

DOI: 10.20103/j.stxb.202408292067

邓逸飞, 王郅臻, 段文标, 陈立新, 王亚飞, 费盛林. 小兴安岭地区不同演替阶段林下植物多样性及其优势种生态位特征. 生态学报, 2025, 45(12): - .

Deng Y F, Wang Z Z, Duan W B, Chen L X, Wang Y F, Fei S L. Understory plant diversity and niche characteristics of dominant species at different succession stages in Xiaoxing'an Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(12): - .

小兴安岭地区不同演替阶段林下植物多样性及其优势种生态位特征

邓逸飞, 王郅臻, 段文标*, 陈立新, 王亚飞, 费盛林

东北林业大学林学院, 哈尔滨 150199

摘要: 为掌握小兴安岭地区南部阔叶红松林不同演替阶段(先锋、中期、稳定和顶极阶段)林下植物组成及其多样性以及种间相互关系的变化趋势。采用空间代替时间的方法,以先锋阶段(Ⅰ)→中期阶段(Ⅱ)→稳定阶段(Ⅲ)→顶极阶段(Ⅳ)构成的演替序列的4种森林植物群落:先锋群落(天然枫桦次生林)、中期群落(次生阔叶林)、稳定群落(次生针阔混交林)和顶极群落(原始阔叶红松林)为研究对象,基于外业调查数据,分析不同演替阶段下4种森林植物群落类型(林型)的草本层、灌木层物种多样性指标差异以及生态位特征。研究表明:(1)草本植物共27科37属48种,灌木层植物共10科13属18种,蔷薇科为该地区林下植物中的优势科植物。在演替的Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ阶段草本层的小叶芹(*Aegopodium alpestre*)重要值最高(17%、19%、17%),在演替Ⅳ阶段山酢浆草(*Oxalis griffithii*)重要值最高(16%);灌木层中的溲疏(*Deutzia scabra*)重要值在演替进程中逐渐升高并且均为各个阶段的最高值(25%、28%、33%、37%)。(2)在演替进程中,草本、灌木层植物的4种 α 多样性指数均呈现“单峰型”响应格局,除了草本植物的Margalef丰富度指数在演替中差异显著外,其他多样性指数并未表现出显著差异。各演替阶段间草本植物群落2种 β 多样性指数的变化幅度(0.35—0.66和0.75—0.85)要高于灌木群落(0.24—0.39和0.72—0.77),并且演替序列中相近的两群落间,群落相似性不一定最高。(3)草本层的小叶芹在演替Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ阶段拥有较高的生态位宽度(4.91、4.35、6.15)和重要值(17%、19%、17%),在群落中占据较高的地位和优势度,但在演替Ⅳ阶段,其生态位宽度(3.62)和重要值(7%)开始下降,地位和优势度逐渐被东北蹄盖蕨(*Athyrium brevifrons*)和山酢浆草所取代;灌木层的溲疏在各阶段均占据着最大的生态位宽度(7.44、7.98、8.03、6.36)和重要值(25%、28%、33%、37%),拥有较强的资源利用能力和环境适应性。草本植物与灌木植物在各演替阶段间 O_{ik} (生态位重叠指数) ≤ 0.4 占较大比例(草本层平均79.17%,灌木层平均64.29%),生态位重叠程度较低,林下植物优势种间不易发生种间竞争,群落内部较稳定。

关键词: 阔叶红松林;演替阶段;重要值;生态位宽度;生态位重叠

Understory plant diversity and niche characteristics of dominant species at different succession stages in Xiaoxing'an Mountains

DENG Yifei, WANG Zhizhen, DUAN Wenbiao*, CHEN Lixin, WANG Yafei, FEI Shenglin

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150199, China

Abstract: To understand the trends in understory plant composition, diversity, and interspecific relationships in different succession stages (pioneer, middle, stable, and climax stages) of broad-leaved Korean pine forests in southern Xiaoxing'an Mountains, the method of space-for-time substitution was used to select four forest plant communities in the succession sequence of pioneer stage (Ⅰ) → middle stage (Ⅱ) → stable stage (Ⅲ) → climax stage (Ⅳ) as research objects: pioneer

基金项目: 阔叶红松林不同大小林隙树种更新和生态恢复技术推广(2023133124);温带典型森林生态系统土壤碳中和研究(2572021DT04)

收稿日期: 2024-08-29; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dwbiao88@163.com

community (natural maple birch secondary forest), middle community (secondary broad-leaved forest), stable community (secondary coniferous and broad-leaved mixed forest), and climax community (primitive broad-leaved Korean pine forest). Based on the field survey data, the differences in species diversity indexes and niche characteristics of herbaceous layer and shrub layer of four forest plant community types (forest types) in different succession stages were analyzed. The results show that: (1) There are 48 species of herbaceous plants belonging to 37 genera and 27 families, and 18 species of shrub layer plants belonging to 13 genera and 10 families. *Rosaceae* is the dominant family of understory plants in this area. The important value of *Aegopodium alpestre* was the highest (17%, 19%, 17%) in the herb layer of succession stage I, II and III, and the important value of *Oxalis griffithii* was the highest (16%) in the succession stage IV. The important value of *Deutzia scabra* in the shrub layer gradually increased during the succession process and was the highest value in each stage (25%, 28%, 33%, 37%). (2) In the process of succession, the four α diversity indexes of herbaceous and shrub plants showed a 'unimodal' response pattern. Except that the Margalef richness index of herbaceous plants was significantly different in succession, other diversity indexes did not show significant differences. The variation range of the two β diversity indexes of herbaceous plant communities (0.35—0.66 and 0.75—0.85) was higher than that of shrub communities (0.24—0.39 and 0.72—0.77), and the similarity between the two communities in the succession sequence was not necessarily the highest. (3) The niche breadth (4.91, 4.35, 6.15) and importance value (17%, 19%, 17%) of *Aegopodium alpestre* in the herb layer were higher in succession I, II, III stages, which occupied a higher position and dominance in the community. However, in the succession IV stage, its niche breadth (3.62) and importance value (7%) began to decline, and the position and dominance were gradually replaced by *Athyrium brevifrons* and *Oxalis griffithii*. *Deutzia scabra* of the shrub layer occupied the largest niche breadth (7.44, 7.98, 8.03, 6.36) and important value (25%, 28%, 33%, 37%) in each stage, and had strong resource utilization ability and environmental adaptability. Species with O_{ik} (niche overlap index) ≤ 0.4 accounted for a large proportion of herbaceous plants and shrub plants in each succession stage (average 79.17% of herbaceous layer, average 64.29% of shrub layer), and the degree of niche overlap was low. Interspecific competition among dominant species of understory plants was not easy to occur, and the community was relatively stable.

