

DOI: 10.5846/stxb201610202152

陈丝露, 赵敏, 李贤伟, 范川, 肖宝茹. 柏木低效林不同改造模式优势草本植物多样性及其生态位. 生态学报, 2018, 38(1): 143-155.

Chen S L, Zhao M, Li X W, Fan C, Xiao B R. Study on plant diversity and niche characteristics of dominant herbaceous populations under different reconstruction patterns in low efficiency stands of *Cupressus funebris*. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): 143-155.

柏木低效林不同改造模式优势草本植物多样性及其生态位

陈丝露¹, 赵 敏², 李贤伟¹, 范 川^{1,*}, 肖宝茹¹

¹ 四川农业大学林学院, 长江上游林业生态工程四川省重点实验室, 成都 611130

² 德阳市林业局, 德阳 618000

摘要: 草本层对森林生态系统具有重要的作用, 其对于环境的变化比乔木层和灌木层更为敏感, 在较短的时间内更容易反映改造带来的影响。为了分析林分改造后草本植物多样性的变化和揭示草本群落间的关系, 以川中丘陵区改造 4 a 后的 11 种模式: 不同密度 (株行距 1.5 m×4 m 与 1.5 m×2 m) 的桉木 (*Alnus cremastogyne*)、香椿 (*Toona sinensis*)、银木 (*Cinnamomum septentrionale*) 纯林模式和株行距为 1.5 m×2 m 的银木+桉木模式、香椿+银木模式、香椿+桉木模式、桉木+香椿+银木模式以及采伐迹地作为研究对象, 柏木 (*Cupressus funebris*) 纯林为对照, 对柏木低效林不同改造模式的优势草本植物多样性、生态位宽度及生态位重叠进行研究。结果表明: (1) 除高低密度香椿模式、低密度银木模式和桉木+香椿+银木模式外, 其他模式的草本植物多样性均优于柏木纯林, 其中以香椿+银木模式 (Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数、均匀度和丰富度指数分别为 (1.82、0.83、0.94 和 1.30), 与香椿+桉木模式 (1.83、0.83、0.93 和 1.33) 的生物多样性显著高于柏木纯林 (1.48、0.69、0.82 和 1.27), 为最优的改造模式。(2) 改造前铁线蕨 (*Adiantum capillus-veneris*) 生态位宽度最广为 2.365, 喜阴植物占有优势地位, 改造后林下光照环境发生变化, 喜阳植物五节芒 (*Miscanthus floridulus*) 在低密度的纯林模式中迅速占据林下生长空间, 生态位宽度较大, 随改造模式郁闭度的增加, 蔓草 (*Carex tristachya*)、地果 (*Ficus tikoua*)、竹叶草 (*Oplismenus compositus*) 等喜阴植物逐渐占据优势地位, 喜阳植物逐渐被淘汰。生态位宽度的大小与重要值呈极显著正相关关系 ($r=0.916$), 但也与资源值呈极显著正相关关系 ($r=0.977$)。(3) 生态位宽度较大的物种间既有较大的生态位重叠, 也有较小的生态位重叠, 不能仅凭生态位宽度来判定生态位重叠值, 而生态位宽度较小的鼠麴草 (*Gnaphalium affine*) (0.647) 与蛇莓 (*Duchesnea indica*) (2.152) 之间拥有最大的生态位重叠 (0.123), 可能是因为它们有相似的资源利用方式或相近的生态学特性。总体来说所有模式中草本植物物种间生态位重叠值都较低 (<0.2), 生态位分化明显, 种间竞争并不激烈, 这可能与改造时间较短有关系。

关键词: 柏木; 低效林; 植物多样性; 生态位; 改造模式

Study on plant diversity and niche characteristics of dominant herbaceous populations under different reconstruction patterns in low efficiency stands of *Cupressus funebris*

CHEN Silu¹, ZHAO Min², LI Xianwei¹, FAN Chuan^{1,*}, XIAO Baoru¹

¹ State Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, Sichuan Agriculture University, Chengdu 611130, China

² Forestry Bureau of Deyang City, Deyang 618000, China

Abstract: Herbaceous layer plays a very important role in a forest ecosystem; it is more sensitive to environment than the arborous and shrub layers. Changes in herbaceous communities are more likely to reflect the effects of transformation in a

基金项目: 国家“十二五”科技支撑项目 (2011BAC09B05); 德国政府贷款四川林业可持续经营管理项目 (003H0602); 国家林业局中央财政林业科技推广示范 (2010TK55); 四川省科技支撑计划 (2010NZ0049)

收稿日期: 2016-10-20; 网络出版日期: 2017-09-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fanchuan01@163.com

relatively short period. To analyze the diversity of herbaceous plants after reconstruction and reveal the ecological relationships of herbaceous communities, pure forest plantations of *Cinnamomum septentrionale*, *Alnus cremastogyne*, and *Toona sinensis* and mixed plantations of *C. septentrionale* + *A. cremastogyne*, *Cinnamomum septentrionale* + *T. sinensis*, *T. sinensis* + *A. cremastogyne*, and *C. septentrionale* + *A. cremastogyne* + *T. sinensis* were studied. The cutting-blank were selected as the research object, whereas the pure *C. funebris* forest was used as contrast. Pure forest plantations exhibit high and low planting densities, i.e. a spacing of $1.5\text{ m} \times 2\text{ m}$ and $1.5\text{ m} \times 4\text{ m}$, respectively. Planting spacing in mixed plantations is $1.5\text{ m} \times 2\text{ m}$. The results were as follows: (1) The Shannon-Wiener index, Simpson's index, Pielou's index and richness index of reconstruction plantation types were higher than those of the pure *C. funebris* forest (1.48, 0.69, 0.82, and 1.27, respectively), except low and high density pure *T. sinensis* plantation (1.19, 0.65, 0.86, and 0.66, respectively) (1.30, 0.65, 0.72, and 1.15, respectively), low density pure *C. septentrionale* plantation (1.48, 0.76, 0.92, and 0.85, respectively) and *C. septentrionale* + *A. cremastogyne* + *T. sinensis* plantation (1.44, 0.72, 0.81, and 1.12, respectively). Among all planting patterns, the biological diversity indices of mixed plantations of *C. septentrionale* + *T. sinensis* (1.83, 0.83, 0.94, and 1.30, respectively) and *A. cremastogyne* + *T. sinensis* (1.82, 0.83, 0.93, and 1.33, respectively) were significantly higher than those of the pure *C. funebris* forest; the two mixed plantation types were the relatively optimal reconstruction types. (2) The *Adiantum capillus-veneris* had the widest niche breadth (2.365) before the reconstruction and the ombrophytes were in the dominant position. After the reconstruction, the light condition and soil properties of the undergrowth changed, and heliophytes such as *Miscanthus floridulus* had rapidly occupied the living space in the low-density pure forest plantations. With increased forest canopy density, ombrophytes such as *Carex tristachya*, *Ficus tikoua*, *Oplismenus compositus*, and *Duchesnea indica* reoccupied the dominant position. The niche breadth values were significantly positively correlated with the importance values ($r=0.916$) and resource-niche values ($r=0.977$). (3) The niche overlap was not related niche breadth, species with wide niche breadths showed both high and low niche overlap values. The niche overlap values between *D. indica* and *Gnaphalium affine* were the highest (0.123), but these two species had low niche breadth (0.647 and 2.152, respectively) due to their similar environmental requirements and ecological characteristics. In general, the niche overlap values among the herbaceous communities were low (< 0.2), which indicates obvious niche differentiation and low interspecific competition. This may be associated with the short reconstruction period.

