



赤水桫椤群落乔木层优势物种生态位 与种间联结性研究

李丘霖¹,宗秀虹¹,邓洪平^{1*},万海霞¹,吴洪英²,梁盛²,刘邦友²

(1 西南大学生命科学学院,三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆 400715;2 贵州赤水桫椤国家级自然保护区管理局,贵州赤水 564700)

摘要:赤水桫椤国家级自然保护区是以桫椤为保护对象的自然保护区,该研究在对保护区桫椤(*Alsophila spinulosa*)群落进行野外调查的基础上,采用生态位宽度、生态位重叠和基于 2×2 联列表的方差比率法(VR)、卡方(χ^2)检验、联结系数(AC)等方法,分析了群落物种间的相互关系。结果表明:(1)研究区内毛竹(*Phyllostachys heterocycla*)的生态位宽度最大,其次是桫椤和毛桐(*Mallotus barbatus*)。(2)马尾松(*Pinus massoniana*)与油桐(*Vernicia fordii*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、芭蕉(*Musa basjoo*)与陀螺果(*Meliiodendron xylocarpum*)的生态位重叠值较大。(3)14个乔木层优势物种间总体关联性呈不显著负相关关系;卡方检验表明桫椤与其他种群之间联结性均不显著,群落中 90.10% 种对的联结性均未达到显著水平,只有极少数种对存在显著关联;大部分种对的 AC、Ochai 指数(OI)、Jaccard 指数(JI)值都不高,种对间相关性较弱,独立性相对较强,且群落负联结的种对多于正联结,处于动态演替不稳定阶段。(4)物种之间的联结性与相应的生态位重叠结合分析表明,两者呈正相关关系,表现为种间正联结越强,生态位重叠越大,负联结越强,生态位重叠越小。

关键词:桫椤群落;乔木层;生态位;种间联结;

中图分类号:Q948.12⁺2.1 文献标志码:A

Niche and Interspecific Association of Dominant Species in Tree Layer of Chishui *Alsophila spinulosa* Community

LI Qiulin¹, ZONG Xiuhong¹, DENG Hongping^{1*}, WAN Haixia¹,
WU Hongying², LIANG Sheng², LIU Bangyou²

(1 Key Laboratory of Eco-Environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715, China; 2 Chishui Alsophila National Nature Reserve Administration, Chishui, Guizhou 564700, China)

Abstract: Chishui Alsophila National Nature Reserve regards *Alsophila spinulosa* as the protective object. According to the field investigation of *A. spinulosa* community in the reserve, methods including niche breadth, niche overlap, variance ratio, chi-square test and association coefficient(AC)based on 2×2 contingency table were used for analyzing the interaction between the species population. The results show that:(1)*Phyllostachys heterocycla* has the largest niche breadth, followed by *A. spinulosa* and *Mallotus*

收稿日期:2017-03-14;修改稿收到日期:2017-04-28

基金项目:科技部国家科技基础平台国家标本平台——教学标本子平台运行服务资助项目(2005DKA21403-JK);环保部生物多样性保护及监测项目:赤水桫椤国家级自然保护区生物多样性野外监测示范(2015)

作者简介:李丘霖(1993—),女,硕士研究生,主要从事植物系统进化与保护生物学研究。E-mail:1961339370@qq.com

* 通信作者:邓洪平,博士,教授,主要从事植物系统进化与保护生物学研究。E-mail:denghp@swu.edu.cn

barbatus. (2) The niche overlap of *Pinus massoniana* and *Vernicia fordii*, *Cunninghamia lanceolata*, *Musa basjoo* and *Meliiodendron xylocarpum* are larger than that of other populations. (3) The overall correlations of 14 dominant species in tree layers showed non-significant negative correlation. The chi-square test showed that the association between *A. spinulosa* and other populations was not significant. Only a few species pairs of the community had a significant association, 90.10% of species pairs did not reach a significant level. Most of the AC, OI, JI values are not high, the correlations between species pairs are weak, and species are relatively strong independence. The negative association of the community was more than positive association, and the community is in the unstable stage of dynamic succession. (4) The analysis of the relationship between the association of species and the corresponding niche overlap showed that there was a positive correlation between them. The stronger the interspecific association, the greater the niche overlap. The stronger the negative association, the smaller the niche overlap.

