

高寒草地沙化过程植物群落构成及生态位特征变化

宗宁¹, 石培礼^{1,2}, 朱军涛^{1*}

1. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室拉萨高原生态试验站, 北京 100101;

2. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

摘要: 草地沙化是目前面临的重要环境问题, 会对草原地区牧草生产与居民生活环境产生影响。目前对沙化草地的研究主要集中在植被与土壤性质的变化, 对物种之间关系的变化并未进行深入探究。基于经典的生态位理论, 利用空间代替时间序列的方法, 通过调查高寒草地沿沙化梯度的植物群落变化特征, 分析沙化演替过程中高寒草原植物群落构成、生态位宽度以及生态位重叠 (O) 的变化, 探索沙化过程植物种群的资源利用状况及生态适应能力, 以期为青藏高原高寒草原植物多样性维持机制与沙化草地植被恢复提供参考依据。结果发现, 随着沙化程度的加重, 群落盖度和地上生物量呈现逐渐降低的趋势。不同的是, 物种丰富度、辛普森指数和香农-维纳指数的最大值出现在轻度沙化梯度, 而后呈显著降低趋势 ($P < 0.001$), 但 Pielou 指数在各沙化梯度间差异不显著 ($P = 0.634$)。通过计算重要值发现, 沙化梯度之间群落结构变异较大。相关性分析发现, 沙化过程物种生态位宽度与重要值呈饱和曲线关系。随着沙化程度的加重, 生态位高度重叠 (> 0.9) 和部分重叠 ($0.5 < O \leq 0.9$) 的植物种对数逐渐降低, 而中度重叠以下 (≤ 0.5) 的植物种对数则变化不大, 这说明沙化程度加深导致的物种数减少会降低种群间资源利用的竞争。沙化程度的加重伴随土壤养分的减少, 为降低对有限资源的竞争, 植物种群间的资源利用呈现多样化。

关键词: 高寒草地; 沙化梯度; 多样性; 重要值; 生态位重叠

DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2021.08.002

中图分类号: Q948; X173

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2021) 08-1561-10

引用格式: 宗宁, 石培礼, 朱军涛, 2021. 高寒草地沙化过程植物群落构成及生态位特征变化[J]. 生态环境学报, 30(8): 1561-1570.

ZONG Ning, SHI Peili, ZHU Juntao, 2021. Changes of plant community composition and niche characteristics during desertification process in an alpine steppe [J]. Ecology and Environmental Sciences, 30(8): 1561-1570.

草地沙化是目前面临的最严重的环境问题之一。近年来, 受气候变化和人类活动的共同影响, 草地生态系统发生了大面积沙化, 由斑点状分布的半固定、半沙漠向集中连片全沙化和流动沙丘演化。据 2014 年第五次西藏自治区荒漠化和沙化监测结果显示, 全区荒漠化土地 4 325.62 万公顷, 居全国第三位; 全区沙化土地面积 2 158.36 万公顷, 居全国第三位, 全区 74 个县(区)均有分布(国家林业局, 2015)。青藏高原生态环境脆弱, 沙源丰富, 加上高原独特的大风天气, 具有沙漠化发生、发展的物质基础和动力条件, 是中国沙化灾害严重的地区之一(李森等, 2004; 王兮之等, 2009; 韩光中等, 2014)。大面积草地沙化和生态环境破坏不仅直接威胁着青藏高原草地畜牧业的可持续发展和居民的生存环境, 而且对涵养水源和控制水土流失不

利, 对发源于高原的江河中下游地区的经济发展和生态环境产生重要影响(韩光中等, 2014)。近年来西藏高原草地沙化的调查与研究受到广泛关注。

已有的研究对沙化过程中高寒草地植被和土壤特征的变化进行了诸多报道。随沙化严重程度增加, 植被群落盖度、地上和地下生物量急剧下降(Peng et al., 2020); 沙化导致土壤颗粒变粗, 土壤含水量和养分显著下降(Ma et al., 2020), 同时大量物种流失、植被盖度下降、植物多样性下降、生产力降低(魏兴琥等, 2007; 牛叔文等, 2008; 陈文业等, 2013; 李昌龙等, 2014; 何芳兰等, 2016)。土壤有机碳、腐殖质碳组分均随着沙化程度的提高而呈下降趋势(何芳兰等, 2016; 舒向阳等, 2016)。研究结果显示, 随着沙化程度的加重, 群落盖度、地上和地下生物量表现出显著降低的趋势, 沙化过

基金项目: 国家自然科学基金项目(42071066; 31870406; 42077422); 国家重点研发计划项目(2017YFA0604802); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0302); 中国科学院战略性先导科技专项项目(XDA20050102)

作者简介: 宗宁(1987年生), 男, 副研究员, 博士, 主要从事高原生态学研究。E-mail: zongning@igsnr.ac.cn

*通信作者: 朱军涛(1981年生), 男, 副研究员, 博士, 主要从事生态系统与全球变化生态学。E-mail: zhujt@igsnr.ac.cn

收稿日期: 2021-04-07

程植被变化的生态阈值出现在轻度到中度沙化梯度 (Zong et al., 2020; 宗宁等, 2020)。但已有的研究主要关注沙化导致的植物群落的变化, 对沙化过程中物种之间关系的变化并未进行深入探究。了解各种群在群落中的地位和作用以及种群间的相互关系, 对植被资源保护与可持续利用以及沙化草地的恢复重建等具有重要意义。