Key Words: *Cupressus funebris*; low efficiency stands; plant diversity; niche; reconstruction patterns

生态位自提出后^[1],众多学者对于其理论^[2-3]、测度及应用^[4-7]进行了大量的研究,生态位宽度可以度量物种对环境资源的利用情况与其在环境中所处地位,生态位重叠能反映生态位分化状况,生态位分化指两个物种对某种或多种环境资源利用的差异,这种差异可以使两个物种形成平衡而共存,基于生态位分化的物种共存理论是群落生物多样性维持的重要机制之一^[8],在群落构建中具有重要的作用^[9]。生态位现已被广泛应用于评价种间关系、群落结构、生物多样性及演替等方面^[10],如对不同森林群落^[11-13]、灌木或草本群落^[14-16]的优势种群的生态位进行研究,可以揭示群落中物种间的关系和群落演替状况;研究濒危植物的生态位^[17-18]能指导植物保护措施;对恢复过程中植物群落^[19-20]生态位变化进行研究,可预测未来群落植物发展趋势等。这些研究大多涉及到自然状态下的植物群落或人工林植物群落的生态位,但有关人工林改造的群落生态位变化研究仍不多见^[21-22]。柏木(*Cupressus funebris*)林是四川盆地丘陵区主要的森林类型,也是主要的低产低效林分^[23-24],属于我国亚热带常绿针叶林之一。由于初植密度过高,树种单一,柏木林下植被结构简单,生物多样性低,而草本层相对于灌木层和乔木层具有更高的敏感度,在改造初期能更快反映改造带来的影响^[25-26],并且在促进人工林养分循环和维护森林立地生产力等方面有重要的作用^[27]。本文通过分析不同改造模式的柏木林的优势草本植物多样性及生态位,揭示人工林经改造后草本群落的地位、作用、多样性等变化,以最直观的草本植物组成变化推测林分各因子的变化,预测短期内草本植物群落的发展趋势,确定适宜的

改造模式, 以期为柏木低效林分改造提供理论依据和指导。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川盆地中部, 成都平原东北边缘的德阳市旌阳区(104°15′—104°32′ E, 31°05′—31°20′ N)。该区为低山丘陵地貌, 海拔 457—764 m, 属中亚热带湿润季风气候区, 年平均气温 16.1℃, 最高气温 36.5℃, 最低气温 -6.7℃, 无霜期 271 d, 日照时间 1251.4 h, 年均降雨量 893.4 mm, 集中在 7—8 月, 该地区林地土壤类型为紫色土且侵蚀严重, 土壤贫瘠, 呈中性至微碱性。柏木低效林改造前生境质量较差, 树种单一, 林下植被稀少, 生物多样性低。2011 年(改造前)柏木林平均胸径为 7 cm, 平均高度 8 m, 郁闭度 0.8, 林下灌木主要为铁仔(*Myrsine Africana*)、黄荆(*Vitex negundo*), 草本主要为藎草(*Carex tristachya*)、竹叶草(*Oplismenus compositus*)、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*), 林下物种稀少, 多样性低, 生境质量差。2011 年实施改造, 形成了以下模式: 高密度桉木(QM I)、香椿(XC I)、银木(YM I)模式(株行距 1.5 m×2 m)、低密度桉木(QM II)、香椿(XC II)、银木(YM II)模式(株行距 1.5 m×4 m)、香椿+银木(XY)、银木+桉木(YQ)、香椿+桉木(XQ)、桉木+香椿+银木(QXY)模式(株行距均为 1.5 m×2 m)和采伐迹地(CF), 其中银木+桉木、香椿+银木、香椿+桉木模式混交比例 1:1, 桉木+香椿+银木模式则为 1:1:1, 各模式采用行状混交, 柏木纯林(CB)为对照。试验地基本情况见表 1。

表 1 试验地植被概况

Table 1 Vegetation characteristics of experimental plots

模式 Pattern	主要乔木 Main arbor species	平均树高 Average height/m	平均胸径 Average DBH/cm	郁闭度 Canopy density	坡度 Slope/(°)	坡向 Aspect
QM I	桉木	5.3	3.5	0.7	25°	NE68°
XC I	香椿	4.1	4.3	0.6	26°	NE68°
YM I	银木	4.2	3.4	0.6	27°	NE68°
XY	香椿、银木	香椿 4.4 银木 5.3	香椿 3.7 桉木 4.5	0.7	27°	NE68°
YQ	银木、桉木	银木 5.7 桉木 5.4	银木 4.7 桉木 5	0.7	26°	NE68°
XQ	香椿、桉木	桉木 6.1 香椿 3.8	桉木 4.9 香椿 3.6	0.7	24°	NE68°
QXY	桉木、香椿、银木	桉木 5.3 香椿 4.8 银木 4.7	桉木 4.5 香椿 4 银木 3.8	0.7	23°	SE15°
QM II	桉木	6	5.3	0.6	21°	SE24°
XC II	香椿	4.5	3.7	0.5	24°	SE22°
YM II	银木	4.4	4.2	0.5	22°	SE28°
CF	盐肤木	4.9	4.2	0.5	25°	NE68°
CB	柏木	9.2	8.8	0.8	24°	E

QM I: 高密度桉木, high density *Alnus cremastogyne*; XC I: 高密度香椿, high density *Toona sinensis*; YM I: 高密度银木, high density *Cinnamomum septentrionale*; XY: 香椿+银木, *Toona sinensis* + *Cinnamomum septentrionale*; YQ: 银木+桉木, *Cinnamomum septentrionale* + *Alnus cremastogyne*; XQ: 香椿+桉木, *Toona sinensis* + *Alnus cremastogyne*; QXY: 桉木+香椿+银木, *Alnus cremastogyne* + *Toona sinensis* + *Cinnamomum septentrionale*; QM II: 桉木, low density *Alnus cremastogyne*; XC II: 低密度香椿, low density *Toona sinensis*; YM II: 低密度银木, low density *Cinnamomum septentrionale*; CF: 采伐迹地, cutting-blank; CB: 柏木, *Cupressus funebris*

1.2 研究方法

1.2.1 调查方法

于 2015 年 8 月在每个模式设置 4 个面积为 10 m×10 m 的样方, 样方内的四角和中心随机设置 5 个 1 m×1 m 的固定小样方来调查草本植物, 草本样方共 240 个, 并记录样方内草本植物的种类、数量、均高、盖度等。计算各草本重要值, 在重要值的基础上结合各物种在样方中的盖度及其在样方中出现的频率确定 16 个主要物种进行生态位分析。

1.2.2 计测方法

(1) 生物多样性

本文主要采用以下 α 多样性相关指数^[28-29]：

1) 多样性指数采用 Shannon-wiener(H) 和 Simpson(H') 指数计算：

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \times \log p_i$$

$$H' = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2$$

2) 均匀度指数 Pielou 指数：

$$J_{sw} = \left(- \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \right) / \ln S$$

3) 物种丰富度指数 R ：

$$R = (S - 1) / \ln(N)$$

式中, S 为样方中出现的物种数; N 为物种总数量; $p_i = n_i / N$; n_i 为第 i 个种的个体数目。

(2) 重要值

重要值 = (相对密度 + 相对频度 + 相对盖度) / 3

(3) 生态位宽度

生态位宽度采用 Shannon-Wiener 生态位宽度指数^[30-32]：

$$B_i = - \sum_{j=1}^r P_{ij} \ln P_{ij}$$

式中, B_i 为 i 物种的生态位宽度; $P_{ij} = n_{ij} / N_i$, 式中 n_{ij} 为物种 i 在资源 j 上的重要值, N_i 表示物种 i 在所有资源上的重要值之和。 P_{ij} 代表物种 i 在资源 j 上的重要值占该种在所有资源上的重要值比例, r 为资源位总位数, j 指不同改造模式。