Key words: *Alsophila spinulosa* community; tree layer; Niche; interspecific association

植物生态位与种间联结性均是种群生态学研究的核心问题,对于正确认识群落的结构和功能、群落物种间关系、群落演替动态和种群进化等方面有着重要的意义^[1-3],并能为森林的经营管理、植被恢复和重建及特定物种保护提供理论依据^[4]。桫椤又名树蕨,是白垩纪末、第三纪早期冰川的孑遗种^[5],为国家二级重点保护野生植物^[6]。然而,由于自身生长繁殖对环境的要求甚高,人为破坏加剧,桫椤所受到的威胁日益加深,不少种群濒于灭绝,采取有效措施保护这一古老的孑遗物种已刻不容缓。赤水桫椤自然保护区,始建于1984年,主要以桫椤及其生存环境为保护对象^[7]。目前,对该区桫椤群落生态学方面的研究主要集中于群落特征、物种多样性、分布格局等方面,本文从生态位和种间联结两方面对桫椤群落的群落结构和种间关系开展研究,以期为制定合理有效的保护及管理措施提供理论依据。

1 研究区概况

贵州赤水桫椤国家级自然保护区位于贵州省赤水市,地理坐标介于 $28^{\circ}23' \sim 28^{\circ}27' N$, $105^{\circ}59' \sim 106^{\circ}03' E$ 之间。保护区地处贵州高原向四川盆地递降的过渡地带,海拔多在 $290 \sim 1730$ m。区内山高坡陡,峡谷幽深,温暖湿润,年平均气温 $17.7^{\circ}C$,年降水量 $1200 \sim 1300$ mm,属亚热带气候。气候随着海拔高度和地形的不同而有明显的垂直差异。在海拔 700 m以下的“V”形峡谷地区,冬无严寒夏无酷暑,地形封闭地区冬季受寒潮影响较少,湿度大,形成带有南亚热带特点的河谷小气候^[8]。土壤主要为非地带性紫色土,呈微酸性。植被类型主要是中亚热带常绿阔叶林;其次是具有南亚热带雨林层片的常绿阔叶林,亚热带常绿落叶阔叶混交林,

竹林^[8]。

2 研究方法

2.1 样地设置与群落调查

野外调查选择保护区内桫椤的集中分布区域,采用典型取样法设置9个样地,每个样地面积为 $20 m \times 20 m$,再划分为4个 $10 m \times 10 m$ 的小样方,对所有树高(H) >3 m的植物进行每株调查。记录乔木的名称、高度、胸径、冠幅等,如为丛生竹类,则记录每丛竹类的平均胸径与株数;同时记录每个样地郁闭度、海拔、坡度、坡位等环境因子。

2.2 数据处理

为客观反映植物在群落中的地位和作用,用重要值表示乔木层物种的优势度,根据大小顺序选取优势度较大的14个物种进行生态位和种间联结性分析^[7]。采用Levins指数和Hurlbert指数测定种群的生态位宽度^[9-10],采用Pianka指数测度优势种群间的生态位重叠^[11]。将野外调查数据按物种在样方中存在与否转化为0(不存在)、1(存在)形式的二元数据矩阵,建立 2×2 联列表,分别统计各种对间的a、b、c、d值,其中a为种A和种B同时出现的样方数,b为仅有种B出现的样方数,c为仅有种A出现的样方数,d为种A、种B均未出现的样方数。采用方差比率法(VR)、 χ^2 检验、Ochai指数(OI)、Jaccard指数(JI)来对桫椤群落中优势物种间总体联结性、种对间联结性进行计算分析。具体方法参见文献[12-15]。

3 结果与分析

3.1 生态位宽度

生态位宽度(niche breadth)是指一个种群(或

其他生物单位)所利用的各种不同资源的总和^[16]。一般来说,生态位宽度越大,表示该物种环境适应能力越强,具有较强的竞争力,往往在群落中处于优势地位^[17]。由表1的结果可以看出,Hurlbert和Lev-

