

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.03.025

引用格式:付本艺,白玛玉珍,斯郎次西,等.西藏阿里高原中北部草本层生态位与种间联结分析[J].草地学报,2026,34(3):1017-1028

FU Ben-yi, YUDRON Pema, TSERING Shey, et al. Niche Characteristics and Interspecific Association Analysis of the Herb Layer in the North-central Alpine Desert of the Ngari Plateau in Xizang[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(3): 1017-1028

西藏阿里高原中北部草本层生态位与种间联结分析

付本艺^{1,2,3,4}, 白玛玉珍⁵, 斯郎次西^{1,2,3}, 孙雪婷^{1,2,3,4}, 罗大庆^{1,2,3,4}, 屈兴乐^{1,2,3,4*}

(1. 西藏农牧大学高原生态研究所, 西藏 林芝 860000; 2. 西藏自治区高寒植被生态安全重点实验室, 西藏 林芝 860000; 3. 西藏高原森林生态教育部重点实验室, 西藏 林芝 860000; 4. 阿里生态监测站, 西藏 阿里 859000; 5. 林芝市生态环境局波密片区监测站, 西藏 林芝 860000)

摘要:本研究聚焦于阿里高原极端寒旱条件下草本层优势种生态位特征、种间联结与群落稳定性,旨在为高寒荒漠草原生态恢复提供研究依据。结果显示:紫花针茅(*Stipa purpurea*)生态位宽度最广(12.41),部分物种存在生态位宽度与重要值不对称现象,生态位分化明显。生态位重叠指数和相似性指数平均值分别为0.14和0.05,整体竞争强度低,物种采取低强度竞争生存策略。种间关联多为不显著,Jaccard和Ochiai指数均值较低,物种间以弱相互作用模式共存。M. Godron模型显示群落稳定性交点接近理论稳定点(20,80),草本层处于稳定演替阶段。研究表明,群落通过广生态位物种主导、窄生态位物种分化及弱正联结维持稳定,建议生态恢复中优先选择生态习性相近的物种以维持种间平衡。

关键词:阿里高原;生态位特征;生态位分化;种间联结;群落稳定性

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)03-1017-12

Niche Characteristics and Interspecific Association Analysis of the Herb Layer in the North-central Alpine Desert of the Ngari Plateau in Xizang

FU Ben-yi^{1,2,3,4}, YUDRON Pema⁵, TSERING Shey^{1,2,3}, SUN Xue-ting^{1,2,3,4},

LUO Da-qing^{1,2,3,4}, QU Xing-le^{1,2,3,4*}

(1. Institute of Plateau Ecology, Xizang Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi, Xizang Autonomous Region 860000, China; 2. Key Laboratory of Alpine Vegetation Ecological Security of Husbandry University, Nyingchi, Xizang Autonomous Region 860000, China; 3. Key Laboratory of Xizang Plateau Forest Ecology of Ministry of Education & National, Nyingchi, Xizang Autonomous Region 860000, China; 4. Ngari Ecological Monitoring Station, Ngari, Xizang Autonomous Region 859000, China; 5. Bomi Subdistrict Monitoring Station, Linzhi Municipal Ecology and Environment Bureau, Nyingchi, Xizang Autonomous Region 860000, China)

Abstract: This study focuses on the niche characteristics, interspecific association, and community stability of dominant species in the herb layer under extreme cold and arid conditions on the Ngari Plateau, aiming to provide a research basis for the ecological restoration of alpine desert steppes. The results showed that *Stipa purpurea* had the widest niche breadth (12.41). Some species exhibited an asymmetric phenomenon between niche breadth and importance value, with obvious niche differentiation. The average values of the niche overlap index and similarity index were 0.14 and 0.05, respectively, indicating a low overall competition intensity, and species adopted a low-intensity competition survival strategy. Most interspecific associations were not significant, and the average values of the Jaccard index and Ochiai index were relatively low, with species coexisting in a

收稿日期:2025-05-19;修回日期:2025-06-15

基金项目:西藏农牧大学林学博士点(一期)(533325001);阿里生态监测站2024年度监测项目(603324091);西藏农牧学院2025年学科建设项目(高原生态研究所生态学-YJSXK2025-01)资助

作者简介:付本艺(2000-),男,汉族,山东济南人,硕士研究生,主要从事植物生理学、群落生态学研究,E-mail:438524206@qq.com;

*通信作者 Author for correspondence, E-mail:1318266529@qq.com

weak interaction mode. The M. Godron model showed that the intersection point of community stability was close to the theoretical stable point (20, 80), and the herb layer was in a stable successional stage. The study indicates that the community maintains stability through the dominance of wide-niche species, the differentiation of narrow-niche species, and weak positive associations. It is suggested that species with similar ecological habits should be preferred in ecological restoration to maintain interspecific balance.

Key words: Ngari Plateau; Ecological niche characteristics; Niche differentiation; Interspecific relationships; Community stability

西藏阿里高原中北部作为青藏高原的核心区域,是全球典型的高寒荒漠生态系统之一,紫外线辐射强烈,土壤发育程度低,植被覆盖度普遍低于15%,形成了以紫花针茅(*Stipa purpurea*)、高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)等耐寒物种为主的草本群落^[1-2]。解析极端环境下植被群落中物种的生态位特征与种间关系,不仅能反映物种对资源的适应性策略,还能揭示高寒荒漠生态系统功能的维持机制^[3-4]。

自 Hutchinson^[5]提出多维生态位理论以来,这一经典理论在高寒荒漠等极端环境的研究中得到重要拓展,在资源有限的生态系统中由于存在资源维度显著受限、微环境空间高度碎片化的特征,物种呈现出高度特化趋势,形成了独特群落构建策略,凸显了极端环境压力对物种生态位塑造的特异性驱动机制^[6-7]。种间联结模型,通常由卡方检验、AC联结系数及斯皮尔曼秩检验组成^[8],在植物群落生态学中,生态位与种间联结构成了解释物种共存、群落结构与演替机制的核心基础,两者通常被结合起来描述物种的资源利用情况,互相验证,互相补充^[9-10]。近年来,全球范围内对这两个主题的研究不断拓展,学者们从生态位重叠、反馈机制到联结网络稳定性进行了深入探讨。国际前沿的研究目前聚焦生态位和种间联结的中性理论,将方法进行多体系融合研究^[11],同时引入博弈论来解释物种协作关系^[12],突出生态位分离在物种共存中的关键作用^[13]。国内目前的研究主要集中于不同生态系统(森林^[14]、草地^[15]、优势群落^[16]等)的物种间关系、入侵植物对于群落内物种资源利用的影响^[17],以及极小种群联结分析在物种保育中的作用^[18]。综合来看,国内外对于极端环境且大尺度的研究较为匮乏,在高海拔、强胁迫的高原草本植物群落中,研究多聚焦于物种多样性与海拔、土壤因子等环境梯度的相关性分析,对极端寒旱地整体特征区域的生态位宽度、重叠指数的定量测度仍缺乏系统性数据,尤其对种间联结这一物种互作的直接体现,如极端环境下的互助或竞争排斥效应,尚未形成清晰

