DOI: 10. 11686/cyxb2024477
http://cyxb. magtech. com. cn
刘泽华, 陈林, 张雅琪, 等. 灌丛化对荒漠草原猪毛蒿群落物种生态位和种间联结性的影响. 草业学报, 2025, 34(10): 1—15.
LIU Ze-hua, CHEN Lin, ZHANG Ya-qi, *et al*. The impact of shrub encroachment on species niches and interspecific associations of the *Artemisia scoparia* community in desert grassland. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(10): 1—15.

灌丛化对荒漠草原猪毛蒿群落物种生态位和种间联结性的影响

刘泽华[1,2,3], 陈林[1,2,3*], 张雅琪[4], 龙进潇[4], 李学斌[4], 庞丹波[1,2,3]
(1. 宁夏大学生态环境学院, 宁夏 银川 750021; 2. 西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 宁夏 银川 750021; 3. 西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 宁夏 银川 750021; 4. 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏 银川 750021)

摘要: 为探究灌丛化对猪毛蒿群落物种生态位和种间联结性的影响, 选取荒漠草原中沙冬青灌丛化样地开展植被调查。采用生态位宽度、生态位重叠、去趋势对应分析(DCA)、方差比率、χ^2检验、联结系数(AC)、匹配系数(OI)和Spearman秩相关检验方法对猪毛蒿群落物种进行生态位和种间联结性的相关分析。结果表明: 猪毛蒿群落包含草本植物17种, 半灌木植物3种, 主要以禾本科和豆科植物为主, 群落组成复杂; 灌丛化导致猪毛蒿群落物种重要值和生态位宽度发生变化, 其中随着灌丛化程度的降低, 猪毛蒿的重要值和生态位宽度逐渐提高; 中度灌丛化样地中猪毛蒿和多数物种表现出更高的生态位重叠, 尤其与猪毛菜之间的生态位重叠值为0.87, 表明两者在资源需求上具有较高的相似性; DCA排序结果表明在重度、中度和轻度灌丛化样地中, 物种分布呈明显聚类现象, 猪毛蒿和较多物种占有相似的生态位, 而未灌丛化样地中物种分布较为松散; 重度、中度、轻度灌丛化和未灌丛化样地猪毛蒿群落总体联结性分别表现为不显著负联结、不显著正联结、不显著负联结和不显著负联结; χ^2检验、联结系数(AC)、匹配系数(OI)和Spearman秩相关检验结果和总体联结性结果一致, 物种间联结关系相对松散, 独立程度较低, 群落结构尚不成熟。综上, 灌丛化会改变荒漠草原猪毛蒿群落物种生态位和种间联结性, 导致猪毛蒿群落处于不稳定状态。在灌丛化草地生态系统恢复过程中, 建议选择和猪毛蒿等优势物种呈正联结关系的组合, 以形成更为稳定的群落结构, 从而增强草地的生态稳定性和恢复性。

关键词: 灌丛化; 猪毛蒿群落; 生态位; 种间联结性

The impact of shrub encroachment on species niches and interspecific associations of the *Artemisia scoparia* community in desert grassland

LIU Ze-hua[1,2,3], CHEN Lin[1,2,3*], ZHANG Ya-qi[4], LONG Jin-xiao[4], LI Xue-bin[4], PANG Dan-bo[1,2,3]
1. *College of Ecological Environment*, *Ningxia University*, *Yinchuan* 750021, *China*; 2. *Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education*, *Ningxia University*, *Yinchuan* 750021, *China*; 3. *Key Laboratory of Northwest Degraded Ecosystem Restoration and Reconstruction*, *Ministry of Education*, *Ningxia University*, *Yinchuan* 750021, *China*; 4. *College of Forestry and Prataculture*, *Ningxia University*, *Yinchuan* 750021, *China*

Abstract: The impact of shrub encroachment on species niches and interspecific associations within the *Artemisia scoparia* community was investigated through vegetation surveys conducted in typical *Ammopiptanthus mongolicus*

收稿日期: 2024-11-26; 改回日期: 2025-01-23
基金项目: 国家自然科学基金项目(32360423), 宁夏回族自治区重点研发计划项目(2023BEG02049)和宁夏自然科学基金创新群体项目(2024AAC01004)资助。
作者简介: 刘泽华(2000—), 女, 山西大同人, 在读硕士。E-mail: 2562189536@qq. com
* 通信作者 Corresponding author. E-mail: chenlin198388@163. com

shrub-encroached sites in desert grasslands. Species niches and interspecific associations within the *A. scoparia* community were analyzed using niche width, niche overlap, detrended correspondence analysis (DCA), variance ratio, chi-square testing, association coefficient (AC), Ochiai (OI) and Spearman rank correlation methods. The results reveal an *A. scoparia* community consisting of 17 herbaceous species and 3 semi-shrub species, predominantly from the Poaceae and Fabaceae families, highlighting the complexity of the community composition. The importance value and niche width of the *A. scoparia* community exhibited significant changes with both parameters gradually increasing as the degree of shrub encroachment decreased. In plots with moderate shrub cover, *A. scoparia* displays a high niche overlap with most species, particularly with *Salsola collina* (0.87), suggesting a strong similarity in their resource requirements. The DCA ordination results indicate clear clustering of species distributions in the plots, while the species distribution in less encroached plots is relatively more dispersed. No significant positive or negative associations were observed in the communities of heavy shrub, moderate shrub, light shrub, and shrub-free grasslands. The results of the chi-square testing, AC, OI and Spearman rank correlation analysis were consistent, reinforcing the overall pattern of weak species associations, low independence and an immature community structure. In conclusion, shrub encroachment alters the species niches and interspecific associations within the *A. scoparia* community in desert steppe ecosystems, contributing to the instability of the community. During ecosystem restoration efforts, it is recommended to select species combinations that exhibit positive associations with dominant species such as *A. scoparia*, thereby fostering a more stable community structure. This approach will enhance the ecological stability and recovery of the grassland.

Key words: shrub encroachment; *Artemisia scoparia* community; niche; interspecific association

草地是陆地生态系统的重要组成部分,在调节气候、防风固沙、涵养水源以及维持生物多样性等方面发挥着重要生态功能[1]。近年来,由于全球气候变化和人类活动的影响,草地生态系统发生着剧烈变化,灌木植物的盖度、密度、生物量不断增加,逐渐取代草本植物而不断在草地生态系统扩张,这一现象称为灌丛化(shrub encroachment)[2]。全球约10%~20%的干旱半干旱草原发生了灌丛化,如南非稀疏草原[3]、北美荒漠草原[4],我国青藏高原的高寒草甸[5]、黄土高原[6]和内蒙古草原[7]等。灌丛化对草地生态系统的影响十分复杂,有研究表明灌丛入侵会和草本植物竞争有限资源(即水分、养分、光照等),降低物种丰富度[8],还会造成营养物质分布不均匀,影响土壤养分含量和微生物数量,从而加速草原荒漠化进程[9]。但也有学者认为灌丛化在一定程度上会对草地生态系统产生积极影响,如增加草地植被多样性、提高生态系统稳定性等[10]。目前,关于灌丛化对不同草原类型影响的研究主要集中于植被群落组成[11]、结构特征变化[12]及土壤养分循环[13]等方面,物种生态位和种间联结是反映群落内物种空间分布特征和相互作用关系的重要指标。因此,综合生态位和种间联结分析有助于进一步探究不同灌丛化程度对群落动态变化的影响。

生态位是群落中物种占有的空间位置,可以反映出优势物种的地位和资源利用能力[14]。常见的生态位表述方法有两种,即生态位宽度和生态位重叠。生态位宽度是物种对于资源的竞争力和对环境的适应性,生态位宽度越大,往往意味着物种能够适应更加多元化的环境。生态位重叠则体现物种对于环境资源选择的相似性,生态位重叠值越高,表明物种对于相同资源的需求越大[15]。种间联结性是由于生境差异引起物种在空间分布上的不均匀,但彼此之间又有联系,主要包括总体联结性和种对间联结性[16]。总体联结性可以反映群落稳定性,种对间联结可以分为正联结、负联结和无联结。正联结体现为物种互利或对其中一方有利,负联结体现为物种彼此竞争或对其中一方不利,而无联结则说明物种间相互独立。通过对生态位和种间联结性的研究有助于理解物种在群落中的地位和种间相互关系,还可揭示群落演替规律,为植被恢复和物种多样性保护提供理论指导[17]。

猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)是菊科蒿属一年生或二年生草本植物,具有较强繁殖能力和适应能力,是荒漠草原中一种具有广泛生态适应性的物种,通常在植被恢复和群落演替中发挥着重要作用。关于猪毛蒿的研究目前

主要集中在种子萌发[18]、化感作用[19]和化学成分[20]等方面，而灌丛化如何影响猪毛蒿群落物种生态位和种间联结关系的研究并不多见，因此急需开展相关工作进一步探究。鉴于此，本研究以荒漠草原沙冬青（*Ammopiptanthus mongolicus*）灌丛入侵样地中的猪毛蒿群落为对象，按照不同灌丛化程度设立样地并进行调查，旨在探究灌丛化对猪毛蒿群落物种生态位和种间联结性变化的影响，深入阐明猪毛蒿在群落中的地位和作用，揭示群落演替规律，为我国西北地区灌丛化草原的恢复与管理提供理论指导。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区灵武市（106°11′－106°52′ E，37°35′－38°21′ N），属于典型的温带大陆性季风气候。具有气候干燥、风沙大、降水稀少、蒸发强烈等特点。年均降水量为 206.2～255.2 mm，年均温为 9.7 ℃，平均无霜期为 155～170 d。土壤类型主要以灰钙土、风沙土为主，植被类型主要以荒漠草原植物为主，常见的草本植物有猪毛蒿、猪毛菜（*Salsola collina*）、雾冰藜（*Bassia dasyphylla*）、银灰旋花（*Conuoluulus ammannii*）和针茅（*Stipa capillata*）等，半灌木植物有老瓜头（*Cynanchum komarovii*）和猫头刺（*Oxytropis aciphylla*），灌木植物有柠条锦鸡儿（*Caragana korshinskii*）和沙冬青等。

