

林分密度对云顶山柏木人工林林下植物优势种群生态位的影响

吴 茜¹, 傅 红^{1*}, 郝建锋², 齐锦秋², 徐伦会¹

(1 四川大学 建筑与环境学院, 成都 610207; 2 四川农业大学 林学院, 成都 611130)

摘 要: 柏木(*Cupressus funebris*)人工林是川中盆地森林主要类型, 林下植物是森林生态系统重要组成部分。该研究采取典型抽样法, 调查分析云顶山柏木人工林现存密度[1 100 株·hm⁻²(A)、950 株·hm⁻²(B)、800 株·hm⁻²(C)、650 株·hm⁻²(D)、500 株·hm⁻²(E)]的林下灌、草优势种群 Shannon 生态位宽度(B_{sw})、Levins 生态位重叠值(O_{ik})以及生态位宽度和重叠均值与环境因子的相关性, 从生态位特征探究林下植物优势种群对不同林分密度的响应, 明确相对适宜的林分密度, 分析不同林分密度柏木人工林林下植物种间、群落与环境的关系, 筛选出现存相对最优林分密度, 为柏木人工林林下植物多样性保育和森林经营措施提供理论支撑。结果表明: (1) 研究区共有草本植物 38 科 72 属 94 种, 灌木 42 科 65 属 99 种, 物种数量随柏木密度的减小呈先增后减的趋势, 且在柏木密度为 650 株·hm⁻² 时达到峰值。(2) 随着柏木密度的升高, 草本优势种群的 B_{sw} 依次分别为 28.07、28.45、26.34、25.48 和 30.77, 生态位重叠均值为 4.34、5.75、4.12、2.14 和 5.08, 灌木优势种群 B_{sw} 分别为 26.64、28.05、24.24、23.72 和 25.65, 生态位重叠均值为 6.68、6.44、4.28、5.54 和 6.19, 灌、草优势种群生态位宽度和重叠均值都显示在密度为 D 时较大, 群落资源利用能力强, 更有利于群落生态适应性。(3) RDA 排序结果显示, 林分密度、郁闭度、土壤含氮量是柏木人工林林下灌、草优势种群生态位宽度和重叠均值的主要环境影响因子, 土壤含水率、pH 对其影响较小。研究认为, 云顶山柏木人工林现存相对最优密度为 650 株·hm⁻², 也最有利于柏木林下植物优势种群的资源利用和生态效益。

关键词: 林分密度; 重要值; 生态位宽度; 生态位重叠值; RDA

中图分类号: Q948.12; Q948.15⁺4

文献标志码: A

Effects of Stand Density on the Niche of Dominant Populations of Understory Plants in *Cupressus funebris* Plantation of Yunding Mountain

WU Qian¹, FU Hong^{1*}, HAO Jianfeng², QI Jinqiu², XU Lunhui¹

(1 College of Architecture and Environment, Sichuan University, Chengdu 610207, China; 2 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: *Cupressus funebris* plantation is the main forest type in central Sichuan Basin, and understory plants are important part of forest ecosystems. This study used the typical sampling method, investigated and analyzed the existing density of *C. funebris* plantation [1 100 tree·hm⁻²(A), 950 tree·hm⁻²(B), 800 tree·hm⁻²(C), 650 tree·hm⁻²(D) and 500 tree·hm⁻²(E)] on Shannon Niche width (B_{sw}), Levins niche overlap (O_{ik}), the correlation between niche width and mean overlap and environmental factors in

收稿日期: 2022-05-19; 修改稿收到日期: 2023-03-01

基金项目: 国家自然科学基金(31370628); 四川省教育厅一般项目(15ZB0020)

作者简介: 吴 茜(1989—), 女, 在读硕士研究生, 主要研究方向为植物生态学。E-mail: 335935664@qq.com

* 通信作者: 傅 红, 硕士研究生导师, 主要研究方向为传统村落景观与建筑。E-mail: 625060772@qq.com

understory plants with shrub and herb dominant populations of Yunding Mountain. We explored the response of different densities with dominant population in understory plants from niche characteristics, and determined the relatively appropriate stand densities. We analyzed of the relationship between populations, community and environment in understory plants under different densities of *C. funebris* plantation, then screened out the optimal stand densities, which were useful for *C. funebris* plantation understory plants diversity conservation and forest management measures. The results showed: (1) in the study area, there were 94 species of herbs in 38 families, 72 genera, and 99 species of shrubs in 42 families, 65 genera. The number of species increased first and then decreased with the stand density decrease of *C. funebris*, then reached a peak at 650 tree · hm⁻² density of the *C. funebris*. (2) With the stand density of the *C. funebris* increased, the B_{sw} values of dominant populations in herb layer were 28.07, 28.45, 26.34, 25.48 and 30.77, the mean niche overlap were 4.34, 5.75, 4.12, 2.14, 5.08, the B_{sw} values of dominant populations in shrub layer were 26.64, 28.05, 24.24, 23.72 and 25.65, and the mean values of niche overlap were 6.68, 6.44, 4.28, 5.54 and 6.19, respectively. Both the shrubs and herbs niche widths and the mean overlaps were larger at density D, indicated that at density D, the dominant populations of shrubs and herbs had high resource utilization capacity, this capacity was more conducive to ecological adaptability of community. (3) RDA results showed that stand density, canopy density and soil organic matter were the main environmental factors affected the niche width and niche overlap mean value on dominant populations of shrubs and herbs, soil water content and pH had little effect on them. Therefore, this study shows that the relative optimal density of *C. funebris* plantation in Yunding Mountain is 650 tree · hm⁻², which is also the most conducive to the resource utilization and ecological benefits of dominant population of understory plants in *C. funebris* plantation of Yunding Mountain.

Key words: stand density; important value; niche width; niche overlap value; RDA

20 世纪 90 年代初中国人工林发展迅猛,因柏木(*Cupressus funebris*)为中国特有树种,具喜阳、寿命长、适应性强等特点,在保持水土、调节气候、改善生态环境等方面发挥着重要作用,故川中大量栽植柏木人工林,现为四川盆地森林主要类型,因初始造林密度过高、树种单一、营林措施不当等因素,造成林下植物生产力低、生物多样性降低、群落稳定性差及土壤侵蚀严重等问题,已退化成为低产低效林^[1]。林下植物是森林生态系统结构和功能的重要组成部分,能敏锐地反映出生态系统变化,是衡量生态系统健康的重要指标^[2]。近年来相关学者关于人工林林下植物的研究主要聚焦于杉木^[2]、桉树^[3]、马尾松^[4]等树种,对柏木人工林的研究甚少且研究结果存在差异。因此了解柏木人工林林分密度对其林下植物产生的影响,对促进柏木人工林生态效益发挥和实现柏木人工林近自然化经营均具有重要意义。

生态位特征包含生态位宽度、生态位重叠和竞争。生态位宽度代表着一个种群在群落中利用不同资源的综合能力,两个种群对同种资源要素共同占有就会发生生态位重叠,在资源供应不足的情况下,必然产生资源利用性竞争^[2,5-6]。长期的竞争排斥作用是群落变化和演替的主要动力^[7-8]。生态位理论能够