表1 桫椤群落乔木层优势物种生态位宽度

Table 1 Niche breadth of *A. spinulosa* community dominant species in tree layer

物种 Species	生态位宽度 Niche breadth	
	Levins	Hurlbert
毛竹 <i>Phyllostachys heterocycla</i>	6.675	0.709
桫椤 <i>Alsophila spinulosa</i>	4.917	0.490
芭蕉 <i>Musa basjoo</i>	2.788	0.223
罗伞 <i>Brassaiopsis glomerulata</i>	4.517	0.440
粗叶木 <i>Lasianthus chinensis</i>	1.168	0.021
脚骨脆 <i>Casearia balansae</i>	3.502	0.313
毛桐 <i>Mallotus barbatus</i>	4.640	0.455
慈竹 <i>Neosinocalamus affinis</i>	2.901	0.238
油桐 <i>Vernicia fordii</i>	1.224	0.028
金珠柳 <i>Maesa montana</i>	3.094	0.262
陀螺果 <i>Melliiodendron xylocarpum</i>	1.816	0.102
粗糠柴 <i>Mallotus philippensis</i>	1.776	0.097
杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	1.677	0.085
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	1.000	0

ins 两种不同生态位宽度公式的测度结果基本一致。在乔木层中,毛竹的生态位宽度最大,Levins 生态位宽度(LB)和 Hurlbert 生态位宽度(HB)分别为 6.675、0.709,其次是桫椤和毛桐,LB 和 HB 分别为 4.917 和 0.490、4.640 和 0.455。毛竹在该地组成中占主导地位,为该群落乔木层的建群种,数量最多且分布最广,对群落的环境起着决定性作用,生态幅度最大,对环境和资源的利用能力,特别是对光资源的利用最强;与毛竹相比,桫椤的生态位宽度稍小,但桫椤为乔木层优势种,也占据了较宽的生态位,利用资源较为充分。

3.2 生态位重叠

两个或多个物种利用同一资源或占有某一资源因素(空间、食物、营养成分等)时就会出现生态位重叠的现象^[18],生态位的重叠程度通常在一定程度上反映了物种对同等级资源的利用程度以及空间配置关系^[18]。采用 Pianka 指数计算桫椤群落优势种之间的生态位重叠,结果见表2。在乔木层中,生态位重叠(NO)值大于 0.5 的种对有 21 对,占总数的 23.08%,生态位重叠值小于 0.5 的种对有 57 对,占总数的 62.64%,不发生重叠的种对有 13 对,占总数的 14.28%(表 2)。桫椤与其他物种组成种对的生态位重叠值在 0.042~0.605 之间,其中,桫椤与毛

表2 桫椤群落乔木层优势物种生态位重叠

Table 2 Niche overlap of *A. spinulosa* community dominant species in tree layer

编号 Code	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	1	0.547	0.134	0.351	0.021	0.480	0.671	0.427	0.426	0.286	0.005	0.419	0.496	0.375
2		1	0.360	0.527	0.042	0.194	0.540	0.490	0.097	0.468	0.350	0.605	0.148	0.096
3			1	0.920	0.561	0.358	0.281	0.218	0.000	0.436	0.927	0.015	0.000	0.000
4				1	0.458	0.400	0.368	0.223	0.056	0.397	0.863	0.361	0.087	0.053
5					1	0.612	0.034	0.431	0.012	0.843	0.511	0.000	0.010	0.010
6						1	0.466	0.284	0.551	0.618	0.330	0.039	0.720	0.550
7							1	0.682	0.445	0.233	0.321	0.165	0.480	0.371
8								1	0.075	0.616	0.194	0.263	0.000	0.000
9									1	0.078	0.000	0.000	0.926	0.994
10										1	0.388	0.182	0.115	0.079
11											1	0.000	0.000	0.000
12												1	0.000	0.000
13													1	0.932
14														1

注:1.毛竹;2.桫椤;3.芭蕉;4.罗伞;5.粗叶木;6.脚骨脆;7.毛桐;8.慈竹;9.油桐;10.金珠柳;11.陀螺果;12.粗糠柴;13.杉木;14.马尾松

Note: 1. *Phyllostachys heterocycla*; 2. *Alsophila spinulosa*; 3. *Musa basjoo*; 4. *Brassaiopsis glomerulata*; 5. *Lasianthus chinensis*; 6. *Casearia balansae*; 7. *Mallotus barbatus*; 8. *Neosinocalamus affinis*; 9. *Vernicia fordii*; 10. *Maesa montana*; 11. *Melliiodendron xylocarpum*; 12. *Mallotus philippensis*; 13. *Cunninghamia lanceolata*; 14. *Pinus massoniana*

表3 桫椤群落乔木层优势物种总体联结性

Table 3 Overall correlations of *A. spinulosa* community dominant species in tree layer