1.2　样地调查

本研究以荒漠草原沙冬青灌丛下猪毛蒿群落为对象，于 2024 年 7－8 月进行植被调查。参考现有灌丛化等级划分方法[21]，并结合本研究区域灌丛分布特征，以灌木盖度作为灌丛化程度分级指标，将研究区划分为重度灌丛化样地（盖度＞35%）、中度灌丛化样地（盖度 25%～35%）、轻度灌丛化样地（盖度 15%～25%）和未灌丛化样地，分别用 HD、MD、LD 和 CK 表示。每块样地大小为 20 m×20 m，不同样地之间的距离不低于 100 m，在每个灌丛化样地中沿对角线布设 3 个 5 m×5 m 的灌木小样方，在每个灌木样方中随机布设 3 个 1 m×1 m 的草本样方，在未灌丛化样地中随机布设 5 个间隔不小于 10 m 的 1 m×1 m 样方进行草本植被调查，主要调查内容有植物种类组成、高度、盖度和多度等指标，并在调查完成后将样方内草本植物分物种齐地面刈割装至信封袋中带回实验室在 65 ℃下烘干至恒重，获取物种的地上生物量。其中，高度为植物自然高度的平均值；盖度测量选择常用的目测估算法；多度为实际测量值；相对高度为某植物种的平均高度占全部物种平均高度之和，相对盖度、相对多度和相对生物量的计算方式与相对高度相同。

1.3　数据处理

1.3.1　重要值　　物种重要值（important value，IV）可以反映其在群落中的优势程度[22]，计算公式如下：

$$IV = \frac{RH + RC + RA + RB}{4}$$

式中：IV 为重要值，RH 为相对高度，RC 为相对盖度，RA 为相对多度，RB 为相对生物量。

1.3.2　生态位宽度和生态位重叠　　采用 Levins 指数和 Shannon－Wiener 指数计算生态位宽度，采用 Pianka 生态位重叠指数计算生态位重叠[23]，公式如下：

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

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

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

式中：B_L 代表 Levins 指数计算的生态位宽度，B_S 代表 Shannon－Wiener 指数计算的生态位宽度，O_{ik} 为生态位重叠，P_{ij} 和 P_{kj} 是物种 i 和物种 k 在第 j 资源状态下的重要值与其在全部资源状态下重要值的比率，r 代表资源状态的总数（指样方数）。

1.3.3　总体联结性检验　　采用 Schluter[24] 提出的方差比率（variance ratio，VR）来测定群落总体联结性，计算公式如下：

$$\delta_T^2 = \sum_{i=1}^{S} P_i (1 - P_i)$$

$$P_i = n_i / N$$

$$S_T^2 = (1/N) \sum_{j=1}^{N} (T_j - t)^2$$

$$VR = S_T^2 / \delta_T^2$$

$$W = VR \times N$$

式中：W为统计量，S表示物种总数，N为样方总数，T_j为样方j中物种总数，n_i为物种i出现的样方数，P_i为物种i出现的频度，t为所有样方中出现的物种平均数，δ_T^2为所有物种出现频度的方差，S_T^2为所有样方中物种数的方差。

1.3.4 种间联结性检验　采用基于2×2列联表的χ^2统计量来判断两个物种之间是否有联结性，一般常用Yates的连续性校正公式计算[25]，计算方法如下：

$$\chi^2 = \frac{N\left[|ad - bc| - 0.5N\right]^2}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$$

如果两物种间存在显著的相关性，可采用联结系数来判断两物种联结程度的强弱。以2×2列联表为基础，计算方法如下：

1)联结系数(association coefficient, AC)

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

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

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

2)匹配系数(Ochiai, OI)

$$OI = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}}$$

3)Spearman秩相关检验

$$r_s(i,k) = 1 - \frac{6\sum_{j=1}^{N}(x_{ij} - \bar{x}_i)^2 (x_{kj} - \bar{x}_k)^2}{N^3 - N}$$

式中：N为样方总数，a为种A和种B均出现的样方数；b为种A出现，种B不出现的样方数；c为种B出现，种A不出现的样方数；d为种A和种B均未出现的样方数，x_{ij}和x_{kj}分别是物种i和物种k在样方j中的秩。

1.4 数据分析

采用Excel 2021对调查的样方数据进行处理，计算出不同灌丛化样地中各物种的重要值。使用R 4.4.0软件中“spaa”程序包[26]的“niche. width”和“niche. overlap”函数进行生态位宽度和重叠值的计算，种间联结等相关指数可通过“sp. assoc”函数计算得出，物种生态位相似性可使用“vegan”程序包中的去趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)方法进行分析。

2 结果与分析

2.1 物种组成和重要值

本研究共调查草本植物17种，半灌木植物3种，隶属于14科20属，主要以禾本科(Poaceae)和豆科(Fabaceae)植物为主。由表1可以看出，物种的生活型以一年至多年生和多年生草本或半灌木为主，不同灌丛化样地中各物种的重要值不同。在重度灌丛化样地中，一年生草本植物猪毛菜的重要值最高，为0.45；其次是雾冰藜和猪毛蒿，分别是0.31和0.17；在中度灌丛化样地中，猪毛蒿的重要值有所提高，为0.21，且在该样地中出现了猫头刺、老瓜头等半灌木植物，其重要值分别是0.20和0.18；在轻度灌丛化样地中，猪毛蒿的重要值最高，为

0.39，而猪毛菜的重要值有所下降，为0.23；在未灌丛化样地中，牛枝子（*Lespedeza potaninii*）的重要值最高，为0.28，其次是猪毛蒿和猪毛菜，分别是0.26和0.25。总体来看，随着灌丛化程度的降低，猪毛蒿的重要值逐渐提高，而猪毛菜重要值则呈降低趋势，但在未灌丛化样地中，两者的重要值基本相似。

表1　猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种组成及重要值

Table 1　Species composition and important values of the *A. scoparia* community in different shrub plots

生活型 Life form	物种 Species	物种缩写 Species abbreviation	科名 Family	重要值 Importance value			
				HD	MD	LD	CK
一年生 Annual	猪毛菜 *S. collina*	*Sc*	藜科 Chenopodiaceae	0.45	0.38	0.23	0.25
	狗尾草 *Setaria viridis*	*Sv*	禾本科 Poaceae	0.10	0.04	—	0.04
	尖头叶藜 *Chenopodium acuminatum*	*Ca*	苋科 Amaranthaceae	—	0.03	—	0.13
	雾冰藜 *B. dasyphylla*	*Bd*	苋科 Amaranthaceae	0.31	0.11	0.23	0.05
	蒺藜 *Tribulus terrester*	*Tt*	蒺藜科 Zygophyllaceae	—	0.05	0.04	0.07
	地锦草 *Euphorbia humifusa*	*Eh*	大戟科 Euphorbiaceae	0.07	0.02	0.03	0.04
一年生及二年生 Annual and biennial	猪毛蒿 *A. scoparia*	*As*	菊科 Asteraceae	0.17	0.21	0.39	0.26
	白花草木樨 *Melilotus albus*	*Ma*	豆科 Fabaceae	—	—	0.22	0.14
多年生 Perennial	鹤虱 *Lappula myosotis*	*Lm*	紫草科 Boraginaceae	0.10	—	—	—
	银灰旋花 *C. ammannii*	*Cam*	旋花科 Convolvulaceae	0.07	0.09	0.05	0.13
	沙葱 *Allium mongolicum*	*Am*	百合科 Liliaceae	0.06	—	—	—
	地黄 *Rehmannia glutinosa*	*Rg*	玄参科 Scrophulariaceae	0.02	—	—	—
	针茅 *S. capillata*	*Sca*	禾本科 Poaceae	0.09	—	0.06	0.12
	角蒿 *Incarvillea sinensis*	*Is*	紫葳科 Bignoniaceae	—	0.13	0.12	—
	鹅绒藤 *Cynanchum chinense*	*Cc*	萝藦科 Asclepiadaceae	—	—	0.08	—
	骆驼蓬 *Peganum harmala*	*Ph*	白刺科 Nitrariaceae	—	—	0.07	0.24
	糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*	*Cs*	禾本科 Poaceae	—	—	—	0.10
半灌木 Subshrub	牛枝子 *L. potaninii*	*Lp*	豆科 Fabaceae	0.09	0.08	0.11	0.28
	猫头刺 *O. aciphylla*	*Oa*	豆科 Fabaceae	—	0.20	—	0.11
	老瓜头 *C. komarovii*	*Ck*	萝藦科 Asclepiadaceae	—	0.18	—	0.22

注：HD：重度灌丛化；MD：中度灌丛化；LD：轻度灌丛化；CK：未灌丛化；—：无数据。下同。

Note：HD：Heavy shrub；MD：Moderate shrub；LD：Light shrub；CK：No shrub；—：No data. The same below.