的理论框架。鉴于阿里高原生态系统的脆弱性与物种适应性的特殊性,量化生态位特征并解析种间联结与群落稳定性的关系,对揭示高寒草甸的维持机制具有重要科学意义。因此,本研究以阿里高原中北部高寒荒漠草本层为对象,通过野外样地调查与数据分析,旨在完成以下科研目标:探讨优势物种的生态位宽度与重叠特征及其资源利用策略,分析高寒荒漠地区物种间的资源竞争与共生情况,为维护种间平衡提供合理意见;分析生态位分化与种间关联对群落稳定性的协同作用机制,探讨优先保护哪类物种能够更好地提升群落稳定性;结合整体研究分析群落的演替等级,将演替等级分析与生态位-联结理论结合,构建多维度的演替评估框架。研究结果不仅有助于深化对极端环境下植物群落构建规律的认知,更为高寒荒漠生态系统的保护与可持续管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区包括措勤县、噶尔县、改则县南部、革吉县、日土县,位于青藏高原西北部,地理坐标介于 $79.31672^{\circ}\sim 85.53702^{\circ}$ E, $30.07062^{\circ}\sim 35.57233^{\circ}$ N之间(图1)。该区域平均海拔4500 m,地势西北高、东南低,属典型的高原山地地貌。全年分冬夏两季,年均温 -2°C 至 -6°C ,年降水量50~150 mm且80%集中于6—8月,属高原亚寒带干旱气候;年均日照3100~3200 h,日照百分率71%~76%,区域日照资源富集,整体气候干旱少雨,自然环境以高寒荒漠为核心特征^[1,19]。

1.2 调查方法

2023年6—8月在阿里高原措勤县、噶尔县、改则县南部、革吉县、日土县采用19公里网格法开展样地布设,具体实施方式如下(表1):每个样地内布设1条50 m长的样线,前两个样方沿样线每隔20 m设立 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 的小样方,端点处布置1个样方,单个样地

累计设置3个小样方,共设置109个样地,327个样方。记录小样方的地理位置信息及植物群落特征数据,包括样方内所有物种名称、植株高度、多度及盖

度等。针对现场无法鉴定的植物物种,采取拍照记录与标本采集处理,同步标注样地编号,将标本运送至生态研究所植物标本室进行专业鉴定。

表1 样地调查记录

Table 1 Plot survey records

地区 Region	取样经度范围 Sampling longitude range	取样纬度范围 Sampling latitude range	海拔范围 Altitude range/m	样地数 Number of sample points
措勤县 Coqên County	84.82006°~85.115169° E	30.0706°~31.59854°N	5211~5276	10
噶尔县 Gar County	79.95187°~80.91669° E	31.18935°~32.54492° N	4230~5213	27
改则县南部 SouthGerze County	80.01722°~85.53702° E	32.16433°~33.05065° N	4380~4813	25
革吉县 Ge'gyai County	80.81672°~83.02793° E	31.13724°~32.00899° N	4409~4861	25
日土县 Rutog County	79.31672°~82.34666° E	32.69839°~34.95183° N	4247~4622	22

1.3 数据统计分析

1.3.1 重要值计算 对研究区的草本层重要值进行计算^[20],选取重要值排名前20的物种作为优势种,进行生态位宽度、重叠指数以及种间联结关系分析。

相对高度=(某一种植物的高度/全部植物的高度之和) $\times 100\%$

相对盖度=(某一种植物的盖度/全部植物的盖度之和) $\times 100\%$

相对多度=

(某一种的个体数/全部种的个体数) $\times 100\%$

草本/灌木重要值=

(相对多度+相对高度+相对盖度)/3

1.3.2 生态位宽度与生态位重叠、相似性指数 生态位宽度是衡量物种在资源利用广度和分布均匀性的重要指标,其计算通常基于Levin指数^[21]和Shannon指数^[22]两种方式;生态位重叠指数(O_{ik})公式反映了两个物种在资源位上的利用模式相似性, O_{ik} 值越接近1,表明物种之间的资源利用重叠度越高,竞争越激烈^[23];生态位相似性指数(C_{ik})反映物种间对资源利用的相似性程度,指数越高,表示物种对资源的需求越相似,反之则资源利用模式差异越大^[24]。

$$B_x = \frac{1}{\sum_{j=1}^n P_{ij}^2} \quad (1.1)$$

$$B_y = -\sum_{j=1}^n (P_{ij} \ln P_{ij}) \quad (1.2)$$

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n (P_{ij} \cdot P_{kj})}{\sqrt{\sum_{j=1}^n P_{ij}^2 \cdot \sum_{j=1}^n P_{kj}^2}} \quad (1.3)$$

$$C_{ik} = 1 - \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n |p_{ij} - p_{kj}| \quad (1.4)$$

式中, B_x 为Levin指数, B_y 为Shannon多样性指数, O_{ik} 为生态位重叠指数, C_{ik} 为生态位相似性指数, P_{ij} 和 P_{kj} 表示物种*i*与物种*k*在第*j*个资源层级上的重要性值比例, n 为资源位总数。

1.3.3 总体联结性分析 使用Schluter^[25]提出的方差比率法进行联结性指数方差比率(Variance ratio, VR)的计算,揭示物种间的联结性方向及强度,联结强度 W 综合考虑样地数量 N 对联结性强度的影响,为评估群落中物种关系提供了更加全面的视角。

$$VR = \frac{\sum_{i=1}^N (n_{1i} \cdot n_{2i}) - \frac{T_1 \cdot T_2}{T}}{\sqrt{\left[\sum_{i=1}^N (n_{1i})^2 - \frac{(T_1)^2}{T} \right] \cdot \left[\sum_{i=1}^N (n_{2i})^2 - \frac{(T_2)^2}{T} \right]}} \quad (1.5)$$

$$W = VR \times N \quad (1.6)$$

式中, n_{1i} 和 n_{2i} 是第*i*样地中联结对数的个体数量, T 为样地总个体数, N 为样地总数。当 $VR > 1$ 时,表示两物种具有正联结性,即物种间相互促进生长,倾向于共同分布;当 $VR < 1$ 时,表示物种间存在负联结性,即物种对于资源存在竞争情况,生长情况存在消极影响。总联结强度 W 则进一步量化了物种间的联结程度,若 W 值大于 $\chi^2_{0.05(N)}$ 或小于 $\chi^2_{0.95(N)}$,则表明物种间存在显著的关联,反之,当 W 值落在这两个临界值之间时,说明物种间无显著关联。

1.3.4 种间联结分析 为了改善在 2×2 列联表中由于样本量较小或数据稀疏而可能出现的偏大误差,使用Yates提出的修正的 χ^2 检验公式^[26]。

$$\chi^2 = \frac{N \left(|ad - bc| - \frac{N}{2} \right)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)} \quad (1.7)$$

$$JD = \frac{a}{a+b+c} \quad (1.8)$$

式中, Jaccard 指数(JD)范围为(0, 1), 指数越大, 代表物种间的资源利用方式越相似^[27], 数值越大表示共存趋势越强。

$$OI = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}} \quad (1.9)$$

式中, Ochiai 指数(OI)值的范围为(0, 1), 以0.12为划分范围评定种对间的联系^[28], 数值为0表示物种对之间没有关联, 即2个物种相互独立; 数值为1则表示物种对之间的关联程度最大, 即2个物种共生。

$$r(i, k) = 1 - \frac{6 \sum_{j=1}^N (x_{ij} - x_{kj})^2}{N(N^2 - 1)} \quad (1.10)$$

式中, $r(i, k)$ 用于表征第*i*组种对与第*k*组种对之间的 Spearman 秩相关性检验, *i*组, *k*组为优势种之间的种对结合, 体现两组数据在秩次上的相关性。N表示样地总数, 即参与分析的所有数据点数量, X_{ij} 和 X_{kj} 分别表示第*i*组和第*k*组在第*j*个样地中的重要值^[29]。

