

DOI: 10.20103/j.stxb.202310232311

陈聪琳, 赵常明, 刘明伟, 徐凯, 徐文婷, 熊高明, 葛结林, 邓滢, 申国珍, 谢宗强. 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物生态位与种间联结. 生态学报, 2024, 44(11): 4889-4903.

Chen C L, Zhao C M, Liu M W, Xu K, Xu W T, Xiong G M, Ge J L, Deng Y, Shen G Z, Xie Z Q. The ecological niche and interspecific association of main woody plants in the evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the south slope of Shennongjia. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(11): 4889-4903.

神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物生态位与种间联结

陈聪琳^{1,2,3}, 赵常明^{1,2}, 刘明伟^{1,2,3}, 徐 凯^{1,2}, 徐文婷^{1,2}, 熊高明^{1,2}, 葛结林^{1,2}, 邓 滢^{1,2}, 申国珍^{1,2}, 谢宗强^{1,2,3,*}

1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

2 国家植物园, 北京 100093

3 中国科学院大学生命科学学院, 北京 101408

摘要: 为揭示神农架南坡代表性常绿阔叶林主要木本植物的种间生态联系及群落演替趋势, 以小叶青冈+曼青冈群落 20 个主要木本植物的 190 组种对为研究对象, 通过生态位测定并区分生态位特化种和生态位泛化种以及种间联结性检验, 分析该群落主要物种生态位与种间联结特征。主要结果: (1) 该常绿阔叶林群落物种丰富, 群落组成复杂, 小叶青冈 (*Cyclobalanopsis myrsinifolia*) 的重要值 (11.13%) 和生态位宽度 (58.3) 均最大, 占绝对优势, 生态位宽度排序和重要值排序不一致, 分布频度对生态位宽度影响较大。(2) 将 20 种主要木本植物划分为生态位特化种 (6 种)、生态位泛化种 (3 种)、中性类群 (11 种), 生态位分化程度较高, 资源利用差异以及生境适应性是影响生态位分化的主要因素。(3) 生态位宽度大的物种其生态位重叠和相似度较高, 生态位重叠指数总体略低, 大部分物种对环境或资源需求相似, 但相似度不高, 种间竞争较弱, 种间关系比较稳定。(4) 主要木本植物总体正联结显著 ($P < 0.05$), χ^2 检验、联结系数 AC 、Spearman 秩相关检验结果均显示种间正联结作用占优势, 但大多数种对联结不显著, 物种趋于独立分布。(5) 通过聚类分析, 将 20 种主要木本植物划分三大生态种组: 建群种组, 共生种组和边缘种组。研究表明, 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林目前正处于相对稳定的演替中后期阶段, 群落发育较成熟, 生态位分化、生境选择以及资源需求互补或互利是影响该群落物种共存的主要原因。研究阐明了神农架南坡代表性常绿阔叶林主要物种之间实际相互作用以及群落特征, 为深入理解群落物种共存原因以及群落演替规律提供依据。

关键词: 常绿阔叶林; 种群; 种间关系; 生态种组; 物种共存

The ecological niche and interspecific association of main woody plants in the evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the south slope of Shennongjia

CHEN Conglin^{1,2,3}, ZHAO Changming^{1,2}, LIU Mingwei^{1,2,3}, XU Kai^{1,2}, XU Wenting^{1,2}, XIONG Gaoming^{1,2}, GE Jielin^{1,2}, DENG Ying^{1,2}, SHEN Guozhen^{1,2}, XIE Zongqiang^{1,2,3,*}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 China National Botanical Garden, Beijing 100093, China

3 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China

基金项目: 国家自然科学基金 (32271641); 湖北神农架森林生态系统国家野外科学观测研究站 (E0217G2001)

收稿日期: 2023-10-23; **网络出版日期:** 2024-03-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Xie@ibcas.ac.cn

Abstract: In order to elucidate the ecological relationships among the principal woody plants within the representative evergreen broad-leaved forest on the southern slope of Shennongjia and unveil the trajectory of community succession, we selected 190 species groups from 20 main woody plants in the *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* group as the focal subjects of our research. The determination of their ecological niche involved distinguishing specialized species from generalized ones and assessing interspecific connections. Subsequently, we analyzed the ecological niche and interspecific connections of the primary species within the community. The main results show that: (1) The evergreen broad-leaved forest community exhibits species richness and a complex composition. *Cyclobalanopsis myrsinifolia*, with the highest importance value (11.13%) and ecological niche width (58.3), emerges as the dominant species. Notably, the inconsistency between ecological niche width ranking and importance value ranking is attributed to the pronounced influence of distribution frequency on ecological niche width. (2) The classification of the 20 primary woody plants reveals six specialized species, three generalized species, and eleven neutral taxa. The notable degree of ecological niche differentiation arises from variations in resource utilization and habitat adaptability, constituting the principal factors influencing this differentiation. (3) Species with expansive ecological niche widths exhibit the substantial overlap and similarity in ecological niches. Despite a slightly low overall ecological niche overlap index, most species share comparable environmental or resource requirements but display low similarity. This suggests weak inter-species competition and relatively stable inter-species relationships. (4) The comprehensive network of primary woody plants exhibits significantly positive linkage ($P < 0.05$). Results from the χ^2 test, connection coefficient AC , and Spearman rank correlation test collectively indicate a prevalence of positive linkage between species, though the majority of species do not exhibit significant linkage and tend towards independent distribution. (5) Employing cluster analysis, the study categorizes 20 principal woody plants into three significant ecological species groups: the building community species group, the symbiotic species group, and the edge species group. The findings indicates that the evergreen broad-leaved forests, featuring *Cyclobalanopsis myrsinifolia* + *C. oxyodon*, on the southern slope of Shennongjia are presently in a stable later stage of succession, demonstrating a relatively mature community development. The primary factors influencing species coexistence in this community encompass ecological niche differentiation, habitat selection, and complementary or mutualistic resource requirements. The study elucidates genuine interactions and community characteristics among the principal representative species within the evergreen broad-leaved forests on the southern slope of Shennongjia. It offers a foundation for more profound comprehension of the factors driving species coexistence and the governing principles of community succession.

Key Words: evergreen broad-leaved forest; population; interspecific relationship; ecological species group; species coexistence

植物群落是一定生境条件下由共存物种通过相互适应和协同进化并与生境相互作用而形成的生命综合体,群落内物种之间相互作用在主要的环境梯度上被认为是群落模式构建的基本驱动力^[1-2]。基于生态位理论的环境过滤和竞争排除是解释局域群落构建的核心思想^[3-5]。生态位可定量反映物种以及物种与生境之间的相互作用特点,研究群落内物种生态位,能够分析种间关系、群落结构特征以及物种对资源利用程度和生境适应性^[6-7]。种间关联可用于定性和定量估计物种之间在空间分布上的相互作用^[8],受群落生境条件和物种特性差异的影响,对于预测种群动态和揭示演替以及物种替代过程非常关键^[9]。森林群落优势种不仅对其他物种生长与分布产生影响,还对维持群落结构和发挥生态系统功能具有重要作用,通过分析森林中主要物种的生态位和种间联结特征,不仅能深入阐释种群在群落中的地位和作用,还有助于理解群落的形成、发展、演替进程,以及局域群落物种共存原因^[10-11]。

常绿阔叶林在我国分布最广,主要分布在(23°—33°N, 93°—123°E)。受季风环流和青藏高原隆起的影响,历史上我国拥有大片原始且保存完好的常绿阔叶林,其群落结构和功能复杂,种间关系多样,生物多样性

丰富^[12]。然而,长期以来的大规模干扰和破坏导致森林生物多样性锐减、结构简单化、生产力下降,造成一些地区出现明显的斑块化分布,因此对其开展研究保护显得尤为重要。目前较多学者从不同角度开展了种间关系方面的研究^[13],比如刘翔宇等^[14]通过研究普陀山的常绿阔叶林发现基于生态位理论无法单独解释森林群落种间实际关联格局,物种共优度才是影响种间关联的重要因素。李坚锋等^[15]通过研究普陀山的常绿阔叶林发现生境差异导致的负联结生态位重叠值低,进而得出生境选择是负联结种对实现共存的重要过程,而资源需求互补或互利可能是正联结种对实现共存的原因。另有研究表明当群落处于阳生常绿阔叶林阶段或具有明显的次生性时,种间关系往往比较松散,联结不紧密,当群落演替至中生常绿阔叶林阶段,主要种间总体呈现显著的正联结,而随着群落演替不断进行,弱联结或无联结比例增加,物种更趋于独立分布^[16-19]。此外,结合物种的生态习性、生态位以及种间关联特征可以作为划分生态种组的重要参考依据,较多的研究者一致认为正联结较强的物种对是群落生态恢复的重点选择对象^[20-21]。生态种组的划分对探究不同种群的生境隔离机制以及认识生态种群之间的连通性和维护生态完整性具有重要意义^[22]。

