

燕山北部板栗林下杂草群落动态及生态位研究

李娟, 张昱

(河北旅游职业学院, 河北 承德 067000)

摘要: 为准确掌握燕山北部板栗园杂草的发生现状及群落组成, 分别于2017年、2018年、2020年对燕山北部板栗林下杂草的种类、数量等进行调查, 并运用 Levins 生态位指数和 Pianka 生态位重叠指数分析板栗林下优势杂草的生态位动态及群落对资源的利用情况和种间竞争情况。结果表明: (1) 2017年、2018年、2020年燕山北部板栗林下杂草群落中分别有53种(27科48属)、47种(24科43属)和44种(24科41属)植物。其中优势杂草15种。(2) 15种优势杂草中, 菎草和灰绿藜占据较宽的生态位, 它们对环境资源利用的多样性程度比较高。鸭跖草、艾蒿、狗尾草、茜草、苦苣菜、白屈菜、紫花地丁、灰绿藜、毛地黄和野大豆等物种对资源的利用能力在逐步增强。(3) 杂草群落中生态位重叠值 <0.2 的优势物种种对数明显减少, 优势杂草物种在逐渐增加对周边资源环境充分利用的能力, 灰绿藜逐渐取代菎草的优势地位, 进而导致种间竞争关系更加复杂, 群落向更高级更合理利用环境资源的群落方向演替, 逐步形成更加复杂的种群结构。因此, 准确掌握板栗园杂草的发生现状、优势种群及群落组成, 可为燕山北部板栗林下杂草的针对性防治提供理论依据。

关键词: 板栗林; 杂草; 生态位宽度; 生态位重叠

中图分类号: S451

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2022)03-0201-06

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcbx.2022.03.029

Dynamics and Ecological Niche of Weed Communities Under Chestnut Forest in Northern Yanshan

LI Juan, ZHANG Yu

(Hebei Tourism College, Chengde, Hebei 067000)

Abstract: The species and quantity of undergrowth weeds of chestnut forest in the northern Yanshan Mountains were investigated. Based on the field survey data of 2017, 2018 and 2020, *Levins* niche index and *Pianka* niche overlap index were used to analyze the niche dynamics of major undergrowth weeds, resource utilization, and interspecific competition of chestnut forest. The results showed that: (1) There were 53 species (48 genera, 27 families), 47 species (43 genera, 24 families), and 44 species (41 genera, 24 families) in the understory weed community of chestnut in 2017, 2018 and 2020, respectively. Among them, there were 15 species of dominant weeds. (2) Among the 15 dominant weeds, *Humulus scandens* and *Chenopodium glaucum* L. occupied a wider ecological niche and had a higher degree of diversity in their use of environmental resources. The niche width of *Commelina communis*, *Artemisia argyi*, *Setaria viridis*, *Rubia cordifolia*, *Ixeris polycephala*, *Chelidonium majus*, *Viola philippica*, *Chenopodium glaucum*, *Digitalis purpurea* and *Glycine soja*, were increasing, and these species had increased resource availability. (3) In the weed community, the number of major species with niche overlap value less than 0.2 decreased significantly, and the interspecific competition was more complex. The main weed species gradually increased their ability to make full use of the surrounding resources and environment. Accurate knowledge of weed occurrence, dominant population and community composition in Chestnut orchard can provide theoretical basis for targeted weed control in chestnut understory in northern Yanshan.

Keywords: chestnut forest; weeds; niche width; niche overlap

收稿日期: 2021-10-14

资助项目: 中央财政公共卫生专项“中药资源普查项目”(Z135080000022)

第一作者: 李娟(1982—), 女, 硕士研究生, 讲师, 主要从事植物资源研究。E-mail: ljkyrs@163.com

通信作者: 张昱(1980—), 男, 硕士研究生, 讲师, 主要从事植物生态研究。E-mail: zhyu966@163.com

在传统农业生产中,杂草被视为阻碍作物生长的大敌。化学除草使农业生产获得了巨大的经济效益,促进了耕作制度的改革。但是,除草剂长期单一使用,加速了杂草群落结构的演变^[1]。1991 年第一届国际杂草防除会议^[2]指出,杂草研究工作者应将杂草生态学和生物学研究引导到提高杂草治理水平的目的上来,尤其需要提出对杂草治理过程中种群变化的预测。