Key Words: broad-leaved Korean pine forest; succession stage; important value; niche width; niche overlap

小兴安岭地区南部是我国重要的原始阔叶红松林分布区,其森林群落主要以寒温带针阔混交林为主,也是世界上研究生物多样性的热点地区之一^[1]。物种多样性作为评价生物多样性的评价指标,对维持生态系统稳定性和适应性、提高生态效益具有重要意义^[2-3]。以往的研究多集中于乔本层植物或某一特类植物,例如:小兴安岭南部红松^[4],而对于该地区阔叶红松林林下植物多样性和森林群落生态位特征的研究却鲜有报道。林下植物作为森林生态系统的重要组成部分,对于研究森林物种多样性起着不可或缺的作用^[5]。相关研究表明,林下植物的存在对于林分结构^[6]、土壤养分循环^[7]、凋落物分解^[8]等有着显著的影响。因此,探究小兴安岭南部阔叶红松林林下植物组成及其多样性和群落生态位特征,为维护该地区生态安全、区域保护和管理等提供理论依据。

生态位理论普遍应用于植物种群或群落生态研究领域,是研究群落种间关系、物种与环境之间相互关系、群落内动态演替和种群进化等方面的重要方法。生态位是指在自然生态系统中一个种群在时间、空间上的位置、与环境之间的相互关系及其与相关种群之间的功能关系^[9]。生态位测度包括生态位宽度和生态位重叠,是反映物种在群落间地位和角色的重要指标。而生态位宽度反映了物种间对环境资源的利用程度^[10],生态位重叠反映了物种间在同一时空分布中资源竞争或共享的程度^[11]。因此,研究种间生态位特征对于正确认识群落内物种组成、种群对资源的利用状况以及种间竞争机制具有重要意义^[12-13]。

森林演替是指在森林群落发展过程中一个阶段接着一个阶段、一个群落代替另一个群落,是森林生态系统中重要的生态过程^[14]。本研究以先锋阶段(Ⅰ)、中期阶段(Ⅱ)、稳定阶段(Ⅲ)、顶极阶段(Ⅳ)完整的演

替序列的四种森林植物群落类型(林型)为对象,采取空间代替时间的方法,通过物种重要值、多样性指数、生态位宽度、生态位重叠值等的对比与分析,探讨演替进程中种群结构、生态位动态变化,解释群落演替过程中物种更替、环境演变、物种生境适应性和种间关系等生态过程^[15-17]。

1 研究区概况

研究区域位于黑龙江省伊春市凉水国家级自然保护区,地处小兴安岭山脉东南段带岭区境内,地貌多为低山丘陵地带,平均海拔 400m 左右,地理坐标为东经 128°47'19"—128°57'19",北纬 47°6'49"—47°16'10"。具有典型的温带大陆性季风气候特征,春夏多西南风、秋冬多西北风,夏季湿润多雨、冬季严寒干燥,年平均降雨量 676mm,降水多集中于夏季,年蒸发量 805.4mm,年平均最高气温 7.5℃,年平均最低气温 -6.6℃,年平均温度 -0.3℃左右,年日照时数 1847.9h,日照百分率为 43.5%。土壤有机质含量较高,pH 呈酸性,以暗棕壤为主。地带性植被是红松占优势的针阔混交林,属于温带针阔混交林地带北部亚地带,乔木树种以红松(*Pinus koraiensis*)为主,伴生树种有云杉(*Picea asperata*)、臭冷杉(*Abies nephrolepis*)、兴安落叶松(*Larix gmelinii*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、山杨(*Populus davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)、枫桦(*Betula costata*)、椴树(*Tilia tuan*)等。

2 研究方法

2.1 样地设置与群落调查

2022 年根据实地踏查的结果,以空间代替时间的方法,选择处于阔叶红松林不同演替阶段的四种林型为对象,沿着演替阶段由低级到高级的次序,将森林植物群落划分为天然枫桦次生林(先锋阶段 I)、次生阔叶林(中期阶段 II)、次生针阔混交林(稳定阶段 III)、原始阔叶红松林(顶极阶段 IV)4 个演替阶段,样地概况,见表 1。(1)先锋阶段是由原始红松林皆伐后天然更新形成的次生林,林内幼苗较多;(2)中期阶段,天然次生林已成为近熟林,红松已至亚林冠层,样地的单一优势种为枫桦;(3)稳定阶段,天然次生林已成为成熟林,红松到达主林层,样地优势种为红松和枫桦;(4)顶极阶段,森林群落演替至顶极群落,红松成为占据优势地位的单一优势种^[18-19]。采用样地调查法,在每个演替阶段的区域内,设置 3 个 20m×30m 的固定样地。在每个样地内,设置 3 个灌木样方和 5 个草本样方,灌木和草本样方的大小分别为 5m×5m 和 1m×1m,共设置 12 个固定样地,36 个灌木样方,60 个草本样方。在每个样方内,统计林下植物种类、密度、株高、地径、盖度、频度等,并记录样地基本信息。

表 1 样地信息概况

Table 1 Overview of plot information

森林类型 Forest type	坡位 Slope position	坡度 Slope degree	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation/m	郁闭度 Crown density	林龄 Age of stand
原始阔叶红松林 Primitive broad-leaved Korean pine forest	上坡	24°	113°54'35.329703"E	47°10'23.615927"N	476	≥0.7	230 年
次生针阔混交林 Secondary coniferous and broad-leaved mixed forest	中坡	23°	113°54'34.190286"E	47°10'23.453121"N	473		
次生阔叶林 Secondary broad-leaved forest	下坡	24°	113°52'06.256239"E	47°08'32.693833"N	471		
天然枫桦次生林 Natural maple birch secondary forest	上坡	13°	113°52'41.417581"E	47°08'35.485177"N	373	≥0.8	125 年
	中坡	12°	113°52'15.598903"E	47°08'35.554057"N	361		
	下坡	13°	113°54'45.685519"E	47°10'21.422000"N	356		
	上坡	16°	113°54'42.832089"E	47°10'23.977963"N	535	≥0.8	69 年
	中坡	15°	113°54'33.660653"E	47°10'27.727074"N	493		
	下坡	16°	113°54'41.654207"E	47°10'18.375036"N	454		
	上坡	20°	113°54'39.467591"E	47°10'19.668607"N	520	≥0.8	39 年
	中坡	13°	113°54'36.903218"E	47°10'19.796133"N	498		
	下坡	15°	113°54'28.572476"E	47°10'31.738336"N	484		

2.2 评价指标及其计算方法

2.2.1 优势种确定

根据 McNaughton 优势度指数 (Y) 确定其优势种, $Y > 0.02$ 则为优势种^[20]。计算公式如下:

$$Y = \left(\frac{n_i}{N} \right) \times F_i \quad (1)$$

式中, n_i 为第 i 种在某次采样中各个样方中的总个体数, N 为该次采样点中所有植物的总个体数, F_i 为第 i 种在各个采样点出现的频率。

2.2.2 林下植物多样性指数

根据调查取得的林下植物种类、株高、盖度、数量等信息, 计算样方内各物种的重要值 (IV)。采用 Margalef 丰富度指数 (M)、Simpson 多样性指数 (D)、Shannon—Wiener 多样性指数 (H)、Pielou 均匀度指数 (J), 4 种 α 多样性指数来衡量群落内物种多样性状况^[21]。采用 Sørensen、Jaccard 2 种 β 多样性指数衡量不同演替阶段下植物群落间相异性。

$$IV = \frac{RA + RC + RH}{3} \quad (2)$$

$$M = (S - 1) / \ln N \quad (3)$$

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s p_i^2 \quad (4)$$

$$H = - \sum_{i=1}^s (p_i \times \ln p_i) \quad (5)$$

$$J = H / \ln S \quad (6)$$

$$\beta(e) = 1 - \frac{2c}{a+b} \quad (7)$$

$$\beta(j) = 1 - \frac{c}{a+b+c} \quad (8)$$

公式(2)中, RA 、 RC 、 RH 分别为物种的相对多度、相对盖度、相对高度; (3)中 N 是所有物种个体数之和; (4)(5) p_i 代表第 i 种的个体数占样方内总物种的个体数; (3) — (6)中 S 代表物种数目。 (7)、(8)中 $\beta(e)$ 代表 Sørensen 指数, $\beta(j)$ 代表 Jaccard 多样性指数, a 、 b 为两个群落中的所有物种数, c 为两个群落的共有物种数。