神农架位于大巴山脉东端,处于北亚热带常绿落叶阔叶混交林地区(IVAI)和中亚热带常绿阔叶林地区(IVaII)的过渡地带。该地区拥有丰富的植被类型和完整的生态系统,以南、北坡亚热带常绿阔叶林和亚热带常绿落叶阔叶混交林为基带,渐次发育了完整的山地垂直自然带谱,从低海拔至高海拔可分为:常绿阔叶林带(400—1000 m),常绿落叶阔叶混交林带(1000—1700 m),落叶阔叶林带(1700—2200 m),针阔混交林带(2200—2600 m),针叶林带(2600—3000 m)及亚高山灌丛和草甸带(3000 m 以上)^[23-24]。其中,神农架南坡的基带植被属中亚热带北缘常绿阔叶林,是神农架区域关键的地带性植被,经历了干扰利用和保护恢复的不同历史时期,是生物多样性研究及保护热点区域。目前对其植被类型、群落特征、群落发展阶段的了解有限,对物种生态位和种间联结研究还是空白。基于此,本文利用神农架南坡常绿阔叶林固定样地监测数据,以该群落 20 个主要木本植物的 190 组种对为研究对象,通过生态位测定(生态位宽度 B_L 、生态位重叠指数 O_{ik} 、生态位相似性指数 C_{ik})并区分生态位特化种和生态位泛化种以及采用方差比率 VR 、 χ^2 检验、联结系数 AC 、Spearman 秩相关等方法检验种对联结性,在此基础上,再结合物种生态学特征和生物学习性,通过聚类分析划分生态种组,以期解决以下科学问题:(1)该群落主要木本植物重要值、生态位特征及种间关系如何?(2)能否根据主要物种生态位特征以及种间联结特征判断群落目前状态以及群落未来的发生、发展趋势?(3)能否通过划分生态种组明晰主要物种实现物种共存的生态策略?以上科学问题的解答,可以阐释主要木本植物种间实际生态联系、群落性质,为深入理解区域群落物种共存原因以及群落演替规律提供依据。

1 研究区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于神农架南坡的西天朝圣(110°30'21''E, 31°20'16''N)(图 1),属湖北省万朝山省级自然保护区,样地平均坡度约 42°,坡向东北 40°,平均海拔约 888 m。受季风气候的影响,四季分明,年均温 15.3 °C 左右,极端最高气温为 43.1 °C,极端最低气温为 -9.3 °C,年均降雨量 977 mm 左右。土壤类型为山地黄棕壤, pH 为 5.17。该区植被类型属于常绿阔叶林,是神农架山地植被垂直带谱的基带植被,群落层次清晰,乔木层主要有小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)、曼青冈(*C. oxyodon*)、冬青叶鼠刺(*Itea ilicifolia*)组成;灌木层以竹叶楠(*Machilus faberi*)、绒毛山胡椒(*Lindera nacusua*)、阔叶十大功劳(*Mahonia bealei*)、川桂(*Cinnamomum wilsonii*)、小果润楠(*Machilus microcarpa*)为主;草本层主要有柄果薹草(*Carex stipitinus*)、顶芽狗脊(*Woodwardia unigemmata*)、亮鳞肋毛蕨(*Ctenitis subglandulosa*)、对马耳蕨(*Polystichum tsussimense*)等;此外,层间植物也较丰富,主要有鹰爪枫(*Holboellia coriacea*)、大金刚藤(*Dalbergia dyeriana*)、多花勾儿茶(*Berchemia floribunda*)等。

1.2 调查方法

依照中国科学院森林生物多样性监测规范,在湖北省万朝山省级自然保护区内选取受人为干扰较轻且发

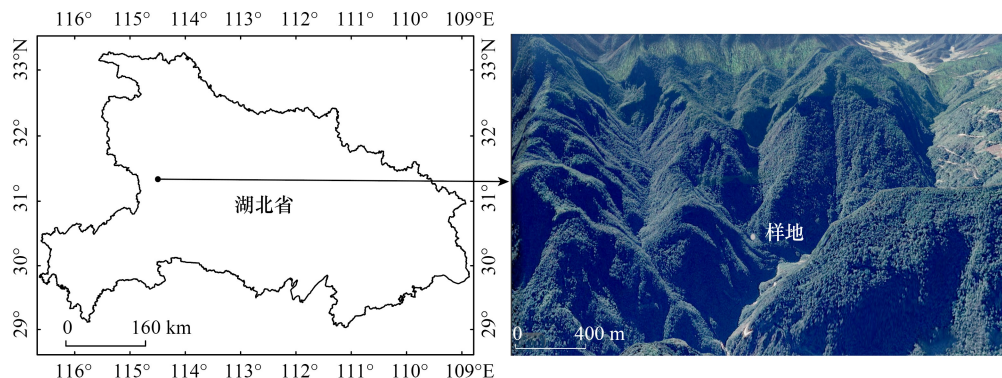


图1 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林样地位置图

Fig.1 Plot location of evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the south slope of Shennongjia, Hubei

育完整的常绿阔叶林,设立面积为 1 hm^2 (南北长 100 m ,东西长 100 m) 的森林动态监测固定样地,利用全站仪将样地划分为 100 个 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 的样格,每个样格又划分为 4 个 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 的小样格为基本测树单元进行调查,共计 400 个。于 2022 年 7 月对每个小样格中胸径 $\geq 1 \text{ cm}$ 的木本植物进行每木检尺,挂牌定位标记,同时记录物种名、胸径、坐标、分枝、枝下高、冠幅、成活状态、死亡原因等指标。

1.3 研究方法

1.3.1 重要值计算以及分析物种筛选

以重要值 (IV) 反映物种在群落中的优势程度^[25],本研究筛选出重要值大于 1% 的前 20 位主要木本植物进行生态位和种间联结研究,计算如下^[26]。

$$IV = (RA + RF + RD) / 3 \quad (1)$$

式中 IV 表示某个物种在各资源位 (样格) 的重要值; RA 表示相对密度; RF 表示相对频度; RD 表示相对显著度。

1.3.2 生态位测定

(1) 生态位宽度

利用 Levins (B_L) 指数计算生态位宽度^[27]:

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

式中 P_{ij} 表示资源位 j 处物种 i 的重要值与所有资源位处物种 i 的重要值比例; r 表示资源位总数,每个样格代表一个资源位。

(2) 生态位重叠指数 (O_{ik}) 及生态位相似性指数 (C_{ik})^[28-29]:

Pianka 指数 (O_{ik}):

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{(\sum_{j=1}^r P_{ij})^2 (\sum_{j=1}^r P_{kj})^2}} \quad (3)$$

Schoener 指数 (C_{ik}):

$$C_{ik} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{kj}| \quad (4)$$

式中 O_{ik} 与 C_{ik} 分别表示物种 i 和物种 k 的生态位重叠及相似性指数,取值范围均为 $[0, 1]$,其值越大,表示生态位重叠 (相似性) 越高; P_{ij} 和 P_{kj} 分别表示在资源位 (样格) j 处物种 i 和物种 k 的重要值,且 $O_{ik} = O_{ki}$, $C_{ik} = C_{ki}$ 。

(3) 基于生态位宽度划分生态位泛化种和生态位特化种

基于 Levins (B_L) 指数,依据泛化种较特化种具有更广泛的基础生态位,通过随机化重排 1000 次,模拟物种的出现频率,并计算双侧 95% 置信区间上限 (UPPCI) 和下限 (lowCI),若物种实际生态位指数 B_L 大于零分布的 95% 置信区间上限 ($B_L > \text{UPPCI}$),定义为泛化种,低于零分布的 95% 置信区间下限 ($B_L < \text{lowCI}$),定义为特

化种,若处于 95%置信区间以内($\text{lowCI} < B_L < \text{UPPCI}$),则定义为中性类群^[30]。

1.3.3 总体联结性

根据 Schluter^[31]提出的方差比率法(VR)来检验所有物种的总体联结性,并使用统计量 W 来检验所有物种联结显著性。

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i (1 - P_i) \quad (5)$$

$$S_T^2 = (1/N) \sum_{j=1}^N (T_j - t)^2 \quad (6)$$

$$P_i = n_i/N \quad (7)$$

$$VR = S_T^2/\delta_T^2 \quad (8)$$

式中 VR 是总体联结系数, S 表示物种总数, N 为调查样格总数, T_j 为样格 j 中出现的物种数, t 为样格中出现的物种平均数;在独立性零假设条件下,若 $VR=1$,原假设成立,表示物种间完全独立,无关联;当 $VR>1$ 表示所有物种总体正关联;当 $VR<1$ 表示所有物种间负联结。用 $W=VR \times N$ 进一步检验总体偏离 1 的显著程度,若在 $\chi_{0.95}^2(N) < W < \chi_{0.05}^2(N)$ 区间内,表示总体联结不显著($P>0.05$),置信区间 90%。反之,总体联结显著($P<0.05$)。