生态位理论是研究植物种群与群落生态的重要理论,是指在自然生态系统中,物种利用环境资源的能力,这种能力体现在物种个体在环境中的分布范围和生物量占有上^[3]。物种生态位受到它生长环境中其他生物和非生物因素的影响,因此,物种在不同的生存环境中就有不同的生态位^[4]。生态位宽度是指物种对环境资源利用的程度,反映了不同物种在环境中的生态适应幅度^[5]。生态位重叠值作为种群间生态学相似性的测度,具有预测种群竞争结局和群落演替方向的功能^[6]。因此,研究杂草种群的生态位特性能够预测杂草群落演替以及杂草群落结构的组成,从而制定更加合适的防除措施。

近年来运用生态位理论研究杂草生态特性的研究较多。张海艳等^[7]对茶园秋季杂草进行了生态位分析发现,苏南丘陵茶园的优势杂草种为马唐(*Digitaria sanguinalis*)等,可进行行间翻耕除草和针对性化学除草剂除草;潘勇等^[8]对果园杂草的植物群落进行了分类排序、对优势物种的生态位进行了分析发现,江苏梨园的主要杂草种类为马唐(*Digitaria sanguinalis*)、牛筋草(*Eleusine indica*)、铁苋菜(*Acalypha australis*)等,且主要杂草发生型有秋冬季发生型和夏秋季发生型,此时可进行针对性的化学杂草防除措施。贵州甘蓝田的杂草在不同区域和不同田块的杂草主要发生种类不同,建议采用农业、物理及化学措施进行综合防治,多采用轮作、旋耕耕作方式,结合地膜覆盖及化学防除进行除草。化学防除应选用不同作用机理的除草剂轮换使用,降低单一作用机理除草剂选择压力,减缓杂草抗药性发生,避免杂草群落恶性演化^[9]。

燕山北部是我国板栗的优质产区,是燕山北部山区重要的经济作物之一。板栗园杂草发生较严重,直接或间接危害了板栗树的生长发育,造成板栗减产,为便于秋季板栗的捡拾,也必须对板栗园进行杂草清除。

虽然目前国内外对田间杂草发生情况的研究非常普遍^[10-12],但对板栗园杂草的发生情况进行分析并

预测种群演替方向和种间关系的研究较少。因此,本研究采用 Levins 生态位指数^[13]和 Pianka 生态位重叠指数^[14],对燕山南部板栗林下杂草优势种群的生态位进行分析,以期进一步了解该地区板栗林下杂草种群对资源的利用情况和种间竞争机制,以便于准确掌握板栗园杂草的发生现状及群落组成,深入了解板栗林下杂草群落的演替以及制定科学有效的区域性综合防控措施。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区地处河北省东北部承德市兴隆县,位于 40°11′—40°42′N,117°12′—118°15′E,年平均气温 6.5~10.3℃,县境多山,气温垂直变化明显,年均降水量 590.4 mm。土壤类型以棕壤土、褐土为主。板栗种植面积 35 133 hm²,集中分布在长城沿线的 10 个乡镇。

1.2 样地设置

于 2017 年 8 月,在兴隆县的板栗栽植面积较大的乡镇建立了固定样地进行定点监测,共设置 5 个样地,每个样地设置 8 个 2 m×2 m 的样方,详细调查了每个样方中草本植物的种类、株数,共计 40 个样方,并详细记录每个样方的调查时间、海拔、经纬度、坡度、坡向等信息。并于 2018 年 8 月和 2020 年 8 月采用同样的方法进行复测。

1.3 数据分析

运用 Excel 2003 软件进行相对密度(RD)、相对均度(RU)、相对频度(RF)、相对多度(RA)、生态位宽度和生态位重叠值等参数的处理分析,生态位宽度采用 Levins 计算方法,生态位重叠值采用 Pianka 重叠指数的计算方法。由于相对多度综合了各调查数据及统计数据,因此,相对多度较大的杂草将被视为当地的主要优势杂草,体现杂草丰富程度,具体标准为 $RA \geq 5$ 时为优势杂草^[15]。本文通过对 55 种杂草进行相对多度的统计分析,选取了 2017 年按照 $RA \geq 5$ 的前 15 种优势杂草进行统计分析。具体公式为