生态位为研究沙化过程植物群落与种间关系变化提供了重要的理论基础。自 1917 年被提出以来, 生态位概念受到国内外众多学者的广泛关注 (Grinnell, 1917), 该理论在植物种间关系、生物多样性、群落演替以及种群进化等方面得到大量应用 (彭文俊等, 2016)。经典的生态位理论认为, 物种在某种 (或多种) 环境资源利用上存在差异, 即物种间的生态位分化, 这是物种共存的基本机制之一 (Chesson, 2000), 也是物种进化、群落结构变化和演替过程的主要动力和群落生态学研究的重点 (陈林等, 2019)。沙化过程导致土壤性质和养分含量变化较大, 群落结构也发生显著变化 (李昌龙等, 2014; 何芳兰等, 2016; Zong et al., 2020)。随着沙化程度的加重, 植被呈现逆向演替。生态位理论在沙化过程中的应用, 可以揭示物种间对可利用资源的变化, 以及由此引起的群落的组成和功能的规律性变化, 对于沙化过程中植被保护以及沙化草地的植被恢复与重建等具有重要意义。

青藏高原是对全球气候变化最敏感的地区之一, 高寒草地是青藏高原面积最大的植被类型 (郑度等, 2017)。高寒草地不仅是重要的生态环境资源, 也是当地农牧业发展的基础, 更是国家生态安全屏障建设的基础 (孙鸿烈等, 2012)。大面积草地沙化和生态环境破坏不仅直接威胁着青藏高原草地畜牧业的可持续发展和人类的生存环境, 而且对水源涵养和控制水土流失不利, 给“中华水塔”的经济发展和生态环境产生了重要影响 (王兮之等, 2009)。本研究基于经典的生态位理论, 利用空间代替时间序列的方法, 通过调查高寒草地沿沙化梯度

的植物群落变化特征, 分析不同沙化梯度下高寒草原植物群落构成、生态位宽度以及生态位重叠, 探索沙化过程植物种群的资源利用状况及生态适应能力, 以期为青藏高原高寒草原植物多样性维持机制与沙化草地植被恢复提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于西藏自治区班戈县以北约 5 km 高寒草原区 (31°26'N, 90°02'E), 地处藏北高原腹地, 海拔 4 678 m。气候属于半干旱大陆性高原气候。多年平均气温 -1.2 °C, 月最低气温 (1 月) -17.5 °C, 月最高气温 (7 月) 14.7 °C。多年平均降水量 335 mm, 其中 80% 发生在 6—9 月之间 (Dong et al., 2016)。年潜在蒸散量 1 993.4—2 104.3 mm, 干燥度指数 (潜在蒸散量与降雨量的比值) 在 6.0—6.3, 属于半干旱区。土壤类型为高寒草原土, 土壤相对贫瘠, 深度为 0.3—0.5 m。本研究区的优势物种为紫花针茅 (*Stipa purpurea*) 和火绒草 (*Leontopodium leontopodioides*) 以及青藏狗娃花 (*Heteropappus bowerii*) (Dong et al., 2016; Zong et al., 2020)。

1.2 试验设计

根据 Dregne (1994) 和李森等 (2004) 提出的分类标准, 高寒草地的沙化程度可以根据裸地面积和植被覆盖度进行划分。使用空间序列代替时间序列的方法, 在高寒草原区选择 5 种沙化梯度: 潜在沙化草地 (PD)、轻度沙化梯度 (LD)、中度沙化梯度 (MD)、重度沙化梯度 (HD) 以及极重度沙化梯度 (SHD), 各沙化梯度群落特征见表 1。本地区草地沙化主要由近几十年来的过度放牧导致, 并因风蚀和水蚀而加剧 (Dong et al., 2016)。

1.3 样品采集与分析

植物群落特征调查采用样方法, 开展于 2017 年生长季旺盛期 (8 月中旬)。每个沙化梯度内随机选取 5 个 0.5 m×0.5 m 的样方, 将样方框用细绳均匀分为 25 个 10 cm×10 cm 的栅格, 以植物群落所占

表 1 不同沙化梯度高寒草地植物群落特征

Table 1 Characteristics of plant community in alpine grasslands with different desertification gradients

沙化梯度 Desertification gradient	潜在沙化 Potential desertification	轻度沙化 Light desertification	中度沙化 Moderate desertification	重度沙化 Heavy desertification	极重度沙化 Severely heavy desertification
植被覆盖度 Vegetation cover	>50%	>30%	10%–30%	5%–10%	<5%
裸地面积 Proportion of bare land	<10%	<20%	20%–30%	30%–50%	>50%
优势物种 Dominant species	紫花针茅 (<i>Stipa purpurea</i>)、多裂委陵菜 (<i>Potentilla multifida</i>)、微孔草 (<i>Microula sikkimensis</i>)	窄叶苔草 (<i>Carex montis-everestii</i>)、多裂委陵菜、羊茅 (<i>Festuca ovina</i>)	紫花针茅、多裂委陵菜、冷地早熟禾 (<i>Poa crymophila</i>)	紫花针茅、纤杆蒿 (<i>Artemisia demissa</i>)、窄叶苔草	微孔草、平卧轴藜 (<i>Axyris prostrata</i>)

栅格数确定群落总盖度及每个植物种的分盖度。植物群落特征调查完成后，将样方内植物地上部分分物种齐地面刈割并分种存放于信封中，同时将凋落物收集于信封中，带回实验室置于 65 °C 下烘干 48 h 至恒重后称量。将地上植物干重换算为单位面积生物量作为群落地上生物量。在割完地上部分的样方中挖取 1 个 20 cm×20 cm 的土柱（深度为 10 cm），共有 5 个重复。土壤样品过 2 mm 筛后进行风干，而后用球磨仪将样品粉碎过 100 目筛，土壤碳、氮含量采用元素分析仪进行测定。