有效阐释群落结构、演替规律、生物多样性以及种间竞争等生态过程^[9-10],体现出种群对资源的占有能力和在群落中的实际功能地位^[2,10-12],这种能力是产生种群空间分布和群落演替进程差异的根本原因^[5],是定量研究种群与环境关系、评估森林生态系统功能的重要方式^[2,10]。目前,生态位研究主要聚焦于不同林龄^[5]、不同林窗尺寸^[13]、不同立地条件^[14]、不同类型群落等^[15-16]方面,从林分密度角度进行研究还未有。林分密度是最容易进行森林调控的手段之一^[17],通过对林分密度的调节,直接影响着林下植物水分、光照资源的分配,从而引起林下植物群落组成及结构的改变。因此本研究从生态位特征角度探究林下植物优势种群对不同林分密度的响应,分析出现存相对适宜的林分密度,以期对川中柏木人工林林下植物多样性保育和森林经营措施提供理论支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区云顶山(104°26'1"~104°32'25"E,30°40'27"~30°46'48"N)属成都龙泉山国家城市森林公园中部区域,为其生态核心区,通过生态保育,以期恢复提升森林生态系统功能。山体大致呈南北走向,面积约 67 km²,主峰海拔 982 m。该区属亚热带湿

润季风气候,具有气候温和、日照少、夏长冬短、湿度大等特点。年平均温度 17.3℃,多年平均降雨量为 920.5 mm。土壤比较肥沃,以黄壤、紫色土为主。

20 世纪 60 年代初实行荒山育林,政府组织民众进行大规模植树造林活动,在云顶山栽植大量柏木人工林,初始密度为 1 100 株·hm⁻²,经长期自然演替及人为干扰、间伐以及文旅开发等影响,使林分密度存在较大差异。近年来该地柏木人工林已被列为禁伐的人工生态公益林,所受人为干扰较小且情况基本一致,现平均林龄大于 50 年,林下植物灌、草分布,生长良好。区内森林群落乔木层以柏木为主,间或有少量黄连木(*Pistacia chinensis*)、珊瑚朴(*Celtis julianae*)、油桐(*Vernicia fordii*)等乡土树种,林下植物灌木层主要有莢蒾(*Viburnum dilatatum*)、黄荆(*Vitex negundo*)、石海椒(*Reinwardtia indica*)等,草本层主要有荩草(*Setaria chondrachne*)、韩信草(*Scutellaria indica*)、求米草(*Oplismenus undulatifolius*)和白接骨(*Asystasia neesiana*)等。

1.2 样地设置与调查

对云顶山进行充分踏查,参考方精云等^[18]的样地选取方法,采用典型样地法,根据坡度、坡向、海拔等条件在受人为干扰较小、立地条件基本一致处选取 5 种不同现存密度 1 100 株·hm⁻²(A)、950 株·hm⁻²(B)、800 株·hm⁻²(C)、650 株·hm⁻²(D)、500 株·hm⁻²(E)的柏木人工林,每个密度设置为 20 m×30 m 的 4 个重复样地,共 20 个样地总面积为 12 000 m²,测其坡度、坡向、海拔以及郁闭度。乔木层(DBH≥3 cm)检尺所有个体,记录其

种名、胸径、树高、冠幅等;在每个样地沿对角线设置 5 m×5 m 的 6 个灌木样方和 1 m×1 m 的 12 个草本样方进行调查。灌木层(DBH<3 cm),包含乔木树种的幼苗和幼树,记录种名、高度、株数、冠幅;草本层统计样方内包括蕨类植物在内的草本植物,记录其种类、高度、丛数和盖度。采用对角线五点法,在调查区取 0~20 cm 混合土样带回实验室,待土样风干后,先剔除较大的植物残体和石碴,再取 100 g 土样过 2 mm 孔径尼龙筛,接着用四分法取出部分,连续研磨至其全部通过 0.25 mm 孔径尼龙筛,并将研磨过后的样品混匀、装袋保存、密封待测土壤 pH、有机质等数据指标。各样地基本情况见表 1。

1.3 指标计算

1.3.1 重要值、生态位各指标计算

灌木层、草本层重要值(IV)=(相对盖度+相对密度+相对频度)/3^[19]

盖度=样方内某种植物的地上部分垂直投影面积/样地面积×100%

密度=样方内某种植物的个体数/样地面积×100%

频度=样方内某种植物出现的样方数/样方总数×100%

相对盖度=样方内某种植物的盖度/样方内所有种盖度之和

相对密度=样方内某种植物的密度/样方内所有种密度之和

相对频度=样方内某种植物的频度/样方内所有种频度之和

表 1 样地基本情况
Table 1 Basic situation of the plots

项目 Item	样地编号 Plot number				
	1~4	5~8	9~12	13~16	17~20
坡向 Aspect/°	NE48-60	DE-NE66	正南方 Due south	正南方 Due south	正南方 Due south
坡度 Slope/°	19~26	20~25	25~28	25~27	21~24
坡位 Slope position	上 UP	中 Middle	中 Middle	中 Middle	中 Middle
海拔 Altitude/m	858~861	835~841	827~867	830~833	833~835
密度 Density/(tree·hm ⁻²)	650	800	500	1100	950
郁闭度 Canopy closure	0.6	0.7	0.5	0.9	0.8
土壤 pH Soil pH	7.73±0.09a	7.64±0.17a	7.73±0.03a	7.70±0.14a	7.73±0.11a
土壤含水率 Soil water content/%	0.19±0.01a	0.14±0.02a	0.17±0.01a	0.16±0.01a	0.18±0.03a
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g·kg ⁻¹)	2.51±0.04a	2.45±0.17a	1.70±0.19b	1.34±0.03bc	1.02±0.05c
土壤有机质 Soil organic matter/(g·kg ⁻¹)	62.66±6.32a	58.91±3.65a	28.21±6.76b	46.46±11.48ab	33.18±0.57ab

灌木层盖度根据植物地上部分垂直投影面积与样地面积的比值所得,其地上部分垂直投影面积由冠幅表示。频度根据每个小样方的植物名录表中,每种植物出现的次数与样方总数之比可得。

采用 Shannon-Wiener 生态位宽度指数计算种群生态位宽度^[20]。选取 Levins 生态位重叠模型指数计算种群生态位重叠值^[21]。

Shannon-Wiener 生态位宽度:

$$B_{sw} = -\sum_{j=1}^r (P_{ij} \ln P_{ij})$$

Levins 生态位重叠值:

$$Q_{ik} = \sum_{j=1}^r (P_{ij} P_{kj}) / \sum_{j=1}^r (P_{ij}^2)$$

式中 B 为种 i 的生态位宽度, P_{ij} 为种 i 在 j 样方中的重要值, P_{kj} 为种 k 在 j 样方中的重要值。

样地全部种群间生态位重叠值的总平均值=样地内全部种群间生态位重叠值总数/总种对数^[14]