2.2　生态位宽度

两种生态位宽度计算结果见表2，不同灌丛化样地中 B_L（Levins指数）和 B_S（Shannon－Wiener指数）分别为1.00～4.80和0～1.60。在重度灌丛化和未灌丛化样地中，猪毛菜的生态位宽度最大，其次是猪毛蒿，猪毛菜的 B_L 分别为4.67和3.99，B_S 分别为1.57和1.39。而在中度灌丛化和轻度灌丛化样地中则出现相反情况，猪毛蒿的 B_L 分别为4.36和4.77，B_S 分别为1.58和1.54。其他如牛枝子、银灰旋花、地锦草和雾冰藜等物种在不同灌丛化样地中具有不同生态位宽度。

2.3　生态位重叠

不同灌丛化样地中物种生态位重叠指数不同，重度、中度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中完全没有生态位重叠的种对数分别是24、7、26和37对，分别占总种对数的36%、11%、39%和35%，生态位重叠值在0.5以上的种对数分别为18、29、19和35对，其中生态位重叠值为1.00，接近完全重叠的种对数分别是1、1、3和9对。由图1可知，不同灌丛化样地中猪毛蒿与其他物种间都表现出较大的生态位重叠，特别是和猪毛菜之间的生态位重叠值都高于0.80，表明两者在资源需求上具有较高的相似性。而且随着灌丛化程度的降低，这种生态位重叠现象愈加显著，在未灌丛化样地中，两者的生态位重叠值达到最高，为0.93。此外，猪毛蒿与某些物种的生态位重叠值相

表2 猪毛蒿群落不同灌丛化样地中主要物种的生态位宽度

Table 2 Niche widths of species of the *A. scoparia* community in different shrub plots

物种 Species	Levins生态位宽度 Levins niche width				Shannon生态位宽度 Shannon niche width			
	HD	MD	LD	CK	HD	MD	LD	CK
猪毛蒿 *A. scoparia*	3.88	4.36	4.77	3.91	1.46	1.58	1.54	1.46
猪毛菜 *S. collina*	4.67	4.31	4.16	3.99	1.57	1.51	1.53	1.39
狗尾草 *S. viridis*	2.23	2.91	—	1.47	0.94	1.21	—	0.50
针茅 *S. capillata*	1.60	—	1.00	1.00	0.56	—	0.00	0.00
牛枝子 *L. potaninii*	1.25	2.27	1.00	1.00	0.35	0.95	0.00	0.00
鹤虱 *L. myosotis*	1.80	—	—	—	0.64	—	—	—
尖头叶藜 *C. acuminatum*	1.00	1.00	—	2.56	0.00	0.00	—	1.07
银灰旋花 *C. ammannii*	1.00	1.91	2.00	1.20	0.00	0.79	0.69	0.31
地锦草 *E. humifusa*	1.00	3.46	2.79	2.66	0.00	1.41	1.06	1.12
沙葱 *A. mongolicum*	1.92	—	—	—	0.67	—	—	—
雾冰藜 *B. dasyphylla*	1.96	3.52	2.53	1.60	0.68	1.32	1.09	0.56
地黄 *R. glutinosa*	1.00	—	—	—	0.00	—	—	—
蒺藜 *T. terrester*	—	2.58	2.09	1.72	—	1.00	0.89	0.75
角蒿 *I. sinensis*	—	2.00	1.00	—	—	0.69	0.00	—
猫头刺 *O. aciphylla*	—	1.00	—	1.00	—	0.00	—	0.00
老瓜头 *C. komarovii*	—	1.00	—	1.00	—	0.00	—	0.00
鹅绒藤 *C. chinense*	—	—	1.00	—	—	—	0.00	—
骆驼蓬 *P. harmala*	—	—	1.00	1.00	—	—	0.00	0.00
白花草木樨 *M. albus*	—	—	1.00	2.00	—	—	0.00	0.69
糙隐子草 *C. squarrosa*	—	—	—	1.00	—	—	—	0.00

对较低，在重度灌丛化和未灌丛化样地中，猪毛蒿与地黄、牛枝子、糙隐子草、针茅和骆驼蓬的生态位重叠值均为0.12。这表明，在不同生境条件下，猪毛蒿和其他物种的资源利用方式不同，反映出其对多样化环境的生态适应性。

2.4 DCA排序

DCA排序图可以综合反映物种的空间分布对比关系及生态位相似程度。如图2所示，本研究应用DCA排序法对不同灌丛化样地中猪毛蒿群落的各物种进行了分析。重度、中度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中前两轴排序特征值分别是0.37、0.20，0.21、0.12，0.26、0.08和0.74、0.17。前两轴特征值较大，能较好反映出各植物群落间以及群落与环境间的相互关系。将不同灌丛化样地中各物种的DCA排序结果与生态位宽度和重要值对比可知，分布于排序图周边的多为重要值和生态位宽度较小的种，如银灰旋花、牛枝子、角蒿和尖头叶藜等。而重要值和生态位宽度较大的猪毛蒿、猪毛菜和地锦草等则靠近或位于排序图的中心。重度、中度和轻度灌丛化样地中，物种分布呈明显聚类现象，猪毛蒿和较多物种占有相似的生态位，而未灌丛化样地中物种分布较为松散。总的来说，猪毛蒿在灌丛化样地中都位于DCA排序图的中心，这表明其在灌丛化条件下都能够稳定存在，具有较强环境适应能力。

2.5 总体联结性

不同灌丛化样地中物种总体联结性结果见表3。重度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中方差比率(VR)均小于1，表明总体联结性都呈负联结；中度灌丛化样地中方差比率(VR)大于1，表明总体联结性呈正联结。通过计算检验统计量(W)发现，重度、中度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中检验统计量均位于界限$x^2_{0.95(N)} < W < x^2_{0.05(N)}$之间，表明不同灌丛化样地中物种总体联结性都不显著。

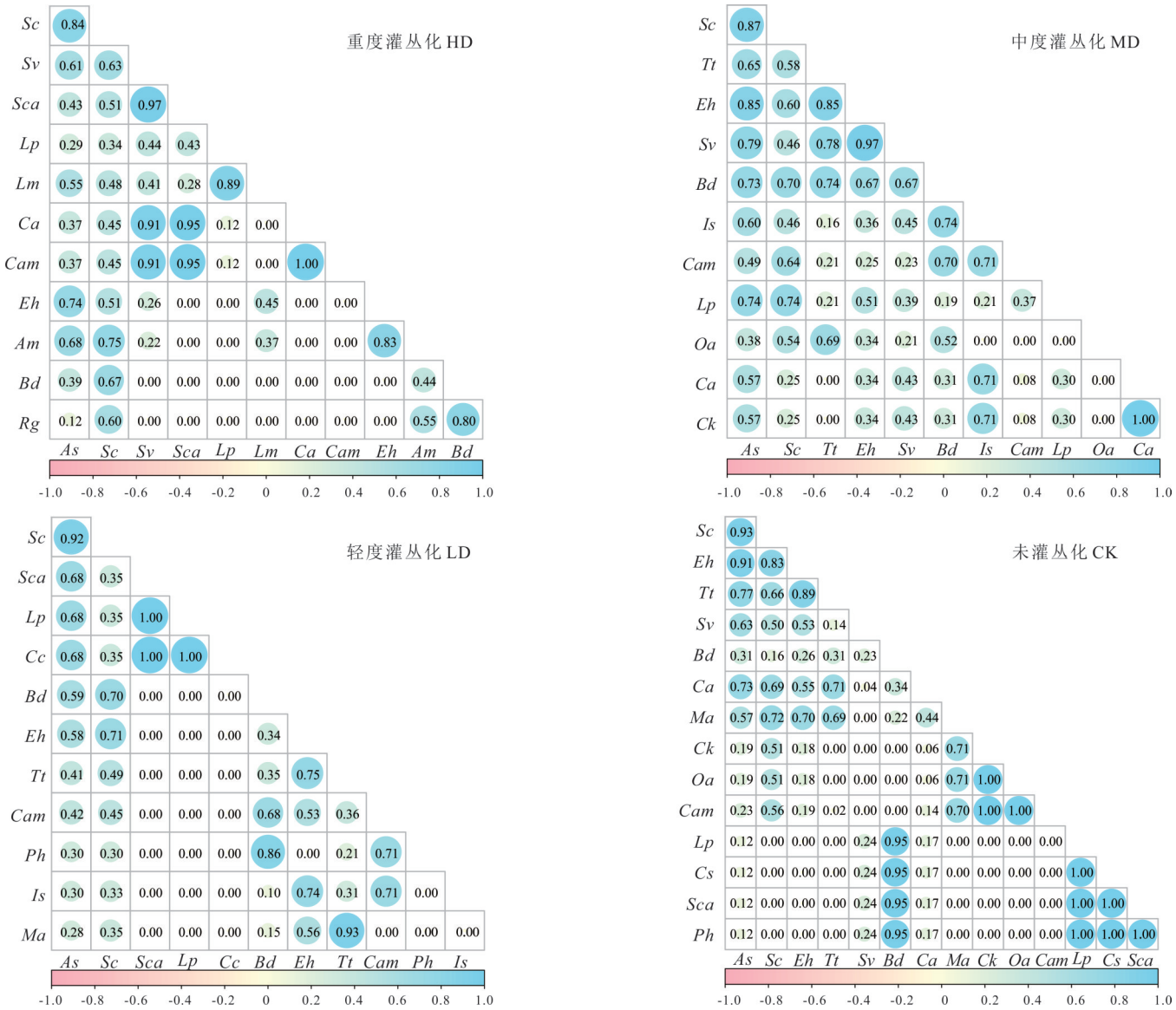

图 1　猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种生态位重叠值

Fig. 1　The species niche overlap values of the *A. scoparia* community in different shrub plots

