

DOI: 10.11686/cyxb2024363

http://cyxb.magtech.com.cn

冯斌, 杨晓霞, 刘玉祯, 等. 不同放牧方式对高寒草地物种多样性、生态位与种间联结性的影响. 草业学报, 2025, 34(8): 1-14.

FENG Bin, YANG Xiao-xia, LIU Yu-zhen, et al. Effects of different livestock classes on species diversity, niches, and interspecific associations in alpine grassland. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(8): 1-14.

## 不同放牧方式对高寒草地物种多样性、生态位与种间联结性的影响

冯斌<sup>1,3,4</sup>, 杨晓霞<sup>2,3</sup>, 刘玉祯<sup>2,3</sup>, 刘文静<sup>2,3</sup>, 吕卫东<sup>2,3</sup>, 张艳芬<sup>5</sup>, 董全民<sup>2,3\*</sup>

(1. 塔里木大学动物科学与技术学院, 新疆阿拉尔 843300; 2. 青海大学三江源区高寒草地生态教育部重点实验室, 青海西宁 810016; 3. 青海大学青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 青海西宁 810016; 4. 农业农村部环塔里木畜草资源利用重点实验室, 新疆阿拉尔 843300; 5. 榆林市畜牧兽医服务中心, 陕西榆林 719000)

**摘要:**为明晰中度放牧条件家畜类型及其组合对高寒草地物种多样性、生态位与种间联结性的影响,并探究中度放牧下高寒草地稳定性的维持机制,本研究基于中度放牧强度,设置了牦牛单牧、藏羊单牧、牦牛藏羊1:6混牧、牦牛藏羊1:4混牧和牦牛藏羊1:2混牧5个控制性放牧试验处理和1个禁牧处理。研究表明:1)重要值较大的12个物种在群落中具有较大的生态位宽度;2)物种重要值与生态位宽度间呈显著正相关关系( $P < 0.05$ );3)群落总体联结性呈显著负相关关系,而种间联结性以不显著的负相关关系为主;4)生态位相似性、重叠值与种间联结性之间存在显著正相关关系;5)群落物种生态位特征和种间联结性的分析结果表明,优势物种较好的空间结构和种间关系增强了草地生态系统的稳定性。高寒草地生态系统对中度放牧干扰的敏感性从物种到功能群到群落逐渐降低,基于优势种高的生态位宽度和弱的种间联结性,各放牧处理间无显著差异,中度放牧条件下不同放牧方式均维持了高寒草地生态系统的多样性和稳定性,从植被层面而言群落中弱的种间关系和强的资源竞争能力极大地提高了群落的抗干扰能力,从物种生态位和联结性的角度阐述了高寒草地在放牧干扰下维持草地生态系统生物多样性和稳定性的潜在机制。

**关键词:**中度放牧;牦牛;藏羊;生态位;群落稳定性

## Effects of different livestock classes on species diversity, niches, and interspecific associations in alpine grassland

FENG Bin<sup>1,3,4</sup>, YANG Xiao-xia<sup>2,3</sup>, LIU Yu-zhen<sup>2,3</sup>, LIU Wen-ting<sup>2,3</sup>, LYU Wei-dong<sup>2,3</sup>, ZHANG Yan-fen<sup>5</sup>, DONG Quan-min<sup>2,3\*</sup>

1. College of Animal Science, Tarim University, Alae 843300, China; 2. Key Laboratory of Alpine Grassland Ecosystem in the Three-River-Source, Qinghai University, Ministry of Education, Xi'ning 810016, China; 3. Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Xining 810016, China; 4. Key Laboratory of Livestock and Forage Resources Utilization Around Tarim, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Alae 843300, China; 5. Animal Husbandry and Veterinary Service Center, Yulin 719000, China

**Abstract:** This study aimed to investigate the effects of livestock classes and their combinations on species diversity, ecological niches, and interspecific associations in alpine grasslands under moderate grazing conditions, and to

收稿日期: 2024-09-24; 改回日期: 2024-12-02

基金项目: 国家自然科学基金(32160343)资助。

作者简介: 冯斌(1993-), 男, 甘肃武威人, 讲师, 博士。E-mail: 1051259550@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: qmdong@qhu.edu.cn

explore the mechanisms that sustain the stability of alpine grasslands under such conditions. Six treatments were established based on moderate grazing intensity: yak-only grazing, Tibetan sheep-only grazing, mixed yak-Tibetan sheep grazing at ratios of 1:6, 1:4, and 1:2, and an ungrazed control. The results indicate that: 1) The 12 plant species with higher importance values exhibited broader niche widths within the community; 2) There was a significant positive correlation between species importance value and niche width ( $P < 0.05$ ); 3) Overall community associations showed significant negative correlations, while interspecific associations were predominantly characterized by non-significant negative correlations; 4) A significant positive correlation was detected between niche similarity/overlap values and interspecific associations; 5) The niche characteristics and interspecific associations of community species suggested that well-structured spatial arrangements and interspecific relationships of dominant species enhanced the stability of the grassland ecosystem. The sensitivity of alpine grassland ecosystems to moderate grazing disturbance decreased progressively from species to functional groups to the entire community. As a consequence of the broad niche widths and weak interspecific associations of dominant plant species, there were no significant differences among the grazing treatments. Under moderate grazing conditions, different grazing methods effectively maintained the diversity and stability of alpine grassland ecosystems. From a vegetation perspective, the weak interspecific relationships and strong resource competition within the community significantly enhanced its resistance to disturbances. The results of this study provide insights into the mechanisms by which alpine grasslands maintain biodiversity and stability during grazing disturbances, and emphasize the roles of species' niches and interspecific associations.

**Key words:** moderate grazing; yaks; Tibetan sheep; ecological niche; community stability

草地是陆地生态系统重要的组成部分,为人类的生存和发展提供了丰富的物质资源和重要的服务功能<sup>[1-2]</sup>。高寒草地是青藏高原最主要的植被类型,放牧是高寒草地最常见和最重要的利用方式,放牧不仅改变着草地的能量流动过程,也通过家畜的采食、排泄和践踏改变着草地的物质循环过程,加速了草地营养物质的周转,可以有效地提高草地的肥力、植物养分和草地生产力<sup>[3]</sup>。天然草地植被种类繁多,具有不尽相同的营养特点,而家畜基于自身的形态特征和营养需求,在采食过程中存在偏食性<sup>[4-7]</sup>。家畜的采食和偏食性改变着草地群落的物种组成和群落结构,一方面家畜的采食有利于植被的补偿性生长而促进凋落物的质量,加速物质循环过程<sup>[3]</sup>,另一方面家畜的偏食性可能会增加群落当中含较多次生代谢物的劣质牧草的比例,而降低凋落物的质量,减缓物质的循环过程<sup>[8]</sup>,草地利用率是影响这一过程的关键。放牧利用作为当今社会草地生产和生态管理的关键手段,家畜的适度采食对于维持草地生态系统的稳定性和可持续性极其有益,有助于草地生态系统功能的提升<sup>[9]</sup>。多样化家畜放牧以适度放牧为基础,采用多类型家畜或多品种家畜混合放牧,通过增加草地随机性干扰和物种扩散过程,维持或提高草地生态系统的多功能性发挥<sup>[10]</sup>。

生物多样性对草地生产力和稳定性的影响是放牧生态学研究的核心问题。草地生态系统的生产力和稳定性受群落当中物种的特性、物种间的相互作用和物种与环境之间的相互作用影响<sup>[11-12]</sup>。研究表明,高生物多样性的草地生态系统不仅表现出较高的生产力,而且随着时间推移,这种多样性对生产力的促进作用会逐渐增强<sup>[13-14]</sup>。相比生产力,生物多样性对草地生态系统稳定性的影响更为复杂,多种假说尝试解释其相互关系。其中,主要包括不同类型物种对环境波动响应机制和速度具有不同步性和差异,种间竞争促进了功能不同的物种共存<sup>[15]</sup>。研究表明优势植物种驱动着草地生态系统功能多样性的变化,而伴生种在特定区域中有利于提高濒危物种的数量,防止濒危物种的局部灭绝来提高群落的多样性。种群的空间分布格局对于确定种群特征、种间相互关系及种群与环境之间的关系,解析种群的构建、生长、竞争、繁殖和死亡等过程具有极大的价值,个体自身生物学特性,个体与生境间的相互作用,以及个体间的相互作用是影响群落构建的主要因素<sup>[16-18]</sup>。生态位是指种群在生态系统当中的时空位置及其与相关种群间的功能关系<sup>[19]</sup>,生态位理论在草地群落的物种适合度测定、优势度分析、种间竞