1.3.2 土壤理化指标测定方法 烘干法测土壤含水量;电位法测土壤 pH;高氯酸-硫酸硝化凯氏定氮法测土壤全氮含量;重铬酸钾-硫酸消化法测有机质含量^[22]。

1.3.3 数据统计与分析 利用各个种在不同样方中的株数(丛数)、冠幅、盖度和分布状况等分别计算灌木和草本的重要值,以各主要种群在各样地的重要值为指标分析柏木人工林林下灌木层、草本层优势种群的生态位特征。依据重要值由大到小的排序,选取不同密度下灌、草层重要值>0.6 的前 11

位,分别计算其生态位宽度及重叠值,并对其生态位特征与环境因子进行相关性分析。采用 R4.1.2 软件对生态位宽度、重叠值进行统计分析并绘制其 RDA 排序图,用 Excel 对物种、生态位重叠平均值与标准误差进行统计分析与绘图。

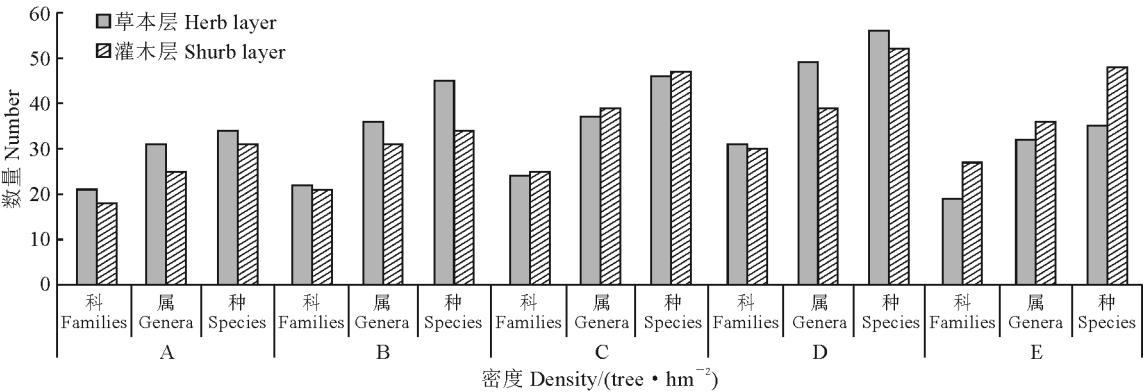
2 结果与分析

2.1 不同林分密度林下植物的物种组成

在调查的 5 种不同林分密度的柏木人工林样地中,共有乔、灌、草植物 171 种,隶属 73 科 139 属,其中以菊科(Compositae)、百合科(Liliaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、忍冬科(Caprifoliaceae)、禾本科(Gramineae)等植物为主。林下灌草植物生长良好,灌木植物共 42 科 65 属 99 种,以蔷薇科(Rosaceae)、忍冬科(Caprifoliaceae)、桑科(Moraceae)等植物为主;草本植物共 38 科 72 属 94 种。以禾本科(Gramineae)、菊科(Compositae)、百合科(Liliaceae)、蔷薇科(Rosaceae)等植物为主。不同林分密度下物种数量随密度的减小呈先增后减的趋势,在密度 D(650 株·hm⁻²)时,物种数量达到峰值(图 1)。其中林下植物随着乔木林分密度增加,冠层郁闭度增大,草本层物种数量多于灌木层,逐渐占据优势地位。

2.2 不同林分密度的柏木人工林林下植物优势种群生态位宽度

生态位宽度体现种群占有资源的能力,生态位越宽则种群占有资源的能力越强,环境适应性也越好^[23-24]。由表 2 可知,IV 和 B_{sw} 有相同变化趋势的



柏木人工林林分密度: A. 1 100 株 · hm⁻²; B. 950 株 · hm⁻²; C. 800 株 · hm⁻²; D. 650 株 · hm⁻²; E. 500 株 · hm⁻²; 纵坐标为每个柏木人工林密度的总面积 240 m² 的物种数量

图 1 不同林分密度柏木人工林林下植物物种组成

Cupressus funebris plantation with stand densities: A. 1 100 tree · hm⁻²; B. 950 tree · hm⁻²; C. 800 tree · hm⁻²; D. 650 tree · hm⁻²; E. 500 tree · hm⁻²; The ordinate is the number of species in the total area of 240 m² of each C. funebris plantation with different stand densities

Fig. 1 Species composition of understory plants in C. funebris plantation with different stand densities

表 2 不同林分密度柏木人工林草本层优势种群的重要值和生态位宽度

Table 2 Important values and niche breadth of dominant populations in the herb layer of *C. funebris* plantation with different stand densities

序号 Number	物种 Species	林分密度 Stand density/(tree · hm ⁻²)									
		500(E)		650(D)		800(C)		950(B)		1100(A)	
		重要值 IV	生态位 宽度 <i>B_{sw}</i>	重要值 IV	生态位 宽度 <i>B_{sw}</i>	重要值 IV	生态位 宽度 <i>B_{sw}</i>	重要值 IV	生态位 宽度 <i>B_{sw}</i>	重要值 IV	生态位 宽度 <i>B_{sw}</i>
H1	荻草 <i>Setaria chondrachne</i>	0.23	3.46	0.14	3.61	0.30	3.40	0.19	2.93	0.18	3.48
H2	过路黄 <i>Lysimachia christinae</i>	0.08	2.58	0.13	3.31	0.09	1.82	0.04	2.30	0.11	3.48
H3	白接骨 <i>Asystasiella neesiana</i>	0.08	3.08	0.11	3.25	0.09	3.36	0.10	2.26	0.09	3.51
H4	麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	0.04	2.61	0.10	3.28	0.03	2.20	0.04	2.12	0.07	2.79
H5	韩信草 <i>Scutellaria indica</i>	0.12	3.61	0.07	3.59	0.09	3.45	0.04	2.24	0.09	3.54
H6	求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	0.10	2.75	0.05	2.22	0.08	2.63	0.04	2.59	0.10	3.12
H7	莎草 <i>Cyperus rotundus</i>	0.08	2.52	0.05	2.75	0.03	2.28			0.09	3.06
H8	皱叶狗尾草 <i>Setaria plicata</i>			0.04	2.16						
H9	梨头尖 <i>Typhonium schott</i>			0.03	0.67						
H10	肾蕨 <i>Nephrolepis auriculata</i>			0.03	1.28						
H11	爵床 <i>Rostellularia procumbens</i>			0.03	2.33	0.03	1.06				
H12	酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	0.04	2.50			0.04	2.49				
H13	艾草 <i>Artemisia argyi</i>					0.04	2.80	0.03	2.15		
H14	兰花参 <i>Wahlenbergia marginata</i>					0.02	0.85				
H15	扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	0.04	0.84								
H16	黄鹌菜 <i>Youngia japonica</i>	0.03	2.21					0.04	2.24		
H17	玉簪叶韭 <i>Allium funkiaefolium</i>	0.02	1.91							0.04	2.66
H18	沿阶草 <i>Ophiopogon bodinieri</i>							0.04	1.59	0.09	1.92
H19	玉山针蔺 <i>Scabrousscale spikesege</i>									0.04	2.03
H20	蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>									0.02	1.18
H21	三花蕹 <i>Caryopteris terniflora</i>							0.06	2.78		
H22	苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>							0.04	2.28		