频度:某杂草出现的田块数/总调查田块数;

密度:某杂草在各调查田块平均密度/田块数;

均度:某杂草在田块中出现样方数/总样方数;

相对频度: $RF = \text{某杂草的频度} / \text{各种杂草的频度和}$;

相对密度: $RD = \text{某种杂草的密度} / \text{各种杂草的密度和}$;

相对均度: $RU = \text{某种杂草的均度} / \text{各种杂草的均度和}$;

相对多度^[16](%): $RA = (RF + RD + RU) \times 100$;

Levins 生态位宽度:

$$B_i = 1 / (r \sum P_{ij}^2) \quad B_i = 1 / (r \sum P_{ij}^2)$$

$$B_i = 1 / (r \sum P_{ij}^2) \quad B_i = 1 / (r \sum P_{ij}^2)$$

式中: B_i 是物种 i 的 Levins 生态位宽度; PD_{ij} 为物种 i 对第 j 资源水平的利用占对全部资源利用的百分率($\%$); $P_{ij}=n_{ij}/N_i$, 而 $N_i=\sum n_{ij}$, n_{ij} 为物种 i 在资源水平 j 的数量特征值(本研究中为物种 i 在第 j 个样方内的密度); r 为资源水平总数,即样方数。

Pianka 生态位重叠值:

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

式中: O_{ik} 为 i 种和 k 种之间的生态位重叠值; P_{kj} 为物种 k 在资源位 j 上的数量特征值。

2 结果与分析

2.1 燕山北部板栗林下杂草物种组成和主要杂草种类及其生态位宽度

2017 年、2018 年和 2020 年调查表明,群落中分别有 53 种(27 科 48 属)、47 种(24 科 43 属)和 44 种(24 科 41 属)植物,物种数和个体数量变化显著。由表 1 可知,3 次调查中主要杂草的相对多度发生显著变化。从 2017—2018 年,几乎所有物种的相对多度值均有不同程度的下降,降幅最大的是鸭跖草,降幅

达到 28.7%;只有狗尾草、苦苣菜和灰绿藜这 3 种杂草的相对多度值呈现上升趋势,增幅最大的狗尾草相对多度值增加了 12.6%。从 2018—2020 年,大多数杂草的相对多度值都呈不同程度的上升趋势。总体来看,从 2017—2020 年,除狗尾草和苦苣菜外,相对多度排名前 9 位杂草的相对多度值是下降的,而后 6 位杂草的相对多度值是增加的,整个杂草群落的优势杂草物种排名前 3 的是鸭跖草、艾蒿和狗尾草。

由表 1 可知,3 次调查中 15 种主要杂草的生态位宽度变化明显。葎草的生态位宽度值在 2017 年、2018 年均>0.6,灰绿藜的生态位宽度在 2020 年变为最大且>0.6。2017—2020 年,鸭跖草、艾蒿、狗尾草、轮叶茜草、苦苣菜、白屈菜、紫花地丁、灰绿藜、毛地黄和野大豆的生态位宽度总体上呈增加趋势,在群落中对资源的利用和对环境的适应能力逐渐增强,其中紫花地丁的增幅最大(88.4%),轮叶茜草的增幅最小(17.9%)。益母草和豆茶决明的生态位宽度在 4 年间逐渐减小,在群落中对资源的利用和对环境的适应能力逐渐减弱。