(4) 生态位重叠

采用 Levins^[11,33] 生态位重叠公式：

$$L_{ih} = B_{(L)i} \sum_{j=1}^r p_{ij} \times p_{hj}$$

$$L_{hi} = B_{(L)h} \sum_{j=1}^r p_{ij} \times p_{hj}$$

$$B_{(L)i} = 1 / \left(r \sum_{j=1}^r p_{ij}^2 \right)$$

式中, L_{ih} 为物种 i 重叠物种 h 的生态位重叠指数; L_{hi} 为物种 h 重叠物种 i 的生态位重叠指数; $P_{ij} = n_{ij} / N_i$, 而 $N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$, n_{ij} 为物种重要值; $B_{(L)}$ 为 Levins 的生态位宽度指数, $B_{(L)i}$ 和 $B_{(L)h}$ 具有值域 $[1/r, 1]$; L_{ih} 和 L_{hi} 有值域 $[0, 1]$ 。

1.3 统计分析

应用 Excel 2010、SPSS 20.0 和 GraphPad Prism 5 对实验数据进行整理和分析, 柏木低效林不同改造模式间的多样性的差异性采用单因素方差分析 (one-way ANOVA)。

2 结果与分析

2.1 柏木低效林不同改造模式间草本植物多样性

由图 1 可知, 不同密度的纯林模式间草本植物多样性表现为, 高密度桉木模式草本植物 Shannon-Wiener 指数 (1.59)、丰富度指数 (1.29) 均显著小于低密度桉木模式 (1.69, 1.55), 均匀度指数 (0.89) 大于低密度桉木

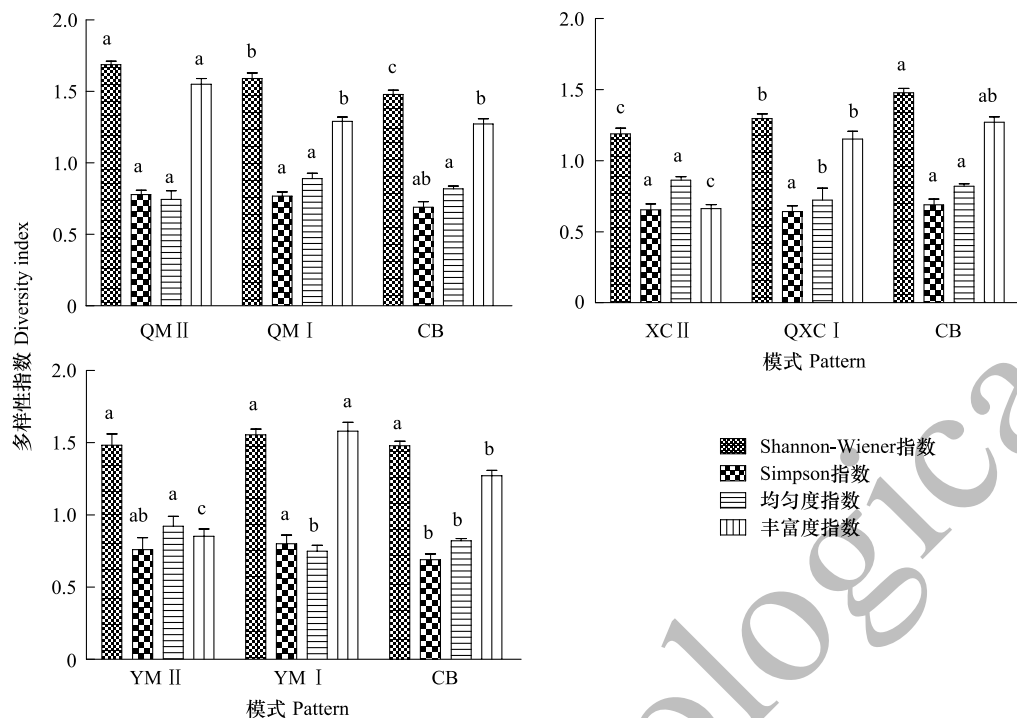


图1 柏木低效林不同密度纯林模式间草本植物多样性

Fig.1 The plant diversity of herbs between different density reconstructing patterns of low efficiency stands of *Cupressus funebris*不同小写字母表示草本植物多样性在不同密度模式间差异显著 ($P < 0.05$)

模式(0.81)但不显著,Simpson 指数相差不大。高密度香椿模式草本植物的 Shannon-Wiener 指数(1.30)、丰富度指数(1.15)均显著大于低密度香椿模式(1.19, 0.66),而均匀度指数(0.72)显著小于低密度香椿模式(0.86),Simpson 指数为两者相同。高密度银木模式草本植物的丰富度指数(1.58)显著大于低密度银木模式(0.85),而均匀度指数(0.75)显著小于低密度银木模式(0.95),Shannon-Wiener 指数(1.56)与 Simpson 指数(0.80)为高密度大于低密度(1.48, 0.76)但不显著。由此可以看出,银木和香椿模式的草本植物多样性表现为高密度优于低密度,桉木模式的草本植物多样性表现为低密度优于高密度。在纯林模式中,香椿模式对于草本植物多样性改造的效果较其他模式差,银木模式次之,桉木模式最好。

从图 2 可以看出,高密度不同树种模式的草本植物 Shannon-Wiener 多样性指数为:香椿+桉木模式(1.83)和香椿+银木模式(1.82)显著高于其他模式;银木+桉木模式(1.59)、高密度桉木模式(1.59)、高密度银木模式(1.56)与采伐迹地(1.54)次之,但与柏木纯林(1.48)差异不显著;桉木+香椿+银木模式(1.44)低于柏木纯林但差异不显著;高密度香椿模式(1.30)显著低于柏木纯林(1.48)。关于 Simpson 指数:只有香椿+桉木模式(0.83)和香椿+银木模式(0.83)显著高于柏木纯林;高密度银木模式(0.80)、银木+桉木模式(0.77)、高密度桉木模式(0.77)、采伐迹地(0.73)及桉木+香椿+银木模式(0.72)高于柏木纯林(0.69)但差异不显著;高密度香椿模式(0.65)低于柏木纯林但差异不显著。在均匀度指数方面:香椿+桉木模式(0.93)、香椿+银木模式(0.94)、高密度桉木模式(0.89)、银木+桉木模式(0.88)均大于柏木纯林(0.82),而桉木+香椿+银木模式(0.81)、采伐迹地(0.79)、高密度银木模式(0.75)及高密度香椿模式(0.72)均小于柏木纯林,但所有模式均与柏木纯林差异不显著;从丰富度指数可以看出:高密度银木模式(1.58)显著高于其他模式;香椿+桉木模式(1.33)、香椿+银木模式(1.30)、采伐迹地(1.30)、高密度桉木模式(1.29)高于柏木纯林(1.27)但不显著;高密度香椿模式(1.15)低于柏木纯林但不显著;桉木+香椿+银木模式(1.12)和银木+桉木模式(1.08)显著低于柏木纯林。由此可看出,本研究中最适宜的改造模式为香椿+银木模式和香椿+桉木模式和高密度桉木模式,桉木+香椿+银木模式与高密度香椿模式改造效果较差。