2.2.3 生态位特征的计算

生态位宽度采用 Levins 的计算方法^[22], 其公式如下:

$$B_i = 1/r \sum_{j=1}^r p_{ij}^2 \quad (9)$$

式中, p_{ij} 为物种 i 在资源位 j 上重要值与该物种在所有资源位上重要值总和之比, r 为样方总数。

生态位重叠指数采用 Pianka 的计算方法, 其公式如下:

$$O_{ik} = \sum_{j=1}^r (p_{ij} \times p_{kj}) / \sqrt{\sum_{j=1}^r p_{ij}^2 \times p_{kj}^2} \quad (10)$$

式中, O_{ik} 代表物种 i 和物种 k 之间的生态位重叠指数, 范围为 $[0, 1]$; 而 p_{ij} 和 p_{kj} 表示物种 i 和物种 k 在资源位 j 上重要值与该物种在所有资源位上重要值总和之比。

2.3 数据分析

本文所有数据的初步处理均在 Excel 2021 中进行。为了检验不同演替阶段(先锋、中期、稳定和顶极阶段)的 4 种森林植物群落(先锋群落—天然枫桦次生林、中期群落—次生阔叶林、稳定群落—次生针阔混交林及顶极群落—原始阔叶红松林)之间林下植物多样性指数显著性差异, 采用了 SPSS 26.0 版本中的单因素方

差分析(One—Way ANOVA)及邓肯分析,显著性水平设为 $\alpha = 0.05$ 。基于 R 4.3.2 软件包 spaa 中的 niche.width、niche.overlap 函数分析生态位宽度、生态位重叠指数。所有图形的绘制均在 OriginPro 2024 中进行。

3 结果与分析

3.1 林下植物种类组成

对小兴安岭凉水国家级自然保护区不同演替阶段的 4 种森林植物群落先锋群落(天然枫桦次生林)、中期群落(次生阔叶林)、稳定群落(次生针阔混交林)和顶极群落(原始阔叶红松林)林下植物组成调查结果如图 1 所示,共调查到草本层植物共 27 科 37 属 48 种,以莎草科(*Cyperaceae*)、蔷薇科(*Rosaceae*)、石竹科(*Caryophyllaceae*)、毛茛科(*Ranunculaceae*)、唇形科(*Lamiaceae*)、荨麻科(*Urticaceae*)等的物种数最多,分别为 5、4、4、4、3、3,其它科所属种均不超过 2 个。稳定阶段下的草本植物种类最丰富(20 科 25 属 29 种),而中期阶段的草本种类最少(19 科 21 属 23 种)。此外,灌木层植物共有 18 种,分属 10 科 13 属,以蔷薇科(*Rosaceae*)、绣球花科(*Hydrangeaceae*)、荚蒾科(*Viburnaceae*)物种数最多,分别为 3、3、3。中期阶段和稳定阶段下的灌木层植物种类最多,均拥有灌木层植物 13 种,而先锋阶段下的灌木层植物最少,只存有 8 种。

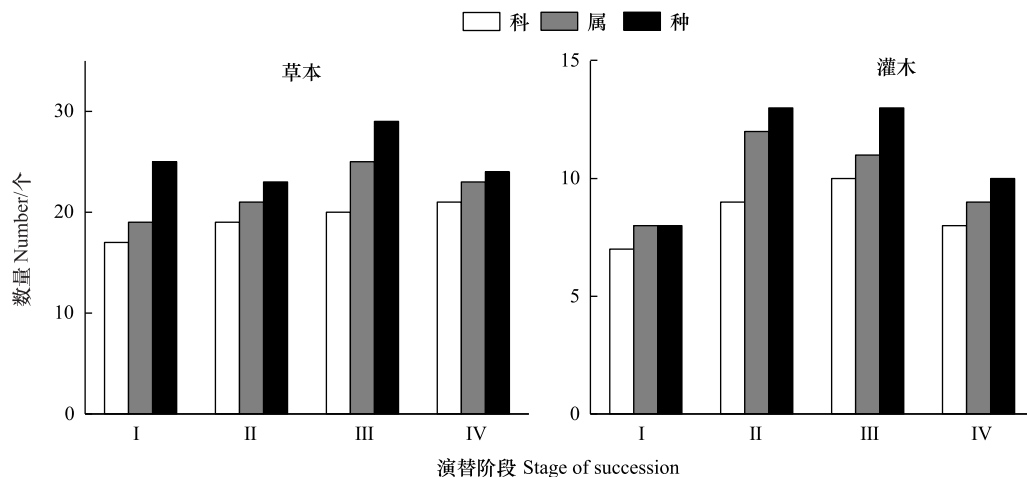


图 1 不同演替阶段林下植物组成

Fig.1 Composition of understory plants at different succession stages

I: 先锋阶段 Pioneer stage; II: 中期阶段 Middle stage; III: 稳定阶段 Stable stage; IV: 顶极阶段 Climax stage

3.2 不同演替阶段林下植物优势种的重要值特征

对小兴安岭不同演替阶段下的林下植物进行统计,根据优势度指数确定各演替阶段下的优势种,得出以下林下植物的重要值如表 2 所示。在不同演替阶段下,不同层次的林下优势种存在着部分重叠,例如草本层下的小叶芹(*Aegopodium alpestre*)、宽叶薹草(*Carex siderosticta*),灌木层中的溲疏(*Deutzia scabra*)、刺五加(*Eleutherococcus senticosus*)等优势种在不同演替阶段下均有分布。在草本层中,小叶芹在演替阶段的先锋阶段 I、中期阶段 II 和稳定阶段 III 中占据优势地位,而在顶极阶段 IV 逐渐被东北蹄盖蕨(*Athyrium brevifrons*)和山酢浆草(*Oxalis griffithii*)所取代。在灌木层中,在不同演替阶段溲疏占据绝对的优势地位,溲疏的重要值在每个演替阶段均为最高,且随着演替的进行溲疏的重要值依次递增,分别为 25%、28%、33%、37%。

3.3 不同演替阶段林下植物群落 α 物种多样性指数

不同演替阶段林下植物多样性变化如图 2 所示,草本层、灌木层植物的 Margalef 丰富度指数、Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数以及 Pielou 均匀度指数随着演替的进行变化趋势一致,均是先增大后减小,呈现单峰性分布,但草本层植物多样性指数的峰值出现在稳定期 III,而灌木层植物的峰值出现在演替 II 阶段。这种交互式变化很可能由于草本层植物多样性指数的上升而引起灌木层植物多样性指数的下降。随

着演替的进行,林下植物的 Simpson 多样性指数、Shannon-Wiener 多样性指数以及 Pielou 均匀度指数并没有表现出显著的差异,但草本植物在演替 I、Ⅲ阶段 Margalef 丰富度指数呈显著性的增加。