S_T^2	δ_T^2	方差比率 Variance ratio/VR	检验统计量 Test statistics/W	χ^2 临界值 χ^2 critical value		测定结果 Result
				$\chi^2_{0.95(36)}$	$\chi^2_{0.05(36)}$	
1.823	2.069	0.881	31.716	23.269	50.998	31.716

竹、毛桐、粗糠柴 (*Mallotus philippensis*) 的重叠值较大,为 0.547、0.540、0.605;而与粗叶木 (*Lasianthus chinensis*) (0.042)、油桐 (0.097)、马尾松 (0.096) 等的生态重叠值较低。其他种群之间,生态位重叠值大于 0.9 的有 5 对树种,分别为马尾松与油桐、马尾松与杉木、芭蕉与陀螺果、芭蕉与罗伞 (*Brassaiopsis glomerulata*)、杉木与油桐。

3.3 总体联结性分析

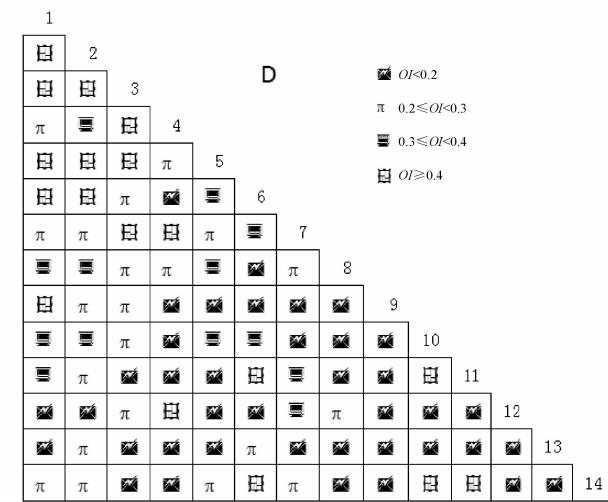
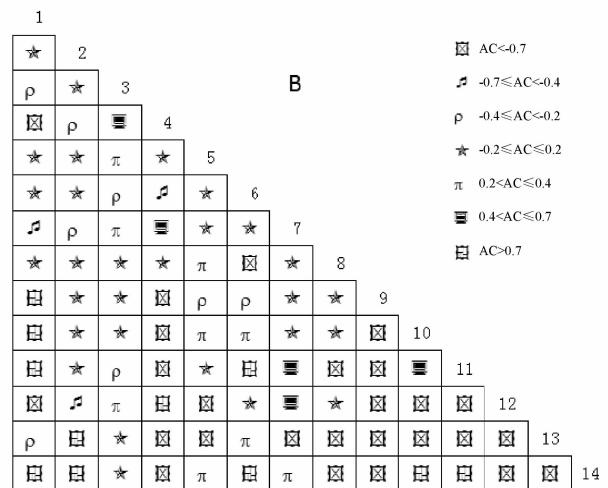