1.3.4 种对间联结性

(1) χ^2 检验

基于主要木本植物在 100 个样格中是否出现,构建(0,1)二元群落矩阵(0 表示未出现,1 表示出现)和 2×2 列联表,采用 Yates 连续性校正公式计算 χ^2 值,公式如下^[32]:

$$\chi^2 = \frac{N \left[(|ad - bc|) - \frac{1}{2}N \right]}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (9)$$

式中 a 表示两个种都存在的样格数, b 和 c 分别表示两个种单独出现的样格数, d 表示两个种都不存在的样格数,当 $\chi^2 < 3.841$ 时,种间无联结,相互独立($P>0.05$);当 $\chi^2 > 6.635$ 时,种间联结极显著($P<0.01$);当 $3.841 < \chi^2 < 6.635$,种间联结显著($P<0.05$)。

(2) 联结系数(AC)

由于 χ^2 检验无法确定不显著种对联结性,而联结系数 AC 能更清楚反映种对间联结性的相对强弱,其公式如下:

$$\begin{aligned} \text{当 } ad \geq bc \text{ 时, } AC &= \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)} \\ \text{当 } ad < bc \text{ 且 } d \geq a \text{ 时, } AC &= \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)} \\ \text{当 } ad < bc \text{ 且 } d < a \text{ 时, } AC &= \frac{ad - bc}{(c+d)(b+d)} \end{aligned} \quad (10)$$

其值域为 $[-1, 1]$,当 AC 趋近于 1 时,表示物种对正联结越强,当 AC 趋近于-1 时,物种对负联结越强,当 $AC=0$ 时,表示物种之间完全独立^[33]。

(3) Spearman 秩相关检验(附录 I)

由于 χ^2 检验和联结系数 AC 均基于定性数据分析种对联结性,而 Spearman 秩相关检验是基于定量数据,本研究根据样地内 20 个主要物种在 100 个样格中的多度分布矩阵计算不同种对间 Spearman 秩相关系数,能清楚反映物种之间的关系^[34],计算公式如下。

$$\gamma_s(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N (x_{ij} - \bar{x}_i)^2 (x_{kj} - \bar{x}_k)^2}{N^3 - N} \quad (11)$$

式中, N 为样格总数, x_{ij} 和 x_{kj} 分别是物种 i 和物种 k 在样格 j 中的个体数; $\bar{x}_i$ 和 $\bar{x}_k$ 分别是 j 个样格中物种 i 和物种 k 个体数的平均值, $r_s(i, k)$ 的值域为 $[-1, 1]$ 。

1.3.5 生态种组划分

根据 20 个主要木本植物在 100 个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样格中的多度分布矩阵, 采用欧氏距离表示主要物种对环境的适应性和相似程度, 进行系统层次聚类分析, 根据聚类分析结果, 并参考生态位和种间关联结果, 划分生态种组^[20]。

以上所有数据处理在 Excel 2019 和 R.4.0.3 中进行, 生态位及种间关联主要运用 R 软件的“spaa”以及“psych”程序包计算; 使用“EcolUtils”程序包实现 Specialist/Generalist species 的划分; 主要利用“factoextra”程序包进行层次聚类分析, 绘图在 Origin 2021 以及 Adobe Illustrator 2023 中进行。

2 结果与分析

2.1 物种组成及重要值

该常绿阔叶林群落内共调查木本植物 136 种 (胸径 $\text{DBH} \geq 1$), 隶属于 46 科 91 属, 以樟科 (Lauraceae)、壳斗科 (Fagaceae)、蔷薇科 (Rosaceae)、木樨科 (Oleaceae) 等为主, 物种丰富度较高, 群落组成复杂。选取该群落中重要值 $> 1\%$ 的前 20 位主要木本植物进行生态位与种间联结分析, 其重要值之和达 63.3% (表 1), 能较好的反映研究区常绿阔叶林的物种状况。其中常绿树种包括小叶青冈、曼青冈、冬青叶鼠刺等 15 种; 落叶树种包括多脉鹅耳枥、化香树、毛黄栌等 5 种, 小叶青冈的重要值最大 (11.13%), 其次是曼青冈 (6.86%), 且两者中小径级个体分布居多。

2.2 生态位宽度特征

主要木本植物的生态位宽度变化幅度较大, B_L 介于 10.84—58.3 之间 (表 1, 图 2)。小叶青冈 B_L 值最大 (58.30), 其次是冬青叶鼠刺 (54.97)、曼青冈 (51.90)。生态位宽度与重要值排序并非完全一致, 如水丝梨和红茴香重要值相同, 但红茴香的 B_L 值约为前者的 2 倍, 实际上红茴香在群落内分布频度较高, 分布频度对生态位宽度有一定的影响; 生态位泛化种生态位宽, 分布广泛, 比如冬青叶鼠刺生态位排序仅次于小叶青冈 (第 2 位)、鹰爪枫生态位排序 (第 5 位) 远比重要值排序 (第 17 位) 靠前, 特化种的生态位宽度较窄, 比如水丝梨重要值排序 (第 9 位) 比生态位排序 (第 20 位) 靠前。

2.3 生态位重叠特征

由图 3 知, O_{ik} 介于 0.01—0.68, 均值 0.32 (图 3), 190 个种对均存在生态位重叠 ($O_{ik} > 0$), $O_{ik} \geq 0.5$ 有 33 个种对 (17.4%), 其中小叶青冈-曼青冈、冬青叶鼠刺-毛黄栌 O_{ik} 最大, 均为 0.68, $0.2 \leq O_{ik} < 0.5$ 有 110 个种对 (57.9%), $O_{ik} < 0.2$ 有 47 个种对 (24.7%), 其中水丝梨-细叶青冈、锥栗-湖北紫荆的 O_{ik} 值最小 (0.01), 水丝梨、锥栗等特化种与其他种的 O_{ik} 值普遍很低, 小叶青冈与其余种的 O_{ik} 值均较高, 均值达 0.45。 C_{ik} 介于 0.02—0.59, 均值为 0.29。 $C_{ik} \geq 0.5$ 有 13 个种对 (6.84%), 其中小叶青冈-曼青冈、冬青叶鼠刺-毛黄栌的 C_{ik} 值最大 (0.59); $0.2 \leq C_{ik} < 0.5$ 有 129 个种对 (67.9%); $C_{ik} < 0.2$ 有 48 个种对, 其中水丝梨-细叶青冈的 C_{ik} 值最小 (0.01), 水丝梨与其他种的 C_{ik} 值都不高, 均值为 0.17。

2.4 总体联结特征

群落中 20 个主要木本植物的总体联结系数 $VR = 1.857 > 1$, 表明主要木本植物总体呈正联结关系, 统计量 $W = 185.7 > \chi^2_{0.05}(100) = 124.34$, 处于 $\chi^2_{0.95}(100) = 77.93$ 和 $\chi^2_{0.05}(100) = 124.34$ 临界值之外, 表明主要木本植物间总体联结性为显著正联结 ($P < 0.05$)。

2.5 种对间联结特征

χ^2 检验结果显示 (图 4), 正、负联结种对分别为 110 对 (57.9%)、78 对 (41.1%)。正负联结之比为 1.41, 种间正相互作用占优势。极显著、显著、不显著正联结种对分别有 11 对 (5.79%)、17 对 (8.95%)、82 对 (43.20%); 极显著、显著、不显著负联结种对分别有 2 对 (1.05%)、4 对 (2.10%)、72 对 (37.9%); 无关联种对

有 2 对(1.05%),不显著联结种对占总种对的 82.1% ,检验显著率为 18%。

表 1 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物重要值及生态位宽度

Table 1 Important values and niche widths of main woody plants in evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the southern slope of Shennongjia, Hubei