表 2 草本层植物及灌木层植物优势种组成及其重要值

草本 Herb	重要值 Importance value/%				灌木 Shrub	重要值 Importance value/%			
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
小叶芹 <i>Aegopodium alpestre</i>	17	19	17	7	溲疏 <i>Deutzia scabra</i>	25	28	33	37
狭叶荨麻 <i>Urtica angustifolia</i>	14	—	—	—	刺五加 <i>Eleutherococcus senticosus</i>	14	11	5	12
宽叶薹草 <i>Carex siderosticta</i>	12	2	4	2	东北山梅花 <i>Philadelphus schrenkii</i>	21	11	9	9
白花碎米荠 <i>Cardamine leucantha</i>	12	7	5	4	金银忍冬 <i>Lonicera maackii</i>	16	19	12	12
金腰子 <i>Chrysosplenium serreanum</i>	9	9	13	6	卫矛 <i>Euonymus alatus</i>	14	—	3	4
木贼 <i>Equisetum hyemale</i>	—	13	1	—	珍珠梅 <i>Sorbaria sorbifolia</i>	—	6	6	—
东北蹄盖蕨 <i>Athyrium brevifrons</i>	3	13	4	14	茶藨子 <i>Ribes janczewskii</i>	5	6	9	4
拟扁果草 <i>Enemion raddeanum</i>	1	9	5	6	毛榛子 <i>Corylus mandshurica</i>	—	—	14	12
蚊子草 <i>Filipendula palmata</i>	3	—	10	—					
荨麻 <i>Urtica fissa</i>	—	4	9	2					
水金凤 <i>Impatiens noli-tangere</i>	1	1	6	6					
山酢浆草 <i>Oxalis griffithii</i>	—	4	—	16					
鼬瓣花 <i>Galeopsis bifida</i>	—	—	—	7					

I : 先锋阶段 Pioneer stage; II : 中期阶段 Middle stage; III : 稳定阶段 Stable stage; IV : 顶极阶段 Climax stage

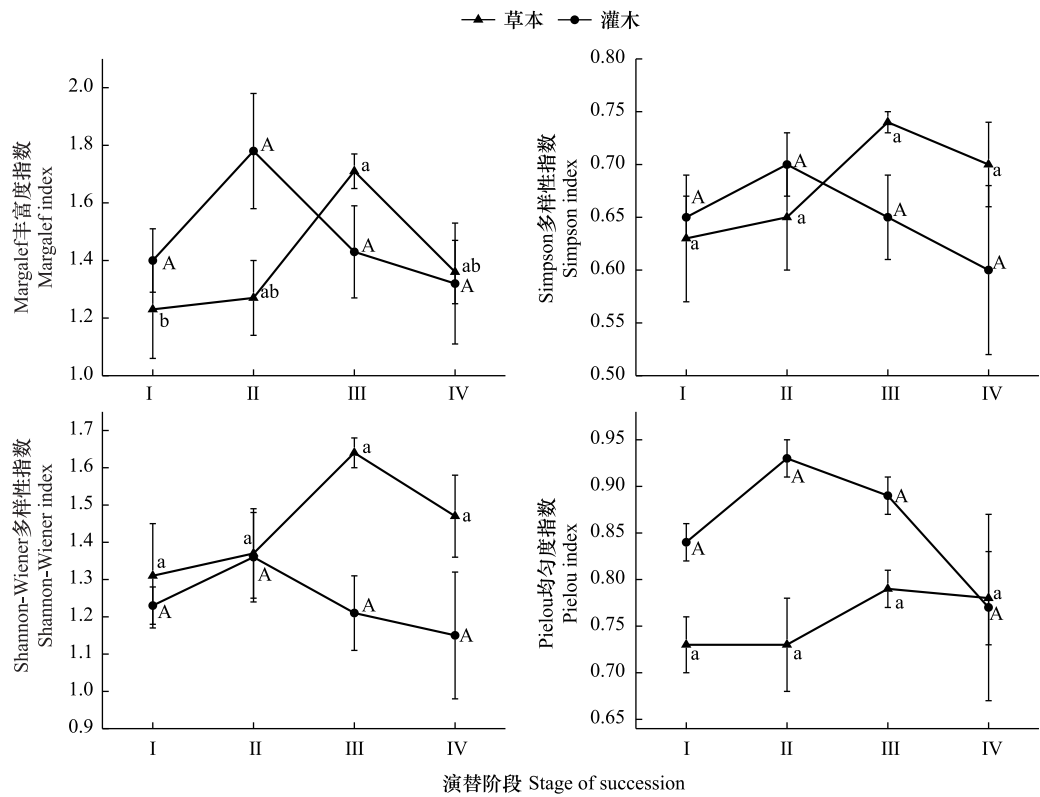


图 2 不同演替阶段林下植物 α 多样性变化规律

Fig.2 Changes in the diversity of understory plant α at different succession stages

小写字母表示草本之间的显著性;大写字母表示灌木之间的显著性; I : 先锋阶段 Pioneer stage; II : 中期阶段 Middle stage; III : 稳定阶段 Stable stage; IV : 顶极阶段 Climax stage

3.4 不同演替阶段林下植物群落 β 物种多样性指数

为探讨小兴安岭林下植物在不同演替阶段群落间物种多样性变化,选取 Sørensen β 多样性指数、Jaccard β 多样性指数分析林下植物群落间的差异性。两种 β 多样性指数值越高,表明两个阶段下群落间差异性越大。草本植物 β 多样性指数结果显示(表 3),四种演替阶段下的 Sørensen β 多样性指数介于 0.35—0.66,说明草本植物群落在演替过程中发生了不同程度的变化。中期 II 和先锋 I 阶段间 β 多样性指数最高,说明这两阶段下的草本植物群落间差异性最大,共有物种数最少。Jaccard β 多样性指数在草本群落间,与 Sørensen β 多样性指数一样,呈现了相同的结果。不同演替阶段间灌木层植物 β 多样性指数变化,如表 3 所示:相较于草本植物群落,灌木群落间 β 多样性指数变化程度较低。在中期 II 和顶极 IV 阶段间, Sørensen β 多样性指数最大,两群落间的相异性最高。当在稳定 III 和顶极 IV 阶段间, Sørensen β 多样性指数最低,两群落间物种组成相似性最高。Jaccard β 多样性指数在灌木群落间也表现出了类似的结果。

表 3 不同演替阶段下草本层植物群落和灌木层植物群落的 β 多样性指数

Table 3 β diversity index of herbaceous plant community and shrub plant community under different succession stages

演替阶段 Succession stage	草本层植物群落 Herbaceous layer plant community				灌木层植物群落 Shrub layer plant community			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
I		0.85	0.77	0.82		0.75	0.72	0.75
II	0.66		0.76	0.75	0.33		0.74	0.77
III	0.41	0.37		0.80	0.24	0.31		0.72
IV	0.55	0.35	0.51		0.33	0.39	0.22	

左半部分为草本层植物群落的 β 多样性指数,右半部分为灌木层植物群落的 β 多样性指数;其中草本层左下部分为 Sørensen β 多样性指数,右上部分为 Jaccard β 多样性指数,右半部分灌木层同草本层一致; I :先锋阶段 Pioneer stage; II :中期阶段 Middle stage; III :稳定阶段 Stable stage; IV :顶极阶段 Climax stage