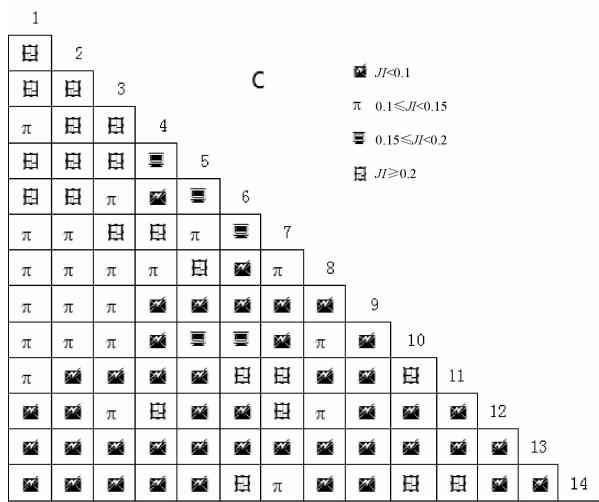
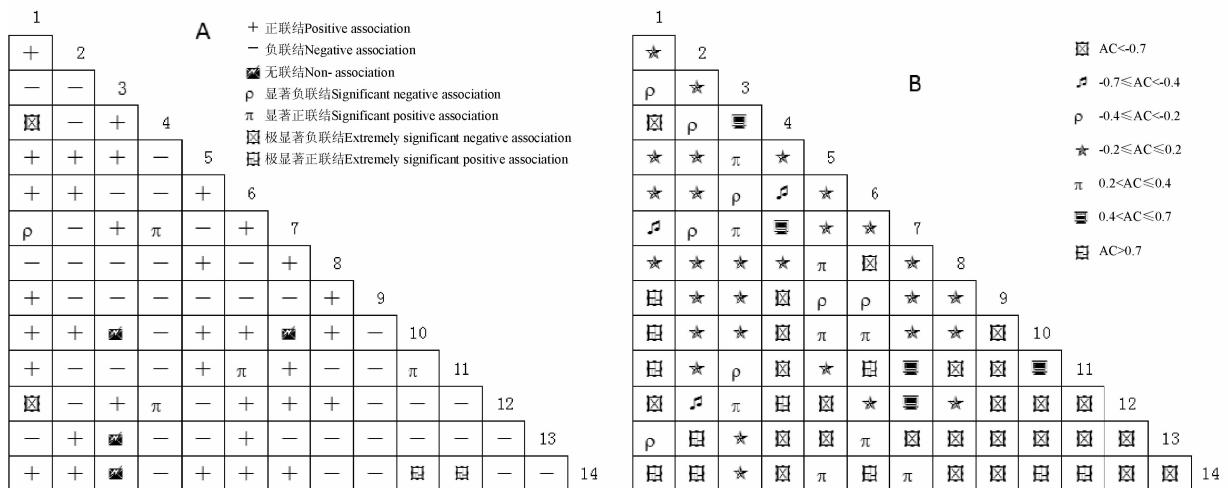
群落中优势树种间的总体联结性反映了群落内各树种间关联性的总体趋势。由表 3 可知,VR = 0.881 < 1,说明桫椤群落乔木层物种间总体呈负联结。查表可得 $\chi^2_{0.95(36)} = 23.269$, $\chi^2_{0.05(36)} = 50.998$, 用于检验 VR 偏离 1 显著性的 W 值为 31.716,介于 $\chi^2_{0.95(36)}$ 与 $\chi^2_{0.05(36)}$ 之间,显示群落内优势种群的总体关联性呈不显著负联结 ($P > 0.05$),即研究区域桫椤群落乔木层优势物种间总体上联结性较弱。一般来说,群落结构及其种类组成会随着植被群落的演替进展,逐渐趋于正相关,以求得物种间的稳定共存^[19]。该桫椤群落种间表现出不显著负关联,表明该群落的演替可能还处在远离顶级的不稳定阶段,或外界干扰对群落产生了影响,各物种总体上仅仅只是比较松散的、偶然的聚合,未能形成一种稳定、协调的搭配关系和对环境资源的最佳利用状态,表现出相对独立的分布格局。