表 1 燕山北部板栗林下 15 种主要杂草的相对多度及生态位宽度

编号	植物	相对多度/%			生态位宽度		
		2017 年	2018 年	2020 年	2017 年	2018 年	2020 年
1	鸭跖草 <i>Commelina communis</i> L.	21.733	15.490	16.639	0.343	0.419	0.515
2	艾蒿 <i>Artemisia argyi</i> Levl. et Van.	18.486	15.314	16.873	0.220	0.282	0.305
3	狗尾草 <i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	17.838	20.087	21.729	0.254	0.499	0.374
4	葎草 <i>Humulus scandens</i> (Lour.) Merr.	16.179	11.767	13.855	0.604	0.625	0.517
5	百里香 <i>Thymus mongolicus</i> Ronn.	14.118	11.538	3.996	0.100	0.100	0.100
6	茜草 <i>Rubia cordifolia</i> L.	13.059	12.060	12.728	0.227	0.391	0.267
7	益母草 <i>Leonurus Artemisia</i> Houtt.	12.266	8.401	9.322	0.303	0.222	0.260
8	苦苣菜 <i>Ixeris polycephala</i> Cass ex DC.	12.248	13.737	13.253	0.253	0.428	0.406
9	中华卷柏 <i>Selaginella sinensis</i> (Desv.) Spring	10.617	8.600	4.911	0.100	0.100	0.100
10	白屈菜 <i>Chelidonium majus</i> L.	9.713	9.710	12.794	0.242	0.176	0.431
11	紫花地丁 <i>Viola philippica</i> Cav.	9.400	9.099	9.521	0.219	0.203	0.412
12	灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i> L.	9.282	9.914	13.624	0.453	0.369	0.627
13	豆茶决明 <i>Cassia nomame</i> (Sieb.) Kitag.	8.940	7.185	8.979	0.523	0.490	0.343
14	毛地黄 <i>Digitalis purpurea</i> L.	7.444	7.595	9.027	0.308	0.439	0.368
15	野大豆 <i>Glycine soja</i> Sieb. et Zucc.	6.860	7.887	7.364	0.177	0.322	0.240

2.2 板栗林下优势杂草的生态位重叠

生态位重叠体现了种群之间对于种群资源利用的相似情况和空间分布上的竞争关系。由表 2~表 4 可知,群落中 3 次调查的优势物种形成 105 个种对。2017—2020 年,杂草群落中生态位重叠值<0.2 的优势物种种对数明显减少,从 53 对下降为 32 对,占比从 50.5%减少到 30.5%,且杂草群落中生态位无重叠的种对数也明显减少,从 19 对下降为 12 对。2017

年,杂草群落中生态位重叠值≥0.6 的优势物种种数对为 20 对,2018 年减少为 16 对,2020 年再次下降为 14 对,占比从 19.0%减少到 13.3%。4 年间,杂草群落中生态位重叠值在 0.2~0.6 的优势物种种对数占比从 29.5%增加到 56.2%。均表明板栗林下优势杂草物种在逐渐增加对周边资源环境充分利用的能力。毛地黄和野大豆在 4 年间的生态位重叠均是最高,较高的生态位重叠代表了种群之间对环境资源具有相似的

生态学要求,表明这 2 种物种在群落中对资源环境的竞争是最大的。4 年间,优势杂草物种种对数的生态位重叠值大多呈增加的趋势,其中,生态位重叠值增加的有 58 对,减少的有 35 对,说明物种竞争随着时间在不断增

强。生态位较宽的葎草与苦苣菜、紫花地丁、毛地黄的生态位重叠值 >0.6 ,百里香和中华卷柏的生态位宽度较窄,几乎与其他物种的生态位重叠值均不超过 0.6,表明生态位宽度与生态位重叠值是相互关联的。

表 2 2017 年燕山北部板栗林下 15 种优势杂草的生态位重叠值

杂草编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	0.11													
3	0.14	0												
4	0.69	0.63	0.18											
5	0	0.26	0	0.41										
6	0.19	0.12	0.39	0.29	0									
7	0.10	0.77	0.05	0.49	0.23	0.18								
8	0.14	0.94	0.01	0.68	0.44	0.11	0.58							
9	0	0.03	0.17	0.12	0	0.25	0	0						
10	0.15	0.59	0	0.31	0	0.05	0.91	0.38	0					
11	0.10	1.00	0	0.64	0.30	0.11	0.78	0.81	0	0.59				
12	0.34	0.24	0.04	0.50	0.30	0.08	0.54	0.09	0.24	0.65	0.24			
13	0.29	0.17	0.60	0.33	0	0.31	0.54	0.06	0.25	0.67	0.17	0.75		
14	0.26	0.72	0.08	0.66	0	0.11	0.50	0.73	0	0.37	0.71	0.27	0.16	
15	0.91	0.03	0	0.46	0	0.14	0.09	0.03	0	0.17	0.03	0.19	0.17	1.80