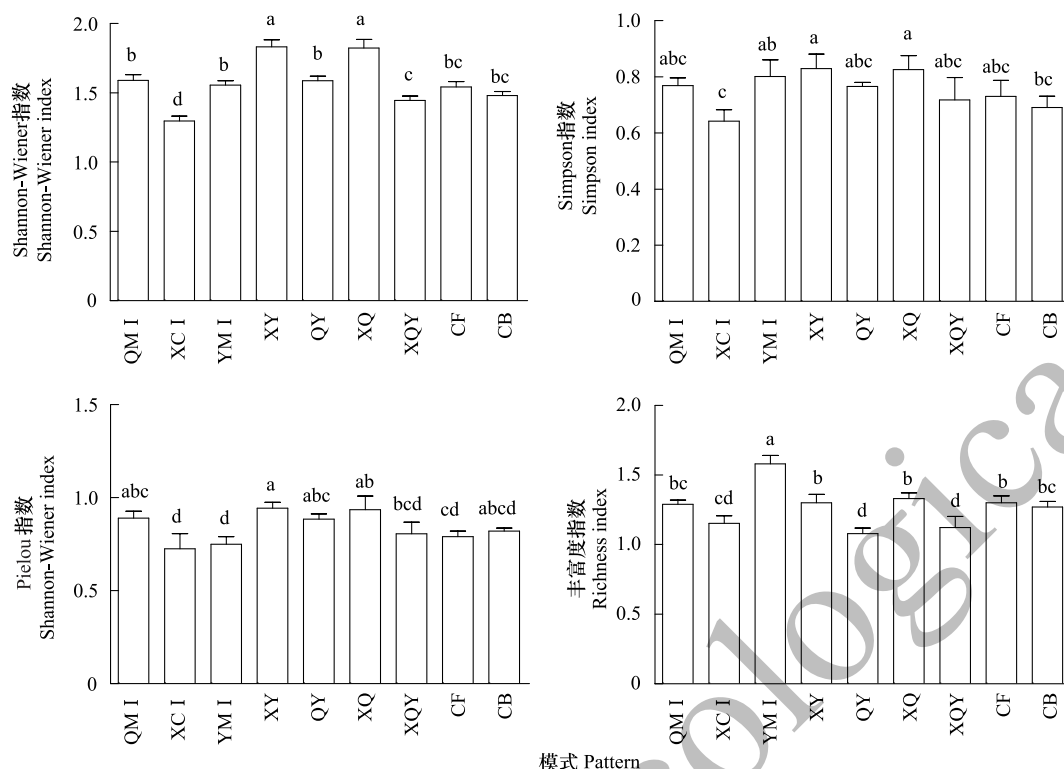


图2 柏木低效林不同树种模式间草本植物多样性

Fig.2 The plant diversity of herbs between different tree species reconstructing patterns of low efficiency stands of *Cupressus funebris*不同小写字母表示不同模式间草本植物多样性差异显著 ($P < 0.05$)

2.2 柏木低效林不同改造模式间草本植物生态位宽度

重要值反应物种的优势度,如表2所示,总重要值较大的物种有藁草(18.244)、竹叶草(16.124)、地果(*Ficus tikoua*)(14.210)、五节芒(*Miscanthus floridulus*)(13.056),它们在各样地中的重要值也相对较大,说明这些物种在群落中占优势,为草本群落中的优势种。而蛇莓(*Duchesnea indica*)(10.068)、铁线蕨(4.034)、马兰(*Kalimeris indica*)(3.904)、中日金星蕨(*Parathelypteris nipponica*)(3.578)、三裂蛇葡萄(*Ampelopsis delavayana*)(3.123)、蜈蚣草(*Pteris vittata*)(2.609)、序叶苎麻(*Boehmeria elidemioides*)(1.816)、渐尖毛蕨(*Cyclosorus acuminatus*)(1.811)、茼蒿(*Chrysanthemum coronarium*)(1.412)、井栏边草(*Pteris multifida*)(1.396)、鼠麴草(1.308)、牡蒿(*Artemisia japonica*)(1.305)重要值较小,依次位于群落的下层。在各模式中,藁草在高密度桉木模式(30.603)、香椿+银木(24.241)、香椿+桉木模式(28.773)、桉木+香椿+银木模式(32.746)中重要值最大;竹叶草在银木模式(23.685)、高密度香椿模式(31.620)、银木+桉木模式(21.866)、采伐迹地(30.782)中最大;五节芒在低密度桉木、香椿、银木模式中最大(29.606、28.939、31.546);铁线蕨在柏木纯林(25.040)中最大,以上物种在不同的模式中分别占据了最大的重要值,相对与其他物种更有生长优势。

生态位宽度是度量种群对环境资源利用的尺度,可以表达种群在群落中的地位和作用。由表3可看出总生态位宽度从大到小分别为藁草(2.276)、竹叶草(2.239)、地果(2.255)、蛇莓(2.152)、五节芒(1.745)、马兰(1.508)、中日金星蕨(1.375)、三裂蛇葡萄(1.361)、铁线蕨(1.093)、序叶苎麻(1.091)、蜈蚣草(1.030)、渐尖毛蕨(0.693)、茼蒿(0.679)、井栏边草(0.656)、鼠麴草(0.647)、牡蒿(0.614)。与重要值的测算结果大致相同,说明重要值大的物种一般具有较宽的生态位,重要值小的物种一般则具有较小的生态位。藁草、竹叶草、地果在10个资源位中有分布,是草本群落的优势种,数量多,生态幅较大,对资源利用能力强,故分布较其他物种广。而渐尖毛蕨、茼蒿、井栏边草等物种只在少数资源位有分布,对资源利用能力不强,生态适应范围较

窄,分布不均,生态位宽度较小。

表 2 柏木低效林不同改造模式草本优势种群重要值

Table 2 The importance value of herbaceous dominant populations of the different reconstructing patterns of low efficiency stands of *Cupressus funebris*

物种 Species	总 Total	模式 Pattern											
		QM I	XC I	YM I	XY	YQ	XQ	QXY	QM II	XC II	YM II	CF	CB
地果 <i>Ficus tikoua</i>	14.210	16.030	20.631	12.375	20.979	16.282	11.378	22.222	7.628	24.021	21.630		
渐尖毛蕨 <i>Cyclosorus acuminatus</i>	1.811		11.463			0.000						11.625	
井栏边草 <i>Pteris multifida</i>	1.396			4.871								8.542	
马兰 <i>Kalimeris indica</i>	3.904	15.591			10.746		6.417		4.513				6.009
牡蒿 <i>Artemisia japonica</i>	1.305	8.300		3.525									
三裂蛇葡萄 <i>Ampelopsis delavayana</i>	3.123		7.897	6.553			9.837				5.388		
蛇莓 <i>Duchesnea indica</i>	10.068	20.773		10.369	7.054		14.545	11.928	15.791		11.705	19.328	12.343
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	1.308	8.703										4.581	
藎草 <i>Carex tristachya</i>	18.244	30.603		14.811	24.241	21.825	28.773	32.746	17.836	27.886	29.731		20.497
铁线蕨 <i>Adiantum capillus-veneris</i>	4.034		21.754									18.755	25.040
茼蒿 <i>Chrysanthemum coronarium</i>	1.412			6.075		8.797							
蜈蚣草 <i>Pteris vittata</i>	2.609				13.105				5.059				11.840
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	13.056			11.286		21.836	19.164		29.606	28.939	31.546		
序叶苧麻 <i>Boehmeria clidemioides</i>	1.816		5.167	3.807								4.643	
中日金星蕨 <i>Parathelypteris nipponica</i>	3.578				8.121	9.394		6.980	6.328				
竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i>	16.124		31.620	23.685	15.755	21.866	7.873	26.124	12.393	19.155		30.782	24.271

表 3 柏木低效林不同改造模式草本优势种群的生态位宽度

Table 3 The niche breadth of herbaceous dominant populations of different reconstructing patterns of low efficiency stands of *Cupressus funebris*