争与共存、群落结构与多样性维持等研究中被广泛应用,主要是通过生态位宽度和生态位重叠度来解释物种与物种、物种与环境之间的相互关系,生态位宽度反映了生态系统当中物种对资源综合利用的能力,生态位重叠反映了两两物种间对资源的利用效率和共享程度,其值的大小反映了对资源竞争能力的大小<sup>[20-22]</sup>;种间联结性是生态系统中物种之间的相互作用和空间关系,基于生态位理论与种间联结性有助于从时空尺度上了解物种利用资源的能力、适应环境的能力和种间协作与竞争关系,进而客观地反映群落结构的稳定性<sup>[23-24]</sup>。放牧是草原最主要的管理方式,是草地生态系统结构和功能变化的主要干扰因素,研究放牧对草地生态系统的影响对于草地生物多样性的保护、生态系统的稳定和畜牧业的可持续性发展具有重要的意义。适度放牧作为维持草地生物多样性和保护生态系统稳定的有效管理措施,有效地提高了草地群落的生物多样性和生产力,增强了植物群落的稳定性<sup>[25-27]</sup>。放牧也是影响群落物种生态位的重要干扰因子,研究表明放牧会使短花针茅(*Stipa breviflora*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)的生态位变宽,而使碱韭(*Allium polyrhizum*)生态位变窄,即放牧增加了耐牧性物种的生态位<sup>[28]</sup>;生态位重叠较大的物种,对空间资源的利用方式相似,种间竞争激烈,放牧也会影响物种间的生态位重叠<sup>[29-31]</sup>。放牧利用是高寒草地最主要的利用方式之一,探究中等放牧强度下不同放牧方式对高寒草地群落稳定性和多样性的影响,对于建立可持续性高寒草地放牧管理系统具有重要的意义。本研究基于经典的生态位理论和种间联结性,旨在探讨:1)高寒草地优势植物种的资源利用能力、生态适应能力以及物种间的相互关系? 2)优势物种生态位特征和种间关系对不同放牧方式下高寒草地物种多样性和稳定性的影响?

## 1 材料与方法

### 1.1 试验区域概况

研究区域高寒草地隶属于青海湖流域,试验点位于青海省海北州海晏县西海镇内“高寒草地—家畜系统适应性管理技术平台”(36°55′13″ N, 100°56′22″ E, 海拔 3048 m)(图 1a)。区域气候为高原大陆性气候,牧草生长季短暂,年内无绝对无霜期,四季区分不明显,常以冷暖季划分,暖季温润短暂,冷季寒冷干燥而漫长,天然草地植被在5月底6月初返青,7月底8月初进入生长旺季,9月底10月初进入枯黄期,年日照时数为 2580~2750 h,年平均降水约为 400 mm,降水多集中在暖季,年均温约为 1.4 °C,最热月为 7月,月均温约为 11 °C,最冷月为 1月,月均温

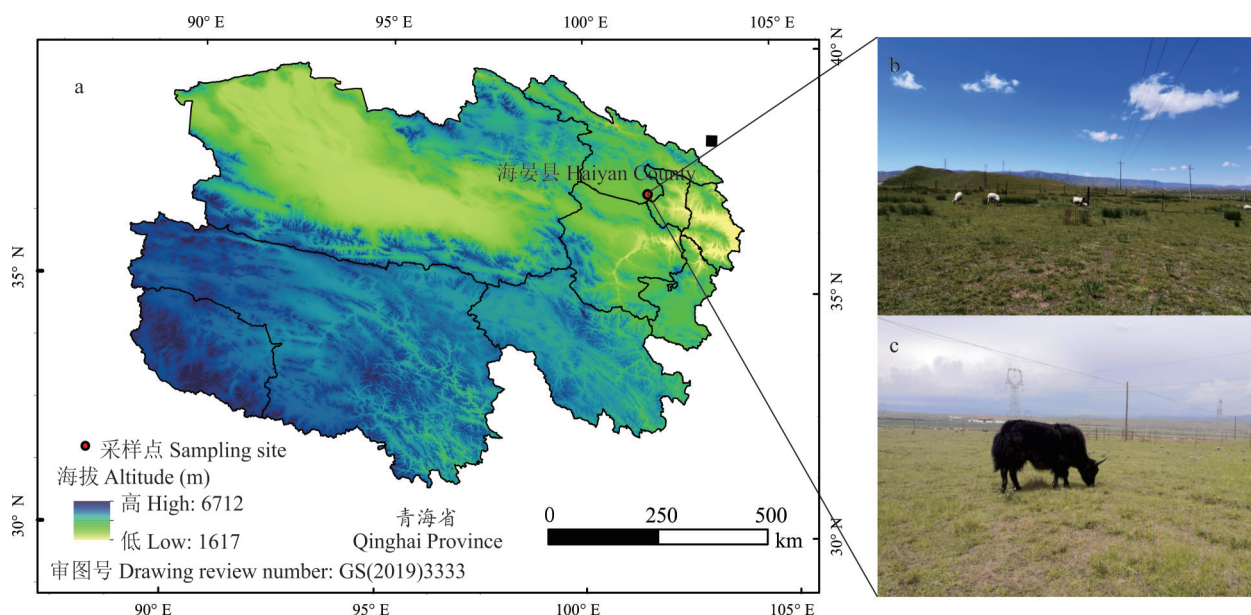


图1 青海省高寒草地—家畜系统适应性管理技术平台概况

Fig. 1 Description of the Qinghai Provincial alpine grassland–livestock adaptive management technology platform

a: 试验点地图 Map of trial sites; b: 放牧试验中的藏羊 Tibetan sheep in grazing trials; c: 放牧试验中的牦牛 Yaks in grazing trial. 基于自然资源部标准地图网站 GS(2019)3333号标准地图制作,底图边界无修改 Based on the standard map No. GS(2019)3333 from the Standard Map Website of the Ministry of Natural Resources, with no modifications made to the base map boundaries.

约为-12℃。青海湖流域天然草地类型丰富,该区域草地的主要管理方式以放牧牦牛和藏羊为主,试验点草地类型为高寒草甸化草原,植被组成丰富(表1),土壤类型为高山草甸土<sup>[32]</sup>。

表1 试验区域植被群落组成概况

Table 1 Description of the vegetation community composition in the trial area

功能群 Functional group	物种 Species	功能群 Functional group	物种 Species
禾本科 Poaceae	西北针茅 <i>Stipa sareptana</i> var. <i>krylovii</i>	杂类草 Forb	鸡冠茶 <i>Sibbaldianthe bifurca</i>
	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>		白花枝子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>
	赖草 <i>Leymus secalinus</i>		猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>
	早熟禾 <i>Poa annua</i>		冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>
	洽草 <i>Koeleria macrantha</i>		蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>		毛莓草 <i>Sibbaldianthe adpressa</i>
	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>		白苞筋骨草 <i>Ajuga lupulina</i>
	芨芨草 <i>Neotrinia splendens</i>		车前 <i>Plantago asiatica</i>
	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>		狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>
莎草科 Cyperaceae	矮生嵩草 <i>Carex alatauensis</i>	鳞叶龙胆 <i>Gentiana squarrosa</i>	
	干生嵩草 <i>Carex aridula</i>	狗娃花 <i>Aster hispidus</i>	
豆科 Fabaceae	白花棘豆 <i>Oxytropis coerulea</i> f. <i>albiflora</i>	唐松草 <i>Thalictrum aquilegifolium</i> var. <i>sibiricum</i>	
	斜茎黄芪 <i>Astragalus laxmannii</i>	湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	
	青海苜蓿 <i>Medicago archiducis-nicolai</i>	北柴胡 <i>Bupleurum chinense</i>	
杂类草 Forb	披针叶野决明 <i>Thermopsis lanceolata</i>	蜆果芥 <i>Braya humilis</i>	
	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	达乌里秦艽 <i>Gentiana dahurica</i>	
	多茎委陵菜 <i>Potentilla multicaulis</i>	麻花艽 <i>Gentiana straminea</i>	