3.4 种对间的联结性分析

在进行种对间联结性分析时,运用 χ^2 检验可以比较客观准确地判断种对联结的显著性。由图 1 可知,在 91 个进行 χ^2 检验的桫椤群落乔木层优势物种对中,正联结的有 39 对,负联结 48 对,无联结 4 对,分别占总种对数的 42.86%、52.75%、4.39%。在 39 对正联结物种对中,极显著正联结的有 2 对,显著正关联的有 4 对,不显著正联结 33 对。48 对负联结中,极显著负联结有 2 对,显著负联结有 1 对,不显著负联结 45 对。所有种对中,85.71% 的种对间联结性不显著,4.39% 无联结,说明桫椤群落乔木层优势物种间联结性较为松散,种对间的环境和生物学特性差异较大,种对间独立性较强。且群落中负联结多于正联结,反映该群落仍处于动态演替

的不稳定的状态。这些均与总体联结性分析结果一致。此外, χ^2 检验结果表明,桫椤种群与其他乔木层优势物种间联结性均不显著,相对独立。

联结系数 (AC) 不仅能够反映联结的大小,也能够很方便地区分联结性的正负。AC 值越高,表明一个种的存在对另一个种越有利,或者这 2 个种对环境的需求越相似;反之,AC 值越低,则说明这 2 个种所需的环境条件越不同。如果出现负值,则说明一个种的存在对另一个种不利,因此发生了排斥^[20]。OI 和 JI 均可表示种对相伴随出现的机率和联结性程度,能够十分准确地反映两物种的正联结性的强弱,两者的值越接近 1 则表示种对的关联程度越大。由图 1 可知,AC > 0.7 (极显著正联结) 的种对数为 11,占总对数的 12.09%,即毛竹与慈竹 (*Neosinocalamus affinis*)、杉木、油桐,桫椤与粗糠柴,芭蕉与陀螺果,毛桐与油桐,马尾松与毛竹、桫椤、毛桐、杉木、油桐。这些种对在 Ochai 指数 (OI) 和 Jaccard 指数 (JI) 中也表现出了一定的相关性,证明这些种生态学特性相近,具有比较接近的生境需求。但在卡方检验中仅有马尾松与杉木、油桐呈极显著正联结;芭蕉与陀螺果,油桐与毛桐呈显著正联结。0.4 < AC ≤ 0.7 的种对数为 5,占总对数的 5.49%。0.2 < AC ≤ 0.4 的种对数为 9,占总对数的 9.89%。-0.2 ≤ AC ≤ 0.2 的种对数为 29,占总对数的 31.87%。-0.4 ≤ AC < -0.2 的种对数为 8,占总对数的 8.79%。-0.7 ≤ AC < -0.4 的种对数为 3,占总对数的 3.30%。AC < -0.7 (极显著负联结) 的种对数为 26,占总对数的 28.57%。但需要注意的是在这 26 对呈极显著的负联结的物种间,大多数 AC 的值均为 -1,这是因为如果两物种没有共同出现的样地 (即 a = 0),那么得到的 AC 值必定为 -1,这种计算方式在一定程度上夸大了 a 值的作用,造成所得到极显著负相关的物种对较多,与实际情况不符,因此需结合 χ^2 检验的结果来进行分析。经 χ^2 检验呈极显著负联结的有 2 对,即毛竹与芭蕉,毛竹与陀螺果;显著负联结有 1 对,即毛竹与粗叶木。除上述这些物种对之外,其他物种对的 AC、OI 和 JI 值所反映出的联结关系大致相同,而卡方检



A. χ^2 统计量; B. 联结系数; C. Jaccard 指数; D. Ochais 指数; 1. 毛竹; 2. 沔椤; 3. 罗伞; 4. 芭蕉; 5. 脚骨脆; 6. 毛桐; 7. 粗叶木; 8. 金珠柳; 9. 慈竹; 10. 杉木; 11. 油桐; 12. 陀螺果; 13. 粗糠柴; 14. 马尾松

图 1 沔椤群落乔木层优势物种对间的联结性半矩阵图

A. Equals χ^2 ; B. Equals AC values; C. Equals JI values; D. Equals OI values; 1. *Phyllostachys heterocycla*; 2. *Alsophila spinulosa*; 3. *Brassaiopsis glomerulata*; 4. *Musa basjoo*; 5. *Casearia balansae*; 6. *Mallotus barbatus*; 7. *Mallotus philippensis*; 8. *Maesa montana*; 9. *Neosinocalamus affinis*; 10. *Cunninghamia lanceolata*; 11. *Vernicia fordii*; 12. *Meliiodendron xylocarpum*; 13. *Mallotus philippensis*; 14. *Pinus massoniana*

Fig. 1 The semi-matrix diagram about the interspecific association of *A. spinulosa* community dominant species in tree layer

验只能检测到芭蕉与粗叶木、毛桐与杉木间的正联结关系,这些物种对间的正联结关系在 AC、OI 和 JI 上反映出也比较显著。就桫椤而言,综合 AC、OI 和 JI 值结果分析,毛竹、毛桐、粗糠柴等与之有较强的正联结,但均未达到卡方检验的显著性水平。

4 讨 论

生态位宽度研究反映了桫椤群落中各物种的地位和作用,结果表明桫椤生态位宽度较大,在群落中

处于优势地位,并在维护群落结构及创造群落内部环境等方面起着重要作用。这是因为样地设置于保护区内外貌整齐的桫椤林中,该区域水热湿度条件好,土壤深厚,适宜桫椤生长,有利于其对环境和资源的利用。生态位重叠的结果与物种的生态位宽度有较大联系,该群落乔木层中毛竹与桫椤、毛竹与毛桐,都具有较大的生态位宽度,生态位重叠值也较大。而在乔木层中,生态位重叠值大于 0.9 的有 4 对树种,但它们的生态位宽度均不高。这是因为物

种间的生态位重叠值与物种本身的生物生态学特性有关,如果生态位宽度较小的物种之间有相似的生物及生态学特性,那么它们之间的生态位重叠程度就较大,也就是说生态位宽度较小的物种之间生态位重叠程度不一定小。