注:1~15 为杂草编号,见表 1。下同。

表 3 2018 年燕山北部板栗林下 15 种优势杂草的生态位重叠值

杂草编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	0.10													
3	0.44	0.07												
4	0.54	0.65	0.45											
5	0	0.42	0	0.20										
6	0.36	0.23	0.89	0.37	0									
7	0.13	0.52	0.08	0.20	0.29	0.04								
8	0.31	0.85	0.22	0.80	0.38	0.27	0.30							
9	0.04	0.12	0.19	0.20	0	0.16	0	0						
10	0.14	0.39	0.10	0.15	0.08	0.03	0.97	0.15	0					
11	0.10	0.96	0.03	0.63	0.18	0.20	0.49	0.76	0.05	0.41				
12	0.48	0.23	0.36	0.44	0.37	0.14	0.24	0.30	0.37	0.18	0.12			
13	0.43	0.13	0.55	0.37	0	0.40	0.25	0.32	0.63	0.26	0.09	0.68		
14	0.28	0.69	0.47	0.88	0.24	0.41	0.21	0.71	0	0.15	0.67	0.41	0.17	
15	0.87	0.11	0.27	0.39	0	0.21	0.47	0.13	0	0.50	0.12	0.34	0.27	1.59

3 讨论

生态位宽度是指被一个有机体单位所利用的各种各样不同资源的总和^[17]。对种群生态位宽度的测定,有助于了解各个物种在群落中的优势地位以及彼此间的关系,也可以在本质上揭示物种对环境的适应程度^[18]。本研究中,优势杂草的生态位宽度随时间的不同有所变化,在 2017 年、2018 年葎草的生态位宽度值最大,灰绿藜的生态位宽度在 2020 年变为最大,它们广泛的分布在群落中。4 年间,鸭跖草、艾

蒿、狗尾草、轮叶茜草、苦苣菜、白屈菜、紫花地丁、灰绿藜、毛地黄和野大豆的生态位宽度总体上呈增加趋势,说明它们对环境的适应性和对资源的利用能力在逐步增强。这也进一步说明了板栗林下杂草种群在进一步演替,从并未完全利用环境资源的初级群落向更高级更合理利用环境资源的群落方向演替,逐步形成更加复杂的群落。

已有研究^[19]认为,较大生态位宽度往往伴随着较高的生态位重叠值。本研究中的葎草和灰绿藜具有较高

的生态位重叠值,在 2020 年达到了 0.72。2 个物种具有较高的生态位重叠就意味着物种之间对环境资源具有相似的生态学要求,彼此可能存在着激烈的竞争^[20]。葎草的生态位宽度总体上是下降的,而灰绿藜的生态位宽度是逐渐上升的,说明在物种竞争中,灰绿藜逐渐占据优势地位,在未来的物种演替中可能会取代葎草在种群中的优势地位。但这一规律并不完全适用于所有物种,由于物种本身的生物学和生态学特性并不一定相同,因

而它们对环境资源的要求也不完全一致^[21],导致生态位宽度较大的物种与其他物种间的生态位重叠值并不一定很高。葎草本身的生态位宽度较大,但与百里香的生态位重叠值却很小,就是因为葎草与百里香之间的生态学特性差异较大。4 年间,杂草群落中生态位无重叠的种对数也明显减少,优势杂草物种种对的生态位重叠值大多呈增加的趋势,进一步说明了群落间的物种竞争正在向着激烈且复杂的方向发展。