1.3.5 群落稳定性分析方法 在植物群落稳定性研究中, 采用了 M. Godron 法进行评估^[30], 选取物种重要值排名在前20的物种, 通过分析物种数量倒数的百分比与对应累积相对频度之间的关系, 并构建平滑曲线模型, 通过与直线 $y=100-x$ 相交, 得到两方程的交点, 该交点越接近理想稳定点(20, 80), 群落稳定性越高。

对于生态位宽度、生态位重叠、相似性指数以及种间联结系数使用 R 4.4.1 中的 spaa 包进行数据分析^[26]; 研究区域图使用 Arc Map10.8.1 进行绘图; 使用 Origin 2025 Pro, MATLABR2024b 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 研究区物种组成分析

根据野外调查统计, 研究区共有31科89属162种植物, 受高寒干旱气候制约, 区域内植被类型以耐寒、耐旱的高寒草甸、高寒荒漠为主, 禾本科(Poaceae)、豆科(Leguminosae)、菊科(Asteraceae)植物数量较多, 占总种数的95.26%, 优势物种多为适应高海拔强辐射环境的草本植物。植被覆盖度整体

偏低, 群落结构简单, 生物多样性水平有限, 灌木物种数量较少, 多为矮小灌丛。

2.2 生态位特征分析

2.2.1 生态位指数分析 从数据分析结果来看, 生态位宽度指数研究采用相对多度、重要值、Levins 指数和 Shannon 指数4种方法进行综合评估(表2)。结果表明, 草本层物种相对多度平均值为0.03, 呈明显分化格局, 其中高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)相对多度达0.19, 大花嵩草(*Kobresia macrantha*)为0.13, 两者在群落植物数量中占据优势。重要值分析显示, 群落重要值平均值为3.01, 紫花针茅(*Stipa purpurea*)以12.41的重要值主导群落结构, 远超次优势种青藏嵩草(*Carex moorcroftii*)与高山嵩草, 表明群落内物种重要性差异显著。

生态位宽度方面, Levins 指数平均值为5.39, 物种间差异明显。紫花针茅与二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)生态位宽度突出, 展现出较强的资源利用能力。Shannon 指数测定结果显示, 群落物种多样性平均值为1.72, 6个物种指数大于平均值, 紫花针茅和二裂委陵菜对群落多样性有显著贡献, 白草(*Pennisetum centrasiaticum*)等窄生态位物种贡献较小。

类群特征上, 嵩草属物种呈现“高数量、窄生态位、中等重要值”特征, 依赖特定生境形成局部竞争优势, 与紫花针茅的广域资源利用形成互补; 针茅属内部分化显著, 紫花针茅作为广适性优势种占据资源利用核心地位, 而戈壁针茅(*Stipa tianschanica*)以窄生态位伴生, 减少种间直接竞争; 二裂委陵菜等杂类草虽数量稀疏, 但通过宽生态位策略高效利用剩余资源, 进一步体现群落内生态位分化下的共存机制。

生态位宽度指数关联性分析表明(表3), 草本层优势物种的相对多度与重要值呈显著正相关($r=0.512, P<0.05$), 体现数量优势物种通过多度、高度、盖度的综合效应占据群落主导地位, 如高山嵩草以最高相对多度和次高重要值成为关键伴生物种; 相对多度与 Levins 生态位宽度指数无显著关联($r=0.074, P>0.05$), 反映物种数量优势与资源利用广度的策略分化, 如紫花针茅相对多度指数仅0.06, Levins 指数高达21.03, 表明其通过跨微生境资源整合形成广域生态位, 而高山嵩草依赖特定微环境, Levins 指数仅2.19, 呈现典型窄生态位特征。

表 2 草本层优势种生态位宽度相关指数

Table 2 Niche breadth-related indices of dominant species in herb layers

缩写 Abbreviation	植物名称 Plant name	相对多度 Relative abundance	重要值 Importance value	Levins (B_x)	Shannon (B_y)
SP	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	0.06	12.41	21.03	3.25
KP	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	0.19	6.75	2.19	1.25
CM	青藏嵩草 <i>Carex moorcroftii</i>	0.06	5.66	2.02	1.46
PB	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.02	4.77	19.28	3.10
OT	固沙草 <i>Orinus thoroldii</i>	0.02	3.58	3.93	1.63
KM	大花嵩草 <i>Kobresia macrantha</i>	0.13	2.96	1.90	1.08
PC	燥原芥 <i>Ptilotricum canescens</i>	0.01	2.81	4.78	2.19
PS	西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	0.04	2.36	2.75	1.38
SI	藏豆 <i>Stracheya tibetica</i>	0.03	2.01	7.23	2.35
KR	喜马拉雅嵩草 <i>Kobresia royleana</i>	0.02	1.98	3.46	1.54
FO	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	0.02	1.97	2.73	1.35
FR	紫羊茅 <i>Festuca rubra</i>	0.01	1.95	4.87	1.70
AW	藏沙蒿 <i>Artemisia wellbyi</i>	0.01	1.76	3.21	1.48
ST	戈壁针茅 <i>Stipa tianschanica</i>	0.01	1.68	3.17	1.38
CS	砂生地蔷薇 <i>Chamaerhodos sabulosa</i>	0.01	1.45	5.96	2.22
LP	弱小火绒草 <i>Leontopodium pusillum</i>	0.01	1.44	6.86	2.14
PE	白草 <i>Pennisetum centrasiaticum</i>	0.01	1.31	1.87	0.66
SA	吉隆风毛菊 <i>Saussurea andryaloides</i>	0.01	1.23	4.92	1.77
PP	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	0.01	1.10	1.70	0.78
LD	毛果草 <i>Lasiocaryum densiflorum</i>	0.01	1.03	4.07	1.72

注:物种拉丁文名缩写下同

Note: Latin names of species are abbreviated hereinafter

重要值与 Levins 指数的极显著正相关($r=0.638, P<0.01$),表明优势物种通过宽生态位策略巩固群落主导地位,其广泛资源利用能力进一步与 Shannon 多样性指数形成极显著正相关($r=0.896, P<0.001$),例如宽生态位物种紫花针茅和二裂委陵菜

的 Shannon 指数分别为 3.25 和 3.10,对群落多样性贡献显著。重要值与 Shannon 指数的显著正相关($r=0.502, P<0.05$)证实,优势物种通过高生态位宽度成为维持群落多样性的关键,形成了优势种主导资源分配、生态位分化减少竞争的稳定生态格局。

表 3 生态位特征指数相关性分析

Table3 Correlation analysis of niche characteristic indices

	相对多度 Relative abundance	重要值 Importance value	莱文斯指数 Levins index	香农指数 Shannon index
相对多度 Relative abundance	1			
重要值 Importance value	0.51 [*] $R^2=0.22$	1		
莱文斯指数 Levins index	0.07 $R^2=0.04$	0.64 ^{**} $R^2=0.03$	1	
香农指数 Shannon index	0.15 $R^2=0.03$	0.50 [*] $R^2=0.21$	0.89 ^{***} $R^2=0.79$	1

注: * $P\leq 0.05$, ** $P\leq 0.01$, *** $P\leq 0.001$ 。下同

Note: * $P\leq 0.05$, ** $P\leq 0.01$, *** $P\leq 0.001$. The same as below

2.2.2 生态位重叠指数 从生态位重叠指数分析数据来看(表 4 左下角),半矩阵对角数据总和为 26.59,其平均值为 0.14。具体来看,未产生重叠($O_{ik}=0$)的物种对有 74 个,占总对数的 8.95%,近四成的物种对通过占据独特生态位有效规避了竞争;61.05%的物种对(116 对)之间的生态位重叠指