## 1.2 放牧试验设计

“高寒草地一家畜系统适应性管理技术平台”建立于2014年,试验平台建立之前的天然草地基况较均一,主要以放牧利用为主,试验设计以当地常见的草地利用方式为依据,以中度放牧(牧草利用率为50%~55%)为前提,设置了牦牛单牧、藏羊单牧、牦牛藏羊混牧(MG1:6、MG1:4、MG1:2)5个放牧处理(表2),同时建立了一个围封禁牧的对照处理,禁牧处理和放牧处理均设有3个重复,共有18个试验小区,每个放牧小区面积以牦牛[(3.7±0.7) kg]、藏羊[(1.2±0.2) kg]日干物质采食量1:3进行换算,放牧强度为3.85 sheep·hm<sup>-2</sup>。在平台建立后放牧时间为每年牧草生长季的6—10月,受试验地面积所限,为确保草地始终在中等放牧强度下,控制每月放牧时间为10 d,其余时间将家畜转移至临近草地放牧,整个放牧试验期间家畜完全处在自然采食状态,不补饲,每日仅对家畜补充充足水源。由海北州高原生态畜牧业科技示范园提供试验家畜,试验藏羊选用年龄约为1岁、体重为(30±2) kg的雄性个体(图1b),试验牦牛选用年龄约为1.5岁、体重为(100±5) kg的雄性个体(图1c),在试验前均进行免疫和驱虫,以确保试验期间的正常采食和代谢。

表2 放牧试验设计概况

Table 2 Trial description of different livestock assembly grazing

处理 Treatment	数量 Number		小区 Plot	
	牦牛 Yak	藏羊 Sheep	面积 Area (hm <sup>2</sup> )	数量 Number
禁牧 NG	0	0	0.05	3
藏羊单牧 SG	0	2	0.17	3
MG1:6	1	6	0.77	3
MG1:4	1	4	0.60	3
MG1:2	1	2	0.43	3
牦牛单牧 YG	1	0	0.26	3

NG: No grazing; SG: Only Tibetan sheep grazing; MG1:6: 牦牛藏羊1:6混牧 Yak and Tibetan sheep grazing mixed as 1:6; MG1:4: 牦牛藏羊1:4混牧 Yak and Tibetan sheep grazing mixed as 1:4; MG1:2: 牦牛藏羊1:2混牧 Yak and Tibetan sheep grazing mixed as 1:2; YG: Only yak grazing.

### 1.3 样品采集与测定

在放牧第6、7和8年进行了取样,即在2019、2020和2021年进行了植被调查。每年放牧前在每个放牧小区随机放置3个1 m×1 m×1 m的扣笼,在植被生长盛期8月中旬使用样方法对扣笼下的植被进行取样和调查,取样样方大小为0.5 m×0.5 m,记录测定样方中的物种数目、物种盖度(针刺法测定)、物种高度(每个物种测量5次)和植被总盖度<sup>[32]</sup>,在完成上述指标后齐地面收取地上部分,分种装入信封袋后带回实验室使用烘箱85℃恒温烘干至恒重后称量测定生物量。

### 1.4 数据处理

物种生态位和种间联结性的计算基于2019、2020和2021年的植被调查结果,计算群落各物种重要值( $P_i$ ),基于物种重要值的排序结果,选择重要值排序前12个优势物种进行生态位和种间联结性分析。生态位宽度选择Shannon指数( $B_s$ )和Levins指数( $B_L$ ),生态位重叠值和生态位相似比计算选择Pianka指数( $O_{ik}$ )和Schoener指数( $C_{ik}$ ),通过卡方检验方差比率(variance ratio, VR)和检验统计量(statistics, W)分析群落物种间的总体联结性,同时基于卡方检验( $\chi^2$ )、种间联结系数(AC)分析物种的种间联结性,计算公式如下<sup>[33]</sup>:

$$P_i = (Rh_i + Rc_i + Rb_i) / 3$$

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

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

$$O_{ik} = \sum_{j=1}^r P_{ij} P_{kj} / \sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \sum_{j=1}^r P_{kj}^2}$$

$$C_{ik} = 1 - 1/2 \left( \sum_{j=1}^r |P_{ij} - P_{kj}| \right)$$

$$VR = \frac{1}{r} \sum_{j=1}^r (T_j - t)^2 / \sum_{j=1}^s \left( 1 - \frac{r_i}{r} \right) \frac{r_i}{r}$$

$$W = VR \times r$$

$$\chi^2 = \frac{r(|ad - bc| - 0.5r)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

$$ad \geq bc, AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(b+d)}$$

$$ad < bc, d \geq a, AC = \frac{ad - bc}{(a+b)(a+c)}$$

$$ad < bc, d < a, AC = \frac{ad - bc}{(b+d)(c+d)}$$

式中: $P_i$ 为样方内第*i*个物种的重要值; $Rh_i$ 为样方内第*i*个物种的相对高度; $Rc_i$ 为样方内第*i*个物种的相对盖度; $Rb_i$ 为样方内第*i*个物种的相对生物量; $r$ 为样方总数; $P_{ij} = n_{ij}/N_i$ ,  $P_{kj} = n_{kj}/N_k$ ,  $n_{ij}$ ( $n_{kj}$ )为物种*i*(*k*)在样方*j*的重要值, $N_i$ ( $N_k$ )为物种*i*(*k*)在全部样方的重要值; $T_j$ 为样方*j*中出现的物种数; $t$ 为样方中物种平均数; $S$ 为总物种数; $r_i$ 为物种*i*出现的样方数; $a$ 为物种*i*和*k*同时出现的样方数; $b$ 为只有物种*k*出现的样方数; $c$ 为只有物种*i*出现的样方数; $d$ 为物种*i*和*k*都不出现的样方数。

不同放牧方式下群落Berger-parker指数( $d$ )、Shannon-Wiener多样性指数( $H_e$ )和Pielou均匀度指数 $J_e$ ,计算公式如下:

$$d = 1/P_{\max}$$

$$H_e = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

$$J_e = \frac{H_e}{\ln S'}$$

式中: $P_{\max}$ 为样方中重要值最大的物种重要值; $P_i$ 为样方内第*i*个物种的重要值; $S'$ 为样方内出现的物种数目。

## 1.5 数据分析和作图

采用 Excel 2019 (Microsoft)、SPSS 20.0 (SPSS Inc., 芝加哥, 美国)、R version 4.0.2 (R Development Core Team, 2013) 和 SigmaPlot 14.0 (Systat Software) 进行数据整理、统计分析和绘图, 在 Excel 中进行群落物种重要值排序, 在 R 4.0.2 中通过“spaa”包计算群落生态位和种间联结性, 通过 SigmaPlot 14.0 对优势物种重要值( $P_i$ )和生态位宽度( $B_s$ 、 $B_l$ )分别进行线性回归分析和作图, 对生态位重叠值( $O_{ik}$ )、生态位相似比( $C_{ik}$ )和种间联结系数(AC)分别进行线性回归分析和作图, 在 SPSS 20.0 中使用单因素方差分析方法比较不同方式下的功能群重要值、群落多样性和优势物种重要值的差异, 并运用 Duncan 氏法对数据进行处理间的多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 物种生态位和种间联结性

群落物种重要值比较结果排序前 12 位从大到小依次为矮生嵩草(0.202)、西北针茅(0.164)、星毛委陵菜(0.128)、早熟禾(0.093)、赖草(0.074)、洽草(0.069)、干生蒿草(0.060)、斜茎黄芪(0.030)、冷蒿(0.023)、狼毒(0.022)、多茎委陵菜(0.021)和 白花枝子花(0.016), 排序前 12 位的物种重要值总和为 0.902(图 2)。

