冬, 许小天, 周志翔, 等. 安徽九华山风景区古树群落主要种群生态位的动态变化[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(5): 1292–1304.
- Dong D, Xu X T, Zhou Z X, et al. Niche dynamics of main populations of old-tree communities in Jiuhua Mountain Scenic Area of Anhui Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(5): 1292–1304.
- [19] Vannette R L, Fukami T. Historical contingency in species interactions: towards niche-based predictions[J]. *Ecology Letters*, 2014, 17(1): 115–124.
- [20] Jorge S A, Townsend P. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas[J]. *Biodiversity Informatics*, 2005(2): 1–10.
- [21] 刘金福, 洪伟. 格氏栲群里生态学研究: 格氏栲林主要种群生态位的研究[J]. *生态学报*, 1999, 19(3): 34–35.
- Liu J F, Hong W. A study on the community ecology of *Castanopsis kawakamii*: study on the niche of the main tree population in *Castanopsis kawakamii* community[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(3): 34–35.
- [22] 任青山. 天然次生林主要种群生态位结构的研究[J]. *东北林业大学学报*, 1998, 26(2): 5–10.
- Ren Q S. Study on niche structure of dominant population in natural secondary forests[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1998, 26(2): 5–10.
- [23] 张东梅, 赵文智, 罗维成. 荒漠草原带盐碱地优势植物生态位与种间联结[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(5): 1307–1315.
- Zhang D M, Zhao W Z, Luo W C. Niche and interspecific association of dominant plant species in saline-alkaline soils of desert steppe zone[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(5): 1307–1315.
- [24] Smith A B, Godsoe W, Rodríguez-Sánchez F, et al. Niche estimation above and below the species level[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2019, 34(3): 260–273.
- [25] 谢雨彤, 简保磊, 李贤伟, 等. 低效柏木林窗改造模式下香椿细根分解及其养分释放[J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(3): 525–532.
- Xie Y T, Jian B L, Li X W, et al. Fine root decomposition and nutrient release in *Toona sinensis* plantation under the reconstruction mode of low-efficiency cypress forest gaps[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2018, 24(3): 525–532.
- [26] 李兵兵, 秦琰, 刘亚茜, 等. 燕山山地油松人工林林窗大小对更新的影响[J]. *林业科学*, 2012, 48(6): 147–151.
- Li B B, Qin Y, Liu Y Q, et al. Effects of gap size on regeneration of *Pinus tabulaeformis* plantation in the Yanshan Mountain[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2012, 48(6): 147–151.
- [27] 吴刚, 梁秀英, 张旭东, 等. 长白山红松阔叶林主要树种高度生态位的研究[J]. *应用生态学报*, 1999, 10(3): 262–264.
- Wu G, Liang X Y, Zhang X D, et al. Height niche of some tree species in the Korean pine broadleaved forest on Changbai Mountain[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(3): 262–264.
- [28] 李晖, 杨华, 谢榕. 长白山云冷杉林林窗冠层特征及与幼苗幼树的关系[J]. *北京林业大学学报*, 2021, 43(7): 54–62.
- Li H, Yang H, Xie R. Canopy characteristics in gaps and its relationship with seedlings and saplings in a spruce-fir forest in the Changbai Mountain area of northeastern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2021, 43(7): 54–62.
- [29] 臧润国, 蒋有绪, 杨彦承. 海南岛霸王岭热带山地雨林林窗更新生态位的研究[J]. *林业科学研究*, 2001, 14(1): 17–22.
- Zang R G, Jiang Y X, Yang Y C. Study on the regeneration niche of major tree species in gaps in a tropical montane rain forest in Bawangling, Hainan Island[J]. *Forest Research*, 2001, 14(1): 17–22.

(责任编辑 范娟
责任编辑 臧润国)