1.4 计算方法

1.4.1 重要值计算

重要值 (Importance value, IV) 是以相对多度 (RA)、相对盖度 (RP)、相对生物量 (RB) 等指标的综合来表征，能比较客观地反映出不同物种在群落中的相对重要性，同时也可以显示出物种在群落中的地位和作用 (宗宁等, 2014)。重要值 (%) 计算公式如下：

$$IV=(RA+RP+RB)/3 \quad (1)$$

1.4.2 物种多样性指数计算 (牛翠娟等, 2015)

(1) 辛普森 (Simpson) 指数

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

(2) 香农-威纳 (Shannon-Weiner) 指数

$$H'=-\sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i \quad (3)$$

(3) Pielou 均匀度指数

$$E=\frac{H'}{H_{\max}}=\frac{H'}{\ln S} \quad (4)$$

式中：

P_i ——第 i 个物种数量占群落总个体数量的比例；

S ——样地内物种丰富度。

1.4.3 生态位宽度与重叠计算

生态位宽度采用 Herbert 修正后的 Levins 生态位宽度 (Levins, 1968) 进行计算：

$$B_j=\frac{1}{t \times \sum_k P_{jk}^2} \quad (5)$$

式中：

B_j ——第 j 个物种的生态位宽度，其值域为 [0, 1]；

P_{jk} ——第 j 个物种在第 k 个资源水平下的重要值占该物种在所有资源水平上的重要值总和的比例；

t ——样方总数。

生态位重叠计算公式 (Levins, 1968) 如下：

$$O_{ij}=\frac{\sum_{k=1}^t P_{ik} P_{jk}}{\sqrt{\sum_{k=1}^t P_{ik}^2 \sum_{k=1}^t P_{jk}^2}} \quad (6)$$

式中：

O_{ij} ——物种 i 和 j 的生态位重叠值；

P_{ik} 和 P_{jk} ——代表第 i 和 j 个物种在第 k 个样方的重要值占该物种在所有样方中重要值总和的比例；

t ——样方总数。

1.5 数据统计分析

采用单因素方差分析沙化梯度对植被群落特征 (群落盖度与地上生物量)、物种丰富度、多样性指数 (辛普森指数、香农-维纳指数、Pielou 指数)、土壤碳氮含量的影响，并采用 Duncan 法比较各沙化梯度间的差异性。利用非线性回归对重要值与生态位宽度、土壤因子与生态位重叠数进行拟合分析。显著性水平 $P<0.05$ ，统计分析和图件制作分别运用 SPSS 24.0 和 Origin Pro 2017。

2 结果与分析

2.1 地上生物量与盖度

沿沙化梯度，群落盖度呈现逐渐降低的趋势，从潜在沙化梯度的 64% 降低到极重度沙化梯度的 10% (图 1)。除了极重度和重度沙化梯度之间无显著差异外，其他沙化梯度之间差异均显著 (图 1, $P<0.001$)。

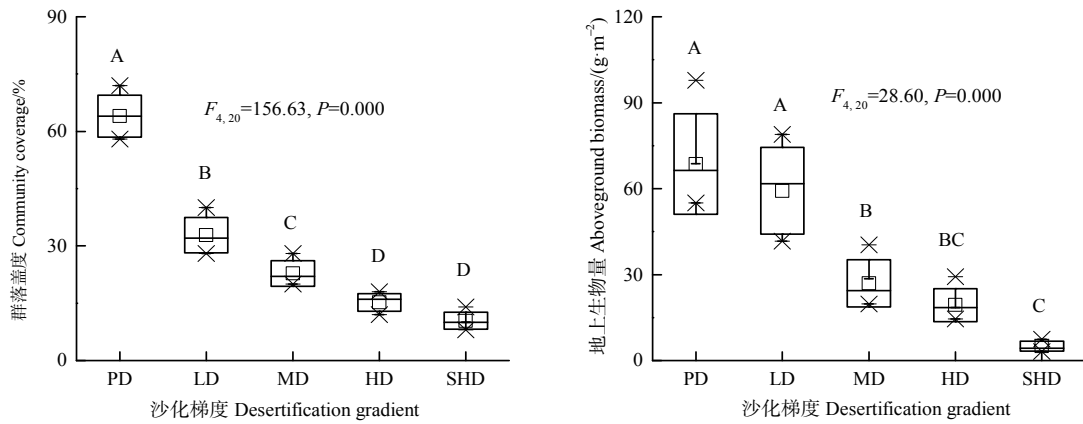
与群落盖度相类似，随着沙化程度的加重，群落地上生物量也呈现逐渐降低的趋势，从潜在沙化梯度的 68.6 g·m⁻² 降低到极重度沙化梯度的 2.2 g·m⁻² (图 1)。统计分析发现，潜在沙化和轻度沙化梯度地上生物量显著高于其他梯度 (图 1, $P<0.001$)。

2.2 物种多样性与多样性指数

与地上生物量与盖度不相同的是最大的物种丰富度出现在轻度沙化梯度，而后呈显著降低趋势 (图 2, $P<0.001$)。辛普森指数和香农-维纳指数也呈现类似的趋势，最大值均出现在轻度沙化梯度。与未沙化草地相比，辛普森指数在重度沙化梯度显著降低 (图 2, $P<0.001$)，而香农-维纳指数在中度沙化梯度显著降低 (图 2, $P<0.001$)。Pielou 均匀度指数在各沙化梯度间差异不显著 (图 2, $P=0.634$)。

2.3 重要值与生态位宽度

通过计算重要值发现，各沙化梯度之间群落结



$n=5$; 图中不同大写字母代表沙化梯度间差异显著; 横坐标 PD、LD、MD、HD、SHD 分别代表潜在、轻度、中度、重度和极重度沙化高寒草地; 下同

$n=5$; Different capital letters indicate significant differences between different desertification gradients. The abscissas PD, LD, MD, HD, and SHD represent native, mild, moderate, heavy and extremely heavy desertification gradients in alpine grasslands, respectively; similarly for the following figures