物种 Species	总 Total	模式 Pattern											
		QM I	XC I	YM I	XY	YQ	XQ	QXY	QM II	XC II	YM II	CF	CB
地果 <i>Ficus tikoua</i>	2.255	1.736	2.056	1.313	2.241	2.042	1.356	2.115	1.016	2.251	1.919		
渐尖毛蕨 <i>Cyclosorus acuminatus</i>	0.693		1.560									1.734	
井栏边草 <i>Pteris multifida</i>	0.656			1.089								1.003	
马兰 <i>Kalimeris indica</i>	1.508	2.048			1.760		1.006		1.074				1.098
牡蒿 <i>Artemisia japonica</i>	0.614	1.581		0.693									
三裂蛇葡萄 <i>Ampelopsis delavayana</i>	1.361		1.070	1.071			1.090				1.081		
蛇莓 <i>Duchesnea indica</i>	2.152	2.168		1.598	1.042		1.370	1.334	1.713		1.305	2.221	1.715
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	0.647	1.778										1.077	
藎草 <i>Carex tristachya</i>	2.276	2.454		1.763	2.374	2.282	2.056	2.449	2.136	2.513	2.364		2.174
铁线蕨 <i>Adiantum capillus-veneris</i>	1.093		2.288									2.047	2.365
茼蒿 <i>Chrysanthemum coronarium</i>	0.679			1.350		2.020							
蜈蚣草 <i>Pteris vittata</i>	1.030				1.719				1.060				1.763
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	1.745			1.382		2.107	2.353		2.250	2.335	2.456		
序叶苧麻 <i>Boehmeria clidemioides</i>	1.091		1.044	0.681								1.076	
中日金星蕨 <i>Parathelypteris nipponica</i>	1.375				1.004	1.378		1.065	1.097				
竹叶草 <i>Oplismenus compositus</i>	2.239		2.368	2.190	1.881	2.423	1.091	2.138	1.062	2.248		2.369	2.070

2.3 柏木低效林不同改造模式间草本植物生态位重叠

由表 4 可看出,草本物种之间的生态位重叠值均较小,生态位重叠最大值 0.123,为鼠麴草和蛇莓,其次为渐尖毛蕨和竹叶草(0.120),说明它们对环境的适应性和对资源的利用能力具有较大的相似性。生态位宽度

表 4 柏木低效林不同改造模式草本优势种生态位重叠

Table 4 The niche overlap of herbaceous dominant populations of different reconstructing patterns of low efficiency stands of *Cupressus funebris*

物种 Species	L_{hi}															
	地果 <i>Ficus tikoua</i>	渐尖毛蕨 <i>Cyclosorus acuminatus</i>	井栏边草 <i>Pteris multifida</i>	马兰 <i>Kalimeris indica</i>	牡蒿 <i>Artemisia japonica</i>	三裂蛇葡萄 <i>Ampelopsis delavayana</i>	蛇莓 <i>Duchesnea indica</i>	鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	藎草 <i>Carex tristiachya</i>	铁线蕨 <i>Adiantum capillus- reneris</i>	茼蒿 <i>Chrysanthemum coronarium</i>	蜈蚣草 <i>Pteris vittata</i>	五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	序叶苎麻 <i>Boehmeria clidemioides</i>	中日金星蕨 <i>Parathelypteris nipponica</i>	竹叶草 <i>Opismenus compositus</i>
地果 <i>Ficus tikoua</i>	0.050	0.022	0.065	0.072	0.077	0.055	0.034	0.071	0.050	0.078	0.034	0.050	0.078	0.055	0.082	0.065
渐尖毛蕨 <i>Cyclosorus acuminatus</i>	0.011	0.058	0.000	0.000	0.024	0.014	0.056	0.000	0.000	0.065	0.000	0.000	0.000	0.065	0.000	0.027
井栏边草 <i>Pteris multifida</i>	0.005	0.054	0.000	0.019	0.014	0.022	0.031	0.026	0.000	0.005	0.026	0.000	0.005	0.054	0.000	0.023
马兰 <i>Kalimeris indica</i>	0.029	0.000	0.000	0.094	0.019	0.044	0.020	0.000	0.067	0.016	0.000	0.067	0.016	0.000	0.032	0.017
牡蒿 <i>Artemisia japonica</i>	0.014	0.000	0.017	0.039	0.011	0.022	0.000	0.020	0.000	0.004	0.020	0.000	0.004	0.013	0.000	0.005
三裂蛇葡萄 <i>Ampelopsis delavayana</i>	0.032	0.046	0.028	0.017	0.023	0.026	0.031	0.032	0.000	0.036	0.032	0.000	0.036	0.056	0.000	0.027
蛇莓 <i>Duchesnea indica</i>	0.049	0.060	0.099	0.089	0.106	0.057	0.062	0.027	0.064	0.053	0.027	0.064	0.053	0.058	0.047	0.054
鼠麴草 <i>Gnaphalium affine</i>	0.010	0.029	0.037	0.039	0.076	0.000	0.017	0.000	0.000	0.013	0.017	0.000	0.000	0.020	0.000	0.008
藎草 <i>Carex tristiachya</i>	0.081	0.000	0.019	0.090	0.090	0.064	0.074	0.069	0.075	0.085	0.066	0.075	0.085	0.015	0.084	0.057
铁线蕨 <i>Adiantum capillus-reneris</i>	0.011	0.084	0.049	0.014	0.000	0.024	0.022	0.027	0.040	0.000	0.000	0.040	0.000	0.060	0.000	0.036
茼蒿 <i>Chrysanthemum coronarium</i>	0.015	0.000	0.027	0.000	0.022	0.016	0.006	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.022	0.021	0.031	0.019
蜈蚣草 <i>Pteris vittata</i>	0.015	0.000	0.000	0.044	0.000	0.000	0.021	0.000	0.021	0.036	0.000	0.000	0.009	0.000	0.036	0.021
五节芒 <i>Miscanthus floridulus</i>	0.047	0.000	0.015	0.021	0.012	0.052	0.035	0.000	0.049	0.000	0.062	0.018	0.009	0.011	0.045	0.030
序叶苎麻 <i>Boehmeria clidemioides</i>	0.018	0.097	0.086	0.000	0.023	0.044	0.021	0.032	0.005	0.060	0.031	0.000	0.006	0.000	0.000	0.037
中日金星蕨 <i>Parathelypteris nipponica</i>	0.035	0.000	0.000	0.031	0.000	0.000	0.022	0.000	0.034	0.000	0.063	0.053	0.032	0.000	0.000	0.032
竹叶草 <i>Opismenus compositus</i>	0.063	0.120	0.109	0.037	0.028	0.063	0.058	0.041	0.054	0.109	0.086	0.070	0.049	0.112	0.073	

较大的物种间既有较大的生态位重叠值,如藁草与地果的 L_{ih} (0.078) 和 L_{hi} (0.081)、藁草与蛇莓的 L_{ih} (0.065) 和 L_{hi} (0.074);也有较小的生态位重叠值,如地果与蛇莓的 L_{ih} (0.055) 和 L_{hi} (0.049)、藁草与竹叶草的 L_{ih} (0.054) 和 L_{hi} (0.054),说明生态位宽度的大小与生态位重叠没有明显的规律。生态位重叠为 0 的有 56 对,占总数的 23.33%;0—0.02 的有 44 对,占总数的 18.33%;0.02—0.04 的有 60 对,占总数的 25%;0.04—0.06 的有 33 对,占总数的 13.75%;0.06—0.08 的有 27 对,占总数的 11.25%;0.08—0.1 的有 14 对,占总数的 5.83%;大于 0.1 的有 6 对,占总数的 2.5%^[34]。表明草本层只存在低度生态位重叠,各物种对资源的利用情况相似程度低,竞争并不激烈。