3.5 生态位宽度

由表 4 可知,在先锋阶段 I 中的白花碎米荠、小叶芹、金腰子占据较高的生态位宽度,表明这 3 个物种在演替早期对环境资源利用能力强,对早期环境有较强的适应能力。不同演替阶段之间,草本植物生态位宽度发生着不同程度的变化(例如:白花碎米荠从 7.20 下降到 2.36,水金凤从 1.00 增加到 4.47)。可见,在群落演

表 4 草本植物及灌木植物生态位宽度

Table 4 Niche width of herbaceous and shrub plants

草本 Herb	生态位宽度 Niche width				生态位总宽度 Total niche width	灌木 Shrub	生态位宽度 Niche width				生态位总宽度 Total niche width
	I	II	III	IV			I	II	III	IV	
小叶芹	4.91	4.35	6.15	3.62	19.03	溲疏	7.44	7.98	8.03	6.36	29.81
狭叶荨麻	3.02	0.00	0.00	0.00	3.02	刺五加	6.24	4.48	2.72	4.36	17.80
宽叶薹草	2.62	1.00	2.86	1.76	8.24	东北山梅花	7.42	3.63	2.92	4.53	18.50
白花碎米荠	7.20	3.92	4.30	2.36	17.78	金银忍冬	5.16	5.79	3.73	4.25	18.93
金腰子	3.52	3.96	5.58	1.00	14.06	卫矛	3.20	1.00	1.00	2.64	7.84
木贼	0.00	4.80	1.00	0.00	5.80	珍珠梅	1.86	2.63	1.00	0.00	5.49
东北蹄盖蕨	1.00	3.40	2.82	5.45	12.67	茶藨子	2.30	1.74	4.28	1.94	10.26
拟扁果草	1.77	5.45	3.73	5.71	16.66	毛榛子	0.00	1.90	3.66	2.97	8.53
蚊子草	1.78	0.00	3.59	0.00	5.37						
荨麻	0.00	2.98	5.36	1.00	9.34						
水金凤	1.00	1.00	4.02	4.47	10.49						
山酢浆草	0.00	4.22	0.00	6.13	10.35						
鼬瓣花	2.17	0.00	0.00	2.03	4.20						

I :先锋阶段 Pioneer stage; II :中期阶段 Middle stage; III :稳定阶段 Stable stage; IV :顶极阶段 Climax stage

替的过程中,随着生境条件的改变,一些物种的生态位宽度值也随之发生改变,从而导致了它们在整个演替过程中的动态变化。草本植物群落中生态位总宽度靠前的是小叶芹(19.03)、白花碎米荠(17.78)、拟扁果草(16.66),且这三种物种在每个演替阶段都存在,表明这三个物种在草本植物群落演替中占据较高的优势地位,对环境具有较强的生态适应能力,相比其它物种有较高的竞争力。

在灌木植物群落演替中(表4),洩疏在每个演替阶段占据着最大的生态位宽度,阶段Ⅰ(7.44)、阶段Ⅱ(7.98)、阶段Ⅲ(8.03)、阶段Ⅳ(6.36),生态位总宽度为29.81,远高于其它物种,说明洩疏对环境的适应性较强,具有较强的竞争能力,更倾向于是泛化种,在先锋、中期、稳定、顶极阶段,不同的生境里都可以很好的生存,这或许与其生物-生态学特征相关。而生态位宽度较小的一些灌木,如:珍珠梅5.49、卫矛7.84,对生境的适应性弱,在资源竞争中常处于不利地位。

3.6 生态位重叠

由表5、表6可知,在演替Ⅰ阶段中的拟扁果草—蚊子草(1.00)、蚊子草—鼬瓣花(0.80),演替Ⅱ阶段的东北蹄盖蕨—山酢浆草(0.86)、小叶芹—金腰子(0.77),演替Ⅲ阶段的拟扁果草—白花碎米荠(0.81),演替Ⅳ阶段的宽叶薹草—荨麻(0.91)、东北蹄盖蕨—水金凤(0.86),这些种对间生态位重叠值较大,具有较高的生态相似性,资源竞争也较为强烈。演替Ⅰ阶段 $O_{ik} \leq 0.4$ 的有65对,占总对数的83.33%;演替Ⅱ阶段 $O_{ik} \leq 0.4$ 的有62对,占总对数的79.49%;演替Ⅲ阶段 $O_{ik} \leq 0.4$ 的有56对,占总对数的71.79%;演替Ⅳ阶段 $O_{ik} \leq 0.4$ 的有64对,占总对数的82.05%。在演替阶段Ⅲ时, $O_{ik} \leq 0.4$ 的值最小,这表明在演替Ⅲ阶段物种间的资源竞争较为激烈,同时对资源的利用率也较高。

表5 在演替Ⅰ、Ⅱ阶段草本植物优势种生态位重叠值

Table 5 Niche overlap values of dominant herbaceous species in succession I and II stages

物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1		0.00	0.36	0.50	0.77	0.40	0.13	0.32	0.00	0.42	0.00	0.08	0.00
2	0.28		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
3	0.32	0.05		0.56	0.46	0.00	0.00	0.00	0.00	0.63	0.00	0.23	0.00
4	0.63	0.36	0.55		0.36	0.18	0.15	0.66	0.00	0.63	0.00	0.31	0.00
5	0.34	0.27	0.03	0.60		0.38	0.15	0.10	0.00	0.79	0.14	0.22	0.00
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.47	0.52	0.00	0.11	0.72	0.47	0.00
7	0.00	0.72	0.00	0.34	0.14	0.00		0.69	0.00	0.16	0.00	0.86	0.00
8	0.15	0.07	0.07	0.57	0.51	0.00	0.00		0.00	0.21	0.14	0.67	0.00
9	0.00	0.07	0.07	0.57	0.51	0.00	0.00	1.00		0.00	0.00	0.00	0.00
10	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.36	0.00
11	0.28	0.63	0.00	0.11	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.23	0.00
12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00
13	0.34	0.17	0.15	0.52	0.26	0.00	0.00	0.79	0.80	0.00	0.00	0.00	

下半部分为草本在先锋Ⅰ的生态位重叠指数,上半部分为草本在中期Ⅱ的生态位重叠指数;表格中底色的深浅表征了生态位重叠程度;1:小叶芹 *Aegopodium alpestre*; 2:狭叶荨麻 *Urtica angustifolia*; 3:宽叶薹草 *Carex siderosticta*; 4:白花碎米荠 *Cardamine leucantha*; 5:金腰子 *Chrysosplenium serreanum*; 6:木贼 *Equisetum hyemale*; 7:东北蹄盖蕨 *Athyrium brevifrons*; 8:拟扁果草 *Enemion raddeanum*; 9:蚊子草 *Filipendula palmata*; 10:荨麻 *Urtica fissa*; 11:水金凤 *Impatiens noli-tangere*; 12:山酢浆草 *Oxalis griffithii*; 13:鼬瓣花 *Galeopsis bifida*