编号 No.	物种名 Species name	生活型 Life form	平均胸径 Mean DBH/cm	相对多度 Relative abundance/%	相对频度 Relative frequency/%	相对 显著度 Relative significance	重要值 Important value/%	生态位宽度 Niche breadth Levins Index (B_L)
1	小叶青冈 <i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>	常绿乔木	9.58	11.42	3.97	17.99	11.13	58.30
2	曼青冈 <i>Cyclobalanopsis oxyodon</i>	常绿乔木	8.02	8.05	3.66	8.88	6.86	51.90
3	球核荚蒾 <i>Viburnum propinquum</i>	常绿灌木	4.21	8.02	3.44	2.44	4.63	45.67
4	冬青叶鼠刺 <i>Itea ilicifolia</i>	常绿灌木	6.78	5.07	3.35	4.00	4.14	54.97
5	多脉鹅耳枥 <i>Carpinus polyneura</i>	落叶乔木	8.99	3.26	2.99	4.53	3.59	42.40
6	化香树 <i>Platycarya strobilacea</i>	落叶大乔木	22.42	0.80	1.74	6.92	3.15	30.00
7	毛黄栌 <i>Cotinus coggygia</i>	落叶灌木或小乔木	10.79	2.25	2.54	4.49	3.09	32.60
8	巫山新木姜子 <i>Neolitsea wushanica</i>	常绿小乔木	2.99	5.31	3.08	0.82	3.07	34.74
9	水丝梨 <i>Sycopsis sinensis</i>	常绿乔木	5.97	4.48	1.03	2.74	2.75	10.84
10	红茴香 <i>Illicium henryi</i>	常绿灌木或小乔木	3.02	5.16	2.28	0.81	2.75	21.75
11	小果润楠 <i>Machilus microcarpa</i>	常绿乔木	7.48	2.29	2.59	2.19	2.36	35.53
12	细叶青冈 <i>Cyclobalanopsis shennongii</i>	常绿乔木	8.84	2.37	1.47	3.17	2.34	15.63
13	包果柯 <i>Lithocarpus cleistocarpus</i>	常绿乔木	12.43	1.35	1.61	3.58	2.18	23.24
14	竹叶楠 <i>Phoebe faberi</i>	常绿乔木	5.59	2.06	2.54	1.11	1.90	36.60
15	匙叶栎 <i>Quercus dolicholepis</i>	常绿乔木	8.44	1.64	1.74	2.01	1.80	18.61
16	湖北紫荆 <i>Cercis glabra</i>	落叶大乔木	21.57	0.43	1.12	3.42	1.65	21.33
17	光亮山矾 <i>Symplocos lucida</i>	常绿乔木	7.61	1.43	1.74	1.42	1.53	23.90
18	鹰爪枫 <i>Holboellia coriacea</i>	常绿木质藤本	2.19	1.76	2.50	0.15	1.47	43.13
19	锥栗 <i>Castanea henryi</i>	落叶大乔木	19.62	0.45	0.85	3.00	1.44	11.33
20	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	常绿乔木	10.46	0.94	1.56	1.76	1.42	24.75

DBH: 胸径 Diameter at breast height

AC 检验结果显示(图 5),正联结种对有 110 对,负联结种对有 79 对,正负联结之比 1.41,物种间的正关联更强,这与 χ^2 检验结果基本一致。当 $AC \geq 0.6$ 时,有 12 组种对表现出很强的正联结(5.79%),其中小叶青冈与细叶青冈、包果柯、匙叶栎、锥栗 AC 值为 1。当 $0.2 \leq AC < 0.6$ 时,有 56 组种对正联结作用较弱(29.5%),53.7%的种对 AC 值介于 $[-0.2, 0.2]$ 之间,种间联结极弱,表明大部分物种趋于独立分布,AC < -0.6 有 3 组,分

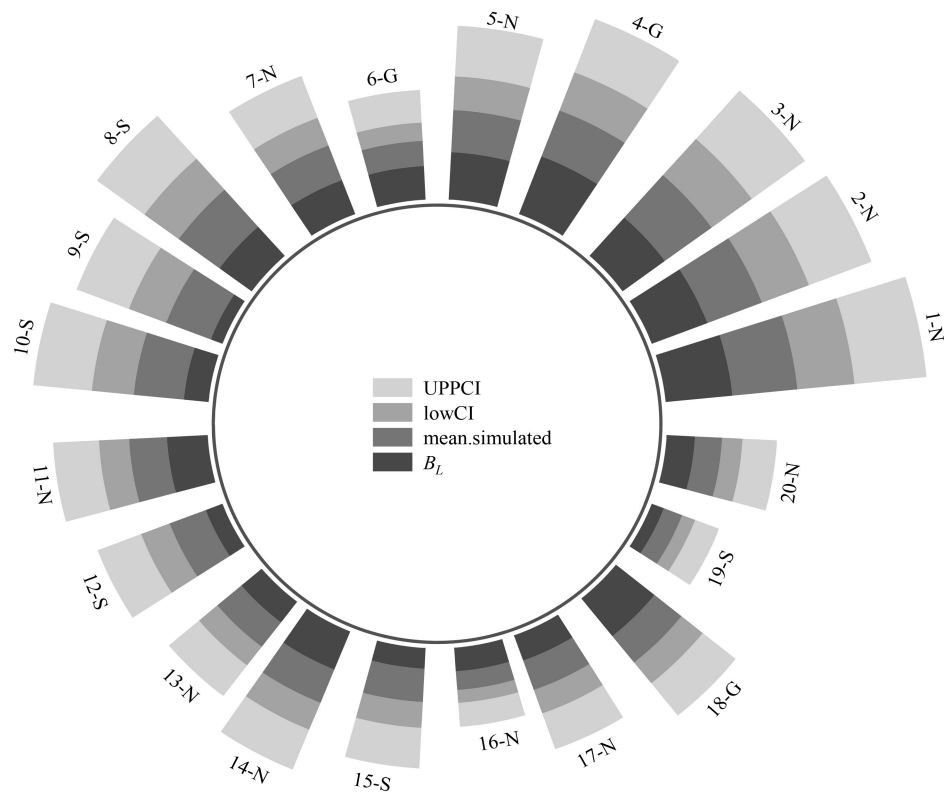


图2 基于生态位宽度(B_L)的特化种和泛化种划分

Fig.2 Classification of specialized and generalized species based on niche breadth(B_L)

Mean.simulated: 模拟零分布均值; UppCI: 95%置信区间上限; LowCI: 95%置信区间下限; N: 中性类群 Neutral taxa; G: 泛化种 Generalist species; S: 特化种 Specialist species; 物种代号: 1. 小叶青冈 *Cyclobalanopsis myrsinifolia*; 2. 曼青冈 *C. oxyodon*; 3. 球核荚蒾 *Viburnum propinquum*; 4. 冬青叶鼠刺 *Itea ilicifolia*; 5. 多脉鹅耳枥 *Carpinus polyneura*; 6. 化香树 *Platycarya strobilacea*; 7. 毛黄栌 *Cotinus coggygia*; 8. 巫山新木姜子 *Neolitsea wushanica*; 9. 水丝梨 *Sycopsis sinensis*; 10. 红茴香 *Illicium henryi*; 11. 小果润楠 *Machilus microcarpa*; 12. 细叶青冈 *C. shennongii*; 13. 包果柯 *Lithocarpus cleistocarpus*; 14. 竹叶楠 *Phoebe faberi*; 15. 匙叶栎 *Quercus dolicholepis*; 16. 湖北紫荆 *Cercis glabra*; 17. 光亮山矾 *Symplocos lucida*; 18. 鹰爪枫 *Holboellia coriacea*; 19. 锥栗 *Castanea henryi*; 20. 青冈 *C. glauca*

别为水丝梨与细叶青冈、光亮山矾以及锥栗-湖北紫荆,表现出很强的负关联。

Spearman 秩相关检验结果显示(图 S1),正联结种对数有 111 对,负联结种对有 79 对。呈极显著、显著、不显著正联结的种对分别有 26 对(13.7%)、6 对(3.16%)和 79 对(41.6%);呈极显著、显著、不显著负联结的种对分别有 3 对(1.58%)、4 对(2.11%)和 72 对(37.9%);检验显著率为 20.5%,高于 χ^2 检验结果的显著率。

2.6 生态种组划分

经系统层次聚类分析,共划分 3 个生态种组(图 6)。第Ⅰ生态种组:小叶青冈;小叶青冈作为群落绝对优势种,主要来控制群落结构和群落环境的形成,被单独列为一类。第Ⅱ生态种组:曼青冈、球核荚蒾、冬青叶鼠刺、巫山新木姜子及红茴香;除曼青冈外,其余为常绿灌木或小乔木,通常位于群落中下层,具有一定的耐阴性。第Ⅲ生态种组:水丝梨、竹叶楠、细叶青冈、多脉鹅耳枥、小果润楠、毛黄栌、匙叶栎、鹰爪枫、包果柯、光亮山矾、化香树、青冈、湖北紫荆、锥栗,喜阳树种居多,多分布于样地中心的周围、林缘或陡坡上部区域。