2.4 柏木低效林不同改造模式间生态位宽度与重要值和资源位的关系

由图 3 可看出,柏木低效林不同改造模式间草本植物生态位宽度与重要值呈极显著的正相关关系,相关系数为 0.916,说明重要值较大的物种一般具有较大的生态位宽度。由图 4 可知,柏木低效林不同改造模式间生态位宽度与资源位也呈极显著的正相关关系,相关系数为 0.977,资源位多的物种往往具有较大的生态位宽度,如草本群落中如五节芒 (13.056) 比蛇莓 (10.068) 的重要值大,生态位宽度 (1.745) 却小于蛇莓 (2.152),是由于蛇莓在 9 个资源位中均有分布而五节芒只在 6 个资源位分布。总的来说生态位宽度与重要值和资源位的关系都十分密切。

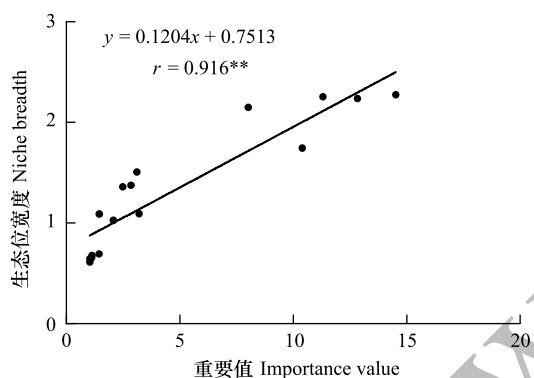


图 3 柏木低效林不同改造模式草本植物生态位宽度与重要值相关性

Fig.3 Correlation between the niche breadths and importance value of the different reconstructing patterns of low efficiency stands of *Cupressus funebris*

** 表示相关性系数达到极显著水平 ($P < 0.01$)

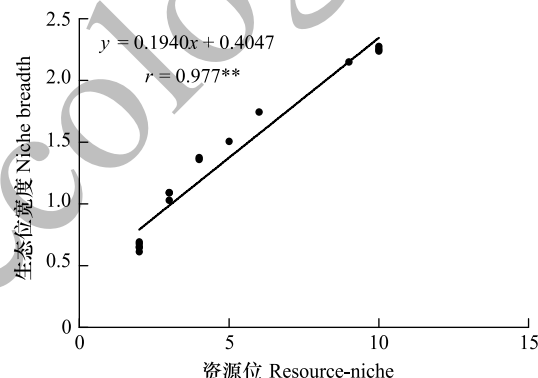


图 4 柏木低效林不同改造模式草本植物生态位宽度与资源位相关性

Fig.4 Correlation between the niche breadths and resource-niche of the different reconstructing patterns of low efficiency stands of *Cupressus funebris*

** 表示相关性系数达到极显著水平 ($P < 0.01$)

3 讨论

3.1 改造对草本植物多样性的影响

生物多样性的保育是森林经营的重点^[35],本研究采取的模式中香椿+桉木、香椿+银木模式显著的提高了柏木纯林的林下草本植物的生物多样性,桉木+香椿+银木模式、高低密度香椿模式与低密度银木模式改造效果较差。对于银木和香椿模式来说,高种植密度的改造效果比低种植密度好,而对于桉木来说,低种植密度的改造效果比高种植密度好,造成这种现象的原因可能是不同树种对种植密度的适应性不同^[36]。混交林改造模式比纯林改造模式效果好^[37],但混交度较大的桉木+香椿+银木模式林下草本植物多样性低于两种树种的混交模式,原因可能是虽然混交度越高,一般意味着群落越稳定,但多数研究认为其基于成熟的林分^[38],而本研究中的各模式均处于幼龄林阶段,草本物种组成不稳定,具有多变性^[39]。

改造会引起林分物理环境和生物因子的改变,这些因素的改变往往和植物多样性有关。引起草本层植物多样性变化的主要原因之一是林下光照资源的改变^[40]。改造降低了乔木层郁闭度,增加了林下植被的光照

资源,在郁闭度最低的低密度香椿模式和银木模式中,喜阳植物五节芒大量繁殖,占据了林下生长空间,生物多样性低,高密度模式的郁闭度相对较高,种间光资源竞争增强,独占生长资源的喜阳植物五节芒逐渐被淘汰,喜阴植物开始处于优势地位,在郁闭度最高的香椿+桉木模式和香椿+银木模式的草本植物多样性最大。在采伐迹地中,由于郁闭度的大幅度降低且没有其他乔木树种的竞争,盐肤木迅速生长居于优势地位,占有大量的光照资源,林下草本多为耐阴植物,多样性不高。由此可见,林下草本层多样性与林木郁闭度有密切关系,郁闭度过低,喜阳植物会占据大量生长资源,植物多样性较低,随郁闭度增加,植物多样性逐渐增大,当喜阳和喜阴植物达到平衡时植物多样性达到最大^[41]。林分的改造不仅降低了乔木层的郁闭度,也降低了乔木层的林冠截流,有利于林分涵养水源^[42],许多研究发现改造后的林分凋落物、土壤的持水能力及肥力都有一定程度的提升^[23],而土壤水分和养分的改变对植物多样性的变化有较大的影响^[43],本研究中除香椿模式和低密度银木模式改造效果低于柏木纯林外,其他模式均不同程度的优于柏木模式,可以推测改造后土壤水分及养分条件的改变导致了不同模式间植物多样性的改变,香椿+桉木模式和香椿+银木模式的土壤条件的改变最利于草本植物多样性的增加,其他模式次之,而香椿模式、低密度银木模式的草本植物多样性反而低于柏木纯林,可能是因为这几种改造模式的郁闭度过低,过度的降低了林冠截流,导致降雨时形成地表径流,直接冲刷并侵蚀了土壤^[42],造成土壤养分的流失,从而导致草本植物多样性降低。除了光照和土壤因素外,生物因子也是改变植物多样性的原因之一。改造后,除香椿模式与低密度银木模式外,其他模式的灌草植物种类增加,林下结构较柏木纯林更为复杂,而桉木和香椿为落叶乔木,能产生更多的地表枯落物,加之改造林分透光度增加,雨水更易穿透林层到达地面,温度和水分改善使凋落物更容易腐殖化,有利于土壤微生物的生长^[43]。

香椿+桉木和香椿+银木模式能较快的进行演替,为林下草本植物提供最适宜的光照环境,又不至于导致阳生植物迅速生长,能保持较高的生物多样性,是较为理想的改造模式。关于土壤因子及生物因子,具体情况需做进一步的研究,但草本植物多样性的增加无疑预示着草本群落的生存条件的改善。

3.2 改造对草本植物生态位宽度的影响

物种的生态位宽度越大,表明物种具有更强的资源利用能力,更高的生态适应性和更广的分布幅度^[11]。改造前生态位宽度最广的是铁线蕨,说明其在柏木纯林中具有较强的适应性,可利用资源幅度广。改造后由于郁闭度降低,喜阳植物五节芒不断拓展生态位宽度,在低密度纯林模式中五节芒的生态位宽度高于其他物种,资源利用能力较强,抑制了其他植物生长。随改造模式的郁闭度增加,种间光资源竞争增强,独占生长资源的喜阳植物五节芒逐渐被淘汰,喜阴植物逐渐占据优势地位,生态位宽度不断变大,藎草、地果、竹叶草等占据了林下生长空间,成为草本层的优势种。不同物种的生态位宽度的此消彼长反应了群落演替的规律^[19],改造打破了柏木纯林原有的林下植被结构,为其他物种提供了有利的生存条件^[44],改善了草本群落的结构组成。Brown 认为生态位宽度较大的物种能利用更多的资源,能在更大范围内优势生长^[45],也有很多学者认为生态位宽度大的物种不一定有较大的生长范围^[46-48],在本研究中草本植物重要值与生态位宽度呈极显著的正相关关系($r=0.916$),重要值较大的物种具有大的生态位宽度,分布幅度更广;资源位也与生态位宽度呈极显著正相关关系($r=0.977$),说明物种所占的资源位数越多,生态位宽度则越大,这与胡正华等^[11]、钱逸凡等^[49]的研究结果相一致。