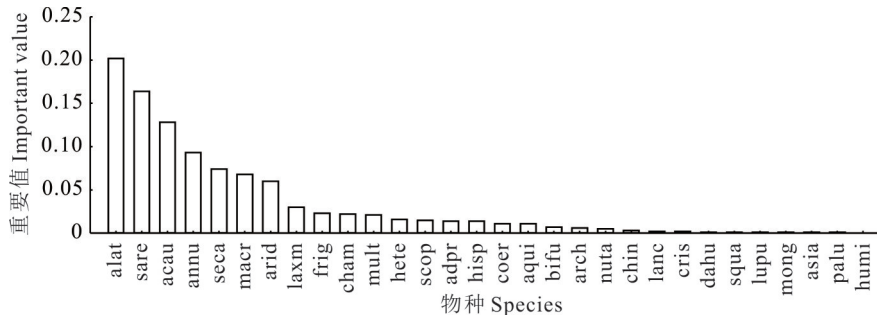


图 2 试验样地物种重要值排序

Fig. 2 Ranking of species importance values in the trial sites

alat: 矮生嵩草 *C. alataensis*; sare: 西北针茅 *S. sareptana* var. *krylovii*; acau: 星毛委陵菜 *P. acaulis*; annu: 早熟禾 *P. annua*; seca: 赖草 *L. secalinus*; macr: 洽草 *K. macrantha*; arid: 干生蒿草 *C. aridula*; laxm: 斜茎黄芪 *A. laxmannii*; frig: 冷蒿 *A. frigida*; cham: 狼毒 *S. chamaejasme*; mult: 多茎委陵菜 *P. multicaulis*; hete: 白花枝子花 *D. heterophyllum*; scop: 猪毛蒿 *A. scoparia*; adpr: 毛莓草 *S. adpressa*; hisp: 狗娃花 *A. hispidus*; coer: 白花棘豆 *O. coerulea* f. *albiflora*; aqui: 唐松草 *T. aquilegiifolium* var. *sibiricum*; bifu: 鸡冠茶 *S. bifurca*; arch: 青海苜蓿 *M. archiducis-nicolai*; nuta: 垂穗披碱草 *E. nutans*; chin: 北柴胡 *B. chinense*; lanc: 披针叶野决明 *T. lanceolata*; cris: 扁穗冰草 *A. cristatum*; dahu: 达乌里秦艽 *G. dahurica*; squa: 鳞叶龙胆 *G. squarrosa*; lupu: 白苞筋骨草 *A. lupulina*; mong: 蒲公英 *T. mongolicum*; asia: 车前 *P. asiatica*; palu: 湿生扁蕾 *G. paludosa*; humi: 巢果芥 *B. humilis*.

重要值排序前 12 的物种均具有较大的生态位宽度, 其 Shannon 指数和 Levins 指数的平均值分别为 4.728 和 102.720。狼毒生态位宽度最小, 其 Shannon 指数和 Levins 指数分别为 4.00 和 46.11。生态位宽度 Shannon 指数和 Levins 指数大于平均值的物种有矮生嵩草、西北针茅、赖草、早熟禾、洽草和星毛委陵菜(表 3)。

基于 12 个优势物种重要值和生态位宽度 Shannon 指数和 Levins 指数的回归分析结果表明, 重要值和生态位宽度之间存在极显著正相关关系( $P < 0.001$ ), 总体表现为重要值越大生态位宽度 Shannon 指数和 Levins 指数越大(图 3)。

试验点高寒草地生态系统群落中 12 个优势物种共组成了 66 个种对, 优势植物种的生态位相似比( $C_{ik}$ )和重叠值( $O_{ik}$ )的均值分别为 0.600 和 0.711。其中, 生态位相似比  $C_{ik} \geq 0.50$  的有 47 个种对, 占比为 71.21%, 相似比  $0 \leq C_{ik} < 0.5$  的有 19 个种对, 占比为 28.79%; 生态位重叠值  $O_{ik} \geq 0.50$  的有 61 个种对, 占比为 92.42%, 重叠值  $0 \leq O_{ik} < 0.5$  的有 5 个种对, 占比为 7.58%。赖草和洽草与矮生嵩草、西北针茅、早熟禾的生态位相似比相对较高, 冷蒿和狼毒种对的生态位相似比最低,  $C_{ik}$  为 0.228; 早熟禾与冷蒿和白花枝子花, 赖草和多茎委陵菜的生态位重叠

值相对较高,冷蒿与狼毒、多茎委陵菜、白花枝子花,狼毒与多茎委陵菜、白花枝子花的生态位重叠值相对较低。总体上,12个优势物种的生态位相似比和生态位重叠值均较高(表4)。

由12种优势物种总体关联性分析结果可知,该结果的方差比率( $VR$ )=0.0048,小于1,表明该草地群落优势物种总体为负关联。卡方临界值(0.95,162)=192.7001,卡方临界值(0.05,162)=133.5725,总体联结性检验统计量为0.7795,检验统计量<卡方临界值,表明试验点所在的草地生态系统群落12种优势物种总体呈现为显著负联结(表5)。

种间联结性分析结果表明,12个优势物种组成的66个种对中,有18个种对呈正联结,占比为27.27%,有48个种对呈负联结,占比为72.73%,正负联结比为37.49%,其中显著正联结有2个种对,

表3 优势植物种重要值与生态位宽度

Table 3 The important value and niche breadth of dominant plants

编号 No.	优势物种 Dominant species	重要值 Importance value	生态位宽度 Niche breadth	
			$B_s$	$B_i$
1	矮生蒿草 <i>C. alatauensis</i>	0.20	4.95	134.98
2	西北针茅 <i>S. sareptana</i> var. <i>krylovii</i>	0.16	4.99	133.82
3	星毛委陵菜 <i>P. acaulis</i>	0.13	4.86	113.20
4	早熟禾 <i>P. annua</i>	0.09	4.96	131.26
5	赖草 <i>L. secalinus</i>	0.07	4.98	132.94
6	洽草 <i>K. macrantha</i>	0.07	4.90	126.83
7	干生藁草 <i>C. aridula</i>	0.06	4.76	98.57
8	斜茎黄芪 <i>A. laxmannii</i>	0.03	4.79	101.14
9	冷蒿 <i>A. frigida</i>	0.02	4.37	51.56
10	狼毒 <i>S. chamaejasme</i>	0.02	4.00	46.11
11	多茎委陵菜 <i>P. multicaulis</i>	0.02	4.59	82.41
12	白花枝子花 <i>D. heterophyllum</i>	0.02	4.58	79.82

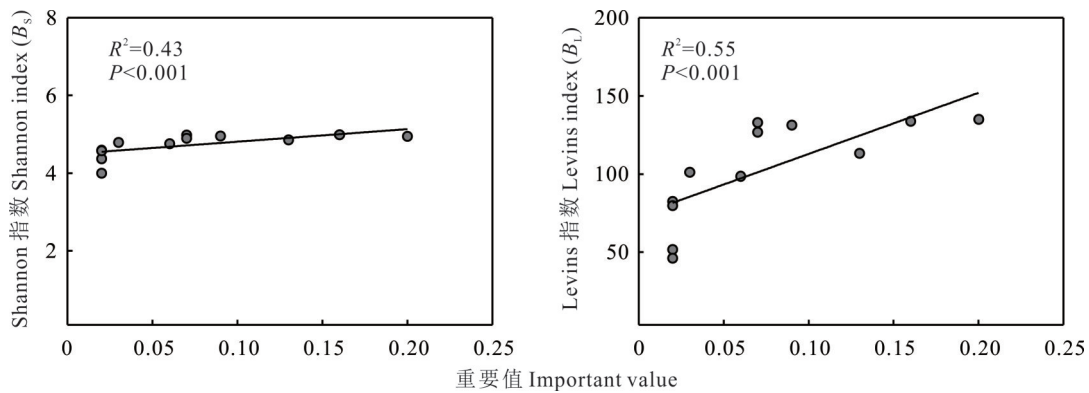


图3 优势植物种重要值与生态位宽度回归分析

Fig. 3 Regression analysis of important value and niche breadth of dominant plant species

占比为3.03%,显著负联结有1个种对,占比为1.52%,不显著联结有63个种对,显著联结与不显著联结比为4.76%,整体而言群落优势物种间主要呈不显著负联结(表6)。

将12个优势物种的种间联结系数( $AC$ )与生态位相似比( $C_{ik}$ )和生态位重叠值( $O_{ik}$ )分别进行回归分析。结果表明,优势物种的种间联结系数与生态位相似比和生态位重叠值均呈极显著正相关关系( $P<0.001$ ),结合生态位相似比和重叠值的分布规律可知,生态位相似比和生态位重叠值主要分布在联结系数0值的左侧,且主要集中在0值附近,表明该群落当中物种联结性越差,生态位相似比和生态位重叠值越大(图4)。

### 2.2 不同放牧方式对群落物种重要值及多样性的影响

优势物种重要值在不同放牧方式下的分析结果(表5)表明,与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4和YG矮生蒿草重要值有所增加,MG1:2矮生蒿草重要值有所降低,但均无显著差异( $P>0.05$ );与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4、MG1:2和YG西北针茅重要值均有所增加,其中MG1:6差异显著( $P<0.05$ );与NG相比,SG、MG1:4、MG1:2和YG星毛委陵菜重要值有所增加,MG1:6星毛委陵菜重要值有所降低,但均无显著差异( $P>0.05$ );与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4、MG1:2和YG早熟禾重要值有所降低,但均无显著差异( $P>0.05$ );与NG相比,SG和