As:猪毛蒿 *A. scoparia*;*Sc*:猪毛菜 *S. collina*; *Sv*:狗尾草 *S. viridis*;*Sca*:针茅 *S. capillata*;*Lp*:牛枝子 *L. potaninii*;*Lm*:鹤虱 *L. myosotis*;*Ca*:尖头叶藜 *C. acuminatum*;*Cam*:银灰旋花 *C. ammannii*;*Eh*:地锦草 *E. humifusa*;*Am*:沙葱 *A. mongolicum*;*Bd*:雾冰藜 *B. dasyphylla*;*Rg*:地黄 *R. glutinosa*;*Tt*:蒺藜 *T. terrester*;*Is*:角蒿 *I. sinensis*;*Oa*:猫头刺 *O. aciphylla*;*Ck*:老瓜头 *C. komarovii*;*Cc*:鹅绒藤 *C. chinense*;*Ph*:骆驼蓬 *P. harmala*;*Ma*:白花草木樨 *M. albus*;*Cs*:糙隐子草 *C. squarrosa*;HD:重度灌丛化 Heavy shrub;MD:中度灌丛化 Moderate shrub;LD:轻度灌丛化 Light shrub;CK:未灌丛化 No shrub;下同 The same below.

2.6　种间联结性分析

2.6.1　χ^2检验　从 Yates 校正的检验结果可知(图 3),重度、中度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中物种种对间正(负)联结种对分别有 29(37)、37(29)、29(37)和 50 对(55 对),显著联结(不显著联结)种对分别有 13(53)、7(59)、9(57)和 19 对(86 对),其中显著正(负)联结种对分别有 6(7)、5(2)、4(5)和 8 对(11 对);不显著正(负)联结种对分别有 23(30)、32(27)、25(32)和 42 对(44 对)。正负联结种对的比值为 0.78、1.28、0.78 和 0.91,重度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中物种种对间负联结占优势,中度灌丛化样地中物种种对间正联结占优势;显著联结和不显著联结种对的比值为 0.25、0.12、0.16 和 0.22,灌丛化样地中物种种对间都是不显著联结占优势,这与群落总体联结性检验结果一致。

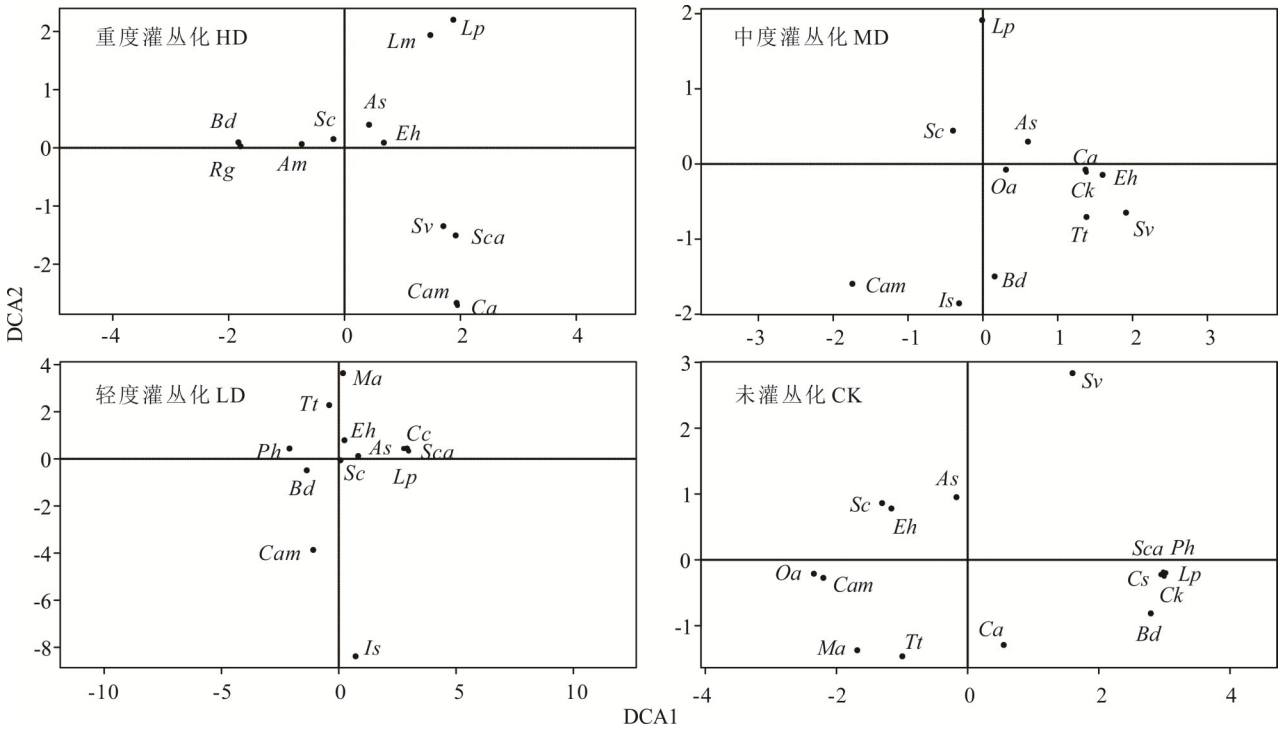

图2 猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种生态位相似性DCA排序图

Fig. 2 The DCA ranking map of species niche similarity of the *A. scoparia* community in different shrub plots

表3 猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种的总体联结性

Table 3 The overall species associations of the *A. scoparia* community in different shrub plots

处理 Treatments	方差比率 Variance ratio (VR)	检验统计量 Test statistic (W)	卡方临界值 Threshold values	检验结果 Results
重度灌丛化HD	0.55	2.74	(1.15,11.07)	不显著负联结 Not significant negative correlation
中度灌丛化MD	1.68	8.39	(1.15,11.07)	不显著正联结 Not significant positive correlation
轻度灌丛化LD	0.44	2.22	(1.15,11.07)	不显著负联结 Not significant negative correlation
未灌丛化CK	0.51	2.57	(1.15,11.07)	不显著负联结 Not significant negative correlation

2.6.2 联结系数　不同灌丛化样地中物种种间联结系数(AC)半矩阵图如图4所示。重度、中度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中AC≥0.67的种对分别有23、33、29和44对，0.33≤AC<0.67的种对分别有1、3、0和2对，0<AC<0.33的种对分别有5、1、1和4对，−0.33<AC<0的种对分别有5、2、1和4对，AC<−0.67的种对分别有32、27、35和51对。其中呈负联结的种对分别占总对数的56.1%、43.9%、54.5%和52.3%，这与总体联结性的检验结果一致。分析优势物种猪毛蒿和猪毛菜之间的联结系数可以发现结果都呈负联结，表明两者之间存在着较强的资源竞争。而不同灌丛化样地中猪毛蒿和其他物种之间的联结系数有所变化，如猪毛蒿和牛枝子在重度和中度灌丛化样地中呈负联结，而在轻度灌丛化和未灌丛化样地中呈正联结，其他物种之间也出现类似结果，如猪毛蒿和银灰旋花、地锦草、狗尾草等。

2.6.3 匹配系数　不同灌丛化样地中物种种间匹配系数(OI)半矩阵图如图5所示。重度、中度、轻度灌丛化和未灌丛化样地中OI≥0.65的种对分别有6、17、10和15对，0.45≤OI<0.65的种对分别有25、37、26和42对，0.25≤OI<0.45的种对分别有7、5、2和11对，OI<0.25的种对分别有28、7、28和37对。猪毛蒿和不同物种的匹配系数OI在不同灌丛化样地中有所不同，中度灌丛化和未灌丛化样地中，猪毛蒿和其他物种的匹配系数OI值都大于0.25，表明在这两个样地中物种联结程度较大，相伴出现的概率较高，而在重度灌丛化和轻度灌丛化样地