数大于 0,存在不同程度的资源利用交集与竞争。其中, $O_{ik}\geq 0.5$ 的物种对仅有 1 个,占总物种对数的 0.53%,为弱小火绒草(*Leontopodium pusillum*)与吉隆风毛菊(*Saussurea andryaloides*); $0.5>O_{ik}>0$ 的物种对有 115 个,占物种对数的 60.52%,这些物种对虽有资源利用相似性,但重叠程度与竞争强度

均相对缓和。整体上这20个物种的生态位重叠程度较低,资源利用分化较为明显,多数物种在资源

获取上具有一定独特性,群落内物种更倾向于通过生态位分化来减少竞争。

表4 草本层优势种生态位重叠指数(左下角)、相似性指数(右上角)

Table 4 Niche overlap indices (lower-left corner) and similarity indices(upper-right corner) of dominant species in the herb layer

	SP	KP	CM	PB	OT	KM	PC	PS	SI	KR	FO	FR	AW	ST	CS	LP	PE	SA	PP	LD
SP		0.02	0.17	0.27	0.05	0.02	0.18	0.00	0.15	0.14	0.00	0.01	0.02	0.00	0.16	0.25	0.00	0.17	0.00	0.13
KP	0.12		0.02	0.03	0.00	0.00	0.02	0.00	0.01	0.00	0.60	0.19	0.01	0.00	0.02	0.10	0.00	0.06	0.00	0.09
CM	0.38	0.29		0.15	0.00	0.02	0.03	0.02	0.12	0.04	0.03	0.06	0.00	0.00	0.07	0.21	0.00	0.23	0.01	0.06
PB	0.44	0.24	0.37		0.05	0.02	0.15	0.02	0.12	0.19	0.17	0.04	0.07	0.01	0.11	0.13	0.00	0.05	0.01	0.06
OT	0.26	0.00	0.00	0.12		0.00	0.00	0.00	0.20	0.02	0.00	0.00	0.03	0.05	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
KM	0.14	0.08	0.13	0.11	0.00		0.00	0.12	0.13	0.01	0.02	0.02	0.00	0.00	0.04	0.00	0.00	0.00	0.03	0.01
PC	0.40	0.22	0.24	0.40	0.00	0.00		0.00	0.04	0.01	0.08	0.00	0.03	0.05	0.07	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
PS	0.09	0.07	0.13	0.11	0.00	0.26	0.06		0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00	0.16	0.00	0.00
SI	0.34	0.26	0.45	0.41	0.20	0.18	0.26	0.00		0.27	0.09	0.01	0.00	0.00	0.19	0.07	0.00	0.08	0.00	0.07
KR	0.26	0.00	0.15	0.43	0.11	0.10	0.14	0.00	0.47		0.00	0.00	0.02	0.02	0.06	0.09	0.00	0.05	0.00	0.02
FO	0.06	0.27	0.16	0.20	0.00	0.32	0.15	0.00	0.28	0.00		0.03	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
FR	0.17	0.27	0.40	0.13	0.00	0.21	0.00	0.31	0.14	0.00	0.13		0.00	0.00	0.01	0.09	0.00	0.07	0.00	0.09
AW	0.21	0.09	0.00	0.19	0.22	0.00	0.21	0.00	0.07	0.11	0.00	0.00		0.05	0.07	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00
ST	0.00	0.00	0.00	0.08	0.14	0.00	0.26	0.00	0.08	0.14	0.00	0.00	0.27		0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
CS	0.39	0.18	0.26	0.38	0.15	0.21	0.34	0.00	0.41	0.23	0.00	0.08	0.15	0.09		0.05	0.00	0.03	0.00	0.09
LP	0.42	0.31	0.43	0.45	0.08	0.00	0.16	0.14	0.44	0.32	0.17	0.26	0.00	0.00	0.17		0.00	0.38	0.00	0.16
PE	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00
SA	0.44	0.09	0.40	0.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.28	0.35	0.13	0.25	0.00	0.00	0.08	0.51	0.00		0.00	0.06
PP	0.00	0.00	0.11	0.09	0.00	0.15	0.00	0.29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00
LD	0.28	0.16	0.34	0.28	0.00	0.09	0.00	0.00	0.30	0.20	0.00	0.21	0.00	0.00	0.21	0.37	0.00	0.32	0.00	

2.2.3 生态位相似性指数 从生态位相似性指数分析数据来看(表4右上角),草本层生态位相似性指数平均值为0.05。44.73%的种对(85对)的生态位相似性指数为0;处于 $0.5 > C_{ik} > 0$ 范围的种对为104对,占总对数的54.73%,绝大多数 C_{ik} 值集中于0.2以下,表明研究区草本层生态位分化较为显著。例如青藏薹草与燥原茅(*Ptilotricum canescens*)、紫花针茅与高山嵩草的 C_{ik} 值分别为0.02和0.03; $C_{ik} \geq 0.5$ 的种对中,仅有高山嵩草与羊茅一对,占总对数的0.53%,部分物种对资源利用存在一定的相似性,但未达到激烈竞争水平,通过微生境差异或资源获取时间错位实现共存。

2.3 种间联结

2.3.1 总体关联性分析 经过数据分析得出,研究区草本层VR值为1.56, $VR > 1$,群层关系为正联结,研究区共设置了137个样地,411个样方,统计检验量W为213.72, χ^2 临界值为(74.22, 178.14),检验统计量W未处于 $\chi^2_{0.05(N)}$ 和 $\chi^2_{0.95(N)}$ 所界定的区间内, W大于 $\chi^2_{0.05(N)}$,总体关联性为正显著。

2.3.2 种间关联性卡方检验分析 研究区草本层的卡方(χ^2)检验结果表明(图1):草本层物种间关联

程度整体较弱,无论是正相关还是负相关都以不显著为主,95%的种对(181对)为不显著相关,生态位分化明显。其中,31.58%的种对(60对)无关联,这些物种在群落分布中相对独立,彼此间相互影响微弱;在正相关方面,33.16%的种对(63对)呈正联结,显著正相关(含极显著正相关)的种对为9个,占总对数的4.73%,例如,青藏薹草与弱小火绒草,藏豆(*Stracheya tibetica*)与喜马拉雅嵩草等,在资源利用或生态位上存在一定的互补性;在负相关层面,35.26%的种对(67对)为不显著负相关,无显著负相关(含极显著负相关)种对,部分物种在资源利用或空间分布上存在潜在的竞争倾向,但通过生态位分化策略,物种间有效避免了强烈的竞争排斥效应,使得群落内的物种关系相对缓和。

2.3.3 AC联结系数分析 研究区草本层AC联结系数分析结果表明(图2):44.73%的种对(85对)AC联结系数大于0,55.27%的种对(105对)AC联结系数小于0。在实际研究中,当样地内物种出现次数较少、物种分布不均匀时,容易出现 $a=0$ 的情况,这会使得AC值为-1。数据分析结果显示,AC=-1的种对为74对,从而导致负联结种对的数量被高估,例如,固沙草(*Orinus thoroldii*)与燥原茅、

固沙草与西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)等种对,这与实际的生态情况并不相符,因此AC联结系数更适用于物种分布均匀地区。为进一步验证研究区物种的种间联结关系,进行Jaccard指数和Ochiai指数分析。