表 4 2020 年燕山北部板栗林下 15 种优势杂草的生态位重叠值

杂草编号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	0.38													
3	0.21	0.22												
4	0.51	0.25	0.42											
5	0	0.14	0	0.42										
6	0.48	0.22	0.22	0.24	0.14									
7	0.06	0.68	0.31	0.36	0.33	0.10								
8	0.30	0.43	0.19	0.60	0.85	0.19	0.36							
9	0	0.05	0.26	0	0	0.18	0.07	0.29						
10	0.48	0.83	0.32	0.34	0	0.22	0.75	0.30	0					
11	0.50	0.87	0.15	0.46	0.53	0.26	0.64	0.26	0	0.65				
12	0.53	0.45	0.37	0.72	0.43	0.40	0.54	0.27	0.23	0.68	0.53			
13	0.41	0.14	0.35	0.09	0	0.47	0.13	0.20	0.83	0.28	0.12	0.49		
14	0.42	0.31	0.25	0.72	0	0.28	0.14	0.40	0.16	0.38	0.25	0.52	0.17	
15	0.63	0.34	0.18	0.37	0	0.11	0.50	0.03	0	0.48	0.46	0.36	0.27	1.34

已有研究^[1]表明,当杂草物种间生态位重叠值较大时,它们对资源的竞争较为激烈,此时在防除实践中如果仅防除其中的一类杂草,这些生态位相近的杂草会替代其成为优势杂草。因此,在制订防除措施时需要考虑杂草群落的构成。杂草的生存时间大多只有 1 年甚至几个月,物种间的竞争关系较容易显现,所以,用生态位理论来研究特定区域杂草之间的竞争关系,不仅可以解释生态位研究中的一些理论问题,也有利于板栗园杂草的进一步防治^[22]。

4 结 论

- (1)从 2017 年、2018 年、2020 年,燕山北部板栗林下杂草群落中分别有 53 种(27 科 48 属)、47 种(24 科 43 属)和 44 种(24 科 41 属)植物。其中,优势杂草有 15 种。
- (2)15 种优势杂草中,葎草和灰绿藜占据较宽的生态位,它们对环境资源利用的多样性程度比较高。鸭跖草、艾蒿、狗尾草、轮叶茜草、苦苣菜、白屈菜、紫花地丁、灰绿藜、毛地黄和野大豆的生态位宽度总体上呈增加趋势,说明它们对环境的利用能力在逐步增强。
- (3)杂草群落中生态位重叠值<0.2 的优势物种种对明显减少,优势杂草物种在逐渐增加对周边资源

环境充分利用的能力,灰绿藜逐渐取代葎草的优势地位,进而导致种间竞争关系更加复杂,群落向更高级更合理利用环境资源的群落方向演替,逐步形成更加复杂的种群结构。

参考文献:

[1] 张纯,郭文磊,张泰劼,等.广东农田杂草防控的问题与对策[J].广东农业科学,2020,47(12):98-108.

[2] 薛光.杂草防除研究的进展和展望:来自第一届 IWCC 的报道[J].杂草学报,1994,8(1):55-58.

[3] 郭水良,于晶,陈国奇.生态学数据分析—方法、程序与软件[M].北京:科学出版社,2015.

[4] 只佳增,周劲松,杜浩,等.云南山地香蕉园主要杂草生态位[J].热带作物学报,2020,41(2):394-400.

[5] 杨晓丹,胡菀,温馨,等.庐山云雾茶园秋季杂草群落多样性分析[J].安徽农业科学,2020,48(13):137-143.

[6] 杨宗慧,郎学东,李帅锋,等.箬子三尖杉群落优势种群生态位和种间关系[J].林业科学研究,2015,28(4):473-478.

[7] 张海艳,孙国俊,季敏,等.苏南丘陵茶园秋季杂草种间生态关系及群落分类[J].生态学杂志,2013,32(9):2289-2297.

[8] 潘勇,王东明,吴定邦,等.江苏省建湖县梨园主要杂草种类调查研究[J].杂草科学,2013,31(2):59-61.