表4 优势植物种生态位相似比与重叠值

Table 4 The ecological niche similarity ratio and overlap value of dominant plant species

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		0.786	0.821	0.801	0.813	0.860	0.677	0.814	0.747	0.829	0.770	0.743
2	0.782		0.759	0.793	0.848	0.810	0.829	0.761	0.651	0.749	0.880	0.809
3	0.752	0.698		0.634	0.626	0.674	0.713	0.689	0.682	0.671	0.565	0.561
4	0.790	0.786	0.683		0.805	0.832	0.805	0.846	0.919	0.747	0.886	0.930
5	0.807	0.845	0.678	0.810		0.807	0.777	0.792	0.776	0.790	0.905	0.857
6	0.834	0.788	0.713	0.818	0.788		0.740	0.739	0.811	0.655	0.749	0.761
7	0.579	0.711	0.665	0.697	0.669	0.652		0.574	0.703	0.555	0.569	0.597
8	0.704	0.662	0.651	0.742	0.691	0.660	0.582		0.715	0.608	0.592	0.747
9	0.461	0.404	0.460	0.576	0.483	0.517	0.508	0.511		0.241	0.269	0.368
10	0.485	0.440	0.428	0.443	0.465	0.395	0.379	0.410	0.228		0.276	0.232
11	0.602	0.691	0.482	0.702	0.713	0.604	0.521	0.534	0.340	0.370		0.581
12	0.571	0.625	0.471	0.725	0.664	0.604	0.537	0.663	0.457	0.305	0.571	

注：表中左下方为生态位相似比，右上方为生态位重叠值。

Note: The bottom left represents niche similarity ratio, and the top right represents niche overlap value.

表5 优势植物种总体联结性

Table 5 The overall association of dominant plant species

方差比率 Variance ratio (VR)	检验统计量 Statistic (W)	卡方临界值 $\chi^2$ threshold		检验结果 Inspection result
		(0.05,162)	(0.95,162)	
0.0048	0.7795	133.5725	192.7001	显著负联结 Significant negative correlation

MG1:6 赖草重要值有所增加, MG1:4、MG1:2 和 YG 赖草重要值有所降低, 其中仅 MG1:4 存在显著差异 ( $P < 0.05$ ); 与 NG 相比, SG、MG1:6、MG1:4、MG1:2 和 YG 洽草重要值均有所增加, 其中仅 YG 存在显著差异 ( $P < 0.05$ ); 与 NG 相比, SG、MG1:6、MG1:4 和 MG1:2 干生藁草重要值有所增加, YG 干生藁草重要值有所降低, 但均无显著差异 ( $P > 0.05$ ); 与 NG 相比, SG、MG1:6、MG1:4、MG1:2 和 YG 斜茎黄芪重要值均有所降低, 其中 SG、MG1:6、MG1:4、YG 存在显著差异 ( $P < 0.05$ ); 与 NG 相比, SG、MG1:4 和 MG1:2 冷蒿重要值有所增加, MG1:6 和 YG 冷蒿重要值有所降低, 其中 MG1:2 差异显著 ( $P < 0.05$ ); 与 NG 相比, SG 狼毒重要值有所增加, MG1:6、MG1:4、MG1:2 和 YG 狼毒重要值有所降低, 但均无显著差异 ( $P > 0.05$ ); 与 NG 相比, MG1:6 和 YG 多茎委陵菜重要值有所增加, SG、MG1:4 和 MG1:2 多茎委陵菜重要值有所降低, 但均无显著差异 ( $P > 0.05$ ); 与 NG 相比,

表6 优势植物种间联结性  $\chi^2$  检验Table 6 The inspection results of interspecific associations  $\chi^2$  of dominant plants

编号 No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2	-										
3	-	-									
4	-	-	-								
5	-	+	-	-							
6	+	-	-	+	-						
7	-	+	+	-	-	-					
8	-	-	-	+	-	-	-				
9	-	-	-	+	-	+	+	+			
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
11	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	
12	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+

+\*: 显著正联结 A significant positive association; + 为不显著正联结 A nonsignificant positive association; -\*: 显著负联结 A significant negative association; - 为不显著负联结 A nonsignificant negative association.

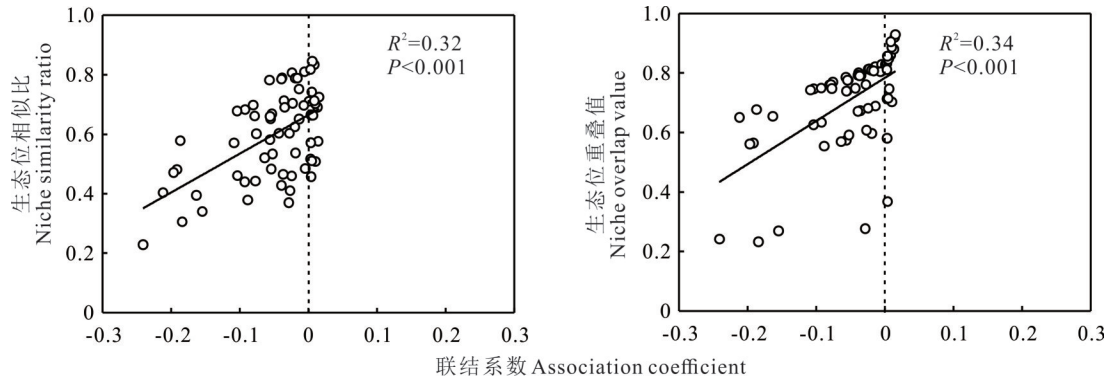


图 4 优势植物种间联结性与生态位相似比和生态位重叠值回归分析

Fig. 4 Regression analysis of interspecific association, niche similarity ratio and overlap value among dominant plant species

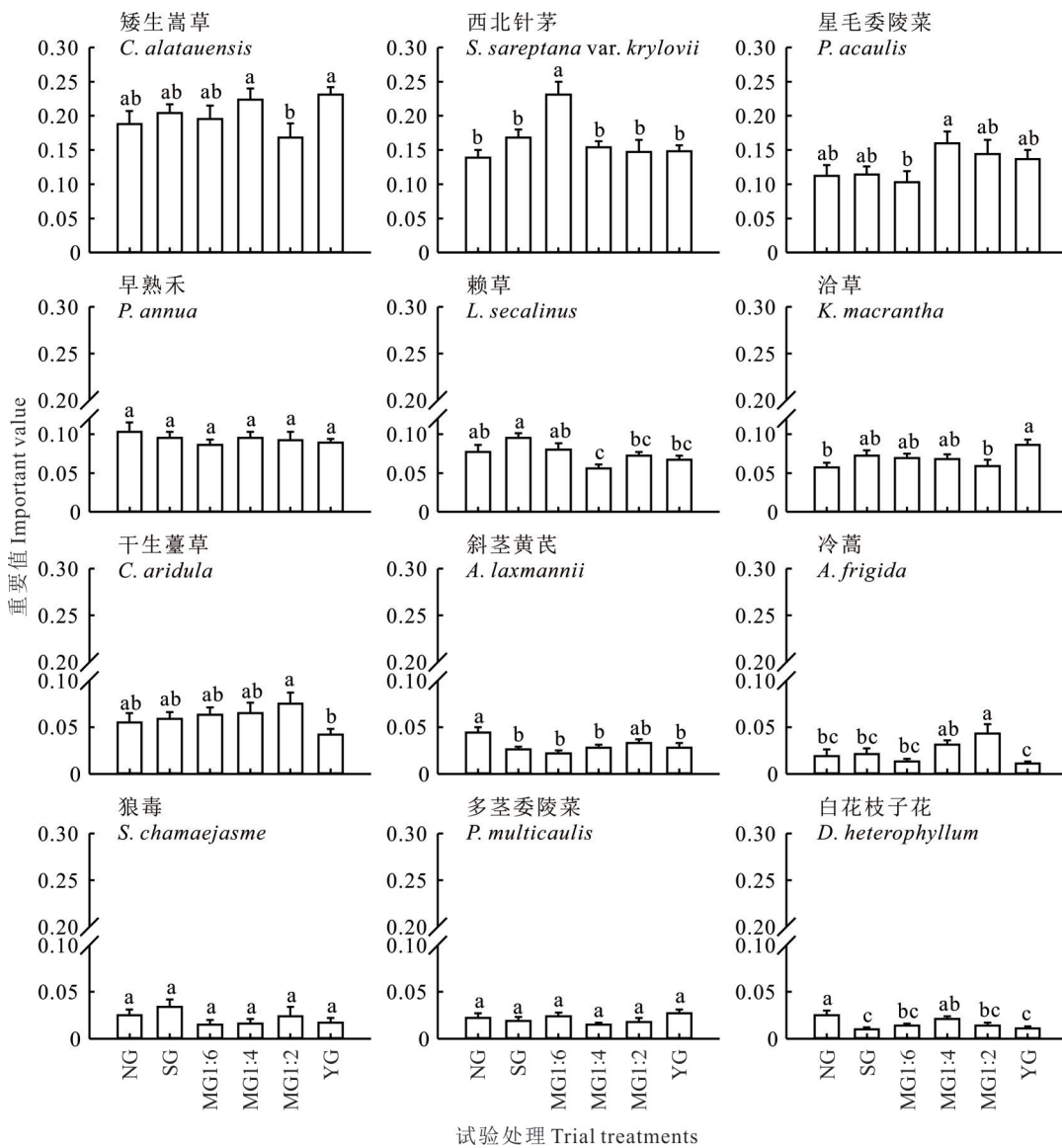


图 5 不同放牧方式对优势植物种重要值的影响

Fig. 5 Effect of different livestock assembly grazing on the importance value of dominant species