由表7可知,灌木植物优势种在演替Ⅰ阶段, $O_{ik} \geq 0.7$ 占总对数的17.86%, $O_{ik} \leq 0.4$ 的占总对数的53.57%。在演替Ⅱ阶段, $O_{ik} \geq 0.7$ 的无, $O_{ik} \leq 0.4$ 的占总对数的75%。由表8可知,在演替Ⅲ阶段, $O_{ik} \geq 0.7$ 的占总对数的3.57%, $O_{ik} \leq 0.4$ 的占总对数的57.14%;在演替Ⅳ阶段, $O_{ik} \geq 0.7$ 占总对数的3.57%, $O_{ik} \leq 0.4$ 的占总对数的71.43%。 $O_{ik} \geq 0.7$ 在演替Ⅰ阶段时为最大值, $O_{ik} \leq 0.4$ 在演替Ⅰ阶段为最小值,表明灌木植物在演替Ⅰ时物种间资源争夺较为激烈、种间竞争较强。在各种对中,洩疏与其它物种间的产生生态位重叠的次数最多, O_{ik} 指数也较大,并且洩疏所占据的资源生态位较宽,易于其它物种间产生竞争。

表 6 在演替Ⅲ、Ⅳ阶段草本植物优势种生态位重叠值

Table 6 Niche overlap values of dominant herbaceous species in succession III and IV stages

物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1		0.00	0.00	0.30	0.00	0.00	0.35	0.55	0.00	0.00	0.30	0.57	0.629
2	0.00		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0
3	0.77	0.00		0.20	0.00	0.00	0.21	0.15	0.00	0.91	0.24	0.18	0
4	0.52	0.00	0.33		0.00	0.00	0.72	0.55	0.00	0.00	0.35	0.38	0.063
5	0.42	0.00	0.23	0.66		0.00	0.36	0.30	0.00	0.00	0.30	0.08	0.17
6	0.44	0.00	0.45	0.33	0.00		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0
7	0.33	0.00	0.00	0.00	0.43	0.00		0.57	0.00	0.00	0.86	0.76	0.345
8	0.59	0.00	0.38	0.81	0.57	0.00	0.15		0.00	0.00	0.48	0.59	0.21
9	0.69	0.00	0.64	0.35	0.18	0.77	0.45	0.26		0.00	0.00	0.00	0.00
10	0.57	0.00	0.43	0.40	0.60	0.30	0.34	0.19	0.35		0.00	0.00	0.00
11	0.62	0.00	0.30	0.66	0.45	0.17	0.00	0.51	0.20	0.71		0.79	0.41
12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.42
13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	

下半部分为草本在稳定Ⅲ的生态位重叠指数;上半部分为草本在顶极Ⅳ的生态位重叠指数;1:小叶芹 *Aegopodium alpestre*;2:狭叶荨麻 *Urtica angustifolia*;3:宽叶薹草 *Carex siderosticta*;4:白花碎米荠 *Cardamine leucantha*;5:金腰子 *Chrysosplenium serreanum*;6:木贼 *Equisetum hyemale*;7:东北蹄盖蕨 *Athyrium brevifrons*;8:拟扁果草 *Enemion raddeanum*;9:蚊子草 *Filipendula palmata*;10:荨麻 *Urtica fissa*;11:水金凤 *Impatiens noli-tangere*;12:山酢浆草 *Oxalis griffithii*;13:鼬瓣花 *Galeopsis bifida*

表 7 在演替Ⅰ、Ⅱ阶段灌木层物优势种生态位重叠值

Table 7 Niche overlap values of dominant shrub species in succession I and II stages

物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8
1		0.69	0.67	0.68	0.31	0.33	0.58	0.32
2	0.74		0.36	0.50	0.00	0.36	0.21	0.35
3	0.77	0.72		0.46	0.22	0.08	0.00	0.33
4	0.83	0.57	0.57		0.24	0.69	0.13	0.31
5	0.25	0.53	0.52	0.32		0.35	0.00	0.00
6	0.47	0.18	0.51	0.00	0.00		0.00	0.00
7	0.49	0.26	0.57	0.00	0.07	0.98		0.00
8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	

下半部分为灌木在先锋Ⅰ的生态位重叠指数;上半部分为灌木在中期Ⅱ的生态位重叠指数;1:溲疏 *Deutzia scabra*;2:刺五加 *Eleutherococcus senticosus*;3:东北山梅花 *Philadelphus schrenkii*;4:金银忍冬 *Lonicera maackii*;5:卫矛 *Euonymus alatus*;6:珍珠梅 *Sorbaria sorbifolia*;7:茶藨子 *Ribes janczewskii*;8:毛榛子 *Corylus mandshurica*

表 8 在演替Ⅲ、Ⅳ阶段灌木层物优势种生态位重叠值

Table 8 Niche overlap values of dominant shrub species in succession III and IV stages

物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8
1		0.40	0.55	0.53	0.22	0.00	0.27	0.31
2	0.58		0.52	0.20	0.77	0.00	0.38	0.20
3	0.58	0.31		0.63	0.27	0.00	0.00	0.10
4	0.52	0.50	0.44		0.16	0.00	0.16	0.58
5	0.16	0.00	0.00	0.00		0.00	0.34	0.39
6	0.40	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00
7	0.79	0.50	0.54	0.27	0.35	0.00		0.53
8	0.45	0.08	0.00	0.43	0.42	0.00	0.20	

下半部分为灌木在先锋Ⅲ的生态位重叠指数;上半部分为灌木在顶极Ⅳ的生态位重叠指数;1:溲疏 *Deutzia scabra*;2:刺五加 *Eleutherococcus senticosus*;3:东北山梅花 *Philadelphus schrenkii*;4:金银忍冬 *Lonicera maackii*;5:卫矛 *Euonymus alatus*;6:珍珠梅 *Sorbaria sorbifolia*;7:茶藨子 *Ribes janczewskii*;8:毛榛子 *Corylus mandshurica*

4 讨论

物种组成是群落形成的基础,也是决定群落性质的最重要因素。本研究结果表明,小兴安岭中草本层、灌木层中蔷薇科植物相对较为丰富,在林下植物中占据优势地位,蔷薇科植物具有耐寒且对土壤、光照要求不严,适应性强,可以在不同的环境下生长的特点,这些生物学特性有助于蔷薇科植物成为该区域林下植物中主要优势科植物。重要值是用来表示一个物种在群落中的相对重要性,是衡量物种在群落中地位和作用的重要指标^[23]。草本植物小叶芹的重要值,在先锋Ⅰ、中期Ⅱ、稳定Ⅲ中均为最大值,但到了顶极阶段Ⅳ时,小叶芹重要值急剧下降 2.4 倍,而另外两种草本植物东北蹄盖蕨和山酢浆草取代小叶芹在草本群落中的位置,成为演替Ⅳ阶段重要值最大的两个物种。主要原因可能是森林演替进程中,所造成的生境间的差异,样地调查过程中发现顶极群落中出现了林隙,林分郁闭度降低,这可能是环境不再利于小叶芹的生长的原因,从而引起优势种组成及分布的改变,使得小叶芹在与东北蹄盖蕨、山酢浆草资源竞争中处于不利地位。