种群占比 27.27%，如荻草的重要值和生态位宽度均处于第 1 位；IV 大、*B_{sw}* 却小的种群占比 36.36%，如沿阶草的重要值位居第 8，生态位宽度却降至第 12 位；IV 小、*B_{sw}* 却大的种群占比 36.37%，如韩信草的重要值在第 4，生态位宽度升至第 2 位，表明不同林分密度柏木人工林林下草本优势种群的生态位宽度和重要值并无显著定性关系。

不同林分密度柏木人工林林下草本优势种群的生态位宽度总体差异较显著，如密度 B 时，草本优势种群生态位宽度明显小于其他密度，表明此密度下的草本优势种群资源利用能力最弱，生态适应性较差。荻草、过路黄、求米草、韩信草、白接骨、麦冬在 5 种密度中都显示出了绝对的竞争优势，随密度增加其 *B_{sw}* 之和占总 *B_{sw}* 比例分别达到 64.44%、67.70%、64.01%、62.24% 和 64.74%，表明这 6 个种群的生存竞争能力强，在整个草本群落中占据重

要地位和功能。随密度增加草本优势种群的 *B_{sw}* 和值分别为 28.07、28.45、26.34、25.48 和 30.77，表明在密度 A 和 D 时，*B_{sw}* 和值大于其他密度，其草本群落优势种群资源可利用幅度更广，生态适应性也更好。

由表 3 可知，IV 和 *B_{sw}* 有相同变化趋势的种群占比 18.51%；IV 大、*B_{sw}* 却小的种群占比 37.04%；IV 小、*B_{sw}* 却大的种群占比 44.45%，表明不同林分密度柏木人工林林下灌木优势种群生态位宽度和重要值并无显著定性关系，这与草本层结论一致。黄荆、石海椒、豆腐柴在 5 种密度中都存在，随密度增加其 *B_{sw}* 之和占总 *B_{sw}* 比例分别为 33.67%、29.55%、30.24%、32.21% 和 33.65%，表明这 3 个物种在灌木优势种群中具有较强竞争力，对资源占有具有优势力。不同林分密度柏木人工林灌木优势种群的生态位宽度总体差异显著，随密度的增加灌木优势种

表 3 不同林分密度柏木人工林灌木层优势种群的重要值和生态位宽度

Table 3 Important values and niche breadth of dominant populations in the shrub layer of *C. funebris* plantation with different stand densities

序号 Number	物种 Species	林分密度 Stand density/(tree • hm ⁻²)									
		500(E)		650(D)		800(C)		950(B)		1100(A)	
		重要值 IV	生态位 宽度 B _{sw}	重要值 IV	生态位 宽度 B _{sw}	重要值 IV	生态位 宽度 B _{sw}	重要值 IV	生态位 宽度 B _{sw}	重要值 IV	生态位 宽度 B _{sw}
S1	石海椒 <i>Reinwardtia indica</i>	0.17	2.91	0.17	2.68	0.11	1.84	0.10	2.31	0.23	2.98
S2	荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	0.09	2.90	0.09	2.67	0.11	2.59	0.12	3.02		
S3	黄荆 <i>Vitex negundo</i>	0.20	3.06	0.09	2.87	0.22	2.77	0.28	3.04	0.13	2.97
S4	珊瑚朴 <i>Celtis julianae</i>	0.05	2.38	0.09	2.78					0.04	1.55
S5	豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	0.09	3.00	0.07	2.74	0.07	2.72	0.05	2.29	0.05	2.68
S6	异叶榕 <i>Ficus heteromorpha</i>			0.06	2.87	0.04	2.25				
S7	琴叶榕 <i>Ficus pandurata</i>			0.04	2.87						
S8	女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>			0.04	2.82					0.05	1.48
S9	杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>			0.03	2.52						
S10	朴树 <i>Celtis sinensis</i>	0.04	1.53	0.02	1.78						
S11	水麻 <i>Boehmeria penduliflora</i>			0.02	1.45						
S12	小叶六道木 <i>Abelia parvifolia</i>	0.03	2.21			0.06	2.32			0.07	3.08
S13	蜀李 <i>Prunus salicina</i>					0.03	1.70				
S14	枸树 <i>Broussonetia papyrifera</i>					0.03	1.97	0.04	2.28		
S15	蓼莫 <i>Vitis bryoniifolia</i>					0.02	2.35				
S16	铁仔 <i>Myrsine africana</i>					0.02	2.03			0.04	2.67
S17	黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	0.04	2.32			0.02	1.70	0.03	1.88	0.03	2.18
S18	六道木 <i>Abelia biflora</i>	0.04	2.73					0.01	0.66		
S19	梧桐 <i>Firmiana simplex</i>	0.02	1.05								
S20	菝葜 <i>Smilax china</i>	0.02	2.55								
S21	烟管荚蒾 <i>Viburnum utile</i>									0.14	2.73
S22	油桐 <i>Vernicia fordii</i>									0.05	2.26
S23	化香 <i>Platycarya strobilacea</i>									0.03	1.07
S24	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>							0.09	2.62		
S25	蕊帽忍冬 <i>Lonicera ligustrina</i>							0.09	2.77		
S26	枫杨 <i>Pterocarya stenoptera</i>							0.05	0.90		
S27	小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>							0.03	1.95		

群的 B_{sw} 和值分别为 26.64、28.05、24.24、23.72 和 25.65,表明在密度 D 时, B_{sw} 和值大于其他密度,其资源占有能力强,更有益于群落健康发展;密度 B 时, B_{sw} 和值小于其他密度,表明密度 B 时,其灌木优势种群资源利用能力最弱,生态适应性差。

比较灌草优势种群的生态位宽度和重要值,结果表明不同密度的柏木人工林下植物优势种群的生态位宽度和重要值均没有显著定性关系,在密度 D 时,灌草优势种群的生态位宽度均较宽,说明此密度

下的灌草优势种群对资源的占有和利用能力均强,整体环境的适应性好,最有利于群落生态系统功能和群落生态效益的发挥。

2.3 不同林分密度柏木人工林林下植物优势种群的生态位重叠值

分析表 4 可知,随柏木人工林密度增加,草本优势种群总生态位重叠均值分别为 4.34、5.75、4.12、2.14 和 5.08,表明在密度 D 时,其生态位重叠值最高,种间存在较激烈竞争;在密度 A 时,生态位重叠

表 4 柏木人工林草本层优势种群生态位重叠指数平均值

Table 4 Average value of niche overlap index of dominant populations in herb layer of *C. funebris* plantation