NG: 禁牧 No grazing; SG: 藏羊单牧 Only Tibetan sheep grazing; MG1:6: 牦牛藏羊 1:6 混牧 Yak and Tibetan sheep grazing mixed as 1:6; MG1:4: 牦牛藏羊 1:4 混牧 Yak and Tibetan sheep grazing mixed as 1:4; MG1:2: 牦牛藏羊 1:2 混牧 Yak and Tibetan sheep grazing mixed as 1:2; YG: 牦牛单牧 Only yak grazing; 不同小写字母代表不同处理之间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 下同. Different lowercase letters indicate significant differences among the different treatments at the 0.05 level, the same below.

SG、MG1:6、MG1:4、MG1:2和YG白花枝子花重要值均有所降低,其中SG、MG1:6、MG1:2、YG差异显著( $P < 0.05$ )。

与NG相比,SG、MG1:6和YG中禾本科重要值有所增加,MG1:4和MG1:2禾本科重要值有所降低,但均无显著差异( $P > 0.05$ );与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4和YG莎草科重要值有所增加,但均无显著差异( $P > 0.05$ );与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4和MG1:2中豆科重要值有所降低,YG豆科重要值有所增加,但均无显著差异( $P > 0.05$ );与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4和YG杂类草重要值有所降低,MG1:2杂类草重要值有所增加,其中SG、MG1:6差异显著( $P < 0.05$ )。基于功能群重要值分析和比较结果,与莎草科和豆科相比禾本科和杂类草对放牧方式更为敏感(表7和图6)。

表7 不同放牧方式对植被功能群重要值的影响

Table 7 Effect of different livestock assembly grazing on the importance values of vegetation functional groups

处理 Treatment	禾本科 Poaceae	莎草科 Cyperaceae	豆科 Fabaceae	杂类草 Forbs
NG	0.389±0.018Abc	0.243±0.018Ca	0.056±0.009Dab	0.312±0.013Bab
SG	0.437±0.021Aab	0.263±0.013Ba	0.048±0.008Cab	0.251±0.019Bcd
MG1:6	0.473±0.020Aa	0.258±0.019Ba	0.037±0.005Cb	0.232±0.016Bd
MG1:4	0.374±0.012Ac	0.289±0.012Ba	0.048±0.005Cab	0.289±0.015Babc
MG1:2	0.375±0.021Ac	0.243±0.015Ba	0.048±0.004Cab	0.334±0.018Aa
YG	0.397±0.011Abc	0.273±0.011Ba	0.060±0.009Ca	0.270±0.013Bbcd

注:不同大写字母表示同一处理不同功能群之间差异显著,不同小写字母表示同一功能群不同处理间差异显著( $P < 0.05$ )。

Note: The capital letters indicate significant differences among different functional groups under the same treatment, while different lowercase letters indicate significant differences among different treatments within the same functional group at the 0.05 level.

群落各生物多样性指数的分析结果表明,与NG相比,SG、MG1:2和YG优势度指数有所增加,MG1:6和MG1:4优势度指数有所降低,但均无显著差异( $P > 0.05$ ),优势度指数排序结果为SG>YG>MG1:2>NG>MG1:4>MG1:6;与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4、MG1:2和YG多样性指数均有所降低,其中仅MG1:6存在显著差异( $P < 0.05$ ),多样性指数排序结果为NG>YG>SG>MG1:4>MG1:2>MG1:6;与NG相比,SG、MG1:6、MG1:4、MG1:2和YG均匀度指数均有所降低,其中仅MG1:6存在显著差异( $P < 0.05$ ),均匀度指数排序结果为NG>SG>YG>MG1:4>MG1:2>MG1:6(图7)。

### 3 讨论

群落的植被组成基于每个物种独特的生态和生理特性,使其与环境中各类生态和生物因子之间形成了独特的相互关系,并且会依据生态和生物因子的变化形成独特的分布格局<sup>[12]</sup>,而物种重要值排序结果表明,矮生蒿草、西北针茅、星毛委陵菜、早熟禾、赖草、洽草、干生藁草、斜茎黄芪、冷蒿、狼毒、多茎委陵菜和白花枝子花等物种在群落中具有不同的重要值,是植物长期与环境以及物种间相互作用所形成的空间格局。Costa等<sup>[34]</sup>认为重要值和生态位宽度较大的物种对于资源的利用能力和效率以及适应环境胁迫的能力更强,植物的生态位宽度反映的不仅仅是物种利用资源的特化水平和多样化水平,而且与群落物种间的相互适应和相互作用密切相关,重要值和生

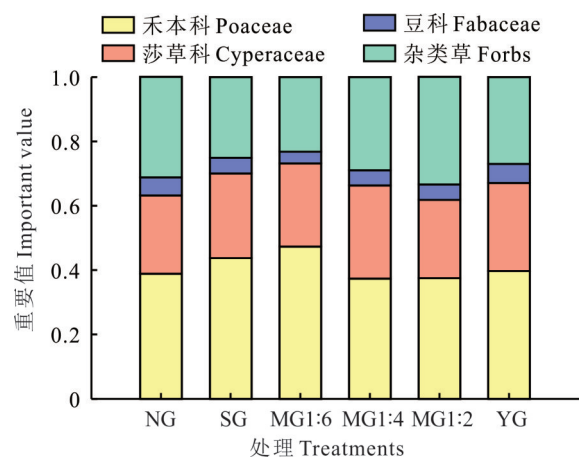


图6 不同放牧方式对植被功能群重要值的影响

Fig. 6 Effect of different livestock assembly grazing on the importance values of vegetation functional groups

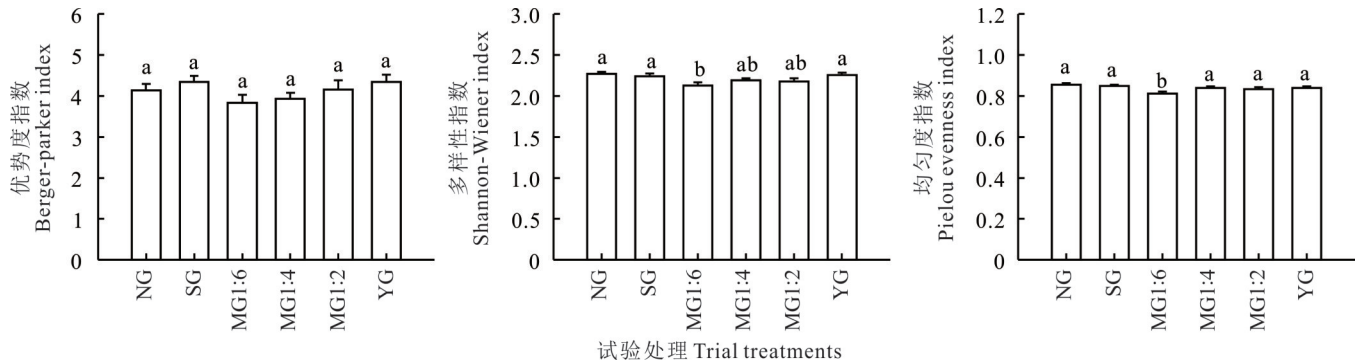


图 7 不同放牧方式对群落多样性指数的影响

Fig. 7 Effect of different livestock assembly grazing on community diversity indices