不同的改造模式改变了不同植物群落的生态位宽度,从而改变了草本植物的多样性。从种类数量来看,柏木纯林中具有较高生态位宽度的优势草本物种有 6 种,而多样性指数低于柏木纯林的高低密度香椿、低密度银木与桉木+香椿+银木模式中优势草本物种分别为 6 种、4 种、5 种和 5 种,多样性大于柏木纯林的高密度银木、低密度桉木、香椿+银木和香椿+桉木模式中优势草本物种分别为 10 种、8 种、7 种和 7 种,这些模式中的丰富度指数又以低密度香椿、低密度银木与桉木+香椿+银木模式显著低于柏木纯林,高密度银木、低密度桉木模式显著高于柏木纯林。可以看出,改造后各模式草本植物生态位的变化导致了植物多样性的变化,拥有较大生态位宽度的优势种越多,植物多样性指数尤其是丰富度指数越高。在对科尔沁沙地植物恢复研究

中,也能发现随演替时间推移,多样性增加,优势种也随之增加的规律^[19],而在退化次生林恢复的研究中,植物多样性越高的次生林类型也拥有更多的生态位宽度较大的优势种^[20]。

3.3 改造对草本植物种间关系的影响

种间关系在生物多样性维持中有重要的作用^[50],通过生态位重叠可以揭示出不同物种间的种间关系。当两个或更多物种对一个资源或更多资源有共同利用时就会产生生态位重叠,生态位重叠一定程度的反映了物种间资源利用的相似性和物种的竞争关系^[13],造成这种物种间生态位分化的来源可能是生活史差异、资源利用方式差异或类型差异等^[51]。总的来说草本植物群落间的生态位重叠都比较低(均低于0.2),说明草本群落保持了一定的稳定性,生态位分化较明显,物种间利用资源的相似性较低,竞争不激烈,草本植物间可以较好的相互共存。在本研究中,由于对乔木层进行了改造,导致具有较强适应性的物种如藁草、竹叶草、五节芒等草本植物占据了优势地位,但由于改造时间不长,物种还处于资源利用扩张阶段,生态位还没有达到高度重叠而形成竞争,随着群落的发展和演替,物种的组成有可能还会继续改变。许多研究认为生态位宽度大的物种往往有着较大的生态位重叠^[52],本研究中生态位宽度较大的物种间既有较大的生态位重叠,如藁草与蛇莓、藁草与地果;也有较小的生态位重叠,如竹叶草和藁草,地果与蛇莓,生态位重叠与生态位宽度间没有明显的规律^[53-54],原因可能是生态位宽度较大的物种与其他物种的生态学特性和功能不一定相同,对资源的利用途径也存在异同,这也是植物对环境适应的结果^[55],不能单纯的用生态位宽度来判断生态位重叠。而生态位宽度较小的物种如鼠麴草和蛇莓间却形成的较大的生态位重叠可能是由于两者对环境资源的需求相近或具有较高的聚集度^[11]。

4 结论

草本层对环境的变化较为敏感,在改造初期更能反映植物群落的变化情况^[56]。柏木低效林不同改造模式中香椿+桉木模式和香椿+银木模式对草本植物多样性的提高效果最好,是较为理想的改造模式,其他模式次之,高低密度香椿模式、低密度桉木模式和桉木+香椿+银木模式的改造效果差于柏木纯林;混交林模式较纯林模式改造效果好;银木和香椿模式高密度的改造效果优于低密度,桉木模式则为低密度优于高密度。草本层对逆境具有更强的耐受性,最能适应持久和强烈的干扰,对生态系统起到基础保障作用^[57],草本植物多样性的提升预示着植物群落生境的改善,如光因子、土壤因子、生物因子等,但具体情况还需做进一步研究。川中丘陵区柏木低效林乔木层的改造打破了铁线蕨处于优势地位的草本群落结构,促进了更适应改造环境的草本群落如藁草、地果、竹叶草等植物群落的建立,实现了草本植物对资源分配的调节。植物的演替是长期的过程,由于改造时间较短,各改造模式草本植物还处于演替初期阶段,所有模式的草本层生态位重叠值低,分化较明显,种间竞争不激烈,物种处于资源扩张阶段。草本植物具有较强的不稳定性和多变性,随群落的发展和演替,喜阳植物五节芒等会继续被喜阴植物如藁草、竹叶草等取代,物种组成还会继续变化。

参考文献 (References):

- [1] Grinnell J. The niche-relationships of the California Thrasher. The Auk, 1916, 34(4): 427-433.
- [2] 牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.
- [3] Westman W L. Measuring realized niche spaces: climatic response of chaparral and coastal sage scrub. Ecology, 1991, 72(5): 1678-1684.
- [4] 朱耿平, 刘国卿, 卜文俊, 高玉葆. 生态位模型的基本原理及其在生物多样性保护中的应用. 生物多样性, 2013, 27(1): 90-98.
- [5] Tuomisto H. Edaphic niche differentiation among *Polybotrya* ferns in western Amazonia; implications for coexistence and speciation. Ecography, 2006, 29(3): 273-284.
- [6] Kluge J, Kessler M. Influence of niche characteristics and forest type on fern species richness, abundance and plant size along an elevational gradient in Costa Rica. Plant Ecology, 2011, 212(7): 1109-1121.
- [7] Gaston K J, Spicer J I. The relationship between range size and niche breadth: a test using five species of *Gammarus* (Amphipoda). Global Ecology and Biogeography, 2001, 10(2): 179-188.
- [8] Kraft N J, Comita L S, Chase J M, Sanders N J, Swenson N G, Crist T O, Stegen J C, Vellend M, Boyle B, Anderson M J, Cornell H V, Davies