物种 Species	林分密度 Stand density/(tree · hm ⁻²)				
	500(E)	650(D)	800(C)	950(B)	1100(A)
荻草 <i>Setaria chondrachne</i>	0.62±0.07	0.75±0.03	0.47±0.06	0.31±0.06	0.6±0.05
过路黄 <i>Lysimachia christinae</i>	0.38±0.09	0.55±0.06	0.25±0.08	0.20±0.05	0.65±0.02
白接骨 <i>Asystasiella neesiana</i>	0.40±0.06	0.58±0.05	0.57±0.06	0.17±0.04	0.57±0.04
麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i>	0.33±0.07	0.59±0.05	0.19±0.06	0.17±0.06	0.32±0.07
韩信草 <i>Scutellaria indica</i>	0.75±0.06	0.63±0.08	0.68±0.09	0.18±0.03	0.67±0.07
求米草 <i>Oplismenus undulatifolius</i>	0.27±0.06	0.36±0.10	0.31±0.11	0.24±0.04	0.36±0.05
莎草 <i>Cyperus rotundus</i>	0.42±0.12	0.52±0.09	0.42±0.08		0.47±0.09
皱叶狗尾草 <i>Setaria plicata</i>		0.37±0.09			
梨头尖 <i>Typhonium schott</i>		0.41±0.14			
肾蕨 <i>Nephrolepis auriculata</i>		0.57±0.12			
爵床 <i>Rostellularia procumbens</i>		0.40±0.09	0.27±0.09		
酢浆草 <i>Oxalis corniculata</i>	0.24±0.06		0.32±0.09		
艾草 <i>Artemisia argyi</i>			0.33±0.07	0.19±0.06	
兰花参 <i>Wahlenbergia marginata</i>			0.31±0.11		
扇叶铁线蕨 <i>Adiantum flabellulatum</i>	0.32±0.13				
黄鹌菜 <i>Youngia japonica</i>	0.24±0.06			0.13±0.03	
玉簪叶韭 <i>Allium funckiaefolium</i>	0.37±0.09				0.39±0.09
沿阶草 <i>Ophiopogon bodinieri</i>				0.11±0.05	0.32±0.11
玉山针蔺 <i>Scabrousscale spikesedge</i>					0.45±0.11
蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>					0.28±0.08
三花菰 <i>Caryopteris terniflora</i>				0.27±0.05	
苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>				0.17±0.05	

值也明显较高,原因可能是此林分密度最大,冠层郁闭严密,对林下植物水热等资源总量供应小,林下草本优势种群出现激烈的资源争夺现象,导致高生态位重叠值;在密度 B 时,生态位重叠值明显降低,这可能由于环境、空间等资源较充足,草本优势种群在各自资源位上对资源需求差异较大,竞争强度较弱的原因。其中荻草、韩信草、过路黄在 5 种林分密度时,均表现出高生态位重叠值,结合表 2 分析,生态位宽度越宽,其生态位重叠值一般偏大,但并不是生态位宽度最宽的种群其生态位重叠值最大,表明生态位宽度与生态位重叠值之间不具有明显线性相关关系。

由表 5 可知,随柏木人工林密度增加,灌木优势种群总生态位重叠均值分别为 6.68、6.44、4.28、5.54 和 6.19,表明在密度 D、E 时,生态位重叠值高,群落利用资源能力强,种间竞争大,群落演替动力足;在密度 C 时,生态位重叠值明显减低,表明现

有资源充足,种间竞争较弱,现有资源还未充分利用。其中黄荆在 5 种林分密度中,均表现出高生态位重叠值,对资源争夺最激烈;石海椒、豆腐柴在不同林分密度中,其生态位重叠值有高有低,表明其不同生境中,对资源的利用能力存在较大差异,其种群适应性较黄荆差。结合表 3 可以看出生态位宽度宽的优势种群其生态位重叠值并不总是大,这与草本优势种群结论相似。

由图 2 可知,随柏木人工林密度增加,林下灌、草优势种群生态位重叠指数平均值呈先减后增的趋势,在密度 D 时达到峰值,灌木优势种群在密度 E 时其生态位重叠指数平均值处于第 2 位,而草本优势种群却位于第 3 位,且与第 4 位生态位重叠指数平均值差异不大,结合图 1 分析,这可能是由于在密度 E 时,林分密度最低,林下灌木种群数量明显多于草本,对资源的利用占有绝对优势,草本优势种群处于被抑制状态,其生态适应性较弱于其他林分密

表 5 柏木人工林灌木层优势种群生态位重叠指数平均值

Table 5 Average value of niche overlap index of dominant populations in shrub layer of *C. funebris* plantation

物种 Species	林分密度 Stand density/(tree · hm ⁻²)				
	500(E)	650(D)	800(C)	950(B)	1100(A)
石海椒 <i>Reinwardtia indica</i>	0.58±0.05	0.43±0.02	0.24±0.08	0.48±0.09	0.73±0.05
荚蒾 <i>Viburnum dilatatum</i>	0.77±0.05	0.58±0.03	0.44±0.05	0.82±0.04	
黄荆 <i>Vitex negundo</i>	0.86±0.03	0.67±0.05	0.56±0.04	0.84±0.04	0.71±0.05
珊瑚朴 <i>Celtis julianae</i>	0.54±0.09	0.54±0.06			0.51±0.11
豆腐柴 <i>Premna microphylla</i>	0.77±0.04	0.54±0.05	0.51±0.05	0.4±0.09	0.66±0.07
异叶榕 <i>Ficus heteromorpha</i>		0.66±0.05	0.37±0.05		
琴叶榕 <i>Ficus pandurata</i>		0.68±0.05			
女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>		0.62±0.04			0.33±0.11
杜英 <i>Elaeocarpus decipiens</i>		0.67±0.05			
朴树 <i>Celtis sinensis</i>	0.45±0.11	0.47±0.05			
水麻 <i>Boehmeria penduliflora</i>		0.59±0.09			
小叶六道木 <i>Abelia parvifolia</i>	0.55±0.09		0.39±0.07		0.8±0.05
蜀李 <i>Prunus salicina</i>			0.29±0.09		
构树 <i>Broussonetia papyrifera</i>			0.3±0.08	0.47±0.11	
蓼萸 <i>Vitis bryoniifolia</i>			0.41±0.08		
铁仔 <i>Myrsine africana</i>			0.39±0.07		0.57±0.08
黄连木 <i>Pistacia chinensis</i>	0.50±0.09		0.38±0.09	0.4±0.09	0.44±0.10
六道木 <i>Abelia biflora</i>	0.52±0.08			0.33±0.15	
梧桐 <i>Firmiana simplex</i>	0.63±0.12				
菝葜 <i>Smilax china</i>	0.51±0.09				
烟管荚蒾 <i>Viburnum utile</i>					0.51±0.05
油桐 <i>Vernicia fordii</i>					0.43±0.10
化香 <i>Platycarya strobilacea</i>					0.5±0.12
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>				0.53±0.10	
蕊帽忍冬 <i>Lonicera ligustrina</i>				0.6±0.09	
枫杨 <i>Pterocarya stenoptera</i>				0.27±0.13	
小叶女贞 <i>Ligustrum quihoui</i>				0.4±0.10	