生态位宽度反映了植被的环境适应能力<sup>[21-22]</sup>。本研究中,重要值总和为 0.902 的 12 个物种均具有较大的生态位宽度,而且基于优势物种重要值和生态位宽度的回归分析结果表明,生态位宽度和物种重要值之间存在显著正相关关系,表明群落中各优势物种均具有较强的竞争适应能力,且重要值越大竞争能力越强,进而对维持群落内部环境以及稳定性起着重要的作用。群落的稳定性在于保持了群落或生态系统结构的完整性和功能的正常性,也即各物种在资源利用的方式和效率间存在稳定的相互关系,生态位宽度大的物种与生态位宽度窄的物种间对于资源的竞争能力保持着一种较稳定的差异,物种的生态位宽度大则适应环境的能力就强,抗干扰能力就强,对于稳定的种间关系贡献就越大,有利于增强群落恢复力稳定性和抵抗力稳定性。

群落内部物种间由于长期对相同环境特征的适应性,使得物种间存在一定的生物或生态学相似性,在一定程度上使物种对资源的竞争存在重叠,从生态位理论的角度来看,如果要进一步揭示物种种间关系,以及种间对可利用资源的共享程度,则需要从生态位相似性和重叠性的角度去探究物种间的相互关系,生态位相似比和重叠值反映了种间对资源利用的相似程度和竞争关系<sup>[35]</sup>。本研究当中赖草和洽草与矮生嵩草、西北针茅、早熟禾的生态位相似比相对较高,在一定程度上与该理论相吻合,同科或同功能群的物种具有一定程度的生物学相似性,其在资源的利用和竞争方面则更为激烈,生态位相似性更高。此外,许多研究结果表明,较大的生态位宽度伴随着较高的生态位重叠<sup>[33]</sup>,本研究结果也表明较大重要值和生态位宽度对应较大的生态位重叠值,矮生嵩草和西北针茅均具有较大的生态位宽度和较高的重要值,二者的生态位重叠值最大,资源竞争能力也是最强的,而星毛委陵菜生态位宽度相对较小,与矮生嵩草、西北针茅的生态位相似性和生态位重叠值也相对较低,表明了星毛委陵菜在资源的利用方面与矮生嵩草和西北针茅之间存在较大的差异。种间联结性反映了物种在空间分布上的相互关联性,正的联结性在一定程度上指示了物种之间相互依存、相互促进的关系,有利于一方或双方的生长,负的联结性表明物种的种间关系可能不利于一方或双方的生长,所以种间联结性是群落中物种相互影响、相互作用有机联系的直观反映<sup>[24]</sup>。种间联结性分析作为反映种间关系的一种方法被广泛用于研究植被种间相互作用的研究中,优势物种种间联结性分析结果表明,群落物种间主要以弱的负联结性为主,表明优势物种相对独立,无显著的相互依存关系或者显著的相互排斥作用,而优势物种生态位相似性和生态位重叠值均较大,表明物种具有极强的环境适应能力和抗干扰能力,优势物种又是草地生态系统结构和功能的主要推动者和维护者,从而反映了适度干扰下群落具有较强的抵抗力稳定性和恢复力稳定性。

放牧管理对草地生态系统的影响是多方面的和复杂的,由多种因素共同作用所产生,一方面受家畜的践踏、啃食和排泄影响,另一方面由植被组成及区域气候特点所决定。放牧过程是植被适应放牧引起的生境变化过程,外在表现就在于物种优势度和群落组成产生改变和更替。放牧方式和强度均会对草地植被群落特征产生不同的影响,放牧对于草地群落的结构、物种组成和多样性起着至关重要的作用<sup>[36-37]</sup>。早期放牧的相关研究认为,中度干扰时群落内物种间的竞争关系能够有效地维持在一个平衡状态而使群落多个物种得以共存<sup>[38]</sup>,而 Grime<sup>[39]</sup>和 Connell<sup>[40]</sup>的理论研究提出的中度干扰假说成为最具影响力的学说,也即放牧干扰下的补偿性生长、适度放牧利

用有利于促进草地更高的生产力和物种多样性。事实上适度干扰能够有效地增加草地生态系统各界面资源的异质性,从而为竞争力差的伴生种和稀有种创造了相对适宜的生存空间和环境使其具有适应的生态位,进而维持草地群落较高的生物多样性<sup>[38]</sup>,大量的研究表明草地多样性与放牧强度之间存在着“驼峰”曲线关系<sup>[41-43]</sup>,表明适度放牧利用有利于植物多样性,同时也有一些研究结果表明,相较于放牧利用,草地禁牧更能使得植物多样性维持在较高的水平<sup>[44-45]</sup>。草地放牧生态系统是土—草—畜三位一体的统一系统,而稳定的草地放牧系统,不是由单一的体系所维持,而是整个系统处在相对平衡的状态<sup>[46]</sup>。针对草地植被稳定性,草地植被群落对放牧的抵抗力主要表现在放牧条件下的植被适应能力,不同的物种其抵抗的响应机制并不相同,主要包括避牧性和耐牧性两种机制,此外植被对于放牧干扰的恢复力稳定性也是草地稳定性衡量的重要指标,即在过度放牧后植被生产力下降,但经过一段时间的恢复后其结构和功能能够恢复到放牧干扰前的状态,仍具有较好的稳定性<sup>[47]</sup>。本研究结果表明,在经过一段时间的不同放牧利用,该草地多样性在禁牧和放牧处理下均维持了较高的水平,这既可以用中度干扰理论解释,同时也与物种较大的生态位宽度有关,相较于植物群落中的非优势种,矮生嵩草、西北针茅和星毛委陵菜等优势种具有较高的生态位,其对环境的适应能力和对资源的竞争力更强,维持了群落植被界面的稳定性。多样化家畜放牧理论认为,多种家畜的组合放牧方式能够增加草地植被生态过程的异质性,从而提高草地生态系统的复杂性,增强放牧草地生态系统的多样性和稳定性,认为混牧优于单牧<sup>[10]</sup>,而本研究结果表明,存在两种单牧对草地多样性的影响优于3种混牧方式的趋势,这可能与具体的草地类型和植被组成有关,单牧由于家畜的偏食性,部分植被不被采食或少被采食,而能有效地增加干扰过程的异质性,而混牧可能使草地利用更为充分均匀,但是由于各处理间无显著差异,且衡量草地生态系统的健康程度需要从多个方面进行综合性的考虑,其混牧与单牧以及禁牧之间的联系与区别仍需进一步通过多尺度的综合研究加以强化和深入。

#### 4 结论

综上所述,群落物种生态位特征和种间联结性的研究表明,优势物种较好的空间结构和种间关系增强了草地生态系统的抵抗力稳定性和恢复力稳定性。矮生嵩草和星毛委陵菜是群落当中的优势物种和主要建群种,有着较高的重要值,同时对应了相对较高的生态位宽度,对资源的利用强度和效率高于其他物种,对于群落的稳定性具有重要的意义。不同的放牧方式下,高寒草地生态系统对中度放牧干扰的敏感性从物种到功能群再到群落逐渐降低,基于优势种高的生态位宽度和弱的种间联结性,中度放牧条件下不同放牧方式维持了高寒草地生态系统的多样性和稳定性。

#### 参考文献 References:

- [1] Stevens N, Bond W, Feurdean A, *et al.* Grassy ecosystems in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources*, 2022, 47(1): 261–289.
- [2] Zhao G L. Trends in grassland science: Based on the shift analysis of research themes since the early 1900s. *Fundamental Research*, 2023, 3(2): 201–208.
- [3] Olofsson J. Effects of simulated reindeer grazing, trampling, and waste products on nitrogen mineralization and primary production. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2009, 41(3): 330–338.
- [4] Bullock J M, Pakeman R J. Grazing of lowland heath in England: Management methods and their effects on heathland vegetation. *Biological Conservation*, 1997, 79(1): 1–13.
- [5] Rook A J, Dumont B, Isselstein J, *et al.* Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures—a review. *Biological Conservation*, 2004, 119(2): 137–150.
- [6] Olofsson J, Hulme P E, Suominen O O. Importance of large and small mammalian herbivores for the plant community structure in the forest tundra ecotone. *Oikos*, 2004, 106(2): 324–334.
- [7] Han O, Ritchie M E. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, 13(7): 261–265.
- [8] Sitters J, Olde Venterink H. The need for a novel integrative theory on feedbacks between herbivores, plants and soil nutrient cycling. *Plant and Soil*, 2015, 396: 421–426.