3 讨论

3.1 主要木本植物生态位宽度特征

重要值主要体现物种在群落中的优势度特征,而生态位宽度是衡量群落内不同物种利用资源能力和生态适应性的指标,取决于种间竞争强度和分布域大小,二者均能反映物种在群落中的地位和作用^[26]。通常物种的生态位宽度越宽,表明物种的生境适应性越强,对资源的利用更充分^[2]。根据物种适应群落生境的能力以

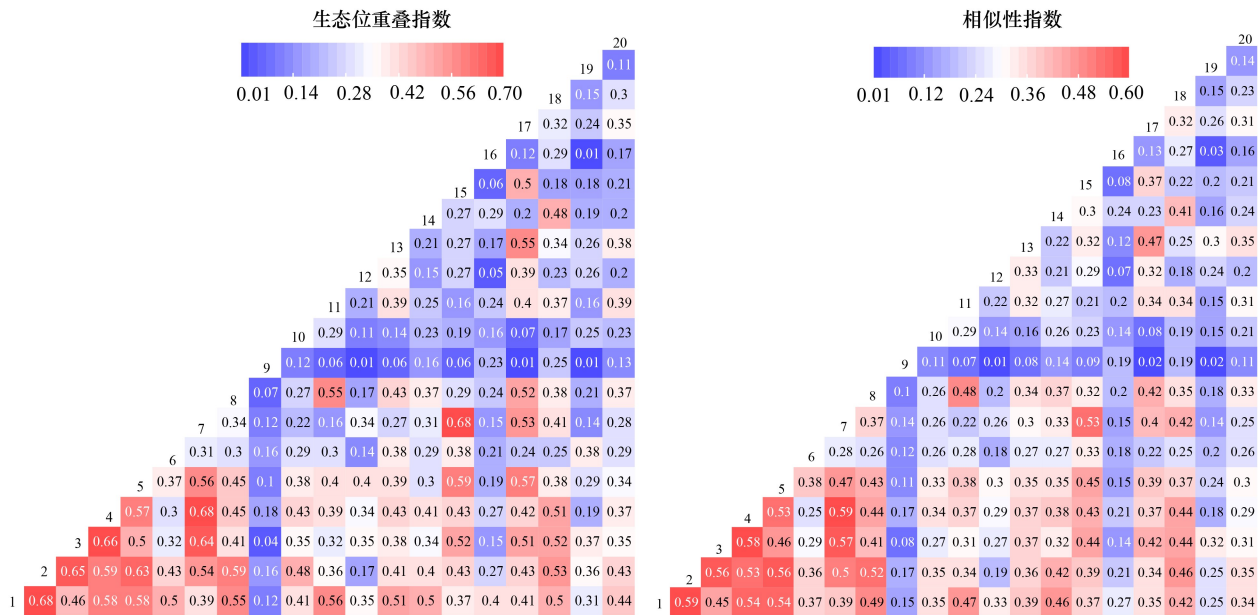


图3 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物生态位重叠指数(O_{ik})半矩阵图及生态位相似性指数(C_{ik})半矩阵图

Fig.3 Niche overlap index (O_{ik}) semi-matrix map and niche similarity Index (C_{ik}) Semi-matrix map of main woody Plants in the evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the southern slope of Shennongjia, Hubei

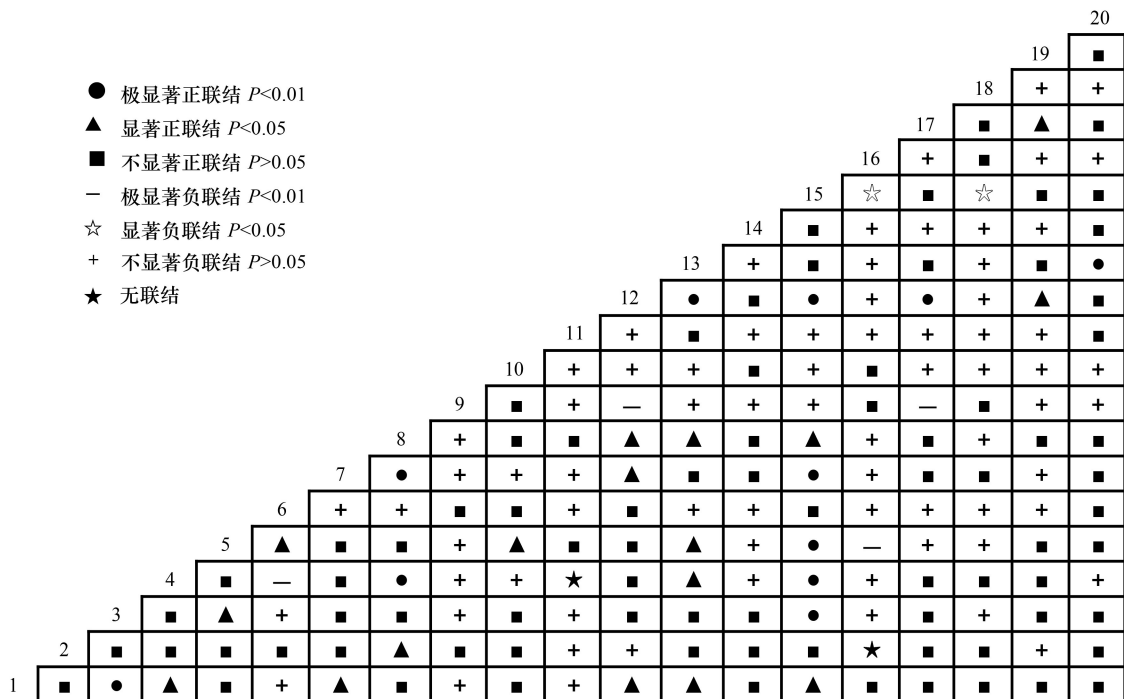


图4 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物 χ^2 检验半矩阵图

Fig.4 χ^2 semi-matrix map of main woody plants in the evergreen broadleaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the southern slope of Shennongjia, Hubei

及生态位宽度可以区分生态位泛化种和生态位特化种,一般而言,泛化种的分布更广泛,能灵活应对生境变化,缓冲环境波动,通过相对资源利用及分配,促进生物多样性的维持,而特化种生态位较窄,在资源竞争中处

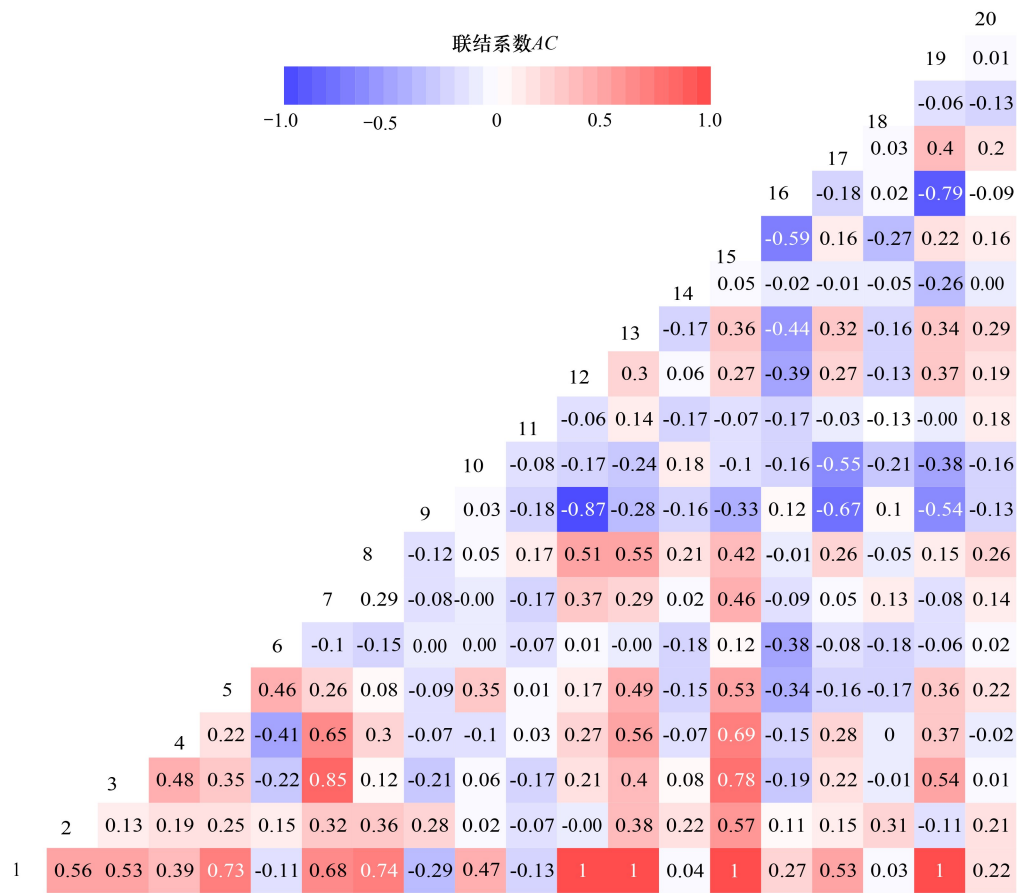


图 5 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物联结系数(AC)半矩阵图

Fig.5 AC Half matrix diagram of the coupling coefficient of the main woody plants in the evergreen broadleaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+ *C. oxyodon* on the southern slope of Shennongjia, Hubei