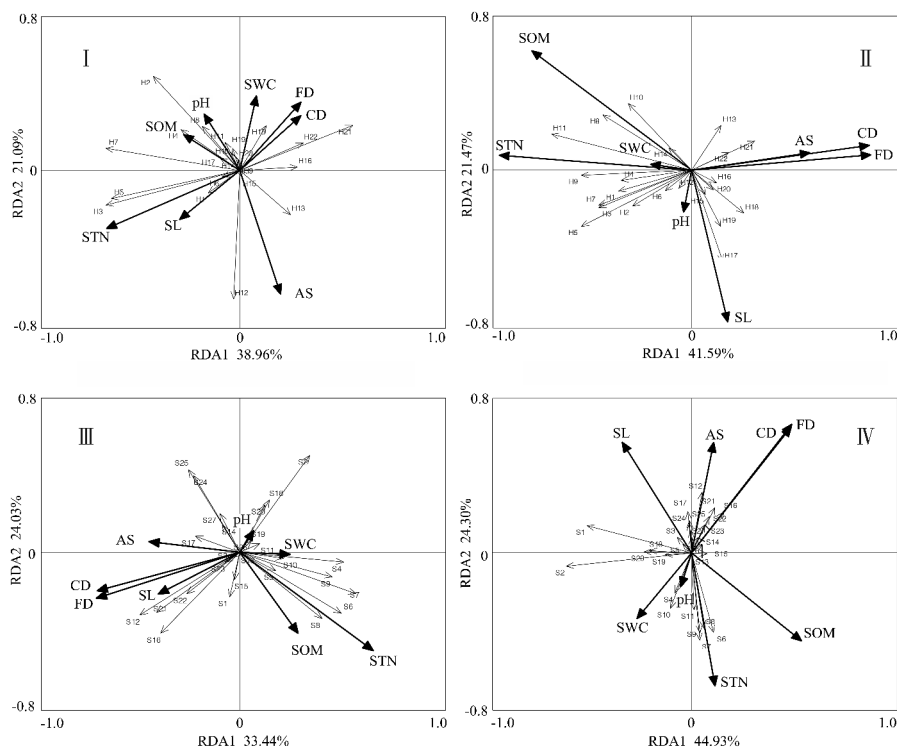
度下的草本优势种群,故其生态位重叠值偏低。在密度 D 时,灌草优势种群生态位重叠值均高,表明在此密度下,灌草优势种群对资源进行了充分的利用,竞争激烈,群落演替动力强。

2.4 柏木人工林林下植物优势种群生态位特征的环境解释

为分别对不同密度柏木人工林林下植物优势种群生态位宽度、生态位重叠均值与环境因子进行相关分析,需先确定其相关分析应采用单峰模型(CCA)还是线性模型(RDA),可通过消除趋势对应分析(DCA)辨别,结果表明种群矩阵排序梯度长度灌、草优势种群生态位宽度、生态位重叠均值分别为

2.004、2.626、1.818 和 2.749,均<3,采用冗余分析(RDA)更适合。其前四轴累计解释率分别为 95.91%、88.99%、90.89%和 91.85%,表明这两类排序轴均能解释大部分灌草优势种群生态位宽度、生态位重叠均值与环境因子间的相关关系。

不同林分密度柏木人工林林下植物优势种群生态位宽度、生态位重叠值与环境因子的关系存在显著差异(图 3),具体通过优势种群与环境因子的夹角表示,夹角为锐角(钝角)表示正(负)相关,且夹角越小(大),正(负)相关越强,夹角为直角表示无明显相关性。草本层中 RDA1 排序结果表明 STN(土壤全氮量)、SL(坡度)、FD(林分密度)及 RDA2 排序结



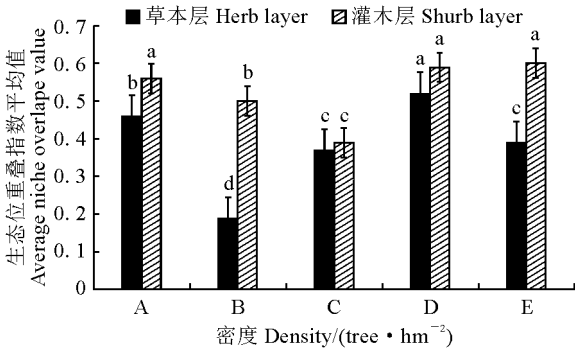
FD. 乔木林分密度;CD. 乔木郁闭度;AS. 坡向;SL. 坡度;SWC. 土壤含水率;SOM. 土壤有机质;STN. 土壤全氮含量;
pH. 土壤 pH. 图中 H1—H22,S1—S27 同表 2 和表 3

图 3 不同林分密度柏木人工林草本层优势种群生态位宽度(Ⅰ)和生态位重叠(Ⅱ)与环境因子、灌木层优势种群生态位宽度(Ⅲ)和生态位重叠(Ⅳ)与环境因子的 RDA 分析

FD. Tree stand density; CD. Tree canopy closure; AS. Slope aspect; SL. Slope; SWC. Soil water content;
SOM; Soil organic matter; STN. Soil total nitrogen content; pH. Soil pH.

H1—H22 and S1—S27 in the figure are same in Table 2 and Table 3

Fig. 3 RDA analysis ordination diagram of dominant populations in herb layer niche width (top left) and niche overlap (top right) with environmental factors, dominant populations in shrub layer niche width (bottom left) and niche overlap (bottom right) with environmental factors in *Cupressus funebris* plantation with different stand densities



A—E 同图 1,不同小写字母表示不同林分密度间
差异显著($P<0.05$)

图 2 不同林分密度柏木人工林灌、草生态位
重叠指数平均值

A—E are same as Fig. 1; Different letters indicated significant
differences between different stand densities ($P<0.05$)

Fig. 2 Average value of the overlap index of shrubs and
herbs niches in *C. funebris* plantation with
different stand densities

果显示 AS(坡向)、SWC(土壤含水率)、FD 更能很好地解释生态位宽度的差异;灌木层中 RDA1 排序结果表明 FD、CD(郁闭度)、STN 及 RDA2 排序结果显示 STN、SOM(土壤有机质)、FD 更能很好地解释生态位宽度的差异;草本层中 RDA1 排序结果表明 FD、CD、STN 及 RDA2 排序结果显示 SL、SOM、pH(土壤 pH)更能很好地解释生态位重叠均值的差异;灌木层中 RDA1 排序结果表明 FD、CD、SOM 及 RDA2 排序结果显示 FD、CD、STN 更能很好地解释生态位重叠均值的差异。由此说明 FD、CD、STN 是灌草优势种群生态位宽度、生态位重叠值的主要环境影响因子,SWC、pH 对柏木人工林灌草优势种群生态位宽度、生态位重叠值的影响较小。相关学者研究表明 FD 越大 CD 也越大,两者呈显著正相关关系^[2],结合 RDA 排序分析结果,进一步表明 FD 显著影响柏木人工林林下植物优势种群的生态位特征。

3 讨论

3.1 林分密度对柏木人工林林下植物优势种群生态位宽度、重叠值的影响

生态位反映植物种群对环境的适应性,是种群在群落中所占地位、功能的体现。生态位和重要值均可衡量种群对资源的利用情况,二者差别在于生态位是种群生存最小临界值的反映,重要值主要体现在种群的重要性和优势力^[25]。本研究结果表明不同柏木人工林密度下的灌、草优势种群,其重要值与生态位宽度无显著定性关系,这可能与种群所处区域的总体资源和种间相互竞争强弱存在差异有关。研究区灌、草优势种群在不同林分密度下相似度较大,荩草、过路黄、求米草、韩信草、白接骨和麦冬 6 个种群在不同柏木工林密度的林下草本群落中均存在,灌木层中的黄荆、石海椒、豆腐柴 3 个种群亦是如此,其重要值及生态位宽度均较大,表明其都占据较多资源,生存能力最强,对群落构建和改变起到重要作用。在密度 D 时林下灌、草优势种群生态位宽度均较宽,表明密度 D 时灌、草优势种群对空间占有、资源利用和环境适应性均好,最有利于群落生态系统功能恢复和生态效益提高,并且不是密度越大林下灌、草层优势种群适应性越好,这可能与不同林分密度给予林下植物光热、水分资源存在差异有关,使各灌、草层优势种群获取可利用资源幅度存在区别,生态位出现分化差异。因此合适的林分密度才能对林下植物资源利用以及群落生态系统功能产生积极作用。