- [9] 兰献敏,冉海燕,陈仕红,等.贵州甘蓝田杂草种类调查[J].农技服务,2021,38(7):122-124,127.
- [10] 徐伟东,黎菊,陆强,等.浙北稻麦连作区水直播稻田杂草群落组成及多样性差异[J].生态与农村环境学报,2021,37(1):57-64.
- [11] Rakotomanga D, Lacombe M, Dorel M, et al. Cover crops combined with soil tillage impact the spontaneous species density, richness and diversity in banana cover cropping systems [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2021, 41(3): 1-11.
- [12] Roser R, Sans F X, Mayer J, et al. Long-term farming systems and last crop sown shape the species and functional composition of the arable weed seedbank [J]. *Applied Vegetation Science*, 2020, 23(3): 428-440.
- [13] Levins R. Evolution in changing environments: Some theoretical explorations [J]. *Monographs in Population Biology*, 1968, 19(7): 659-660.
- [14] 闫好原,许明,曾新德,等.石羊河下游裸果木群落生态位特征研究[J].西北林学院学报,2020,35(6):89-95.
- [15] 翁华,魏有海,郭良芝,等.青海省春麦田杂草种类组成及群落特征[J].作物杂志,2013(3):116-120.
- [16] 王虎琴,孙国俊,王哲明,等.茅山丘陵地区茶园秋季杂草种群生态位研究[J].蚕桑茶叶通讯,2016(3):22-26.
- [17] 邓贤兰,曹裕松,梁琴,等.井冈山山顶矮林乔木层优势种的生态位研究[J].植物资源与环境学报,2016, 25(1):88-93.
- [18] 李双建,王小武,付开赞,等.新疆玉米田间杂草组成及群落结构分析[J].杂草学报,2019,37(4):6-16.
- [19] 朱德煌,刘金福,洪伟,等.戴云山黄山松群落主要树种更新生态位研究[J].热带亚热带植物学报,2012, 20(6):561-565.
- [20] 董冬,许小天,周志翔,等.安徽九华山风景区古树群落主要种群生态位的动态变化[J].生态学杂志,2019, 38(5):1292-1304.
- [21] 李婷婷,容丽,王梦洁,等.黔中喀斯特次生林主要物种的生态位及种间联结性动态变化[J].热带亚热带植物学报,2021,29(1):9-19.
- [22] 尼玛曲珍,方江平,郑维列,等.西藏林芝地区油菜田杂草群落动态及生态位[J].生态学杂志,2015, 34(5): 134-138.
- (上接第 200 页)
- [15] Busch V, Klaus V H, Penone C, et al. Nutrient stoichiometry and land use rather than species richness determine plant functional diversity [J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(1): 601-616.
- [16] 金章利,刘高鹏,周明涛,等.喀斯特山地草地群落多样性海拔特征及土壤理化性质特征[J].生态环境学报, 2019, 28(4): 661-668.
- [17] 王彦龙,王晓丽,马玉寿.坡向对长江源区高寒草地植被生长和土壤养分特征的影响[J].草业科学,2018, 35(10): 2336-2346.
- [18] 刘西刚,王勇辉,焦黎,等.夏尔希里自然保护区草地表层土壤理化性质与海拔高度的关系[J].生态与农村环境学报,2019, 35(6): 773-780.
- [19] 马国飞,满苏尔·沙比提,靳万贵.天山南坡台兰河上游草地土壤理化性质与海拔的关系研究[J].土壤通报,2017, 48(3): 597-603.
- [20] Javid A D, Sundarapandian S. Altitudinal variation of soil organic carbon stocks in temperate forests of Kashmir Himalayas, India [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, 187(2): e11.
- [21] Shamsheer A, Hussain I, Hussain S, et al. Effect of altitude on forest soil properties at Northern Karakoram [J]. *Eurasian Soil Science*, 2019, 52(10): 1159-1169.
- [22] Ai Z M, He L R, Xin Q, et al. Aspect affects the non-structural carbohydrates and C : N : P stoichiometry of *Artemisia sanctorum* on the Loess Plateau in China [J]. *Catena*, 2017, 152: 9-17.
- [23] Zhou X J, Ke T, Li S G, et al. Induced biological soil crusts and soil properties varied between aspect, aspect gradient and plant canopy in the Hobq desert of China [J]. *Catena*, 2020, 190: e104559.
- [24] 吴建国.高产麦田土壤固、液、气三相变化初步测定[J].河南农林科技,1981(1):9-11.
- [25] 牛钰杰.青藏高原东缘高寒草地裂缝分布、发生机理及生态学效应研究[D].兰州:甘肃农业大学,2020.