于劣势,且易受生境条件的影响^[30]。本研究中小叶青冈、曼青冈的重要值以及生态位宽度均较大,是群落主要建群种,二者更趋近于生态位泛化种,由于研究地点位于低海拔山地阳坡,近沟渠,光照充裕,土壤深厚肥沃,非常适合这类喜光喜湿的树种,使其具备更强的定殖能力和资源竞争能力。本研究生态位宽度和重要值排序略有差异,这与何江等^[19]、张零念等^[33]的研究结果相同。水丝梨、红茴香等特化种的生态位宽度较窄,表明它们生境适应性和竞争力偏弱,虽然二者的重要值相同,但水丝梨生态位宽度更低,这可能是因为水丝梨作为孑遗种,对生境条件要求颇为苛刻,降低了自身在各资源位的分布频度。此外,冬青叶鼠刺、鹰爪枫这类泛化种的生态位宽度较重要值排序靠前,说明它们具备较强的资源竞争能力,分布范围广泛,发展潜力大,前者作为伴生种或灌木层的优势种,能良好适应林下生境,后者是主要木本植物中唯一的木质藤本,可以攀缘到不同高度的树木,二者在资源获取方面均具优势。而化香树作为泛化种,生态位宽度排序却不及重要值,这是因为化香树种群在小生境分布集中且老树居多,受扩散限制和更新限制的共同作用,在群落演替后期竞争力减弱,生存力衰退。可见,重要值并不是影响生态位宽度的唯一因素,还与分布频度有关,即在各资源位出现的次数越多,生态位宽度更宽,二者排序不一致,也反映出主要物种对群落资源利用尚存在潜在不均衡性^[34]。本研究中不同物种资源利用差异和生境适应性影响了生态位分化程度,这支持了钱逸凡等^[35]、杨新东等^[36]的观点。

3.2 主要木本植物生态位重叠特征

生态位重叠常被用来评估物种之间潜在的竞争或互利关系以及群落的稳定性,生态位相似性反映了不同物种在资源利用或环境适应的相似程度,生态位重叠突出了 2 个种在生态因子联系上的相似性^[37—38]。本研

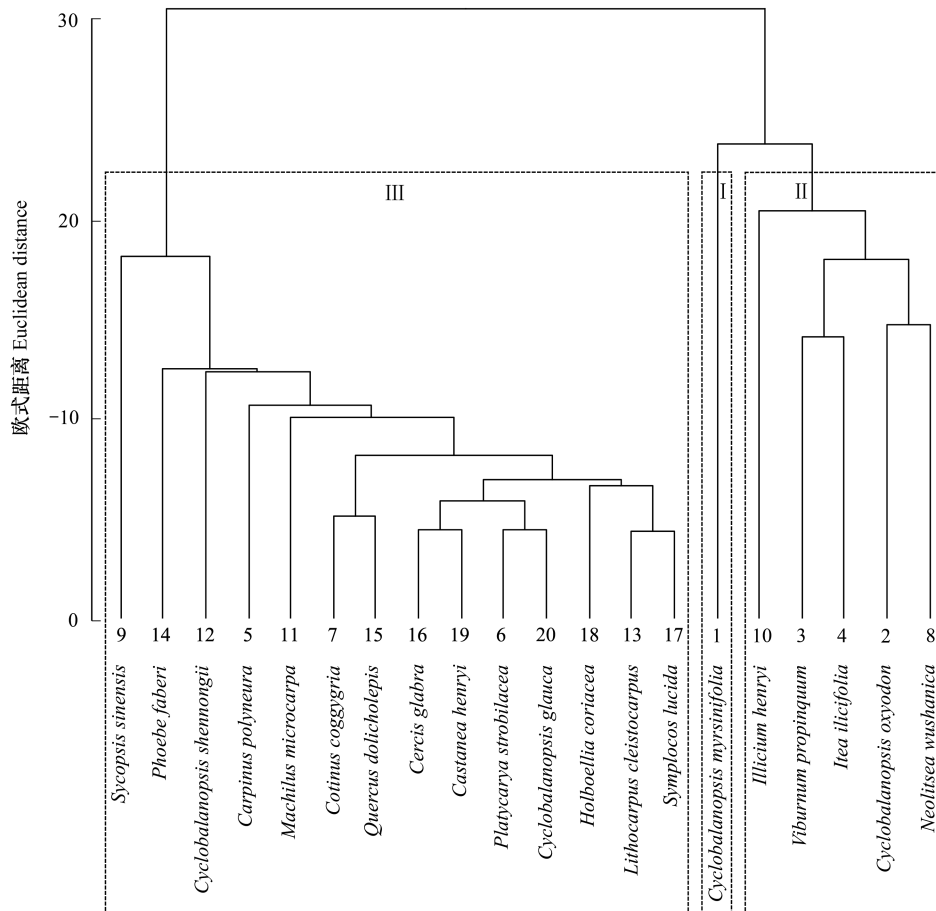


图6 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物聚类分析

Fig.6 Cluster analysis of main woody plants in the evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia* + *C. oxyodon* on the southern slope of Shennongjia, Hubei

究中主要木本植物间 O_{ik} 和 C_{ik} 值主要分布在 0.2—0.5 区间,表明大部分物种对环境或资源需求相似,但这种相似性总体不高,说明种间竞争偏弱,群落发展相对稳定^[19,33]。生态位宽度较大(较小)的物种往往与其他物种间生态位重叠和生态位相似程度较高(较低)^[14]。如本研究中小叶青冈、曼青冈、冬青叶鼠刺等生态位宽度较大的物种由于分布范围广、资源利用效率高与其他物种生态位重叠度普遍较高,但也存在例外,如生态位宽度最小的水丝梨与其他物种生态位重叠均很低,主要是因为其生态位特化程度高,适生范围窄,分布随机且频度低,导致与其他物种资源重叠的可能性低,这与史作民等^[38]的观点相同。根据竞争排除法则,生态位完全相同的物种通常不能稳定共存^[39]。但生态位重叠不一定会导致竞争,也可能存在资源互补或者互利的关系,因为竞争还与群落物种丰富度有关,在资源丰富的环境中,种对通常对资源存在互补性的需求,促使种间共享群落资源,而资源匮乏或者对同一资源的利用程度差异大时,这种互惠关系才可能转为完全竞争态,故生态位重叠只是种间利用性竞争的必要条件^[5-6]。本研究中 17.4% 的种对生态位重叠值大于 0.5,对于物种丰富度高、群落组成复杂的神农架南坡常绿阔叶林群落,还不能直接得出种间竞争激烈的结论,也可能存在较大的竞争潜力或者生态位互补,而且高生态位重叠度还可能会随着演替进程有所降低^[40],这与沈雪梨等^[41]的研究结论不一致,可能是因为研究的群落类型不同,在濒危植物群落生态位重叠度高的种对竞争较为严重。

3.3 主要木本植物种间联结特征

种间联结体现不同种群在空间分布上的相互关联性,主要由群落生境差异影响物种分布引起,种间联结与生态位特征密切相关,二者可共同体现物种之间实际生态联系和群落动态^[7,21]。物种间的总体联结性反映