在群落动态演替过程中,种间因为相似的生态习性会产生生态位重叠,由于资源总量的定量性,生态位重叠越大生态位分化的可能就越大^[7-8]。Roscher C 等^[26]研究表明生态位重叠值越大(小),则种间竞争越激烈(温和)。本研究结果表明密度 D 时,灌、草优势种群的总生态位重叠均值都高,其对资源的争夺均激烈,在资源不足的情况下,会存在种间竞争较大引起生态位分化的可能,促进演替进程的发生^[2,7-8]。研究同时表明,在不同林分密度样地中,均显示并不是种群的生态位宽度越宽则生态位重叠值就越高,这与相关研究的一般规律^[27]不一致,与陈丝露等^[24]的研究相似,这可能与各种群生物学特性存在差异有关,使各灌、草优势种群利用资源类型和占有空间能力存在较大差异,林分密度造成的资源分配变化,加剧这种差异的产生,所以通过林分密度的调控,能够提高柏木人工林林下植物优势种群

的生态位幅度,进而增大其可利用资源范围,使更多生态位宽度窄的种群获取足够的生存资源,增强其生态适应性,更有利于群落多样性维持和森林群落结构的稳定。

3.2 柏木人工林林下植物优势种群生态位特征与环境因子的相关性

由于环境因子的不同,造成生境的异质性,是种群生态位特征出现差异的主要影响因素之一。众多研究表明,林下植物优势种群的生态位特征受到地形、土壤养分、土壤类型、乔木冠幅的显著影响^[14,28]。本研究表明,环境因子对柏木人工林林下植物优势种群的生态位特征影响具有显著差异性。柏木人工林灌、草优势种群的生态位宽度、生态位重叠值主要受到林分密度、郁闭度、土壤全氮量环境因子的影响,这与郑晓阳等^[2]认为乔冠层郁闭度是影响林下植物生态位特征的决定性因素之一的研究结论相似。林分密度越大,乔木郁闭度越大,林下植物接收的水分和光热越少,造成林下植物对资源的激烈争夺,其生态位特征也会显著受到影响。土壤含水率、pH 对灌、草优势种群生态位宽度、生态位重叠值影响较小,这可能与研究区属亚热带湿润季风气候,具有雨水充足、湿度大等特点,土壤的含水率充足,能够满足柏木人工林林下植物对水分资源的需求,因此土壤含水率对其灌、草优势种群的生态位特征影响不显著;坡度对林下植物生态位宽度、重叠值的影响大于坡向,这可能与坡度更大的影响水分、光照资源的分配有关,因此其对林下植物来说更重要,所以反映在生态位特征时,显示出坡度对生态位特征的影响基本大于坡向。总的来说,林分密度是林下植物优势种群生态位特征的关键影响因子,直接影响林下植物的群落结构和生态系统功能,所以加强林分密度研究,选出相对适宜林分密度,对提高柏木人工林的生态效益具有重要意义。

4 结论

不同林分密度分配给林下植物的水分、光热等资源存在差异,造成不同林分密度下灌、草优势种群生态位宽度出现明显区别,在密度 D(650 株·hm⁻²)时灌、草优势种群总生态位宽度均高,基于生态位理论,生态位宽度越宽的种群对资源的利用能力越强,更有利于其生态适应性和生态效益的提高,因此表明密度 D 为柏木人工林现存相对最优密度。前期相关研究从群落结构、物种多样性以及土壤理化性质方面已得到密度 D 为相对最优^[29-30],在此基

基础上,通过生态位研究进一步阐明了密度 D 为现存相对最优密度,且林分密度是柏木人工林灌、草优势种群生态位特征决定性的环境影响因子之一,因此通过林分密度调节,可有效改善柏木人工林林下植物自然更新能力和生态系统服务功能,促进该区柏

木人工林的可持续发展。本次主要研究不同林分密度对林下灌、草优势种群生态位的影响,但在研究区柏木人工林为单一树种且林龄基本一致,研究结果具有局限性,可对不同林龄柏木人工林、不同树种人工林生态位差异和竞争指数做进一步研究。

参考文献:

[1] 范 川,李贤伟,张 健,等. 柏木低效林不同改造模式土壤抗冲性能[J]. 水土保持学报, 2013, **27**(1): 76-81.
FAN C, LI X W, ZHANG J, *et al.* Soil anti-scourability under different reconstructing patterns in low efficiency stands of cupressus funebris[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2013, **27**(1): 76-81.

[2] 郑晓阳,赵 冲,刘青青,等. 成熟杉木人工林林下草本层生态位特征[J]. 生态学杂志, 2018, **37**(2): 332-338.
ZHENG X Y, ZHAO C, LIU Q Q, *et al.* Niche characteristics of understory herb layer in a mature Chinese fir plantation [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(2): 332-338.

[3] 张柳桦,齐锦秋,柳苹玉,等. 林分密度对桉树人工林群落结构和物种多样性的影响[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(1): 166-175.
ZHANG L H, QI J Q, LIU P Y, *et al.* Effects of stand density on community structure and species diversity of *Eucalyptus robusta* plantation [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(1): 166-175.

[4] 姚 珊,郭其强,盘金文,等. 马尾松人工林发育过程中林下灌草群落优势种生态位动态分析[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(8): 1 417-1 424.
YAO S, GUO Q Q, PAN J W, *et al.* Dominant species of shrub-grass community under forest during the development of *Pinus massoniana* plantation niche dynamic analysis[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(8): 1 417-1 424.

[5] 俞 昀,白小军,王志一. 大兴安岭次生林区不同龄级落叶松 (*Larix gmelinii*) 生态位特征和竞争关系 [J]. 生态学报, 2022, **42**(12): 4 912-4 921.
YU Y, BAI X J, WANG Z Y. Niche characteristics and competitive relationship of *Larix gmelinii* between different age classes in Greater Khingan Range secondary forest area [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(12): 4 912-4 921.

[6] 张金屯. 数量生态学[M]. 3 版. 北京: 科学出版社, 2018.

[7] TILMAN D. Causes, consequences and ethics of biodiversity [J]. *Nature*, 2000, **405**(6 783): 208-211.

[8] 李 坤,邢小艺,李逸伦,等. 石林风景区不同石漠化人工修复方式对木本植物群落组成及种群生态位的影响[J]. 生态学报, 2020, **40**(13): 4641-4650.
LI K, XING X Y, LI Y L, *et al.* Effect of different artificial restoration methods of Karst rocky desertification on community composition and niche characteristics of woody populations

in Shilin scenic area [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(13): 4 641-4 650.