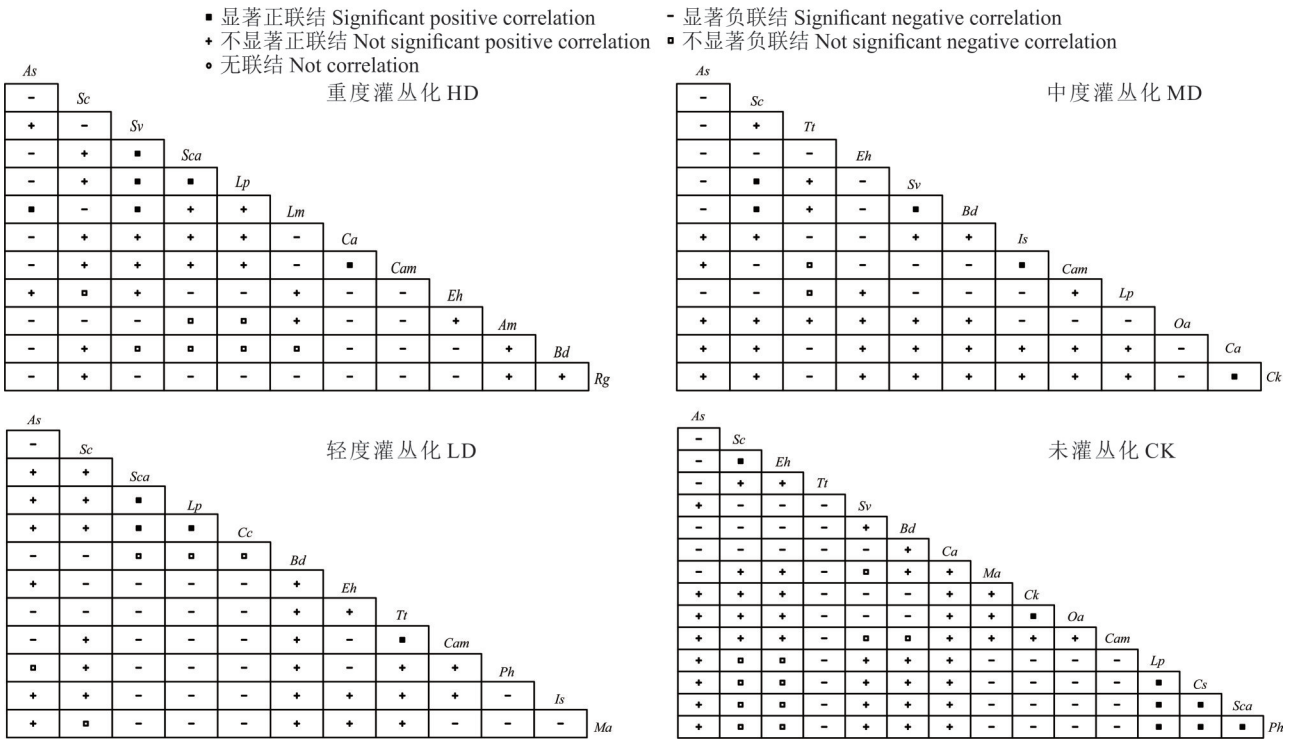

图 3　猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种种间联结性 χ^2 检验半矩阵图

Fig. 3　The interspecific association of species of the *A. scoparia* community in different shrub plots χ^2 test semi-matrix diagram

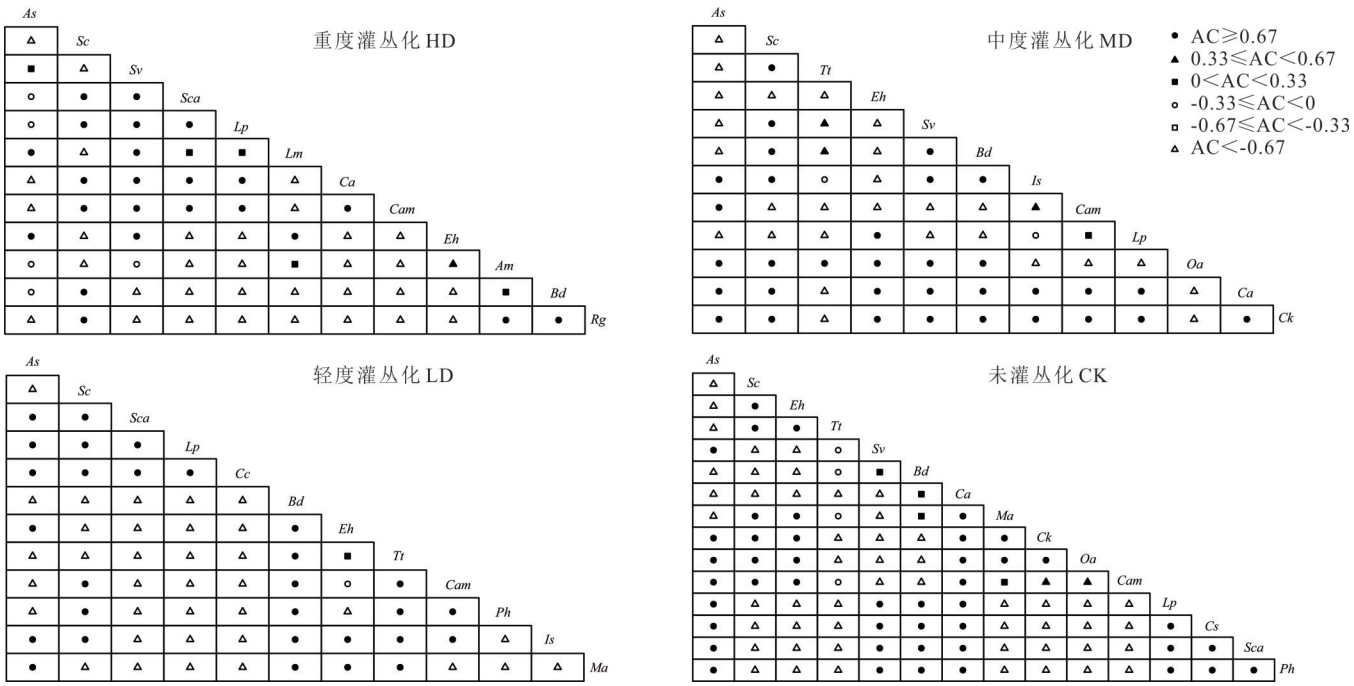

图 4　猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种种间联结系数 AC 半矩阵图

Fig. 4　The interspecific association of species of the *A. scoparia* community in different shrub plots AC semi-matrix diagram

中，猪毛蒿和尖头叶藜、银灰旋花、地黄、骆驼蓬的 OI 值小于 0.25，表明猪毛蒿和这几个物种间联结程度较小，相伴出现概率较低。

2.6.4　Spearman 秩相关检验　　如图 6 所示为 Spearman 秩相关检验结果，重度灌丛化样地中共有 38 对物种呈负相关，相关系数为 −0.87～0，负相关系数整体偏高，27 对物种呈正相关，相关系数为 0.11～1.00，其中尖头叶藜

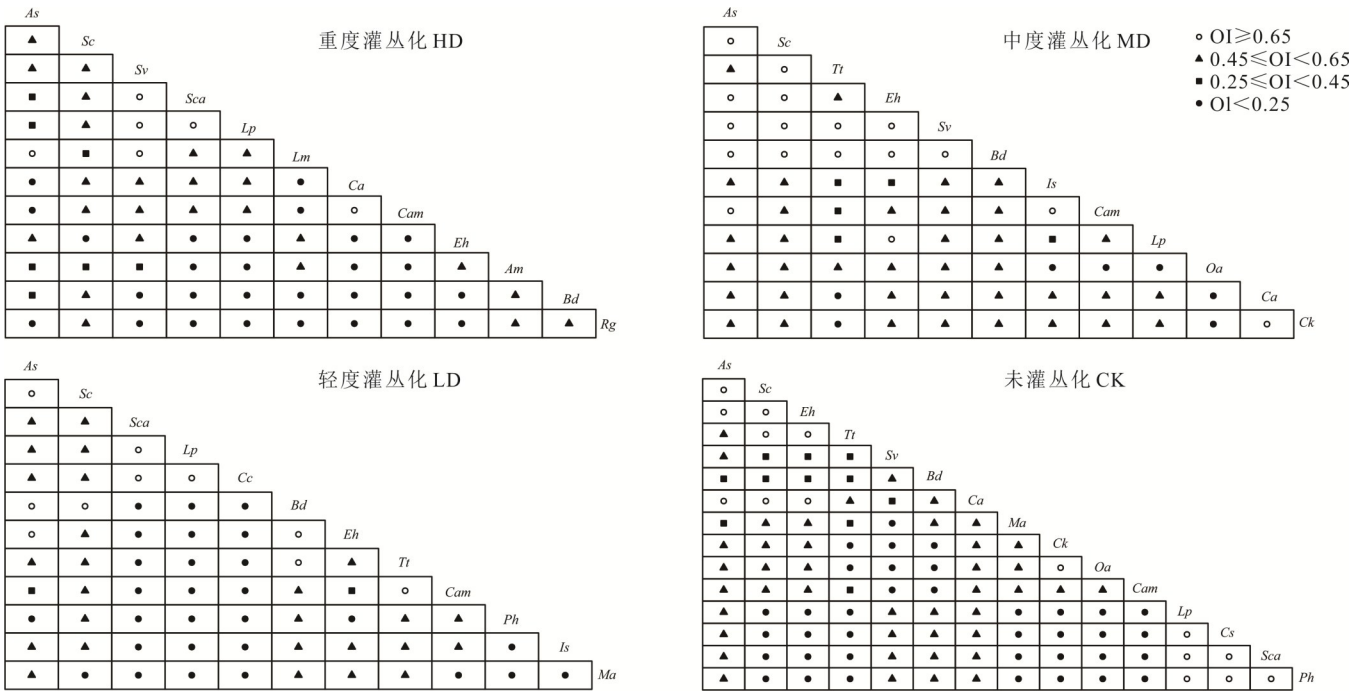

图5 猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种种间匹配系数OI半矩阵图

Fig. 5 The interspecific association of species of the *A. scoparia* community in different shrub plots OI semi-matrix diagram