图 1 沙化过程植被群落盖度与地上生物量的变化

Fig. 1 Variations of plant community coverage and aboveground biomass under different desertification gradients

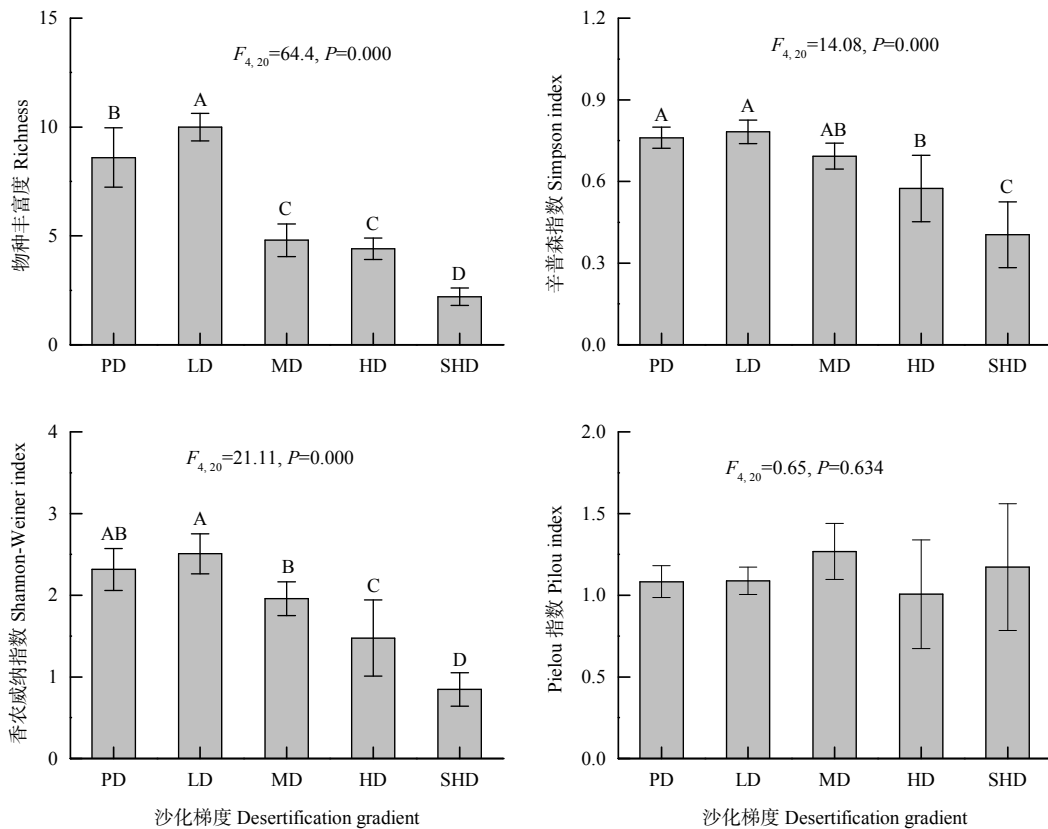


图 2 沙化过程植物群落多样性指数的变化

Fig. 2 Variations of plant diversity index under different desertification gradients

构存在显著不同(表 2)。潜在沙化草地重要值排前三的依次是紫花针茅(25.45%)、多裂委陵菜(22.96%)、微孔草(12.88%)，轻度沙化梯度依次是窄叶苔草(25.22%)、多裂委陵菜(24.15%)、羊茅(12.47%)，中度沙化梯度依次是紫花针茅

(51.92%)、二裂委陵菜(13.67%)、冷地早熟禾(10.90%)，重度沙化梯度依次是紫花针茅(37.51%)、纤秆蒿(26.78%)、窄叶苔草(13.52%)，极重度沙化梯度依次是微孔草(54.24%)、平卧轴藜(44.45%)、紫花针茅(1.31%)。

表 2 不同沙化梯度主要植物种重要值
Table 2 Importance value of plant species under different desertification gradients in alpine grasslands

科 Family	序号 No.	植物种 Plant species	重要值 Importance value				
			潜在沙化 Potential desertification	轻度沙化 Light desertification	中度沙化 Moderate desertification	重度沙化 Heavy desertification	极重度沙化 Severely heavy desertification
禾本科 Gramineae	S1	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	25.45	1.40	51.92	37.51	1.31
	S2	冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	7.44	4.36	10.90	2.22	-
	S3	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	6.73	12.47	-	-	-
莎草科 Cyperaceae	S4	穗三毛 <i>Trisetum spicatum</i>	5.32	-	-	3.80	-
	S5	窄叶苔草 <i>Carex montis-everestii</i>	4.95	25.22	2.49	13.52	-
豆科 Leguminosae	S6	丛生黄耆 <i>Astragalus confertus</i>	1.85	3.35	-	6.56	-
	S7	多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	22.96	24.15	-	-	-
蔷薇科 Rosaceae	S8	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	4.82	5.04	13.67	-	-
	S9	青藏狗娃花 <i>Heteropappus bowerii</i>	0.54	-	10.45	4.49	-
菊科 Asteraceae	S10	纤杆蒿 <i>Artemisia demissa</i>	0.98	3.05	7.32	26.78	-
	S11	弱小火绒草 <i>Leontopodium pusillum</i>	1.07	1.85	-	0.64	-
龙胆科 Gentianaceae	S12	线叶龙胆 <i>Gentiana farreri</i>	2.79	10.49	-	-	-
紫草科 Boraginaceae	S13	微孔草 <i>Microula sikkimensis</i>	12.88	4.38	2.96	4.47	54.24
景天科 Crassulaceae	S14	藏布红景天 <i>Rhodiola sangpo-tibetana</i>	1.19	3.65	0.31	-	-
石竹科 Caryophyllaceae	S15	高山雪灵芝 <i>Arenaria kansuensis</i>	-	0.40	-	-	-
伞形科 Umbelliferae	S16	棱子芹 <i>Pleurospermum camtschaticum</i>	-	-	-	-	-
藜科 Chenopodiaceae	S17	平卧轴藜 <i>Axyris prostrata</i>	1.05	-	-	-	44.45