种间联结表示不同物种在空间上的相互关联性,在本研究中用方差比率法来判断种间的总体联结性,联结系数(AC)显示种对联结的性质和大小,OI 和 JI 更进一步验证种间正联结的程度。最后用 χ^2 统计量显示联结的显著性并验证 AC、OI 和 JI 所反映的结果,从而更加全面、客观和准确地对群落物种间的联结性进行了判断。从联结性测定结果来看,本区绝大多数木本植物间联结性不显著,说明本乔木层优势物种间独立性较强,在种间关系上表现松散。但仍有几个物种对在 4 个度量值上都表现出了较强的联结关系,如马尾松与杉木、油桐呈极显著正联结,他们均为阳性树种,喜光、喜温,常生活在郁闭度不高,土壤微酸性的地区,对生境的需求比较相近。毛竹与芭蕉、陀螺果有极显著的负联结,毛竹生长快,易成林,生态适应性强,与芭蕉、陀螺果对资源和空间存在激烈的竞争,且具有一定的种间竞争扩张优势。 χ^2 检验与联结系数(AC)均反映出在本区负联结的物种对比正联结的更多。一般来说,群落结构及其种类组成会随着植被群落的演替进展,逐渐趋于正相关,以求得物种间的稳定共存。由此可见,赤水桫椤群落尚处于动态演替的不稳定的阶段,易受外界因子的干扰。虽然经 χ^2 检验表明,桫椤种群与其他种群之间的联结关系没有达到显著性水平,但从 AC、OI 和 JI 值来看,桫椤与毛竹、毛桐、脚骨脆有较强的正联结,说明他们生态学特性相近,生境需求相似。桫椤与大多数种群之间联结性均不强,具有一定的独立性,这可降低和减弱对其他树种

的相互依赖或竞争,有利于各树种在群落中的和谐共处。

物种的联结性与其生态位重叠有着密切联系:植物种对的正联结体现了植物利用资源的相似性和生态位的重叠性;负联结体现了植物间的排斥性和生态位分离。桫椤群落乔木层优势种间联结性研究结果表明,在 χ^2 检验、AC、OI 和 JI 等 4 个度量上,马尾松与杉木、马尾松与油桐呈极显著正联结,芭蕉与陀螺果呈显著正联结,他们之间的生态位重叠也很大,其 NO 值分别为 0.932、0.994、0.927。毛竹与芭蕉、陀螺果呈极显著负联结,他们之间的生态位重叠也很小,其 NO 值分别为 0.134、0.005。由此可见,群落乔木层优势种群之间的联结性强弱与其对应的生态位重叠有较大的正相关,大体上表现为种间正联结越强,生态位重叠越大,种间负联结性越强,生态位重叠值越小。

桫椤为珍稀濒危植物,近年来种群数量和分布范围都在不断缩减,采取有效措施对桫椤进行保护刻不容缓。本研究针对赤水桫椤群落乔木层优势物种的生态位与种间联结进行研究,结果表明,两种方法的研究结论有较大的相似性,同时互为补充,可为桫椤的保护提供科学的理论基础。研究表明,该桫椤群落部分物种间存在着激烈的竞争,导致群落处于动态演替的不稳定阶段。分析原因可能是该区内有大量毛竹,它生长快、易成林、竞争力强,与群落内许多物种都产生了空间等资源的竞争。且毛竹与桫椤也有比较相似的生境偏好,若任其继续扩张,势必会影响到桫椤的生长。因此在保护区需加强对毛竹数量的管理控制,并对其采取适当间伐、择伐等措施,以此来使桫椤的种群数量及群落稳定性得到提高。

参考文献:

- [1] ZHAO Y, LEI R, HE X, et al. Niche characteristics of plant populations in *Quercus aliena* var. *acuteserrata* stands in Qinling Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, **15**(6): 913-918.
- [2] 李军玲,张金屯,郭道宇. 关帝山亚高山灌丛草甸群落优势种群的生态位研究 [J]. 西北植物学报, 2003, **23**(12): 2 081-2 088.
- [3] LI J L, ZHANG J T, GUO X Y. Study on niche of dominant species of subalpine scrubland and meadow community in Guandi Mountains [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, **23**(12): 2 081-2 088.
- [4] 曹永慧,陈存及,赖培森,等. 乳源木莲天然林群落种间联结的研究 [J]. 森林与环境学报, 2003, **23**(2): 124-127.
- [5] CAO Y H, CHEN C J, LAI P M, et al. Study on the interspecific correlation of community in the nature-stand of *Manglietia yuyuanensis* Law [J]. *Journal of Forest and Environment*, 2003, **23**(2): 124-127.
- [6] 刘淑燕,余新晓,陈丽华. 北京山区天然林乔木树种种间联结与生态位研究 [J]. 西北林学院学报, 2009, **24**(5): 26-30.