- K F, Freestone A L, Inouye B D, Harrison S P, Myers J A. Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 2011, 333(6050): 1755-1758.
- [9] Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31(4): 343-366.
- [10] Silvertown J, Dodd M, Gowing D. Phylogeny and the niche structure of meadow plant communities. *Journal of Ecology*, 2001, 89(3): 428-435.
- [11] 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. *生态学报*, 2009, 29(7): 3670-3677.
- [12] 汤景明, 艾训儒, 易咏梅, 李玲, 徐红梅, 宋亚丽. 鄂西南木林子常绿落叶阔叶混交林恢复过程中优势树种生态位动态. *生态学报*, 2012, 32(20): 6334-6342.
- [13] 康永祥, 康博文, 岳军伟, 梁宗锁, 雷瑞德. 陕北黄土高原辽东栎(*Quercus liaotungensis*)群落类型划分及其生态位特征. *生态学报*, 2007, 27(10): 4096-4105.
- [14] 李斌, 李素清, 张金屯. 云顶山亚高山草甸优势种群生态位研究. *草业学报*, 2010, 19(1): 6-13.
- [15] 王惠, 邵国凡, 代力民, 许东, 王飞. 采伐干扰下长白山阔叶红松林主要灌木种群生态位动态特征. *东北林业大学学报*, 2007, 35(11): 27-28.
- [16] Laaka-Lindberg S, Pohjamo M, Korpelainen H. Niche breadth and niche overlap in three epixylic hepatics in a boreal old-growth forest, southern Finland. *Journal of Bryology*, 2005, 27(2): 119-127.
- [17] 王立龙, 王广林, 黄永杰, 李晶, 刘登义. 黄山濒危植物小花木兰生态位与年龄结构研究. *生态学报*, 2006, 26(6): 1862-1871.
- [18] 林大影, 邢韶华, 赵勃, 崔国发. 北京山区森林植被中珍稀濒危草本植物生态位. *生态学杂志*, 2007, 26(6): 781-786.
- [19] 张继义, 赵哈林, 张铜会, 赵学勇. 科尔沁沙地植物群落恢复演替系列种群生态位动态特征. *生态学报*, 2003, 23(12): 2741-2746.
- [20] 刘宪钊, 陆元昌, 周燕华. 退化次生林恢复过程中群落结构和生态位动态. *生态学杂志*, 2010, 29(1): 22-28.
- [21] 王秀云, 朱汤军, 陆超, 沈建军, 徐高福. 千岛湖马尾松林抚育改造后主要种群生态位研究. *浙江林业科技*, 2014, 34(3): 1-7.
- [22] 王惠, 李倩, 韩雪梅, 邵国凡, 代力民. 采伐干扰下长白山阔叶红松林优势树种生态位变化动态. *东北林业大学学报*, 2011, 39(10): 18-20, 53-53.
- [23] 李平, 李凤汀, 范川, 李贤伟, 张健, 黄明莉. 川中丘陵区柏木低效林改造模式植物多样性对土壤有机碳的影响. *生态学报*, 2015, 35(8): 2667-2675.
- [24] 范川, 周义贵, 李贤伟, 张健, 廖洪流, 李凤汀, 冯茂松. 柏木低效林改造不同模式土壤抗蚀性对比. *林业科学*, 2014, 50(6): 107-114.
- [25] Gallet S, Roze F. Resistance of Atlantic Heathlands to trampling in Brittany (France): influence of vegetation type, season and weather conditions. *Biological Conservation*, 2001, 97(2): 189-198.
- [26] Cole D N, Monz C A. Impacts of camping on vegetation: response and recovery following acute and chronic disturbance. *Environmental Management*, 2003, 32(6): 693-705.
- [27] 王伟伟, 杨海龙, 贺康宁, 胡兴波, 王辉, 董梅, 谢增武. 祁连山青海云杉人工林草本层生态位及生态响应研究. *草地学报*, 2012, 20(4): 626-630.
- [28] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法: $I\alpha$ 多样性的测度方法(下). *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
- [29] Petraitis P S, Latham E R, Niesenbaum R A. The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*, 1989, 64(4): 393-418.
- [30] 任青山. 天然次生林主要种群生态位结构的研究. *东北林业大学学报*, 1998, 26(2): 5-10.
- [31] 李契, 朱金兆, 朱清科. 生态位理论及其测度研究进展. *北京林业大学学报*, 2003, 2(1): 100-107.
- [32] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [33] 刘金福, 洪伟. 格氏栲群落生态学研究——格氏栲林主要种群生态位的研究. *生态学报*, 1999, 19(3): 347-352.
- [34] 杨利民, 周广胜, 王国宏. 草地群落物种多样性维持机制的研究 II 物种实现生态位. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 634-638.
- [35] Gao T, Hedblom M, Emilsson T, Nielsen A B. The role of forest stand structure as biodiversity indicator. *Forest Ecology and Management*, 2014, 330: 82-93.
- [36] 贾亚运, 何宗明, 周丽丽, 马祥庆, 吴鹏飞, 邹显花, 刘青青, 刘雨晖. 造林密度对杉木幼林生长及空间利用的影响. *生态学杂志*, 2016, 35(5): 1177-1181.
- [37] 马洪婧, 李瑞霞, 袁发银, 史珑燕, 关庆伟. 不同演替阶段栎树混交林群落稳定性. *生态学杂志*, 2013, 32(3): 558-562.
- [38] 岳永杰, 余新晓, 李钢铁, 樊登星, 叶俊道. 北京松山自然保护区蒙古栎林的空间结构特征. *应用生态学报*, 2009, 20(8): 1811-1816.
- [39] 袁王俊, 卢训令, 张维瑞, 王智慧, 张灵敏, 丁圣彦. 不同植被类型植物物种多样性. *生态学报*, 2015, 35(14): 4651-4657.
- [40] MacArthur R H, Connell J H. Organisms in communities. *Science*, 1966, 154(3752): 999-999.
- [41] 王世雄, 王孝安, 李国庆, 郭华, 朱志红. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释. *生态学报*, 2010, 30(6): 1638-1647.
- [42] 黎燕琼, 龚固堂, 郑绍伟, 陈俊华, 慕长龙, 朱志芳, 吴雪仙, 牛牧. 低效柏木纯林不同改造措施对水土保持功能的影响. *生态学报*,

- 2013, 33(3): 934-943.
- [43] 刘飞鹏, 曾曙才, 莫罗坚, 丁雪腾, 朱剑云, 刘颂颂, 李年生. 尾叶桉人工林改造对土壤和凋落物持水效能的影响. 生态学杂志, 2013, 32(5): 1111-1117.
- [44] Alofs K M, Fowler N L. Loss of native herbaceous species due to woody plant encroachment facilitates the establishment of an invasive grass. *Ecology*, 2013, 94(3): 751-760.
- [45] Brown J H. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 1984, 124(2): 255-279.
- [46] Burgman M A. The habitat volumes of scarce and ubiquitous plants: a test of the model of environmental control. *The American Naturalist*, 1989, 133(2): 228-239.
- [47] Thompson K, Gaston K J, Band S R. Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England. *Journal of Ecology*, 1999, 87(1): 150-155.
- [48] Thompson K, Ceriani R M. No relationship between range size and germination niche width in the UK herbaceous flora. *Functional Ecology*, 2003, 17(3): 335-339.
- [49] 钱逸凡, 伊力塔, 胡军飞, 张超, 余树全, 沈露, 彭东琴. 普陀山主要植物种生态位特征. 生态学杂志, 2012, 31(3): 561-568.
- [50] Falcão J C F, Dáttilo W, Izzo T J. Efficiency of different planted forests in recovering biodiversity and ecological interactions in Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2015, 339(3): 105-111.
- [51] Mangan S A, Schnitzer S A, Herre E A, Mack K M L, Valencia M C, Sanchez E I, Bever J D. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 2010, 466(7307): 752-755.
- [52] 胡相明, 程积民, 万惠娥, 赵艳云. 黄土丘陵区不同立地条件下植物种群生态位研究. 草业学报, 2006, 5(1): 29-35.
- [53] 钟宇, 张健, 刘泉波, 杨万勤, 吴福忠, 冯茂松. 巨桉人工林草本层主要种群的生态位分析. 草业学报, 2010, 19(4): 16-21.
- [54] 陈玉凯, 杨琦, 莫燕妮, 杨小波, 李东海, 洪小江. 海南岛霸王岭国家重点保护植物的生态位研究. 植物生态学报, 2014, 38(6): 576-584.
- [55] Silva I A, Batalha M A. Plant functional types in Brazilian savannas: The niche partitioning between herbaceous and woody species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2011, 13(3): 201-206.
- [56] Littlemore J, Barker S. The ecological response of forest ground flora and soils to experimental trampling in British urban woodlands. *Urban Ecosystems*, 2001, 5(4): 257-276.
- [57] Grime J P. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. 2nd ed. New York: Wiley, 2003.