“-”代表该群落未出现这个物种；下表同

“-” means that this plant species does not appear in the community; similar for the following tables

各沙化梯度之间物种的生态位宽度存在显著不同(表3)。潜在沙化草地生态位宽度排前三的依次是紫花针茅(0.898)、多裂委陵菜(0.851)、冷地早熟禾(0.695)，轻度沙化梯度依次是窄叶苔草(0.938)、多裂委陵菜(0.924)、线叶龙胆(0.837)，中度沙化梯度依次是紫花针茅(0.975)、冷地早熟禾(0.947)、青藏狗娃花(0.790)，重度沙化梯度依

次是紫花针茅(0.963)、窄叶苔草(0.785)、纤杆蒿(0.780)，极重度沙化梯度依次是微孔草(0.971)、平卧轴藜(0.950)、紫花针茅(0.200)。

同时，相关性分析发现，沙化过程物种生态位宽度与重要值呈饱和曲线关系(图3)。在一定范围内，物种生态位宽度受重要值的影响；但随着重要值的提高，生态位宽度并不会继续提高。

表 3 不同沙化梯度主要植物种类生态位宽度
Table 3 Niche breadth of plant species under different desertification gradients in alpine grasslands

科 Family	序号 No.	植物种 Plant species	生态位 Niche breadth				
			潜在沙化 Potential desertification	轻度沙化 Light desertification	中度沙化 Moderate desertification	重度沙化 Heavy desertification	极重度沙化 Severely heavy desertification
禾本科 Gramineae	S1	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	0.898	0.398	0.975	0.963	0.200
	S2	冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	0.695	0.713	0.947	0.358	-
	S3	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	0.567	0.799	-	-	-
莎草科 Cyperaceae	S4	穗三毛 <i>Trisetum spicatum</i>	0.394	-	-	0.394	-
	S5	窄叶苔草 <i>Carex montis-everestii</i>	0.552	0.938	0.584	0.785	-
豆科 Leguminosae	S6	丛生黄耆 <i>Astragalus confertus</i>	0.336	0.384	-	0.226	-
	S7	多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	0.851	0.924	-	-	-
蔷薇科 Rosaceae	S8	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.295	0.595	0.623	-	-
	S9	青藏狗娃花 <i>Heteropappus bowerii</i>	0.200	-	0.790	0.384	-
菊科 Asteraceae	S10	纤杆蒿 <i>Artemisia demissa</i>	0.400	0.763	0.700	0.780	-
	S11	弱小火绒草 <i>Leontopodium pusillum</i>	0.309	0.270	-	0.200	-
龙胆科 Gentianaceae	S12	线叶龙胆 <i>Gentiana farreri</i>	0.458	0.837	-	-	-
紫草科 Boraginaceae	S13	微孔草 <i>Microula sikkimensis</i>	0.638	0.506	0.375	0.526	0.971
景天科 Crassulaceae	S14	藏布红景天 <i>Rhodiola sangpo-tibetana</i>	0.506	0.779	0.200	-	-
石竹科 Caryophyllaceae	S15	高山雪灵芝 <i>Arenaria kansuensis</i>	-	0.400	-	-	-
伞形科 Umbelliferae	S16	棱子芹 <i>Pleurospermum camtschaticum</i>	-	-	-	-	-
藜科 Chenopodiaceae	S17	平卧轴藜 <i>Axyris prostrata</i>	-	-	-	-	0.950

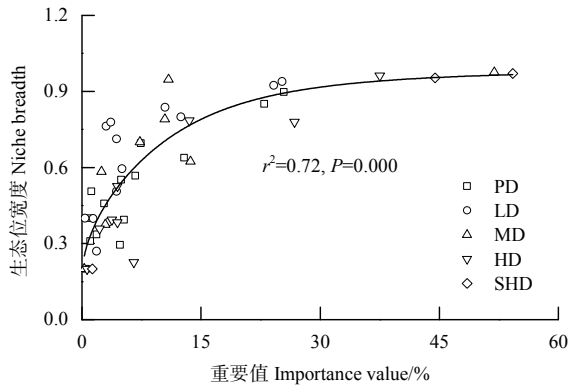


图 3 沙化过程物种生态位宽度与重要值相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis between plant species niche width and importance value

2.4 生态位重叠

从表 4 可以看出, 潜在沙化草地中生态位重叠值大于 0.9 的有 6 对植物, 属于高度重叠, 分别是早熟禾和多裂委陵菜、羊茅和线叶龙胆、羊茅和藏

布红景天、丛生黄耆和纤杆蒿、丛生黄耆和线叶龙胆、丛生黄耆和藏布红景天。生态位重叠值大, 说明两物种对资源的利用方式相似或对生境的要求基本一致。生态位重叠值为 0.5—0.9 的有 37 对植物, 生态位重叠值小于 0.5 的有 32 对植物; 生态位重叠值为 0 的有 15 对植物。

从表 4 可以看出, 轻度沙化草地中生态位重叠值大于 0.9 的有 5 对植物, 分别是冷地早熟禾和羊茅、冷地早熟禾和二裂委陵菜、窄叶苔草和多裂委陵菜、窄叶苔草和纤杆蒿、窄叶苔草和藏布红景天。生态位重叠值在 0.8—0.9 的有 10 对植物, 生态位重叠值大于 0.5—0.8 的有 30 对植物, 生态位重叠值小于 0.5 的有 19 对植物。生态位重叠值为 0 的有 15 对植物。