群落演替进程以及群落稳定性^[2]。一般来说,当在群落演替早期或群落受干扰程度比较严重时,种间关系多趋于负联结或无联结,而随着演替进程不断正向发展,群落会逐渐趋向较强的正联结,往往演替至中后期总体正联结显著^[16-18]。神农架南坡常绿阔叶林主要木本植物种间总体呈显著正联结,表明目前群落干扰轻微,群落发展比较稳定,进而推断出群落目前处于较稳定的中后期阶段,这与李坚锋等^[15]对庐山常绿阔叶林顶级群落的研究结论一致。作为神农架植被垂直带谱的基带植被,这一结果更加强调了环境过滤的作用,促使主要物种共享相似的环境空间和资源,以实现物种稳定共存。种间的联结性和相关性是植物群落重要的数量和结构特征,种间联结是定性分析物种共存的方法,主要依据物种在资源位内存在与否,代表物种出现的相似性尺度,但物种共存往往会受特化种随机扩散和定殖的影响;而种间相关涉及物种数量对比关系,通过客观度量群落物种的相互作用和物种配置情况,能很好地弥补上述不足^[9,14]。本研究中 Spearman 秩相关检验较 χ^2 检验显著率更高,进一步弥补 χ^2 检验不显著的结果^[33],两种检验方法均得出正联结物种对多于负联结,不显著物种对占有较大比例,表明该群落主要物种之间正联结作用占优势,但关联强度不高,说明物种之间相对独立,这符合成熟群落的关联特征^[42]。童建宁等^[43]通过研究中亚热带沟谷森林生态系统中的成熟小叶青冈林认为随着群落正向演替不断推进,种间更趋于弱联结或无联结趋势。本研究中大部分物种对仍呈现较多不显著关联或弱关联,这一方面与群落演替阶段、物种个体差异有关,另一方面在环境过滤和种间竞争的共同作用下,随着群落演替进行,不同物种相互适应并协同进化,更趋向于资源需求互补或互利,种间竞争缓解和相互依赖性减弱,所以物种独立性较强,这也可能是群落物种共存机制之一^[44-45]。种间负关联表明种间生态位差异明显或种间排斥力较强,往往由生境差异导致的负关联,生态位相似性(重叠度)小,由资源竞争导致的负联结生态位相似性(重叠度)大^[15]。在本研究中负联结种对 O_{ik} 和 C_{ik} 值均较小,由此可以说明,负联结种对资源利用相似度低,种间潜在竞争较弱,生境差异可能是种间产生负联结的原因,进一步表明生境选择是影响该群落物种共存的关键^[46]。此外,种间负关联或弱关联还可能与特化种的分布域受限有关^[14]。本研究中多数生态位特化种与其他物种关联较弱,且呈较多的负联结,结合特化种空间分布特点以及生物学、生态学习性,较高的种子和幼苗死亡风险引起的更新限制也导致其与其他种在空间内相互分离^[47]。

3.4 主要木本植物生态种组划分

生态种组是植物群落中起相似作用,并对重要的生态因子具有相似适应和响应的所有种群集合^[20]。通过划分生态种组,能够准确描述不同种群生态策略以及各个种群之间相互“生态距离”,远比单一种群更能指示生境特征^[43]。生态位和种间联结性的分析结果可以作为划分生态种组的重要依据^[22]。同一生态种组内各物种生态位特征相似,种间正联结作用强,具有相近的生态学习性或生物学特性,而不同生态种组联结性较弱或负联结居多,不同物种生态适应性和资源需求差异较大^[21]。本研究将神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林群落主要木本植物划分三大生态种组,第Ⅰ生态种组中小叶青冈作为独立种群,作为亚热带低海拔山地的主要种之一,在神农架南坡海拔 800—1100 m 左右,能适应多种生境,并且该种群林下更新良好,可作为“建群种组”。第Ⅱ生态种组多为耐阴性树种,是中亚热带常绿阔叶林群落典型的伴生种群,分布广泛,生态幅度广,在群落中占有重要的地位和作用,种间联结性强,共生关系良好,作为该群落的“共生种组”。第Ⅲ生态种组多为喜光树种,生态位重叠度低,种间联结性较弱或呈负联结,生态位分化程度较高,更趋于独立分布,而且分布较多演替早期先锋树种(化香树、青冈、湖北紫荆等),这些物种在演替前期能迅速适应周围生境,占据优势资源位,但随着演替进展,竞争能力衰弱,生存周期缩短,逐渐被后继物种替代,认作该群落的“边缘种组”^[20-22]。不同生态种组内种群均可以实现相对稳定的物种共存^[42]。

由此,在考虑植被恢复和物种多样性保护时,尽可能优先选择配置正联结较强的乡土树种,并加强同一生态种组物种的保护与管理,再者,小叶青冈是中等喜光树种,喜欢向阳、半阴的湿润地,可以适度清除与小叶青冈联结性较弱的物种或枯木,以增加林内透光度,并筛选出与小叶青冈正关联较强的伴生种(细叶青冈、包果柯、球核荚蒾、冬青叶鼠刺等)进行合理配置。此外,神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林属于低地森林,易受人为干扰作用,也应注重加强“生态廊道”建设与管理,避免破碎化、片段化生境出现,以确保神农架南坡

常绿阔叶林群落朝强稳定性和更新力强的方向发展。

4 小结

神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林群落物种丰富,群落组成复杂,小叶青冈的重要值和生态位宽度均最大,是群落建群种;将 20 种主要木本植物划分为生态位特化种(6 种)、生态位泛化种(3 种)、中性类群(11 种),生态位分化程度较高,资源利用差异以及生境适应性是影响生态位分化的主要因素;大部分物种对环境或资源需求相似,种间竞争较弱,种间关系比较稳定,生态位重叠只是发生利用性竞争的必要条件;群落总体种间呈显著正联结,种间正联结作用占优势,但大多数种对联结性较弱,物种趋于独立分布,目前群落正处于相对稳定的演替中后期阶段。

参考文献 (References):

- [1] Graff P, Aguiar M R, Chaneton E J. Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology*, 2007, 88(1): 188-199.
- [2] 刘润红, 陈乐, 涂洪润, 梁士楚, 姜勇, 李月娟, 黄冬柳, 农娟丽. 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. *生态学报*, 2020, 40(6): 2057-2071.
- [3] Keddy P A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 1992, 3(2): 157-164.
- [4] 牛克昌, 刘锋宁, 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.
- [5] 宋永昌. 植被生态学. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2017.
- [6] Zuppin-Dingley D, Schmid B, Petermann J S, Yadav V, De Deyn G B, Flynn D F B. Selection for niche differentiation in plant communities increases biodiversity effects. *Nature*, 2014, 515(7525): 108-111.
- [7] Nan Q R, Zhang Q, Li X H, Zheng D N, Li Z H, Zhao L Y. Niche and interspecific association of the dominant species during the invasion of *Alternanthera philoxeroides* in the Yangtze River Basin, China. *Agriculture*, 2023, 13(3): 621-629.
- [8] Sfenthourakis S, Tzanatos E, Giokas S. Species co-occurrence: The case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography*, 2006, 15(1): 39-49.
- [9] Keil P, Wiegand T, Tóth A B, McGlinn D J, Chase J M. Measurement and analysis of interspecific spatial associations as a facet of biodiversity. *Ecological Monographs*, 2021, 91(3).
- [10] Ma Y M, Li Q H, Pan S P, Liu C, Han M S, Brancelj A. Niche and interspecific associations of *Pseudoanabaena limnetica*-Exploring the influencing factors of its succession stage. *Ecological Indicators*, 2022, 138: 108806.
- [11] Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Rodríguez-Velázquez J, van Breugel M, Bongers F. Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology*, 2014, 28(4): 1052-1058.
- [12] 宋永昌. 中国常绿阔叶林: 分类·生态·保育. 北京: 科学出版社, 2013.
- [13] Hu G, Jin Y, Liu J L, Yu M J. Functional diversity versus species diversity: relationships with habitat heterogeneity at multiple scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Ecological Research*, 2014, 29(5): 897-903.
- [14] 刘翔宇, 何东, 田文斌, 宋彦君, 尹芳, 许滔山, 程浚洋, 阎恩荣. 浙江普陀山岛森林木本植物的种间关联格局. *植物生态学报*, 2017, 41(12): 1219-1227.
- [15] 李坚锋, 潘萍, 欧阳勋志, 彭松立, 邓文平, 宁金魁. 庐山常绿阔叶林种间联结性及物种共存机制. *生态学杂志*, 2022, 41(8): 1474-1481.
- [16] 周先叶, 王伯荪, 李鸣光, 咎启杰. 广东黑石顶自然保护区森林次生演替过程中群落的种间联结性分析. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 332-339.
- [17] 杜忠毓, 邢文黎, 薛亮, 肖江, 陈光才. 喀斯特石漠化梯矿区植物群落主要物种生态位特征及其种间联结. *生态学报*, 2023, 43(7): 2865-2880.
- [18] 涂洪润, 农娟丽, 朱军, 赵佳佳, 杨婉琳, 朱琪琪, 谢彦军, 刘润红. 桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性. *生态学报*, 2022, 42(9): 3688-3705.
- [19] 何江, 徐来仙, 艾训儒. 湖北七姊妹山亚热带常绿落叶阔叶混交林主要木本植物的生态位与种间联结. *林业科学研究*, 2023, 36(3): 138-148.
- [20] 李意德, 许涵, 陈德祥, 骆士寿, 莫锦华, 罗文, 陈焕强, 蒋忠亮. 从植物种群间联结性探讨生态种组与功能群划分——以尖峰岭热带低地雨林乔木层数据为例. *林业科学*, 2007, 43(4): 9-16.