- LIU S Y, YU X X, CHEN L H. Interspecific association and niche research of natural forest in Beijing Mountainous Area [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2009, **24**(5): 26-30.
- [5] 宋萍, 洪伟, 吴承祯, 等. 珍稀濒危植物桫椤种群结构与动态研究[J]. *应用生态学报*, 2005, **16**(3): 413-418.
- SONG P, HONG W, WU C Z, et al. Population structure and its dynamics of rare and endangered plant *Alsophila spinulosa* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, **16**(3): 413-418.
- [6] 中国科学院《中国植物志》编委会. 中国植物志(1-80卷)[M]. 北京:科学出版社, 1979.
- [7] 宗秀虹, 张华雨, 王鑫, 等. 赤水桫椤国家级自然保护区桫椤群落特征及物种多样性研究[J]. *西北植物学报*, 2016, **36**(6): 1225-1232.
- ZONG X H, ZHANG H Y, WANG X, et al. Community characteristics and species diversity of *Alsophila spinulosa* in Chishui Alsophila National Nature Reserve[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(6): 1225-1232.
- [8] 王密, 屠玉麟, 何谋军. 赤水桫椤自然保护区植物和植被多样性现状及特点分析[J]. *贵州师范大学学报:自然科学版*, 2005, **23**(1): 19-22.
- WANG M, TU Y L, HE M J. The present statues and characteristics analysis of the plants and vegetation diversity in the Chishui alsophila Spinulosa Nature Reserve[J]. *Journal of Guizhou Normal University (Natural Sciences)*, 2005, **23**(1): 19-22.
- [9] LEVINS R. Evolution in changing environments: some theoretical explorations [M]. Princeton: Princeton University Press, 1968.
- [10] HURLBERT S H. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives[J]. *Ecology*, 1978, **59**(1): 67-77.
- [11] PIANKA E R. The structure of lizards communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, **4**: 53-47.
- [12] SCHLUTER D. A variance test for detecting species associations, with some example applications[J]. *Ecology*, 1984, **65**(3): 998.
- [13] HURLBERT S H. A coefficient of interspecific association [J]. *Ecology*, 1969, **50**: 1-9.
- [14] 杨君珑, 王辉, 王彬, 等. 子午岭油松林灌木层主要树种的空间分布格局和种间关联性研究[J]. *西北植物学报*, 2007, **27**(4): 791-796.
- YANG J L, WANG H, WANG B, et al. Spatial distribution pattern and interspecific association of main tree species in *Pinus tabulaeformis* Forest in Ziwuling Mountains[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, **27**(4): 791-796.
- [15] GREIG-SMITH P. Quantitative Plant Ecology[M]. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1983.
- [16] 李生, 陈存及, 曹永慧, 等. 乳源木莲天然林主要种群生态位的研究[J]. *江西农业大学学报*, 2003, **25**(3): 374-378.
- LI S, CHEN C J, CAO Y H, et al. A study on the niche of the dominant herb species in the natural forest of *Manglietia yuyuanensis* community[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2003, **25**(3): 374-378.
- [17] 史作民, 程瑞梅. 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. Niche characteristics of plant populations in deciduous broad leaved forest in Baotianman[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, **10**(3): 265-269.
- [18] 王伯荪, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学[M]. 广州: 广东高等教育出版社, 1995.
- [19] 王刚, 赵松岭, 张鹏云, 等. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究[J]. *生态学报*, 1984, **4**(2): 11-19.
- WANG G, ZHAO S L, ZHANG P Y, et al. On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1984, **4**(2): 11-19.
- [20] 杜道林, 刘玉成, 李睿. 缙云山亚热带栲树林优势种群间联结性研究[J]. *植物生态学报*, 1995, **19**(2): 149-157.
- DU D L, LIU Y C, LI R. Associations of Jinyun Mountain tropical dominant species of *Castanopsis fargesii*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 1995, **19**(2): 149-157.

(编辑:潘新社)