从表 5 可以看出, 中度沙化草地生态位重叠值大于 0.9 的有 4 对植物, 分别是紫花针茅与冷地早熟禾、紫花针茅与青藏狗娃花、窄叶苔草与纤杆蒿、二裂委陵菜与纤杆蒿。生态位重叠值为 0.5—

表 4 植物物种间生态位重叠

Table 4 Plant niche overlap in potential and light desertification grasslands

植物种 Plant species	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14
S1	-	0.685	0.660	0.718	0.530	0.609	0.811	0.410	0.657	0.607	0.660	0.818	0.669	0.517
S2	0.542	-	0.838	0.206	0.875	0.454	0.973	0.222	0.174	0.623	0.625	0.430	0.698	0.655
S3	0.748	0.913	-	0	0.590	0.791	0.895	0.147	0	0.761	0.371	0.922	0.250	0.961
S4	-	-	-	-	0.250	0	0.120	0.610	0	0	0	0	0.426	0
S5	0.488	0.795	0.778	-	-	0.285	0.820	0.459	0	0.566	0.747	0.400	0.445	0.460
S6	0.045	0.221	0.303	-	0.714	-	0.590	0.096	0	0.906	0.351	0.964	0.142	0.926
S7	0.597	0.684	0.757	-	0.968	0.743	-	0.315	0.251	0.689	0.603	0.739	0.541	0.798
S8	0.406	0.983	0.854	-	0.741	0.455	0.595	-	0	0.071	0	0.126	0.721	0.135
S9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0.285	0	0.674	0
S10	0.301	0.816	0.670	-	0.951	0.774	0.852	0.799	-	-	0.696	0.872	0.140	0.848
S11	0.641	0.335	0.647	-	0.312	0.161	0.445	0.221	-	0.065	-	0.336	0.266	0.344
S12	0.705	0.803	0.869	-	0.825	0.454	0.846	0.694	-	0.726	0.856	-	0.196	0.992
S13	0.456	0.471	0.730	-	0.592	0.675	0.658	0.421	-	0.372	0.811	0.623	-	0.216
S14	0.511	0.723	0.666	-	0.906	0.585	0.894	0.631	-	0.889	0.581	0.370	0.682	-

表格的上半部分代表潜在沙化草地, 下半部分代表轻度沙化草地

The upper part of the table represents potential desertified grassland, and the lower part represents lightly desertified grassland

表 5 植物物种间生态位重叠

Table 5 Plant niche overlap in moderate and heavy desertification grasslands

植物种 Plant species	S1	S2	S4	S5	S6	S8	S9	S10	S11	S13	S14
S1	-	0.967	-	0.709	-	0.686	0.940	0.746	-	0.666	0.503
S2	0.476	-	-	0.670	-	0.710	0.884	0.767	-	0.700	0.466
S4	0.642	0.271	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S5	0.806	0.604	0.654	-	-	0.854	0.450	0.901	-	0.005	0.577
S6	0.384	0.898	0	0.433	-	-	-	-	-	-	-
S8	-	-	-	-	-	-	0.449	0.988	-	0.158	0.163
S9	0.519	0.497	0	0.748	0.552	-	-	0.511	-	0.786	0.420
S10	0.910	0.237	0.627	0.720	0.039	-	0	-	-	0.170	0.309
S11	0.370	0.440	0.616	0.488	0	-	0	0.539	-	-	-
S13	0.772	0.534	0.212	0.379	0.643	-	0.136	0	0.432	-	0.226
S14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

表格的上半部分代表中度沙化草地, 下半部分代表重度沙化草地

The upper part of the table represents moderately desertified grassland, and the lower part represents heavily desertified grassland

0.9 的有 14 对植物，生态位重叠值小于 0.5 的有 12 对植物。

从表 5 可以看出，重度沙化草地生态位重叠值大于 0.9 的有 1 对植物，是紫花针茅与纤秆蒿。生态位重叠值为 0.5—0.9 的有 14 对植物，生态位重叠值小于 0.5 的有 14 对植物。生态位重叠值为 0 的有 5 对植物。

从表 6 可以看出，极重度沙化草地只有 3 种植物出现，紫花针茅与微孔草、平卧轴藜的生态位重叠值均小于 0.5，说明偶然出现的紫花针茅与其他两种植物之间竞争较小。而微孔草与平卧轴藜的生态位重叠值均大于 0.927，说明两种优势种对资源的竞争较大。

表 6 极重度沙化草地植物生态位重叠

植物种	Plant species	S1	S13	S17
S1		-	0.443	0.380
S13		-	-	0.927
S17		-	-	-

2.5 影响物种生态位重叠的因子

随着沙化程度的加重，土壤全碳和全氮含量均呈现显著降低趋势，显著变化出现在重度沙化梯度（图 4）。与之相对应是土壤碳氮比呈现显著增加趋势，显著变化出现在极重度沙化梯度。同时，我们对土壤因子与生态位重叠数进行了拟合分析。拟合

分析发现，大于 0.9 的生态位重叠数与土壤全碳和全氮含量均呈现显著的线性正相关关系，与 0.5—0.9 之间的生态位重叠数呈现非线性增加趋势，而土壤碳氮比与两者均无显著相关关系（图 4）。这表明，沙化过程导致的土壤因子变化对植物物种生态位重叠有重要影响。