群落物种多样性是用一定空间范围内物种数量和分布特征来衡量的,能够反应群落自身特征及其与环境之间的相互关系。其中 α 多样性是指某个群落或生境内的物种多样性,通常用于指示目标群落的物种数量(丰富度)或各个物种的相对优势度(均匀度)^[24]。本研究草本层、灌木层物种丰富度指数、多样性指数及均匀度指数呈先增大后减小的趋势,单峰性分布。这与邹星晨等^[15]对青海云杉不同演替进程中草本多样性变化趋势一致,而牛一迪等^[25]在对大兴安岭北部次生林演替过程中物种多样性变化研究中发现,草本层、灌木层中丰富度指数、多样性指数呈现逐渐增大的趋势,均匀度指数呈现逐渐减小的趋势。这可能是以下几个原因的综合作用:①由于研究区域的不同,各个地区的土壤环境、水热条件以及地形等因素的差异,导致各个地区群落结构以及物种多样性的不同^[26]。有部分学者认为,生境异质性是导致植物群落多样性的最主要因素^[27]。②群落演替当处于先锋阶段时,生境条件恶劣,只有先锋植物能够快速占据整个群落,物种多样性较低。而随着演替的正向发展,生境条件逐渐改善,允许更多的物种入侵和定居,物种多样性开始增大。灌木层植被在演替中期物种多样性达到最大,种间竞争较为激烈。演替发展到顶极群落时,洩疏成为灌木层中的优势种,其他一些物种在竞争过程中逐渐被淘汰,灌木层植物在演替的稳定Ⅲ、顶极Ⅳ阶段多样性下降。群落演替达到稳定阶段Ⅲ时,郁闭度适中、水热条件充足,并且灌木层植物多样性开始下降,而草本层植物能够享受更充分地资源,用于入侵和繁殖,使得草本层植物在稳定阶段多样性达到最大。③上层乔木层的化感作用及其对土壤理化性质的塑造作用也是导致下层植被群落多样性变化的原因。何邦印等^[28]的研究表明,上层红枣、核桃及苹果 3 种果树的凋落叶浸提液对草本植物的生长表现出显著的抑制作用。蒋璐等^[29]对林下灌草物种多样性的研究表明,营造混交林在一定程度上提高了土壤 pH、土壤含水量、土壤养分含量,降低了土壤容重、土壤孔隙度并提高了林下灌草多样性。以上研究表明林下植物多样性的变化会受到上层乔木的化感作用及其对所在立地土壤理化性质的影响。

β 多样性是描述群落物种在某一环境梯度上多样性的变化,可以用来衡量不同阶段群落间物种组成的差异性^[24]。研究表明,演替过程中草本植物的 Sørensen 多样性指数的变化幅度要高于灌木层植物。这可能是与草本植物的生活史特征有关,草本植物的较短的生命周期会使得草本群落组成对环境变化做出快速响应^[30]。魏识广等^[31]在对亚热带常绿阔叶林乔木群落中调查发现,相近的演替群落间,物种组成相似性最高,处于演替进程两极的群落物种组成相似性最低,而本研究却并未表现出相一致的规律。这可能是由于乔木层植物相对于灌木层和草本层植物,生命周期较长,且乔木层植物往往在生态系统中占据着重要的生态位,从而使得林下植物对环境变化和干扰更为敏感,导致相邻演替阶段间物种组成差异明显。

生态位宽度是用来表征种群对各种资源的利用状况以及对环境的适应能力的一个综合指标,反映了其在群落中的地位和分布情况^[32]。本研究中发现,在不同演替阶段下草本层的小叶芹、白花碎米荠、拟扁果草等以及灌木层中的洩疏等占据较大的生态位宽度,说明这些植物对土壤、光照、水分等环境因子的要求不高,可利用的资源幅度大,对环境的适应性强。生态位宽度与重要值均可用来作为评价某个物种在群落中的地位与

作用的两个指标。在本研究中,重要值大的物种往往生态位宽度也较大,如:草本层中的小叶芹、白花碎米荠和灌木层中的溲疏、东北山梅花等。但也存在着另外一些物种,如:草本层中的拟扁果草,生态位宽度在草本层中靠前,但其重要值较低。实际上,生态位宽度不仅由重要值决定,还与其在资源位中的分布频数有关,往往频数越大生态位宽度越大^[33]。此外,生态位宽度的调配还受群落中建群种的生物学特性所驱动^[34]。因此,生态位宽度与重要值之间并不一定呈正相关关系,这与卢燕等^[35]、戚登臣等^[16]研究结果一致。

生态位重叠能够反映物种间对同一等级资源利用的相似性或在同一空间位置上的分布交错程度,是衡量物种间潜在性竞争及群落稳定性的重要指标^[32]。研究表明,草本植物与灌木植物在各演替阶段间, $O_{ik} \leq 0.4$ 占较大比例,这说明林下植物优势种之间很少产生资源性竞争,群落内较稳定。众多研究结果表明,生态位宽度大的物种生态位重叠值越高,这是因为生态位宽度大的物种对资源的利用程度越高,分布范围也越广,与其他物种间产生生态位重叠的概率也就越大^[36]。但本研究中发现生态位宽度较小的物种之间或者生态位宽度较小的与生态位宽度较大的物种之间也存在着较大的生态位重叠,如:先锋阶段下的拟扁果草—蚊子草两者的生态位宽度较小,但生态位重叠值却比较高;中期阶段下的生态位宽度较大的木贼与生态位宽度较小的水金凤(木贼—水金凤),生态位重叠值也较高。这与王世雷等^[37]、雷德芳等^[38]研究结果一致,表明生态位宽度与生态位重叠之间存在着复杂的关系,两者之间并不一定呈正相关关系。

5 结论与展望

小兴安岭南阔叶红松林演替过程中,草本层、灌木层植物的 α 物种多样性指数均呈现先增大后减小的“单峰型”趋势,其重要值和生态位宽度随着演替过程中生境条件的变化而变化,并且林下植物间生态位重叠程度较低,不易发生种间竞争,群落内部较稳定。本研究仅对林下草本植物和灌木层植物进行了分析,下一步将把乔木层的数据一并纳入,全面描述阔叶红松林演替过程中林分整体的多样性和生态位特征变化以及乔木层对草本层、灌木层的影响。在未来研究中,还应考虑演替过程中环境因子的变化,以期探讨小兴安岭阔叶红松林演替过程中生态位特征与植物多样性形成提供进一步的理论支持。

参考文献 (References):