和银灰旋花的相关系数为1.00,表明两者之间存在极强的正相关关系,此外地锦草和狗尾草的相关系数为0,表明两者之间没有相关关系,正负相关对数的比值为0.71,负相关对数占优势,这与χ^2检验结果一致。中度灌丛化、轻度灌丛化和未灌丛化样地中呈负相关的对数分别有28、40和59对,相关系数为−0.97～0、−0.87～0、−0.79～0,呈正相关的对数分别有33、22和36对,其中相关系数为1.00的对数分别有1、3和7对,相关系数为0的对数分别有5、4和10对。总体上来看,除中度灌丛化样地是正相关对数较多外,其余都是负相关对数占优势,这与χ^2检验结果一致。

3 讨论

3.1 不同灌丛化样地中猪毛蒿群落物种重要值和生态位特征

重要值主要体现出物种在群落中所占的优势地位,生态位宽度可以反映出物种的环境适应能力和资源利用能力,二者均能反映出物种在群落中的地位和作用[27]。通常可以根据物种适应环境的能力和生态位宽度区分为生态位泛化种和生态位特化种,一般而言泛化种的分布范围较大,可以适应不同生境变化,能够较好吸收利用资源维持自身生长,而特化种的生态位较窄,容易受到环境波动的影响[28]。本研究中猪毛蒿、猪毛菜、牛枝子和雾冰藜等物种具有较大的重要值和生态位宽度,因此常在荒漠草原中作为泛化种出现,这和吴会峰等[29]在黄土丘陵区的研究结果较为一致。随着灌丛化程度的降低,猪毛蒿的重要值逐渐提高,而猪毛菜重要值则呈降低趋势,但在未灌丛化样地中,两者的重要值基本相似。出现该现象的原因可能是随着灌丛化程度的降低,猪毛蒿的光合作用增强,能适应较强的光照辐射,这与陈林等[30]在宁夏东部荒漠草原中探究猪毛蒿的光合特征结果相一致。此外,猪毛蒿因其自身的生态学特性,可以释放大量的化感物质,从而抑制与其生态位相似的猪毛菜生长,故而两者出现此消彼长的现象,这也与实际观察结果相符合。通常情况下物种重要值越大,生态位宽度也越大[31]。本研究中猫头刺、老瓜头、鹅绒藤和白花草木樨等物种重要值较高,但生态位宽度较小,说明生态位宽度和重要值之间并非绝对的相关关系,还可能会受到物种分布频度、资源位出现次数等因素的影响[32]。

生态位相似性和生态位重叠可以反映出物种间的竞争关系,生态位重叠程度越大,说明物种间对于环境资源的生态需求越相似,竞争可能也就越激烈[33]。有研究发现,DCA排序图可以反映物种在空间分布的对比关系,生

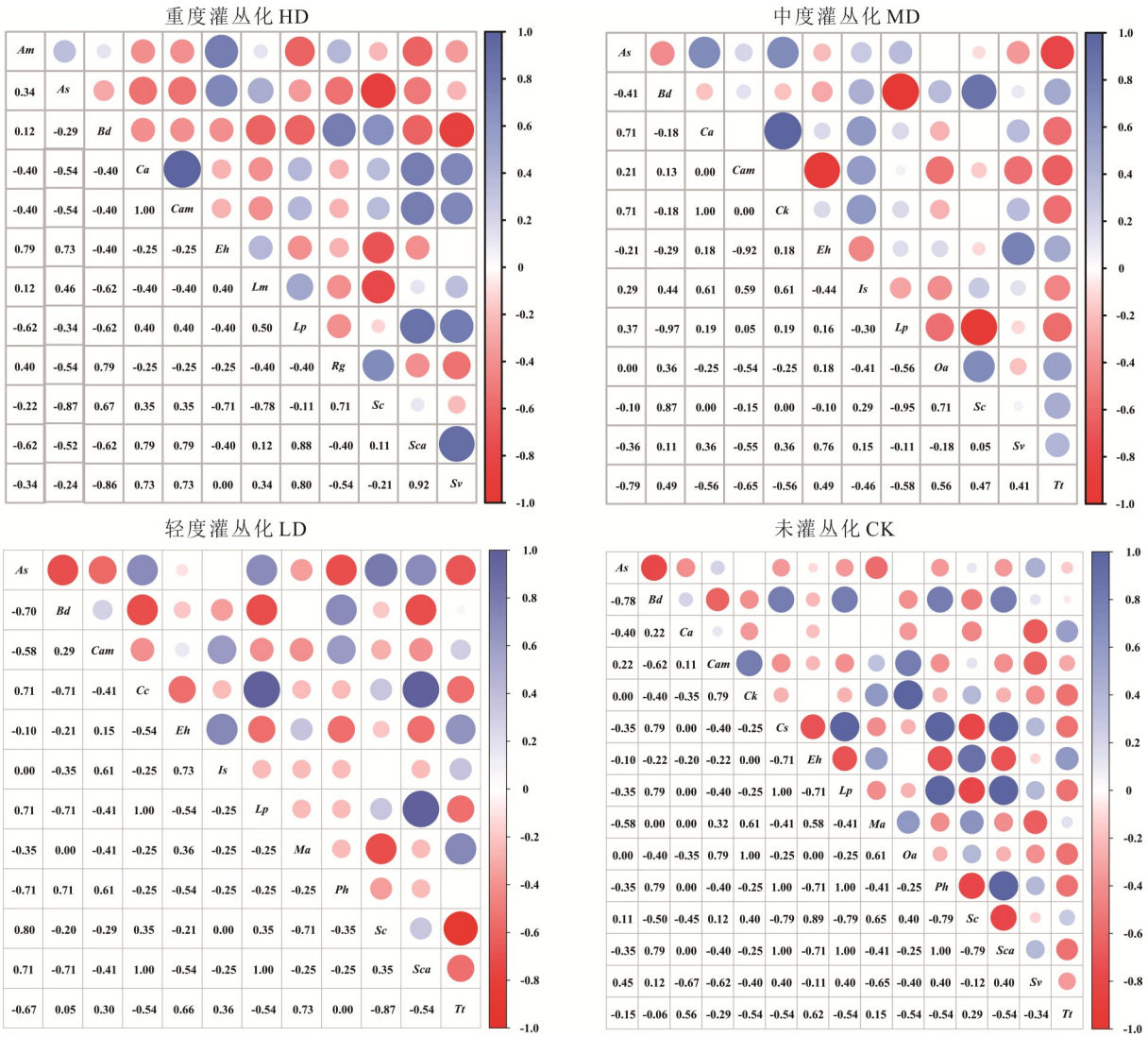

图 6　猪毛蒿群落不同灌丛化样地中物种种间 Spearman 秩相关检验半矩阵图

Fig. 6　The interspecific association of species of the *A. scoparia* community in different shrub plots Spearman rank correlation test semi-matrix diagram

态学特性相近的物种在排序图中往往比较接近[34]。DCA1反映了优势种的数量变化，优势种在生态系统中占据主导地位，其数量变化不仅影响着整个群落的生产力，还可能改变生态系统的能量流动和物质循环[35]。DCA2则揭示了物种之间的竞争关系，生态位相似的物种由于资源竞争，往往表现出明显的分布差异。如果某一物种在竞争中占据优势地位，可能会导致与其竞争相似资源的其他物种数量减少或分布范围缩小[34]。DCA排序结果显示，在重度、中度和轻度灌丛化样地中，物种分布呈明显聚类现象，重要值和生态位宽度较大的猪毛蒿、猪毛菜和地锦草靠近或位于排序图的中心，这表明它们在群落中占据主导地位，具有较强的环境适应性，能够在不同灌丛化样地中稳定生存。而一些生态位宽度较小的物种，如银灰旋花、牛枝子和角蒿，则分布在排序图的周边，这可能是因为它们受到其他物种较大的竞争压力。猪毛蒿与多数物种之间表现出较强的生态位重叠，表明这些物种之间存在较为激烈的资源竞争，这种竞争可能导致资源分配不均，进而影响群落的物种组成和结构。相较而言，在资源有限的环境条件下，未灌丛化样地的物种分布较为松散，但生态位重叠仍较为明显。此外，在排序图中会出现某些物种对完全接近的情况，这可能是因为它们的生态位重叠值较大、生态特性比较接近，如针茅和牛枝子、骆驼蓬和老瓜头等。大多数研究表明，生态位宽度较大（较小）的物种往往与其他物种的生态位重叠程度相对较高（较低）[36]。如本研究中生态位宽度较大的猪毛蒿与猪毛菜、地锦草和雾冰藜等物种的Pianka生态位重叠指数均

较高。但也存在例外，如重度灌丛化样地中尖头叶藜和银灰旋花的生态位宽度较低，但生态位重叠值为1.00，接近完全重叠。还有一些物种的生态位重叠值为0，如重度灌丛化样地中狗尾草和雾冰藜、针茅和地锦草等，其他灌丛化样地中也有类似结果出现。这可能是因为调查样地内物种稀疏，分布空间较近，在较小的生境范围内发生了完全重叠或没有重叠，这与牛慧慧等[37]、姚珊等[38]的研究结果相似，由此可见生态位宽度与生态位重叠间存在复杂关系，并不总是成正比[39]。