3 讨论

3.1 沙化过程群落结构变化

植被盖度减少和土地裸露是沙化过程最明显的变化。我们的研究发现，从潜在沙化草地到极重度沙化草地植被群落盖度与地上生产力显著降低，这与已有的研究结果一致。随着沙化程度的加剧，草地植被会发生逆向演替，群落盖度、高度和生物量都会明显下降，最终甚至会导致地表植被的衰亡（李昌龙等，2014；金红喜等，2015；舒向阳等，2016）。同时，研究结果显示，重度沙化梯度优势物种演替为平卧轴藜和青藏狗娃花等不可食牧草，这说明沙化过程改变了高寒草地的植被组成变化，引发了植被的逆向演替和多年生优良牧草的减少，导致草地质量急剧下降。植被减少是草地沙化的最显著变化，也是沙化过程的必然结果（魏兴琥等，2005）。植被覆盖和枯落物的存在会降低风速，避免地表土壤的侵蚀，有助于土壤有机团粒结构的形成（Buckley, 1987），地表植被的减少会进一步加剧土地的裸露与沙化过程（魏兴琥等，2007）。在重度沙

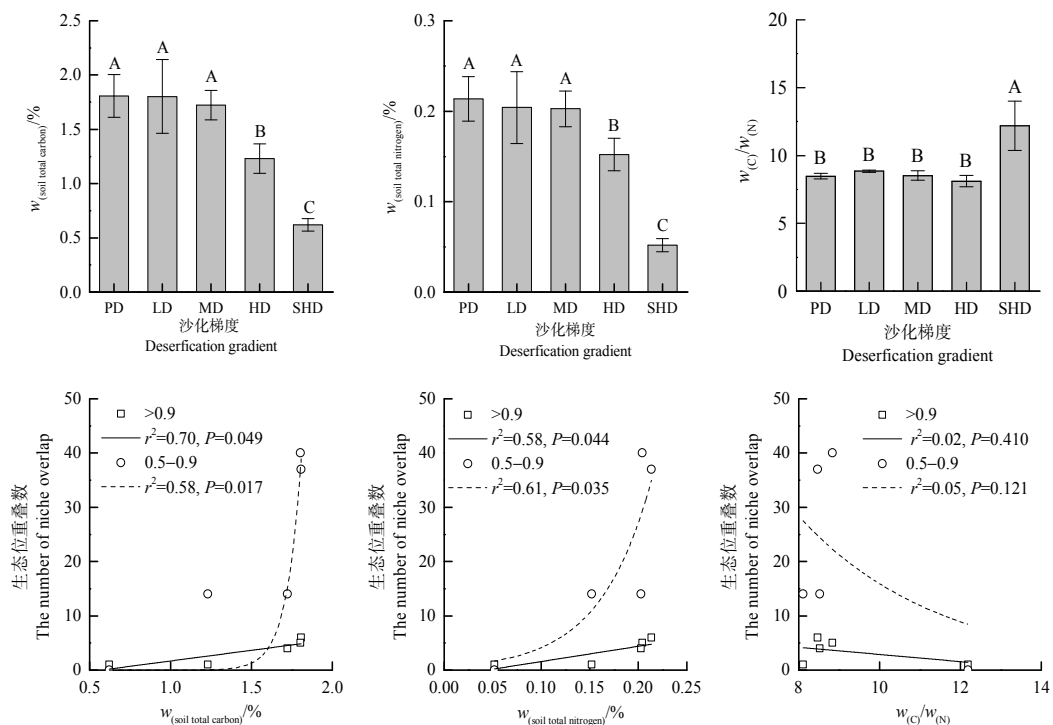


图 4 土壤全碳、全氮含量以及碳氮比 ($n=5$) 与物种生态位重叠的关系

Fig. 4 Soil total carbon, total nitrogen content, carbon-nitrogen ratio ($n=5$) and the relationships with species niche overlap

漠化分布区域的边缘地带,一些草场被流沙掩埋而成为新的沙化土地,风蚀和流沙堆积造成一些现存植物的死亡,群落盖度大幅度降低且草皮层被毁,这进一步加剧了草地沙化过程(魏兴琥等,2007)。

从重要值来看,沿沙化梯度群落结构发生重要变化。从潜在沙化到重度沙化梯度,除了轻度沙化梯度中窄叶苔草是最大重要值的植物外,紫花针茅这种建群种都是重要值最大的物种,而极重度沙化梯度群落结构发生显著变化,微孔草和平卧轴藜转变为重要值最大的两种植物(表2)。这说明,虽然在沙化前期群落盖度和生物量发生显著变化,但主要优势种并未显著改变,这对于植被的恢复改良具有重要的意义。而极重度沙化后,植物群落发生显著变化,只有极少数的杂类草植物存在,这个沙化阶段草地的恢复改良可能比较难。因为极重度沙化的草地,除了养分匮乏外,植物种源也极度匮乏(Zong et al., 2020),这对植物的建植有重要的负面影响,可能需要结合围栏、补播等措施进行恢复。

与地上生物量与盖度不相同的是,最大的物种丰富度、辛普森指数和香农-维纳指数出现在轻度沙化梯度,而后呈显著降低趋势,这符合生态学中的中度干扰假说。中度干扰假说表明,一个生态系统处在中等程度的干扰时,其物种多样性最高,而超过一定阈值的干扰则会打破物种平衡,降低物种多样性(段敏杰等,2010)。虽然轻度沙化阶段地上生物量与盖度有所降低,但较高的物种多样性对于维持植物群落的稳定具有重要意义。但辛普森指数在重度沙化梯度显著降低,而香农-维纳指数在中度沙化梯度已经显著降低,这说明轻度沙化到中度沙化阶段的转变对物种多样性的影响较大,这与我们前期的研究结果一致。前期研究表明,草地沙化过程中植被特征转变的生态阈值出现在轻度到中度沙化梯度(宗宁等,2020)。轻度到中度沙化梯度是高寒草地沙化的关键时期,对于沙化草地的早期防护与管理至关重要。