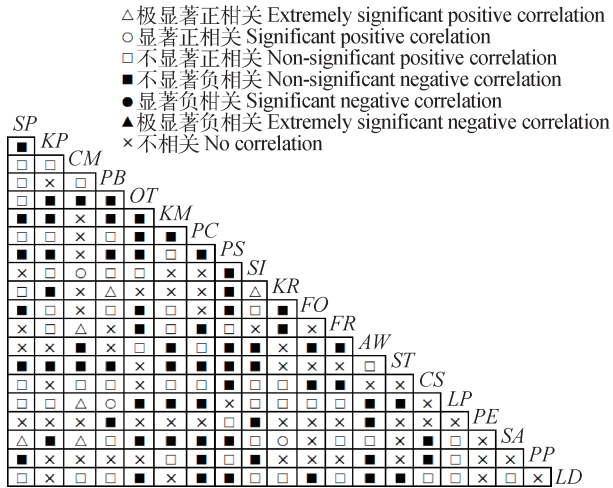


图1 草本层 χ^2 检验半矩阵图

Fig. 1 Semi-matrix diagram of chi-square test for herbaceous layer

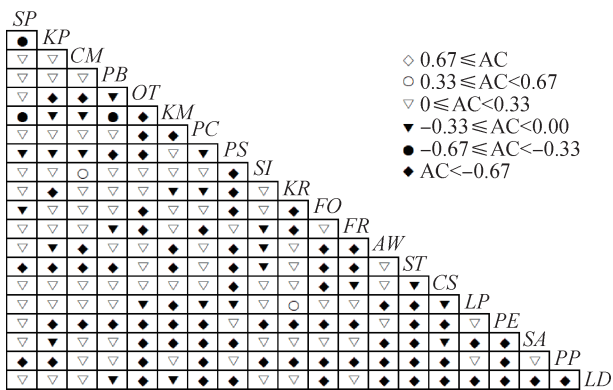


图2 草本层 AC 检验半矩阵图

Fig. 2 Semi-matrix diagram of AC test for the herb layer

2.3.4 Jaccard 指数分析 研究区草本层 Jaccard 联结系数分析结果表明(图3):Jaccard 指数的平均值约为 0.07,物种间的组成相似性较低。其中:38.95%的种对(74对)的 Jaccard 指数为 0,未产生交集,与 χ^2 检验结果类似,进一步证实了草本层种间联结的独立性和差异性;26.84%(51对)的 Jaccard 指数处于 $0 < JD < 0.09$ 的范围;18.95%(36对)的

种对处于 $0.09 \leq JD < 0.18$ 的范围;12.11%的种对(23对)处于 $0.18 \leq JD < 0.27$ 的范围;3.16%的种对(6对)处于 $0.27 \leq JD < 0.36$,最大值为弱小火绒草与吉隆风毛菊的 0.32,无 JD 大于 0.36 的种对,物种间的生态关联微弱,物种在资源利用、生态位等方面存在显著分化。

2.3.5 Ochiai 指数分析 研究区草本层 Ochiai 联结系数分析结果表明(图4):Ochiai 指数平均值约为 0.13,其中,38.95%的种对(74对)的 Ochiai 指数为 0,与 Jaccard 指数分析结果一致,进一步验证了草本层种间联结的微弱性。其中,12.11%的种对(23对)处于 $0 < OI < 0.12$ 的范围;23.16%的种对(44对)处于 $0.12 \leq OI < 0.24$ 的范围;14.74%的种对(28对)处于 $0.24 \leq OI < 0.36$ 的范围;10.53%的种对(20对)处于 $0.36 \leq OI < 0.48$ 的范围;仅有 1 对 OI 大于 0.48,为弱小火绒草与吉隆风毛菊,对资源获取和生态功能上具有相对较强的关联性。

2.3.6 Spearman 秩相关性检验 研究区内草本层的 Spearman 秩相关性检验结果显示(图5):优势种之间的种间联结以不显著关联为主,与 χ^2 检验结果基本一致。其中:正联结为 81 对,占总对数的 42.63%,显著正联结(含极显著正联结)为 24 对,占总对数的 12.63%,如紫花针茅与吉隆风毛菊、弱小火绒草与吉隆风毛菊等;负联结为 109 对,占总对数的 57.36%,仅有紫花针茅与戈壁针茅 1 对显著负联结种对,占总对数的 0.52%,显著正相关对数远大于显著负相关。Spearman 秩相关通过秩次转换降低异常值影响,更敏感地捕捉到微弱但真实的种间关联,为“弱相互作用群落”的结构解析提供了可靠依据。

2.4 群落稳定性分析

为进一步验证草本层的群落稳定性情况,构建函数稳定性模型(图6)。稳定性模型 $y = 100 - x$ 与草本层非线性拟合方程 $y = -0.017x^2 + 2.236x + 45.183$,相交于(22.36, 77.84),与理论稳定点(20, 80)的欧式距离为 3.19,其实际动态轨迹与理想稳定状态的偏离度处于较低水平,表明草本层总体处于稳定状态。



图 3 草本层 Jaccard 指数半矩阵图

Fig. 3 Semi-matrix diagram of the Jaccard index for the herb layer

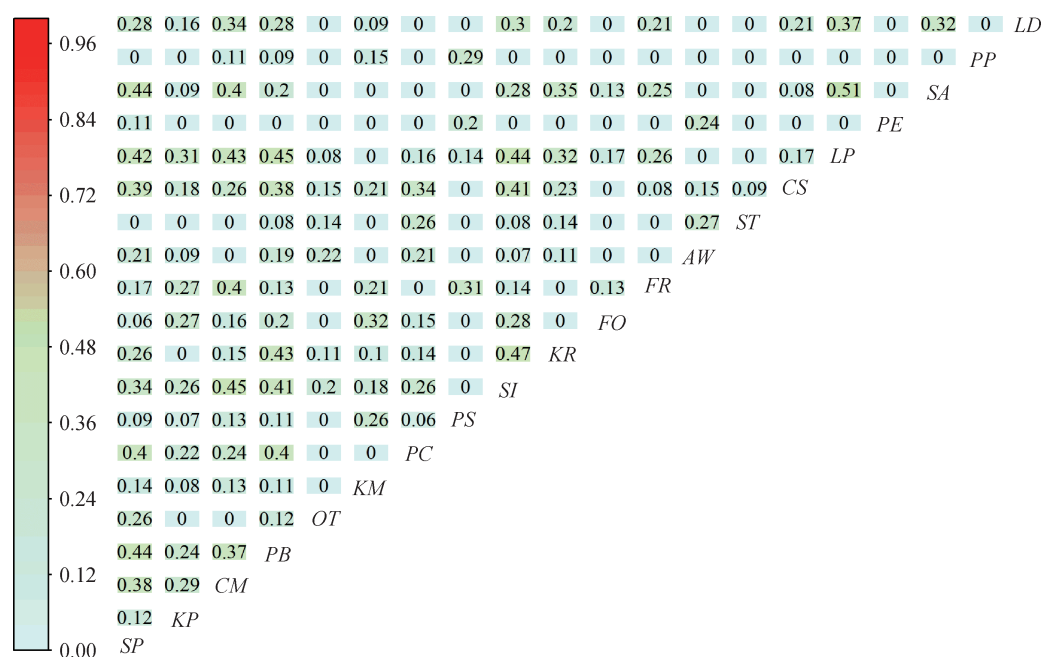


图 4 草本层 Ochiai 指数半矩阵图

Fig. 4 Semi-matrix diagram of the Ochiai index for the herb layer

3 讨论

3.1 草本层生态位特征

在草本层优势种生态位特征分析中,相对多度体现物种在群落中的数量占比,重要值综合评判物种的群落地位,Levins 指数测定生态位宽度以反映物种资源利用范围,Shannon 指数则表征物种多样性程度。这些指标体系的综合运用,构建了一个从