3.2 不同灌丛化样地中猪毛蒿群落物种种间联结特征

种间联结性体现了环境对物种的选择及物种之间的相互关系，反映出群落的演替进程和群落稳定性[40]。一般来说，在群落演替初期或受干扰程度比较严重时，种间关系往往表现为负联结或无联结，而随着演替进程的正向发展，群落的结构和功能逐渐增强，物种之间的相互作用会趋向于正联结[41]。本研究结果表明群落物种间的相互关系在中度灌丛化样地中呈不显著正联结，重度、轻度和未灌丛化样地中为不显著负联结，表明灌丛化会改变物种的种间联结关系，这与晏昕辉等[42]在宁夏云雾山典型半灌木扩张过程中的种间联结性研究结果一致。在群落演替过程中，猪毛蒿群落在未灌丛化样地中相对稳定，但由于资源有限，猪毛蒿与其他草本植物之间的竞争激烈，表现为负联结关系。这种竞争压力可能促使群落发生缓慢的演替，随着灌丛化程度增加，更具竞争力的灌木可能逐渐取代猪毛蒿的优势地位。在轻度灌丛化样地中，随着灌丛的生长，其对光照、水分和养分的竞争优势逐渐显现，猪毛蒿群落内物种间竞争加剧，导致群落总体呈不显著负联结。在中度灌丛化样地中，猪毛蒿和其他物种的种间关系较为复杂。一方面，灌丛为物种提供了一定程度的庇护，减少了外界干扰(如风沙、动物啃食等)[43]，另一方面，猪毛蒿与部分伴生植物可能在资源利用上具有互补性，从而进一步促进了正联结的形成。中度灌丛化群落总体联结性呈不显著正联结，表明在该阶段群落仍处在动态变化中，物种间分布较为松散，群落结构尚不稳定。而在重度灌丛化样地中，灌丛已成为优势植被，其发达的根系具有较强的土壤水分和养分吸收能力，可以改变局部微环境[44]，包括土壤养分分布、水分可利用性以及光照条件等。这种环境变化会对猪毛蒿群落的物种组成和结构产生影响，使猪毛蒿及其伴生植物在资源竞争中处于劣势。此外，群落内草本植物之间的资源竞争压力加剧，多数物种间的相互作用以资源竞争驱动的负联结为主。这种负联结关系表明，猪毛蒿在重度灌丛化样地中数量和分布范围可能逐渐缩小，且重要值和生态位宽度都处于较低水平，进一步反映了猪毛蒿在这种环境中生长受限，这表明重度灌丛化推动了群落向以灌丛为主导的更为稳定的生态系统方向演替。

本研究通过χ^2检验、联结系数(AC)、匹配系数(OI)和Spearman秩相关检验4种方法对不同灌丛化样地中猪毛蒿群落物种间的联结关系进行分析，结果与总体联结性一致。但不同研究方法会存在一些差异，如未灌丛化样地中χ^2检验结果负联结对数有55对，而Spearman秩相关检验结果负相关对数有59对，这是因为χ^2检验是基于物种在样方中是否存在的数据进行计算，在一定程度上会降低物种联结性，损失一些植物多度等信息，而Spearman秩相关检验则基于物种多度数据。因此，综合多种计算方法可以得到更可靠的结果[45]。物种对间呈正联结表明物种具有相似的生态学特征，体现出资源利用的相似性，如重度灌丛化样地中猪毛蒿和鹤虱、尖头叶藜和银灰旋花、针茅和牛枝子等；负联结则表明物种对于生境有不同的适应性，体现出资源利用的竞争性[46]，如重度灌丛化样地中猪毛蒿和猪毛菜、猪毛蒿和雾冰藜、猪毛菜和狗尾草等。

综上所述，物种间的相互作用不仅受到群落演替的影响，还与环境变化密切相关。灌丛化的发生可能导致物种间从单纯的竞争关系向竞争与合作并存的复杂相互作用转变，这对群落的稳定性和多样性维持具有重要意义。在中度灌丛化样地中，物种间的合作与资源互补作用有助于缓解竞争压力，促进物种的共存；而在重度、轻度和未灌丛化样地中，竞争关系依然可能是决定物种分布和群落结构的主导因素。因此，针对灌丛入侵的草地生态系统，应多选择正联结关系的物种进行组合，以促进群落的稳定性和多样性维持。

4 结论

本研究通过对不同灌丛化影响下猪毛蒿群落物种生态位和种间联结的深入分析，得出以下结论：灌丛化会改变荒漠草原猪毛蒿群落物种生态位和种间联结性，导致群落处于不稳定状态。随着灌丛化程度的增加，群落的总体联结性发生了变化，猪毛蒿和大多数物种的生态位重叠值较高，特别是轻度灌丛化对猪毛蒿生长最为有利，能

够促进其重要值和生态位宽度的提高。因此,为了促进草地生态系统恢复,建议选择与猪毛蒿等优势物种呈正联结关系的组合,以增强草地的生态稳定性和恢复能力。

参考文献 References:

[1] Bai Y F, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. Science, 2022, 377(6606): 603-608.

[2] Van Auken O W. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2000, 31(1): 197-215.

[3] Knapp A K, Brigss J M, Collins S L, *et al*. Shrub encroachment in North American grasslands: Shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. Global Change Biology, 2008, 14(3): 615-623.

[4] Marston C G, Aplin P, Wilkinson D M, *et al*. Scrubbing up: Multi-scale investigation of woody encroachment in a Southern African Savannah. Remote Sensing, 2017, 9(5): 419.

[5] Zhang D, Hou C, Ma W M, *et al*. Study on soil enzyme activities under shrub encroachment gradients in alpine grassland. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(9): 79-92.
张东, 侯晨, 马文明, 等. 高寒草地不同灌丛化梯度下土壤酶活性研究. 草业学报, 2023, 32(9): 79-92.

[6] Zhang Y W, Chang X F, Zhang Y W. Spatial pattern of shrub patches in a grassland fenced for a long-term in Yunwu Mountain on the Loess Plateau. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(12): 3802-3808.
张译文, 常小峰, 张玉薇. 黄土高原云雾山长期封育草地灌丛化空间分布格局. 草地学报, 2023, 31(12): 3802-3808.

[7] Wen Y Y, Zhu J, Wang H, *et al*. Population characteristics of *Caragana microphylla* and the influencing soil factors in shrub-encroached grassland of Inner Mongolia, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 2024, 35(6): 1525-1533.
文艺瑶, 朱江, 王欢, 等. 内蒙古灌丛化草原小叶锦鸡儿的种群特征及其土壤影响因子. 应用生态学报, 2024, 35(6): 1525-1533.

[8] Silva F H B D, Arieira J, Parolin P, *et al*. Shrub encroachment influences herbaceous communities in flooded grasslands of a neotropical savanna wetland. Applied Vegetation Science, 2016, 19(3): 391-400.

[9] Bao D H, Sun X M, Zhang Z M, *et al*. Effects of shrub encroachment of alpine meadows on vegetation community strueture and soil physicochemical properties. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6208-6218.
包段红, 孙小妹, 张志明, 等. 祁连山东缘高寒草甸灌丛化对植被群落与土壤理化特性的影响. 生态学报, 2024, 44(14): 6208-6218.

[10] Soliveres S, Maestre F T, Eldridge D J, *et al*. Plant diversity and ecosystem multifunctionality peak at intermediate levels of woody cover in global drylands. Global Ecology and Biogeography, 2014, 23(12): 1408-1416.

[11] Zhang J M, Zhu N, Cai Y R, *et al*. Effects of *Caragana microphylla* on herbaceous community characteristics. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(21): 8830-8839.
张敬敏, 珠娜, 蔡育蓉, 等. 小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛对草本群落特征的影响. 生态学报, 2023, 43(21): 8830-8839.

[12] Liu X L, Hu J, Zhou Q P, *et al*. Effects of typical shrub-encroached grassland on vegatation characteristics and soil nutrients in the Zoige Plateau. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(4): 901-908.
刘小龙, 胡健, 周青平, 等. 若尔盖高原典型草地灌丛化对植被特征和土壤养分的影响. 草地学报, 2022, 30(4): 901-908.

[13] Ding Y, Liu X W, Guo L, *et al*. Effects of shrub encroachment on soil organic carbon, nitrogen and phosphorus nutrients, and enzyme activity in Loess Plateau. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2024, 44(5): 243-250, 261.
丁颖, 刘小伟, 郭梁, 等. 黄土高原草地灌丛化对土壤有机碳、氮磷养分及酶活性的影响. 水土保持通报, 2024, 44(5): 243-250, 261.

[14] Lu Y, Wu W P, Zeng Y. Niche characteristics and interspecific connection of dominant plants in the oasis desert transition zone at the northern foot of Tianshan Mountains. Journal of Desert Research, 2024, 44(2): 254-263.
卢燕, 吴万平, 曾勇. 天山北麓绿洲荒漠过渡带优势植物的生态位特征与种间联结. 中国沙漠, 2024, 44(2): 254-263.

[15] Wang W Q, Zhang F, Li S Y, *et al*. Impact of warming on species niche dynamics in early-stage degraded desert grassland restoration. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(8): 80-87.
王文琼, 张峰, 李邵宇, 等. 增温对退化荒漠草原恢复初期物种生态位影响的研究. 中国草地学报, 2024, 46(8): 80-87.

[16] Cheng Y S, Wang T Y, Xi W M, *et al*. Ecological niches and interspecific associations of dominant species within an endangered *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. community. Plant Science Journal, 2024, 42(4): 444-453.
程永生, 王甜语, 奚为民, 等. 濒危植物手参生存群落主要物种的生态位特征及其种间联结. 植物科学学报, 2024, 42(4): 444-453.