- [1] 万凌凡, 刘国华, 樊辉, 柳江, 倪健, 石松林, 申宇, 程浩, 苏旭坤. 青藏高原东南部森林群落生态位特征与物种多样性的影响因素. 生态学报, 2024, 44(13): 5658-5668.
- [2] Isbell F, Gonzalez A, Loreau M, Cowles J, Díaz S, Hector A, Mace G M, Wardle D A, O'Connor M I, Emmett Duffy J, Turnbull L A, Thompson P L, Larigauderie A. Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*, 2017, 546(7656): 65-72.
- [3] Paul C, Hanley N, Meyer S T, Fürst C, Weisser W W, Knoke T. On the functional relationship between biodiversity and economic value. *Science Advances*, 2020, 6(5): eaax7712.
- [4] 刘运伟, 张巍. 小兴安岭阔叶红松林不同群落生物多样性分析. 森林工程, 2022, 38(1): 27-33.
- [5] Ahmad B, Wang Y, Hao J, Liu Y, Bohnett E, Zhang K. Optimizing stand structure for trade-offs between overstory timber production and understory plant diversity: A case-study of a larch plantation in northwest China. *Land degradation & development*, 2018, 29(9): 2998-3008.
- [6] 杜忠, 蔡小虎, 包维楷, 陈槐, 潘红丽. 林下层植被对上层乔木的影响研究综述. 应用生态学报, 2016, 27(3): 963-972.
- [7] 张勇强, 李智超, 厚凌宇, 宋立国, 杨洪国, 孙启武. 林分密度对杉木人工林下物种多样性和土壤养分的影响. 土壤学报, 2020, 57(1): 239-250.
- [8] Wang B, Verheyen K, Baeten L, De Smedt P. Herb litter mediates tree litter decomposition and soil fauna composition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 152: 108063.
- [9] 孙儒泳, 李庆芬, 牛翠娟. 基础生态学(第4版). 生命世界, 2023, (7): 2.
- [10] 陈俊华, 刘兴良, 何飞, 刘世荣. 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. 林业科学, 2010, 46(3): 23-28.
- [11] 尹正辉, 陈新丰, 拉多. 模拟增温和放牧对高寒草甸主要植物生态位及种间联结的影响. 草地学报, 2023, 31(5): 1302-1313.
- [12] 白晓航, 张金屯. 小五台山森林群落优势种的生态位分析. 应用生态学报, 2017, 28(12): 3815-3826.
- [13] 郝建锋, 李艳, 齐锦秋, 裴曾莉, 黄雨佳, 蒋倩, 陈亚. 人为干扰对碧峰峡栲树次生林群落物种多样性及其优势种群生态位的影响. 生态学报, 2016, 36(23): 7678-7688.

- [14] Yan E R, Wang X H, Huang J J. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. *Plant and Soil*, 2006, 289(1): 187-197.
- [15] 邹星晨, 王欣苗, 左亚凡, 张泽鑫, 贺康宁. 青海云杉不同演替阶段林下草本多样性特征及其环境解释. *生态学报*, 2023, 43(24): 10285-10294.
- [16] 戚登臣, 陈文业, 刘振恒, 巩晓兰, 金巴, 敏晓平, 徐小伟, 刘明清. 黄河首曲-玛曲县高寒草甸沙化演替进程中群落结构及种群生态位特征. *西北植物学报*, 2011, 31(12): 2522-2531.
- [17] 缪宁, 周珠丽, 史作民, 冯秋红. 岷江冷杉林皆伐后次生群落结构和物种多样性的演替动态. *生态学报*, 2014, 34(13): 3661-3671.
- [18] 田珍, 王亚飞, 段文标, 王郅臻. 小兴安岭阔叶红松林次生演替不同阶段空间结构特征研究. *西南林业大学学报: 自然科学*, 2024, 44(3): 130-137.
- [19] 唐国强, 陈立新, 王亚飞, 段文标, 王郅臻. 采伐后各演替阶段红松种群结构和动态特征. *生态环境学报*, 2024, 33(3): 368-378.
- [20] 彭梦, 黄城晨, 李立杰, 余佳妮, 杨帆, 谭凤霞, 柴毅. 长湖浮游植物优势种生态位特征及种间联结性分析. *生态学报*, 2024, 44(4): 1549-1563.
- [21] 卢训令, 丁圣彦, 游莉, 张恒月. 伏牛山自然保护区森林冠层结构对林下植被特征的影响. *生态学报*, 2013, 33(15): 4715-4723.
- [22] 秦随涛, 龙翠玲, 吴邦利. 茂兰喀斯特森林优势灌木种群的生态位研究. *林业资源管理*, 2018(2): 58-64, 90.
- [23] 苏金娟, 刘永萍, 刘丽燕, 吴天忠, 荣文文, 楚光明, 王梅. 阿勒泰荒漠区草本植物生态位与种间关联. *草业科学*, 2024, 41(10): 2217-2228.
- [24] 孙义, 秦彧, 魏天锋, 常丽, 张仁平, 刘志有, 吕燕燕, 宜树华. 草地植物物种多样性测度方法及发展趋势. *应用生态学报*, 2022, 33(3): 655-663.
- [25] 牛一迪, 蔡佳久. 大兴安岭北部次生林演替过程中物种多样性的变化及其影响因子. *植物生态学报*, 2024, 48(3): 349-363.
- [26] Bergholz K, May F, Giladi I, Ristow M, Ziv Y, Jeltsch F. Environmental heterogeneity drives fine-scale species assembly and functional diversity of annual plants in a semi-arid environment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2017, 24: 138-146.
- [27] Liu F, Hu J M, Yang F L, Li X W. Heterogeneity-diversity relationships in natural areas of Yunnan, China. *Chinese Geographical Science*, 2021, 31(3): 506-521.
- [28] 何邦印, 胡佳佳, 裴婧宏, 房美艳, 李江文. 果树凋落叶浸提液对多年生黑麦草和紫花苜蓿的化感效应. *西北植物学报*, 2024, 44(8): 1295-1304.
- [29] 蒋璐, 张辟芳, 王军, 秦晓鹏, 汪海伦, 周世兴, 黄从德. 巨桉纯林皆伐迹地营造混交林对林下灌木物种多样性的影响. *应用与环境生物学报*, 2024, 30(3): 477-484.
- [30] 刘安心, 阮光发, 蒋勇, 石贤萌. 植物多样性与物种组成随原生演替进程的变化规律——以贡嘎山冰川退缩区为例. *西部林业科学*, 2024, 53(3): 179-188.
- [31] 魏识广, 叶万辉, 练据瑜, 李林, 周景钢. 亚热带常绿阔叶林群落及其卫星样地物种多样性特征. *生态学报*, 2022, 42(11): 4515-4523.
- [32] 杨新东, 陈流保, 曾献兴, 谢冲林, 黄清华, 陈晓熹, 许涵, 李群, 黄久香. 广东翁源青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.
- [33] 冯铭淳, 谢惠燕, 邓宁枕, 李嘉诚, 罗贞, 卢德浩, 林娜. 东莞市亚热带常绿阔叶次生林优势种生态位特征研究. *热带亚热带植物学报*, 2024, 32(6): 747-756.
- [34] 王亚飞, 蒋乙东, 段文标, 朱海嫒, 王秋宇. 小兴安岭南2种红松天然林优势树种的空间结构和生态位特征. *中南林业科技大学学报*, 2023, 43(10): 117-128.
- [35] 卢燕, 吴万平, 曾勇. 天山北麓绿洲荒漠过渡带优势植物的生态位特征与种间联结. *中国沙漠*, 2024, 44(2): 254-263.
- [36] 孙成, 秦富仓, 李龙, 杨振奇, 董晓宇, 李艳. 砭砂岩区不同立地类型人工油松林下草本种群生态位特征及其环境解释. *生态学报*, 2022, 42(9): 3613-3623.
- [37] 王世雷, 贺康宁, 刘可喧, 曹广月. 青海高寒区不同人工林下植被的多样性及生态位研究. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2013, 41(11): 67-72.
- [38] 雷德芳, 王志杰. 黔中喀斯特地区马尾松群落主要物种种间联结、生态位及群落稳定性特征. *生态学报*, 2024, 44(10): 4353-4367.