个体数量优势、功能地位、资源利用策略到群落结构特征的完整分析框架^[31-32]。研究区生态位特征具体表现为“核心物种-伴生物种-特化物种”的三级生态位结构。宽生态位物种,通过跨微生境资源整合占据主导地位,这种“泛资源利用”策略使其成为群落的生态位构建者^[33]。相反,窄生态位物种依赖特定微环境或时间资源,这种“精专型”策略在极端干旱环境中规避了与广生态位物种的直接竞争,从而

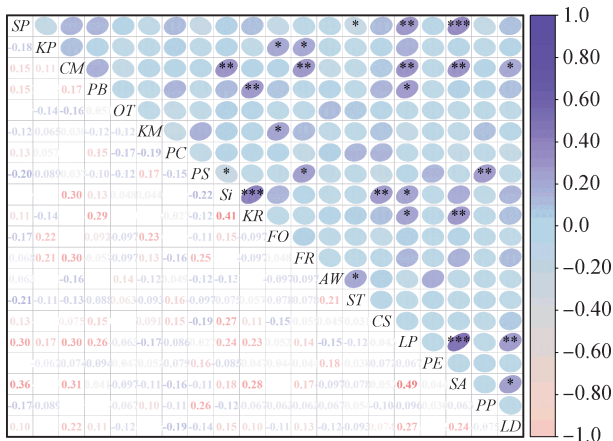


图 5 草本层 Spearman 秩检验

Fig. 5 Spearman rank test of the herb layer

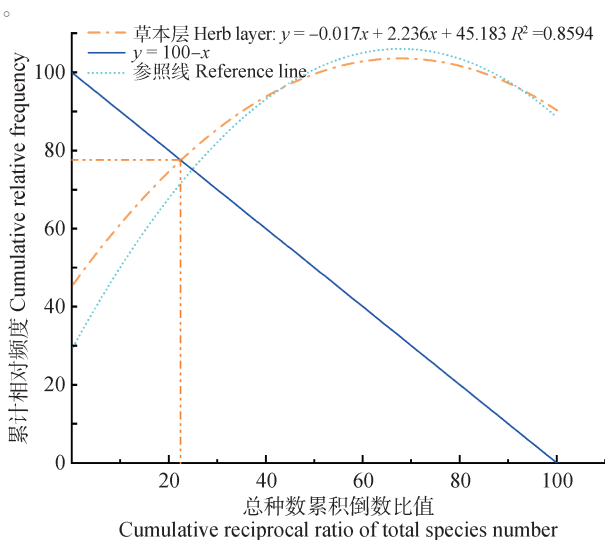


图 6 草本层群落稳定性分析

Fig. 6 Herb layer community stability analysis

维持种群优势。这与 Lin 等^[34]对青藏高原嵩草属植物的生长适应性演化特征的研究以及张富广等^[35]在祁连山高寒荒漠物种形成“优势种驱动-特化种补充”的稳定群落结构的研究一致。这种生态位分化策略既保障了核心物种的资源获取,又为特化物种提供了共存空间。

二裂委陵菜其生态位宽度虽与紫花针茅接近,但相对多度、重要值较低,对群落影响力有限,为次优势种,这一现象反映了“广生态位未必等同于高群落地位”的复杂生态机制。这与 Yang 等^[36]在若尔盖高原的植物生存方式研究结论类似,这种差异源于资源转化效率的种间分化。紫花针茅通过高重要值所表征的优势株型和跨微生境资源整合能力,在关键资源的竞争中占据主导地位,二裂委陵菜虽具备广泛的资源利用范围,但其在群落中的空

间占据能力较弱,导致未能有效转化为群落主导地位,这种“生态位广度-功能地位”的分异,体现了物种在极端环境中对“资源利用范围”与“局部竞争强度”的权衡策略^[37]。

白草等特化物种(极端环境中,资源利用范围高度狭窄、对特定微生境或生态因子具有强烈依赖性的物种)^[38]的存在,进一步印证了群落内“资源梯度细分”的生态机制,这类物种的 Levins 指数显著低于群落平均值,表明其资源利用高度集中于特定微生境。从核心种(紫花针茅等)到伴生种(二裂委陵菜等)再到特化种(白草等),生态位宽度呈现连续的梯度分布,对应着对异质性资源的层级化利用:广生态位物种通过跨微生境的资源整合维持群落基础功能,窄生态位物种则依赖微生境特异性或物候分化规避竞争,形成“广适性主导-特化性补充”的资源利用网络。生态位重叠指数较低,进一步验证了这种梯度分化机制使不同物种在极端环境中既减少直接竞争,又通过功能分工提升了群落整体的资源利用效率,成为高寒荒漠植被维持稳定性的关键策略。

3.2 草本层生态位重叠、相似性指数关联性分析

生态位重叠数据分析显示,近 6 成的物种对存在资源利用交集,但高强度重叠种对较少,这一结果揭示了该群落“低强度竞争-高维度分化”的共存模式。物种通过占据独特生态位有效规避了竞争,资源利用分化显著。即便在资源交集的物种对中,多数重叠程度与竞争强度也相对较低,显著低于温带草原生态系统群落重叠指数均值^[39],这与高寒荒漠区资源维度受限的环境压力直接相关。弱小火绒草与吉隆风毛菊是研究区草本层生态位重叠指数最高的种对,但二者的重要值较低,表明其竞争对象为边缘资源而非核心生态位。该现象可由“中度干扰理论”^[40]解释:极端环境下有限资源迫使边缘物种形成“资源共享-密度调节”机制,即使存在资源利用的高度相似性,物种仍可通过微生境细分、种群密度调节等策略,在极端环境中形成稳定的共存关系,与研究区整体弱相互作用的共存模式一致。

生态位相似性指数分析为群落共存机制提供进一步证据,群落生态位相似性指数平均值为 0.05,研究区大多种对存在资源交集,但相似性极低,进一步印证了“资源弱重叠-分化强共存”的策

略,物种通过对资源维度的梯度划分,在极端环境中形成“无竞争-低竞争-适度竞争”的生态位分布梯度,既减少资源利用损耗,又通过功能互补提升群落资源利用效率。从功能群角度看,嵩草属物种(如高山嵩草、大花嵩草)与杂类草(如二裂委陵菜)的 C_{ik} 指数较低,反映出“禾草-杂类草”功能群间的资源梯度细分,形成资源利用互补^[41],与祁连山高寒荒漠“优势种驱动-特化种补充”的资源分配机制一致^[42]。