- [9] Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang D, *et al.* Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2019, 116(13): 6187–6192.
- [10] Wang L, Zhang M N, Xu M, *et al.* A scientific basis for promoting grassland ecosystem multifunctionality by diversifying grazing livestock: a review. *Chinese Science Bulletin*, 2021, 66(30): 3791–3798.  
王岭, 张敏娜, 徐曼, 等. 草地多功能提升的多样化家畜放牧理论及应用. *科学通报*, 2021, 66(30): 3791–3798.
- [11] Dueñas M A, Hemming D J, Roberts A, *et al.* The threat of invasive species to IUCN-listed critically endangered species: a systematic review. *Global Ecology and Conservation*, 2021, 26: e01476.
- [12] Ye P C, Zhang G F, Zhao X, *et al.* Potential geographical distribution and environmental explanations of rare and endangered plant species through combined modeling: a case study of Northwest Yunnan, China. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(19): 13052–13067.
- [13] Isbell F, Craven D, Connolly J, *et al.* Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, 526(7574): 574–577.
- [14] Tilman D, Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 1994, 367(6461): 363–365.
- [15] Loreau M, De Mazancourt C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 2013, 16(S1): 106–115.
- [16] Dale M R. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 1–2.
- [17] Li Y, Hu X K, Wei H D, *et al.* Spatial patterns of the main populations of the natural vegetation community in the south margin area of Tenggeli Desert. *Journal of Northwest Forestry University*, 2017, 32(2): 67–72.  
李亚, 胡小柯, 魏怀东, 等. 腾格里沙漠南缘天然群落主要种群空间分布格局研究. *西北林学院学报*, 2017, 32(2): 67–72.
- [18] May F, Huth A, Wiegand T. Moving beyond abundance distributions: neutral theory and spatial patterns in a tropical forest. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2015, 282(1802): 20141657.
- [19] Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk*, 1917, 34(4): 427–433.
- [20] Levins R. *Evolution in changing environments*. Princeton: Princeton University Press, 1968: 178–213.
- [21] May R M. On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology*, 1974, 5(1): 297–332.
- [22] Laland K N, Odling-Smee F J, Feldman M W. Evolutionary consequences of niche construction: a theoretical investigation using two-locus theory. *Journal of Evolutionary Biology*, 1996, 9(3): 293–316.
- [23] Pulla S, Suresh H S, Dattaraja H S, *et al.* Multidimensional tree niches in a tropical dry forest. *Ecology*, 2017, 98(5): 1334–1348.
- [24] Ma Y M, Li Q H, Pan S P, *et al.* Niche and interspecific associations of *Pseudoanabaena limnetica*—exploring the influencing factors of its succession stage. *Ecological Indicators*, 2022, 138: 108806.
- [25] Ruifrok J L, Postma F, Olf H, *et al.* Scale-dependent effects of grazing and topographic heterogeneity on plant species richness in a Dutch salt marsh ecosystem. *Applied Vegetation Science*, 2014, 17(4): 615–624.
- [26] Meyers L M, Dekeyser E S, Norland J E. Differences in spatial autocorrelation (SAc), plant species richness and diversity, and plant community composition in grazed and ungrazed grasslands along a moisture gradient, North Dakota, USA. *Applied Vegetation Science*, 2014, 17(1): 53–62.
- [27] Alrababah M A, Alhamad M A, Suwaileh M, *et al.* Biodiversity of semi-arid Mediterranean grasslands: impact of grazing and afforestation. *Applied Vegetation Science*, 2007, 10(2): 257–264.
- [28] Wu Y L, Wei Z J, Yun X J, *et al.* Effects of continuous grazing on niche and ecological attribute of plant populations in *Stipa breviflora* desert steppe. *Chinese Journal of Grassland*, 2018, 40(2): 81–88.  
吴艳玲, 卫智军, 运向军, 等. 放牧对短花针茅荒漠草原植物种群生态位及生态属性的影响. *中国草地学报*, 2018, 40(2): 81–88.
- [29] Zheng W, Dong Q M, Li S X, *et al.* Effects of grazing on niche of major plant populations in alpine steppe in Qinghai Lake region. *Pratacultural Science*, 2013, 30(12): 2040–2046.  
郑伟, 董全民, 李世雄, 等. 放牧对环青海湖高寒草原主要植物种群生态位的影响. *草业科学*, 2013, 30(12): 2040–2046.
- [30] Dong Q M, Zhao X Q, Ma Y S, *et al.* Niche of main plant populations on a warm-seasonal pastureland of alpine *Kobresia parva* meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(11): 1323–1327.  
董全民, 赵新全, 马玉寿, 等. 高寒小嵩草草甸暖季草场主要植物种群的生态位. *生态学杂志*, 2006, 25(11): 1323–1327.
- [31] Wang X F, Wu Y X, Xiao H L, *et al.* Features of soil aggregates and plant interspecific affinity along degraded alpine

- grasslands in Three Rivers region. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(9): 2001–2009.
- 王晓芬, 吴玉鑫, 肖海龙, 等. 三江源退化高寒草原植物种间亲和性和土壤团聚体特征. *草地学报*, 2021, 29(9): 2001–2009.
- [32] Feng B, Dong Q M, Liu W T, *et al.* Response mechanisms of *Kobresia humilis* to grazing of yaks and Tibetan sheep. *Pratacultural Science*, 2022, 39(6): 1129–1139.
- 冯斌, 董全民, 刘文亭, 等. 矮生嵩草对牦牛和藏羊放牧的响应机制. *草业科学*, 2022, 39(6): 1129–1139.
- [33] Li J T, Mu J, Shen K P, *et al.* Niche and interspecific association of dominant woody plants in *Camellia luteoflora* community. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(1): 283–294.
- 李锦婷, 穆君, 申开平, 等. 小黄花茶群落优势木本植物生态位及种间联结性. *生态学报*, 2024, 44(1): 283–294.
- [34] Costa D S, Gerschlauer F, Kiese R, *et al.* Plant niche breadths along environmental gradients and their relationship to plant functional traits. *Diversity and Distributions*, 2018, 24(12): 1869–1882.
- [35] Chen B, Zhou X M. Analyses of niche breadths and overlaps of several plant species in three *Kobresia* communities of an alpine meadow. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1995, 19(2): 158–169.
- 陈波, 周兴民. 三种嵩草群落中若干植物种的生态位宽度与重叠分析. *植物生态学报*, 1995, 19(2): 158–169.
- [36] Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, *et al.* Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 2005, 179(1): 83–91.
- [37] Augustine D J, Derner J D, Milchunas D, *et al.* Grazing moderates increases in C<sub>3</sub> grass abundance over seven decades across a soil texture gradient in shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28(3): 562–572.
- [38] Huston M. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 1979, 113(1): 81–101.
- [39] Grime J P. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, 1973, 1: 151–167.
- [40] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302–1310.
- [41] Wu N, Liu J, Yan Z. Grazing intensity on the plant diversity of alpine meadow in the eastern Tibetan plateau. *Rangifer*, 2004, 24(4): 9–15.
- [42] Ren H, Schönbach P, Wan H, *et al.* Effects of grazing intensity and environmental factors on species composition and diversity in typical steppe of Inner Mongolia, China. *PLoS One*, 2012, 7(12): e52180.
- [43] Yang D L, Han G D, Hu Y G, *et al.* Effects of grazing intensity on plant diversity and aboveground biomass of *Stipa baicalensis* grassland. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(12): 1470–1475.
- 杨殿林, 韩国栋, 胡跃高, 等. 放牧对贝加尔针茅草原群落植物多样性和生产力的影响. *生态学杂志*, 2006, 25(12): 1470–1475.
- [44] Deng L, Sweeney S, Shangguan Z. Grassland responses to grazing disturbance: plant diversity changes with grazing intensity in a desert steppe. *Grass and Forage Science*, 2014, 69(3): 524–533.
- [45] Zhao L P, Gillet F. Long-term effects of grazing exclusion on aboveground and belowground plant species diversity in a steppe of the Loess Plateau, China. *Plant Ecology & Evolution*, 2011, 144(3): 313–320.
- [46] Wang Z W. Effect of stocking rate on ecosystem stability of *Stipa breviflora* desert steppe. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2009.
- 王忠武. 载畜率对短花针茅荒漠草原生态系统稳定性的影响. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009.
- [47] Olofsson J. Plant diversity and resilience to reindeer grazing. *Arctic Antarctic & Alpine Research*, 2006, 38(1): 131–135.