[17] Zhang L M, Lan B, Zhang D S, *et al*. Niche and interspecific association of domimant herbaceous plants in the water-level-fluctuating zone of Fuling-Fengjie section of the Three Gorges Reservoir. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(8): 3228-3240.
张乐满, 兰波, 张东升, 等. 三峡水库涪陵-奉节段消落带优势草本植物生态位与种间联结性研究. 生态学报, 2022, 42(8): 3228-3240.

[18] Li X H, Jiang D M, Alamusa, *et al*. Comparison of seed germination of four *Artemisia* species (Asteraceae) in northeastern Inner Mongolia, China. Journal of Arid Land, 2012, 4(1): 36-42.

[19] Singh H P, Kaur S, Mittal S, *et al*. Essential oil of *Artemisia scoparia* inhibits plant growth by generating reactive oxygen species and causing oxidative damage. Journal of Chemical Ecology, 2009, 35(2): 154-162.

[20] Wu H M, Yuan R X, Zhang X, *et al*. Variations of the chemical components in different processed *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2017, 45(35): 111-115.
吴怀墨, 袁荣贤, 张霞, 等. 猪毛蒿不同炮制方法炮制前后化学成分变化. 安徽农业科学, 2017, 45(35): 111-115.

[21] Tu Y, Liu Y S, Zhu Y J, *et al*. Effects of shrub encroachment in Xilin Gol Steppe on the species diversity and biomass of herbaceous communities in shrub interspaces area. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(10): 57-67.
图雅, 刘艳书, 朱媛君, 等. 锡林郭勒草原灌丛化对灌丛间地草本群落物种多样性和生物量的影响. 北京林业大学学报, 2019, 41(10): 57-67.

[22] Fang J Y, Wang X P, Shen Z H, *et al*. Methods and protocols for plant community inventory. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 533-548.
方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. 生物多样性, 2009, 17(6): 533-548.

[23] Zhang L N, Zhu G Q, Yang K, *et al*. Niche and interspecific association of main woody plants in *Myrica nana* shrubland in central Yunnan, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(11): 1400-1410.
张零念, 朱贵青, 杨宽, 等. 滇中云南杨梅灌丛主要木本植物生态位与种间联结. 植物生态学报, 2022, 46(11): 1400-1410.

[24] Schluter D A. Variance test for detecting species associations, with some example applications. Ecology, 1984, 65(3): 998-1005.

[25] Xu M H, Liu M, Zhai D T, *et al*. A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24): 8224-8233.
徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 植物种间联结研究内容与方法评述. 生态学报, 2016, 36(24): 8224-8233.

[26] Zhang J L, Ma K P. Spaa: An R package for computing species association and niche overlap. Research Progress of Biodiversity Conservation in China, 2014, 10: 165-174.

[27] Kang R L, Liu W L, Xu D M, *et al*. The distribution pattern and intraspecific associations of *Agropyron mongolicum* populations in desert steppe. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(21): 9910-9923.
康如龙, 刘万龙, 许冬梅, 等. 荒漠草原蒙古冰草种群分布格局及种内关联性. 生态学报, 2024, 44(21): 9910-9923.

[28] Zhang J, Zhang B G, Liu Y, *et al*. Distinct large-scale biogeographic patterns of fungal communities in bulk soil and soybean rhizosphere in China. Science of the Total Environment, 2018, 644: 791-800.

[29] Wu H F, Song L J, Du F, *et al*. Niche of main populations and environmental interpretation in grassland of Loess Plateau hilly region, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(11): 3494-3504.
吴会峰, 宋丽娟, 杜峰, 等. 黄土丘陵区草地主要种群生态位及其环境解释. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3494-3504.

[30] Chen L, Chen G L, Song N P, *et al*. Response of photosynthetic characteristics and water use efficiency of *Artemisia scoparia* to rainfall chances in Eastern Ningxia desert steppe. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(10): 87-98.
陈林, 陈高路, 宋乃平, 等. 宁夏东部荒漠草原猪毛蒿光合特征和水分利用效率对降水变化的响应. 草业学报, 2022, 31(10): 87-98.

[31] Du Z Y, Xing W L, Xue L, *et al*. Niche characteristics and interspecific association of main plant species in antimony mining sites of Karst rocky desertification area, Guizhou, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(7): 2865-2880.
杜忠毓, 邢文黎, 薛亮, 等. 喀斯特石漠化锑矿区植物群落主要物种生态位特征及其种间联结. 生态学报, 2023, 43(7): 2865-2880.

[32] Zheng X Y, Zhao C, Liu Q Q, *et al*. Niche characteristics of understory herb layer in a mature Chinese fir plantation. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(2): 332－338.
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. 生态学杂志, 2018, 37(2): 332－338.

[33] Jian X M, Shui W, Chen Y P, *et al*. Interspecific relationships of dominant species in the grassland community of moderately degraded tiankeng of Yunnan, China. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(2): 492－500.
简小枚, 税伟, 陈毅萍, 等. 云南中度退化的喀斯特天坑草地植物群落优势种种间关系. 应用生态学报, 2018, 29(2): 492－500.

[34] Chen L, Xin J N, Su Y, *et al*. Effects of heterogeneous habitats on community composition and niche characteristics of different plant populations in the desert steppe of China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(17): 6187－6205.
陈林, 辛佳宁, 苏莹, 等. 异质生境对荒漠草原植物群落组成和种群生态位的影响. 生态学报, 2019, 39(17): 6187－6205.

[35] Jin L, Lu Y, Ma H B, *et al*. Numerical classification and ordination of the desert steppe plant community in Etuokeqianqi, Inner Mongolia. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(4): 12－21.
金玲, 陆颖, 马红彬, 等. 内蒙古鄂托克前旗荒漠草原植物群落的数量分类与排序. 草业学报, 2022, 31(4): 12－21.

[36] Liu X Y, He D, Tian W B, *et al*. Patterns of species associations in woody plants in forest communities of Putuoshan Island, Zheiiang, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(12): 1219－1227.
刘翔宇, 何东, 田文斌, 等. 浙江普陀山岛森林木本植物的种间关联格局. 植物生态学报, 2017, 41(12): 1219－1227.

[37] Niu H H, Chen H, Fu Y, *et al*. Ecological niche characteristics of desert plants in the eastern Qaidam Basin. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(8): 2862－2871.
牛慧慧, 陈辉, 付阳, 等. 柴达木盆地东部荒漠植物生态位特征. 生态学报, 2019, 39(8): 2862－2871.

[38] 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. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2021, 41(8): 1417－1424.
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. 西北植物学报, 2021, 41(8): 1417－1424.

[39] Zhang D M, Zhao W Z, Luo W C. Niche and interspecific association of dominant plant species in saline-alkaline soils of desert steppe zone. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(5): 1307－1315.
张东梅, 赵文智, 罗维成. 荒漠草原带盐碱地优势植物生态位与种间联结. 生态学杂志, 2018, 37(5): 1307－1315.

[40] Liu R H, Chen L, Tu H R, *et al*. Niche and interspecific association of main species in shrub layer of *Cyclobalanopsis glauca* community in Karst hills of Guilin, southwest China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6): 2057－2071.
刘润红, 陈乐, 涂洪润, 等. 桂林岩溶石山青冈群落灌木层主要物种生态位与种间联结. 生态学报, 2020, 40(6): 2057－2071.

[41] Tu H R, Nong J L, Zhu J, *et al*. Interspecific associations of main species and community stability of *Myrsine seguinii* community in Karst hills of Guilin, southwestern China. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(9): 3688－3705.
涂洪润, 农娟丽, 朱军, 等. 桂林岩溶石山密花树群落主要物种的种间关联及群落稳定性. 生态学报, 2022, 42(9): 3688－3705.

[42] Yan X H, Tuo H H, Li M H, *et al*. Interspecific association of plants in the process of the subshrub expansion in typical steppe of Yunwu Mountain, Ningxia. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(1): 230－238.
晏昕辉, 拓行行, 李美慧, 等. 宁夏云雾山典型草原半灌木扩张过程中植物种间联结性研究. 草地学报, 2023, 31(1): 230－238.

[43] Peng H Y, Li X Y, Tong S Y. Effects of shrub encroachment on biomass and biodiversity in the typical steppe of Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(22): 7221－7229.
彭海英, 李小雁, 童绍玉. 内蒙古典型草原灌丛化对生物量和生物多样性的影响. 生态学报, 2013, 33(22): 7221－7229.

[44] Guo Q, Wen Z M, Ghanizadeh H, *et al*. Shift in microbial communities mediated by vegetation-soil characteristics following subshrub encroachment in a semi-arid grassland. Ecological Indicators, 2022, 137: 108768.

[45] Guo J Q, Chen J C, Huang X, *et al*. Niche characteristics and interspecific associations of the dominant species of the communities invaded by *Alternanthera philoxeroides*. Ecology and Environmental Sciences, 2021, 30(8): 1607－1616.
郭佳琦, 陈俊辰, 黄旬, 等. 喜旱莲子草入侵群落主要物种生态位和种间联结研究. 生态环境学报, 2021, 30(8): 1607－1616.

[46] Jiang N H, Zhang S H, Zhang S H. Interspecific associations and environmental interpretation of the dominant species of the communities invaded by *Ageratina adenophora* in Ailao Mountains. Ecology and Environmental Sciences, 2022, 31(7): 1370－1382.
姜倪皓, 张世浩, 张诗函. 哀牢山紫茎泽兰入侵群落主要物种种间联结及环境解释. 生态环境学报, 2022, 31(7): 1370－1382.