3.3 草本层种间联结分析

研究区草本层 VR 值大于 1,表明物种整体分布存在共现倾向。种间联结分析显示,绝大多数物种间以不显著联结为主,仅少数种对呈显著联结,且显著正联结种对数量多于显著负联结种对,这种“整体共现趋势”与“局部弱直接作用”的分化,本质是物种通过生态位分化实现共存的策略体现^[7,13,33],这一结论与苏金娟等^[39]对阿勒泰荒漠区草本植物的资源利用研究结果一致。具体来看, χ^2 检验的低显著性进一步佐证物种间直接相互作用微弱,并非依赖种间直接关联维持共存,而是主要通过生态位分化实现稳定共存。生态位重叠指数分析结果也印证了这一机制,整体重叠关系较弱,表明物种通过占据相对独立的资源位,有效规避了种间竞争。此外,Spearman 秩相关性检验结果补充了显著正联结种对的共存逻辑:显著正联结的种对多为生态位宽度存在差异的物种,这说明此类物种的共存源于资源的互补利用,而非种间强关联。AC 联结系数受物种低频分布干扰,当物种分布不均匀时,会出现 $a=0$ 导致 $AC=-1$ 的情况。这种现象在物种分布不均匀的地区较为常见,如胡宁宁等^[43]在秦岭西端灌木层的种间联结研究、郝嘉鑫等^[44]在壶关县草本层的种间联结研究中也出现了类似情况。同时,Jaccard 指数和 Ochiai 指数平均值处于低水平,表明物种间群落相似性极低,进一步证实研究区草本层物种采取“独立适应为主、弱关联共存”的生存策略。

3.4 生态位-种间联结性耦合对群落稳定性的影响

研究区草本层通过生态位分化与种间联结的协同作用维持稳定性,M. Godron 法测定显示,群落稳定性非线性拟合曲线与稳定性测定曲线交于(22.36,77.84),欧式距离仅 3.19,结合生态位重叠指数和相似性指数结果偏低,表明物种资源利用高

度分化。优势物种的广生态位整合能力构建群落基础框架,特化物种依赖微生境或物候分化填充剩余资源位,形成“无重叠-低重叠”的竞争规避网络^[45-46];种间联结呈现总体正联结的稳定特征,既通过适应性趋同增强整体抗逆性,又以弱相互作用减少种间损耗^[8,47],与稳定性模型中结果一致,这种“生态位梯度分化-弱联结弹性共存”的耦合机制,使群落形成“低竞争强度、高功能互补”的稳定状态,为高寒荒漠极端环境下的植被存续提供了关键支撑。

4 结论

本研究证实,阿里高原中北部草本群落通过“优势种广生态位辐射+物种间低重叠分化+弱正联结维持弹性”的三级机制适应极端环境,形成了“低复杂度高稳健性”的生态系统,结合研究区生境特征、群落结构及稳定性分析表明:草本层整体处于极端环境下的稳定演替阶段,即群落结构和生态功能趋于稳定,物种间的相互作用达到协调,尽管存在个体更替,但群落整体组成和功能长期保持恒定。这一发现拓展了群落生态学理论,揭示了在资源极限约束下,物种更依赖环境过滤驱动的被动分化而非主动竞争排斥。实践中,建议优先保护紫花针茅等广生态位物种的核心生境,同时关注白草等特化物种的微生境完整性,避免因关键物种衰退导致生态位脆弱。未来研究可结合功能性状与长期监测,进一步解析气候变暖对生态位动态及种间关系的影响,为高寒荒漠生态安全屏障建设提供精准科学依据。

参考文献

- [1] 谢会晴,邹光剑,曹泊,等. 青藏高原阿里地区大气颗粒物质量浓度的季节变化特征[J]. 环境化学,2023,42(4):1260-1269
XIE H Q, WU G J, CAO B, et al. Seasonal mass concentration variation and potential source regions of atmospheric particulate matter in Ngari area, Tibet Plateau[J]. Environmental Chemistry, 2023, 42(4): 1260-1269
- [2] 张宪洲,杨永平,朴世龙,等. 青藏高原生态变化[J]. 科学通报,2015,60(32):3048-3056
ZHANG X Z, YANG Y P, PIAO S L, et al. Ecological change on the Tibetan Plateau[J]. Chinese Science Bulletin, 2015, 60(32): 3048-3056
- [3] 吴姣姣,向明学,拉多,等. 不同放牧强度对拉萨河谷温性草原主要植物生态位及种间联结的影响[J]. 草地学报,2022,30(3):513-522
WU J J, XIANG M X, LA D, et al. Analysis of niche and inter-specific association of dominant plant species of temperate grass-

- land under different grazing intensities in Lhasa River valley[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(3): 513-522
- [4] 唐颖, 齐实, 张林, 等. 不同类型侧柏人工林下优势草本生态位及种间关系研究[J]. *草地学报*, 2024, 32(1): 261-274
- TANG Y, QI S, ZHANG L, et al. Niches and interspecific associations of dominant herbaceous species under different types of platyladus *Orientalis* plantations [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(1): 261-274
- [5] HUTCHINSON G E. Concluding remarks [J]. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957, 22: 415-427
- [6] KÖRNER C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems[M]. Berlin: Springer-Verlag, 2003: 26-108
- [7] CHOLER P, MICHALET R, CALLAWAY R M. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities [J]. *Ecology*, 2001, 82(12): 3295-3308
- [8] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. *生态学报*, 2016, 36(24): 8224-8233
- 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[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(24): 8224-8233
- [9] 李星, 隋莹莹, 辛智鸣, 等. 内蒙古阿拉善梭梭人工林林下主要植物的生态位特征和种间联结性[J]. *植物资源与环境学报*, 2025, 34(3): 79-87
- LI X, SUI Y Y, XIN Z M, et al. Niche characteristics and interspecific associations of main plants under *Haloxylon ammodendron* plantations in Alxa of Inner Mongolia[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2025, 34(3): 79-87
- [10] 韩路, 王海珍, 王家强, 等. 塔里木荒漠绿洲过渡带植物种间关联性分析[J]. *生态环境学报*, 2015, 24(6): 932-937
- HAN L, WANG H Z, WANG J Q, et al. Interspecific associations of plants in desert-oasis ecotone in Tarim Basin[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2015, 24(6): 932-937
- [11] GUO S, CUI L Z, XU J Y, et al. A global synthesis of plant-plant interaction investigations: current knowledge and future directions[J]. *Plant and Soil*, 2025, 153: 1663-1674
- [12] FORT H. Combining niche and game theories to address interspecific cooperation in ecological communities[J]. *Community Ecology*, 2020, 21(1): 13-24
- [13] SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche [J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(11): 605-611
- [14] 王李娟, 马长乐, 杨建欣, 等. 苍山西坡常绿阔叶林乔木层优势种生态位特征及种间联结[J]. *中南林业科技大学学报*, 2025, 45(5): 77-88, 102
- WANG L J, MA C L, YANG J X, et al. Niche and interspecific association of dominant species in tree layer of broadleaved evergreen forests on the western slope of the Cangshan mountain [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2025, 45(5): 77-88, 102
- [15] 向泽宇, 唐忠炳, 彭昕桁, 等. 武功山山地草甸植物群落特征和生态位[J]. *草业学报*, 2025, 34(9): 12-25
- XIANG Z Y, TANG Z B, PENG X H, et al. Plant community characteristics and niches in mountain meadows of Wugong Mountain[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(9): 12-25
- [16] 曹晟烜, 黄运腾, 罗真, 等. 福建海岛车桑子灌丛群落生态位特征及环境对其影响[J]. *东北林业大学学报*, 2025, 53(4): 88-98
- CAO S X, HUANG Y T, LUO Z, et al. The ecological niche characteristics of *Dodonaea viscosa* shrub community in Fujian Island and its environmental interpretation[J]. *Journal of North-east Forestry University*, 2025, 53(4): 88-98
- [17] 张歌, 尤其, 张玲玲, 等. 郑州市主城区鬼针草入侵群落主要物种生态位与种间联结[J]. *生物安全学报(中英文)*, 2025, 34(3): 221-229
- ZHANG G, YOU Q, ZHANG L L, et al. Ecological niches and interspecific associations of major species in the invasive community of *Bidens pilosa* in the main urban area of Zhengzhou City, China[J]. *Journal of Biosafety*, 2025, 34(3): 221-229
- [18] 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[J]. *植物科学学报*, 2024, 42(4): 444-453
- 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[J]. *Plant Science Journal*, 2024, 42(4): 444-453
- [19] 杨小菊, 强巴克珠, 郭凯瑜, 等. 藏西北高寒荒漠植物群落数量分类与排序[J]. *中国草地学报*, 2024, 46(12): 44-54
- YANG X J, QIANG B, GUO K Y, et al. Quantitative classification and ordination of alpine desert plant communities in northwest Xizang [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(12): 44-54
- [21] LEVINS R. Evolution in changing environments: some theoretical explorations[M]. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1968: 29-84
- [22] 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: 10-221
- GUO S L, YU J, CHEN G Q. Ecology data analysis: Methods, procedures and software [M]. Beijing: Science Press, 2015: 10-221
- [23] PIANKA E R. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4 (1973): 53-74
- [24] SCHOENER T W. Resource partitioning in ecological communities[J]. *Science*, 1974, 185(4145): 27-39
- [25] SCHLUTER D. A variance test for detecting species associations, with some example applications [J]. *Ecology*, 1984, 65(3): 998-1005
- [26] 雷德芳, 王志杰. 黔中喀斯特地区马尾松群落主要物种种间联结、生态位及群落稳定性特征[J]. *生态学报*, 2024, 44(10): 4353-4367
- LEI D F, WANG Z J. Interspecific associations, niches and community stability of main species in *Pinus massoniana* community in karst mountainous cities, the central Guizhou Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(10): 4353-4367
- [27] 李怀珠, 党哈, 许金石, 等. 不同方法研究太白山不同海拔梯度林下主要草本植物群落的种间关联[J]. *西北林学院学报*, 2020, 35(6): 66-73