- [21] 简敏菲, 刘琪璟, 朱笃, 游海. 九连山常绿阔叶林乔木优势种群的种间关联性分析. 植物生态学报, 2009, 33 (4): 672-680.
- [22] 黄石德, 聂森, 肖祥希, 黄云鹏, 林捷, 高伟. 武夷山米槠群落优势种群生态位与种间联结. 植物科学学报, 2023, 41 (3): 291-300.
- [23] 徐文婷, 谢宗强, 申国珍, 周友兵, 赵常明, 熊高明, 葛结林. 神农架自然地域范围的界定及其属性. 国土与自然资源研究, 2019, (3): 42-46.
- [24] 马明哲, 申国珍, 熊高明, 赵常明, 徐文婷, 周友兵, 谢宗强. 神农架自然遗产地植被垂直带谱的特点和代表性. 植物生态学报, 2017, 41 (11): 1127-1139.
- [25] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17 (06): 533-548.
- [26] 刘益鹏, 叶兴状, 叶利奇, 陈绪辉, 郑世群, 陈世品, 张国防, 刘宝. 观光木群落优势树种生态位和种间联结. 应用生态学报, 2022, 33 (10): 2670-2678.
- [27] Levins R. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1968.
- [28] Pianka E R. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973, 4: 53-74.
- [29] Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. Science, 1974, 185 (4145): 27-39.
- [30] Zhang J, Zhang B G, Liu Y, Guo Y Q, Shi P, Wei G H. Distinct large-scale biogeographic patterns of fungal communities in bulk soil and soybean rhizosphere in China. Science of the Total Environment, 2018, 644: 791-800.
- [31] Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications. Ecology, 1984, 65 (3): 998-1005.
- [32] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 刘彤. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, 36 (24): 8224-8233.
- [33] 张零念, 朱贵青, 杨宽, 刘星月, 巩合德, 郑丽. 滇中云南杨梅灌丛主要木本植物生态位与种间联结. 植物生态学报, 2022, 46 (11): 1400-1410.
- [34] 刘雨婷, 侯满福, 贺露炎, 唐伟, 赵俊. 滇东菌子山喀斯特森林群落乔木优势树种生态位和种间联结. 应用生态学报, 2023, 34 (7): 1771-1778.
- [35] 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.
- [36] 杨新东, 陈流保, 曾献兴, 谢冲林, 黄清华, 陈晓燕, 许涵, 李群, 黄久香. 广东翁源青云山自然保护区森林群落优势树种的生态位特征. 热带亚热带植物学报, 2020, 28 (6): 565-573.
- [37] Milne G R, Mason C H. An ecological niche theory approach to the measurement of brand competition. Marketing Letters, 1990, 1 (3): 267-281.
- [38] 史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 宝天曼落叶阔叶林种群生态位特征. 应用生态学报, 1999, 10 (3): 265-269.
- [39] 陈磊, 米湘成, 马克平. 生态位分化与森林群落物种多样性维持研究展望. 生命科学, 2014, 26 (2): 112-117.
- [40] Godoy O, Gómez-Aparicio L, Matías L, Pérez-Ramos I M, Allan E. An excess of niche differences maximizes ecosystem functioning. Nature Communications, 2020, 11: 4180.
- [41] 沈雪梨, 吴远密, 朱艺璇, 童玲, 胡巧立, 蒋万杰, 范雅倩, 夏晓飞, 沐先运, 张志翔. 濒危植物百花山葡萄群落物种生态位特征与种间联结研究. 植物科学学报, 2020, 38 (2): 195-204.
- [42] 邓贤兰, 刘玉成, 吴杨. 井冈山自然保护区栲属群落优势种群的种间联结关系研究. 植物生态学报, 2003, 27 (4): 531-536.
- [43] 童建宁. 小叶青冈林主要种群种间关系及生态种组的划分. 福建林学院学报, 2010, 30 (2): 174-178.
- [44] Gleason H A. The individualistic concept of the plant association. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1926, 53 (1): 7-26.
- [45] 刘润红, 姜勇, 常斌, 李娇凤, 荣春艳, 梁士楚, 杨瑞岸, 刘星童, 曾惠帆, 苏秀丽, 袁海莹, 傅桂焕, 吴燕慧. 漓江河岸带枫杨群落主要木本植物种间联结与相关分析. 生态学报, 2018, 38 (19): 6881-6893.
- [46] 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. 生态学杂志, 2018, 37 (5): 1307-1315.
- [47] Harms K E, Wright S J, Calderón O, Hernández A, Herre E A. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. Nature, 2000, 404 (6777): 493-495.

附录 I

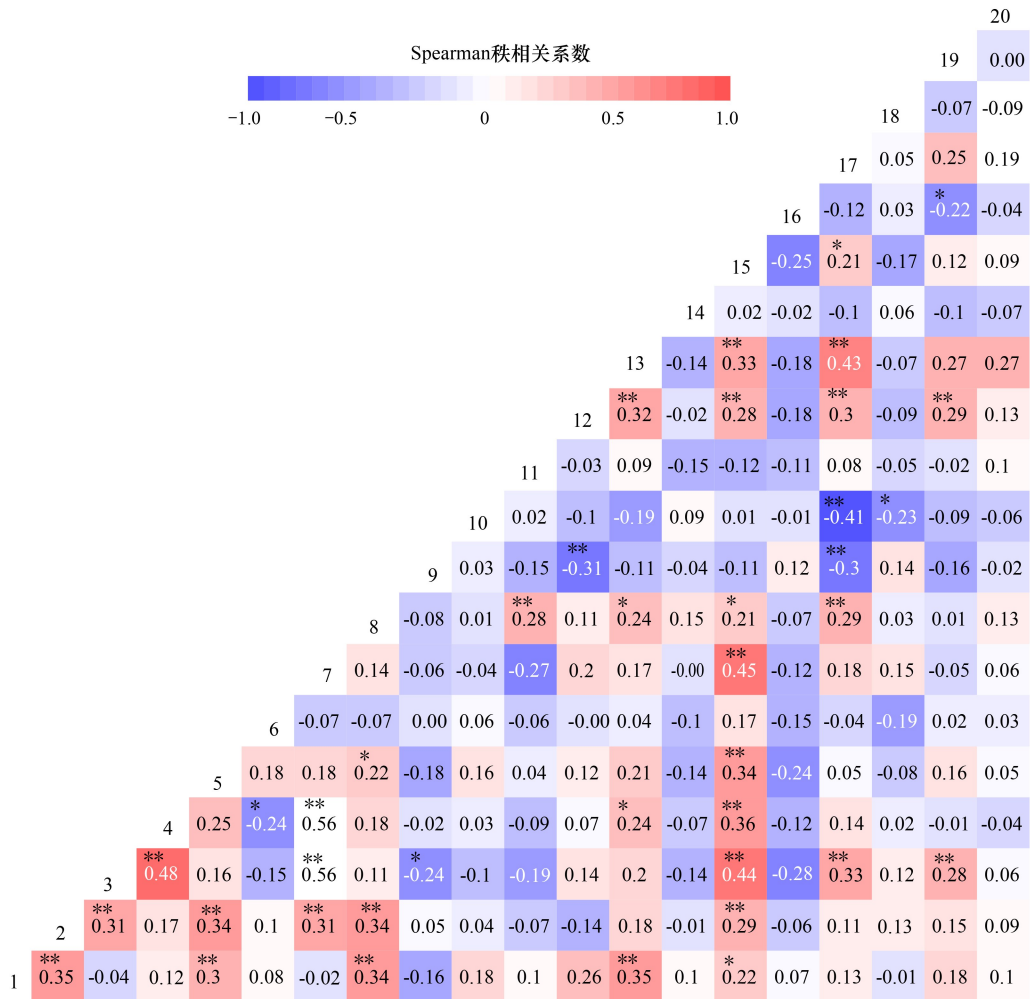


图 S1 神农架南坡小叶青冈+曼青冈常绿阔叶林主要木本植物种间 Spearman 秩相关系数检验半矩阵图

Fig.S1 The results of the Spearman rank correlation coefficient test conducted among major woody plants in the evergreen broad-leaved forest of *Cyclobalanopsis myrsinifolia*+*C. oxyodon* on the southern slope of Shennongjia, Hubei

* * $P < 0.01$, * $P < 0.05$