[9] BARTON P S, WESTGATE M J, FOSTER C N, *et al.* Using ecological niche theory to avoid uninformative biodiversity surrogates[J]. *Ecological Indicators*, 2020, **108**: 105 692.

[10] 郝建锋,李 艳,齐锦秋,等. 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[J]. 生态学报, 2016, **36**(23): 7 678-7 688.
HAO J F, LI Y, QI J Q, *et al.* Effects of anthropogenic disturbances on the species diversity and niche of the dominant populations in a *Castanopsis fargesii* secondary forest community in Bifengxia, Sichuan [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(23): 7 678-7 688.

[11] 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[J]. 草业学报, 2010, **19**(1): 6-13.
LI B, LI S Q, ZHANG J T. A study on niches of dominant species of subalpine meadow in the Yunding Mountain [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, **19**(1): 6-13.

[12] 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[J]. 生态学杂志, 2010, **29**(1): 22-28.
LIU X Z, LU Y C, ZHOU Y H. Dynamic changes of plant community structure and population niche in the recovery process of degenerated secondary forests [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, **29**(1): 22-28.

[13] 刘江丽,吕 倩,刘俊杰,等. 林窗尺度对马尾松人工林林下灌草层优势种生态位的早期影响[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(2): 312-325.
LIU J L, LÜ Q, LIU J J, *et al.* Early effect of forest gap size on niche of dominant species in shrub and herb layers under *Pinus massoniana* plantation [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(2): 312-325.

[14] 孙 成,秦富仓,李 龙,等. 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[J]. 生态学报, 2022, **42**(9): 3 613-3 623.
SUN C, QIN F C, LI L, *et al.* Environmental interpretation of ecological niche characteristics of herbaceous populations under different site types of *Pinus tabulaeformis* forest in feldspathic sandstone region [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(9): 3 613-3 623.

[15] 字洪标,阿的鲁骥,刘 敏,等. 高寒草甸不同类型草地群落特征及优势种植物生态位差异[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22**(4): 546-554.
ZI H B, A D, LIU M, *et al.* Difference of community char-

acteristics and niche of dominant species in different grassland types of alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2016, **22**(4): 546-554.

[16] 陶 敏, 岳兴建, 岳 珊, 等. 四川丘陵区水库浮游植物群落结构与蓝藻水华风险——基于优势种生态位与种间联结研究[J]. *生态学报*, 2021, **41**(23): 9 457-9 469.

TAO M, YUE X J, YUE S, *et al.* Phytoplankton community structure and cyanobacteria bloom risk of reservoirs in hilly regions of Sichuan Province based on dominant species niche and interspecific association [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(23): 9 457-9 469.

[17] OLIVAR J, BOGINO S, RATHGEBER C, *et al.* Thinning has a positive effect on growth dynamics and growth-climate relationships in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes[J]. *Annals of Forest Science*, 2014, **71**(3): 395-404.

[18] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容和、方法和技术规范[J]. *生物多样性*, 2009, **17**(6): 533-548.

FANG J Y, WANG X P, SHEN Z H, *et al.* Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 533-548.

[19] 王育松, 上官铁梁. 关于重要值计算方法的若干问题[J]. *山西大学学报(自然科学版)*, 2010, **33**(2): 312-316.

WANG Y S, SHANGGUAN T L. Discussion on calculating method of important values[J]. *Journal of Shanxi University (Natural Science Edition)*, 2010, **33**(2): 312-316.

[20] 李 斐, 朱金兆, 朱清科. 生态位理论及其测度研究进展[J]. *北京林业大学学报*, 2003, **25**(1): 100-107.

LI J, ZHU J Z, ZHU Q K. A review on niche theory and niche metrics[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2003, **25**(1): 100-107.

[21] 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[J]. *生态学报*, 1999, **19**(3): 347-352.

LIU J F, HONG W. A study on the community ecology of *Castanopsis kawakamii* study on the niche of the main tree population in *Castanopsis kawakamii* community[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(3): 347-352.

[22] 王继丰, 韩大勇, 王建波, 等. 三江平原湿地小叶章群落沿土壤水分梯度物种组成及多样性变化[J]. *生态学报*, 2017, **37**(10): 3 515-3 524.

WANG J F, HAN D Y, WANG J B, *et al.* Variations in plant species composition and diversity of *Calamagrostis angustifolia* community along soil water level gradient in the Sanjiang Plain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(10): 3 515-3 524.

[23] 奇 凯, 张春雨, 侯继华, 等. 赤峰市沙地油松林草本植物多样性及种间关联动态[J]. *生态学报*, 2010, **30**(18): 5 106-5 112.

QI K, ZHANG C Y, HOU J H, *et al.* Dynamics of species diversity and interspecific associations of herbaceous plants in a *Pinus Tabulaeformis* forest on a sandy site in Chifeng, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(18): 5 106-5 112.

[24] 陈丝露, 赵 敏, 李贤伟, 等. 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[J]. *生态学报*, 2018, **38**(1): 143-155.

CHEN S L, ZHAO M, LI X W, *et al.* Study on plant diversity and niche characteristics of dominant herbaceous populations under different reconstruction patterns in low efficiency stands of *Cupressus funebris* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(1): 143-155.

[25] YUAN Z L, WEI B L, CHEN Y, *et al.* How do similarities in spatial distributions and interspecific associations affect the coexistence of *Quercus* species in the Baotianman National Nature Reserve, Henan, China[J]. *Ecology and Evolution*, 2018, **8**(5): 2 580-2 593.

[26] ROSCHER C, SCHUMACHER J, GUBSCH M, *et al.* Interspecific trait differences rather than intraspecific trait variation increase the extent and filling of community trait space with increasing plant diversity in experimental grasslands[J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2018, **33**: 42-50.

[27] 牛慧慧, 陈 辉, 付 阳, 等. 柴达木盆地东部荒漠植物生态位特征[J]. *生态学报*, 2019, **39**(8): 2 862-2 871.

NIU H H, CHEN H, FU Y, *et al.* Ecological niche characteristics of desert plants in the eastern Qaidam Basin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(8): 2 862-2 871.

[28] 徐春燕, 俞秋佳, 徐凤洁, 等. 淀山湖浮游植物优势种生态位[J]. *应用生态学报*, 2012, **23**(9): 2 550-2 558.

XU C Y, YU Q J, XU F J, *et al.* Niche analysis of phytoplankton's dominant species in Dianshan Lake of East China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(9): 2 550-2 558.

[29] 金 锁, 毕浩杰, 刘 佳, 等. 林分密度对云顶山柏木人工林群落结构和物种多样性的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2020, **42**(1): 10-17.

JIN S, BI H J, LIU J, *et al.* Effects of stand density on community structure and species diversity of *Cupressus funebris* plantation in Yunding Mountain, southwestern China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, **42**(1): 10-17.

[30] 王媚臻, 毕浩杰, 金 锁, 等. 林分密度对云顶山柏木人工林林下物种多样性和土壤理化性质的影响[J]. *生态学报*, 2019, **39**(3): 981-988.

WANG M Z, BI H J, JIN S, *et al.* Effects of stand density on understory species diversity and soil physicochemical properties of a *Cupressus funebris* plantation in Yunding Mountain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(3): 981-988.