- LI H Z, DANG H, XU J S, et al. Interspecific associations of the main understory herbaceous communities across altitudinal gradients on the Taibai Mountain by different approaches [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2020, 35(6):66-73
- [28] 许金石, 王茂, 柴永福, 等. 子午岭地区草本药用植物种间联结性研究[J]. 西北植物学报, 2015, 35(11):2307-2314
- XU J S, WANG M, CHAI Y F, et al. Interspecific association of medicinal herbs in Ziwuling Region [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(11):2307-2314
- [29] 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[J]. 生态学报, 2020, 40(6):2057-2071
- 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 [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6):2057-2071
- [30] 郑元润. 森林群落稳定性研究方法初探[J]. 林业科学, 2000, 36(5):28-32
- ZHENG Y R. Comparison of methods for studying stability of forest community [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2000, 36(5):28-32
- [31] 谢婉丽, 王奇悦, 王秋雪, 等. 闽江福州段自生草本植物生态位和种间联结研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(2):149-158
- XIE W L, WANG Q Y, WANG Q X, et al. Niche and interspecific association of spontaneous herbaceous plants in Fuzhou section of Minjiang River [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2025, 33(2):149-158
- [32] 李雨晗, 丁彦芬, 张畅为. 南京外秦淮河优势草本植物生态位和种间联结性研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2023, 47(6):203-210
- LI Y H, DING Y F, ZHANG C W. Niche and interspecific association of dominant herbaceous plants in the outer Qinhuai River, Nanjing City [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2023, 47(6):203-210
- [34] LIN L, CAO G M, XU X L, et al. *Kobresia pygmaea* meadows as disclimax communities in the same geographic and climatic environments in Qinghai - Tibet Plateau, China [J]. Journal of Plant Ecology, 2023, 16(5):rtad010
- [35] 张富广, 曾彪, 杨太保. 气候变化背景下近30年祁连山高寒荒漠分布时空变化[J]. 植物生态学报, 2019, 43(4):305-319
- ZHANG F G, ZENG B, YANG T B. Spatiotemporal distribution changes in alpine desert belt in Qilian Mountains under climate changes in past 30 years [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(4):305-319
- [36] YANG J P, SU P X, ZHOU Z J, et al. Environmental filtering rather than dispersal limitation dominated plant community assembly in the Zoige Plateau [J]. Ecology and Evolution, 2022, 12(7):e9117
- [37] CUESTA F, TOVAR C, LLAMBI L D, et al. Thermal niche traits of high alpine plant species and communities across the tropical *Andes* and their vulnerability to global warming [J]. Journal of Biogeography, 2020, 47(2):408-420
- [38] FICETOLA G F, LUNGHI E, MANENTI R. Microhabitat analyses support relationships between niche breadth and range size when spatial autocorrelation is strong [J]. Ecography, 2020, 43(5):724-734
- [39] 苏金娟, 刘永萍, 刘丽燕, 等. 阿勒泰荒漠区草本植物生态位与种间关联[J]. 草业科学, 2024, 41(10):2217-2228
- SU J J, LIU Y P, LIU L Y, et al. Niche and interspecific correlation of herbaceous plants in the Altay desert region [J]. Prata-cultural Science, 2024, 41(10):2217-2228
- [40] PIERCE S, LUZZARO A, CACCIANIGA M, et al. Disturbance is the principal α -scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community [J]. Journal of Ecology, 2007, 95(4):698-706
- [41] HOU G, SHI P L, ZHOU T C, et al. Dominant species play a leading role in shaping community stability in the northern Tibetan grasslands [J]. Journal of Plant Ecology, 2023, 16(3):rtac110
- [42] KANG S, NIU J M, ZHANG Q, et al. Niche differentiation is the underlying mechanism maintaining the relationship between community diversity and stability under grazing pressure [J]. Global Ecology and Conservation, 2020, 24:e01246
- [43] 胡宁宁, 崔雨昕, 孙萌, 等. 秦岭西段典型森林群落灌木层优势种群生态位与种间联结[J]. 生态学杂志, 2024, 43(12):3595-3604
- HU N N, CUI Y X, SUN M, et al. Niche and interspecific association of dominant species in shrub layers of typical forest communities in the western part of the Qinling Mountains [J]. Chinese Journal of Ecology, 2024, 43(12):3595-3604
- [44] 郝嘉鑫, 金山, 铁军. 山西壶关县草本药用植物生态位特征及种间联结性[J]. 生态学杂志, 2025, 44(2):493-501
- HAO J X, JIN S, TIE J. Niche characteristics and interspecific association of herbaceous medicinal plants in Huguan County, Shanxi, China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2025, 44(2):493-501
- [45] 熊梅, 安海波, 赵萌莉, 等. 放牧对荒漠草原主要植物种群空间格局与生态位的影响[J]. 草地学报, 2024, 32(4):1177-1183
- XIONG M, AN H B, ZHAO M L, et al. Effect of grazing on spatial pattern and niche characteristics of main species in desert steppe [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(4):1177-1183
- [46] 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[J]. 生态学杂志, 2018, 37(5):1307-1315
- 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 [J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(5):1307-1315
- [47] 李珂佳, 蔡晨, 阮广鸣, 等. 小叶红豆群落主要树种的种间关系及群落稳定性[J]. 应用生态学报, 2025, 36(2):427-436
- LI K J, CAI C, RUAN G M, et al. Interspecific association of main tree species in *Ormosia microphylla* community and its community stability [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2025, 36(2):427-436