3.2 沙化过程物种生态位特征的变化

生态位宽度是衡量物种对环境资源利用状况的指标,反映某一植物种群对环境的适应性,其值表示其资源占有的强度(程中秋等,2010)。从潜在沙化、中度沙化和重度沙化梯度下紫花针茅的生态位宽度大于大部分物种,表明作为优势物种的紫花针茅利用资源能力较强,是泛化种。同样轻度和重度沙化梯度下的窄叶苔草、潜在和轻度沙化梯度下的多裂委陵菜等的生态位宽度大于大部分物种,在一定程度上属于泛化种。而极重度沙化梯度下紫花针茅的生态位宽度显著低于微孔草和平卧轴藜,利用资源能力较弱,说明到极重度沙化梯度后群落结

构发生了显著变化,泛化种转变为伴生种。同样地,在潜在和轻度沙化梯度中的伴生种青藏狗娃花和纤杆蒿等,在中度和重度沙化梯度中转变为生态位宽度较大的物种,说明沙化导致的资源环境差异同样引起物种在群落中地位的转变(宇洪标等,2016)。除生态位宽度外,重要值也被用来评价某一植物种群在群落中的地位和作用,且以往研究表明,重要值越大的物种往往生态位宽度也越大,对资源的利用和对环境的适应能力也越强。但本研究的结果表明,重要值与生态位宽度并不呈线性相关趋势,而是呈饱和曲线状态,这与已有研究结果一致(宇洪标等,2016)。例如,冷地早熟禾在潜在沙化梯度中生态位宽度较大,但重要值并不高,表明物种生态位宽度与其在群落中的优势度不一定呈现正相关关系(戚登臣等,2011;聂莹莹等,2020)。

生态位重叠表示种群间对资源的共享能力以及环境资源的利用状况,反映种群间的竞争关系和分布地段的交错程度,生态位重叠值的大小表示植物利用资源方式的相似性高低(李中林等,2014;聂莹莹等,2020),或是在同一空间内生态需求互补性强弱(李军玲等,2006)。研究发现,随着沙化程度的提高,生态位高度重叠(>0.9)和部分重叠($0.5-0.9$)的植物种对数逐渐降低,而中度重叠以下(≤ 0.5)的植物种对数则变化不大,这说明沙化程度加深导致的物种数减少会降低种群间资源利用的竞争。沙化程度的加深伴随土壤养分的减少(Zong et al., 2020;宗宁等,2020),为降低对有限资源的竞争,植物种群间的资源利用呈现多样化。

4 结论

本研究基于经典的生态位理论,利用空间代替时间序列的方法,通过调查高寒草地沿沙化梯度的植物群落变化特征,分析不同沙化梯度下高寒草原植物群落构成、生态位宽度以及生态位重叠,得出如下结论:

沿沙化梯度,群落盖度和地上生物量呈现逐渐降低的趋势。不同的是,最大的物种丰富度、辛普森指数和香农-维纳指数出现在轻度沙化梯度,而后呈显著降低趋势,符合中度干扰假说。通过计算重要值发现,各沙化梯度之间群落结构存在显著不同。相关性分析发现,沙化过程物种生态位宽度与重要值呈饱和和曲线关系。随着沙化程度的提高,生态位高度重叠(>0.9)和部分重叠($0.5-0.9$)的植物种群对数逐渐降低,而中度重叠以下(≤ 0.5)的植物种群对数则变化不大,这说明沙化程度加深导致的物种数减少会降低种群间资源利用的竞争。沙化程度的加深伴随土壤养分的减少,为降低对有限

资源的竞争, 植物种群间的资源利用呈现多样化。本研究关于种群在群落中的地位和作用以及种群间的相互关系的研究, 对高寒草地植被资源保护、可持续利用和植被的恢复重建等具有重要意义。

参考文献:

- BUCKLEY R, 1987. The effect of sparse vegetation on the transport of dune sand by wind [J]. *Nature*, 325(6103): 426-428.
- CHESSON P, 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.
- DONG J, CUI X, WANG S, et al., 2016. Changes in biomass and quality of alpine steppe in response to N & P fertilization in the Tibetan Plateau [J]. *Plos One*, 11(5): e0156146.
- DREGNE H E, 1994. Land degradation in the worlds arid zones [C]//In Soil and water science: Key to understanding our global environment, Symposium on Soil and Water Science-Key to Understanding Our Global Environment. Cincinnati, OH: SOIL SCI SOC AMER: 53-58.
- GRINNELL J, 1917. Field tests of theories concerning distributional control [J]. *American Naturalist*, 51: 115-128.
- LEVINS R, 1968. *Evolution in Changing Environments - Some Theoretical Explorations* [M]. Princeton: Princeton University Press.
- MA L, WANG Q, SHEN S T, et al., 2020. Heterogeneity of soil structure and fertility during desertification of alpine grassland in northwest Sichuan [J]. *Ecosphere*, DOI:10.1002/ecs2.3161.
- PENG F, XUE X, YOU Q G, et al., 2020. Change in the trade-off between aboveground and belowground biomass of alpine grassland: Implications for the land degradation process [J]. *Land Degradation and Development*, 31(1): 105-117.
- ZONG N, SHI P, 2020. Soil properties rather than plant production strongly impact soil bacterial community diversity along a desertification gradient on the Tibetan Plateau [J]. *Grassland Science*, 66(4): 197-206.
- 陈林, 辛佳宁, 苏莹, 等, 2019. 异质生境对荒漠草原植物群落组成和种群生态位的影响[J]. *生态学报*, 39(17): 6187-6205.
- CHEN L, XIN J N, SU Y, et al., 2019. Effects of heterogeneous habitats on community composition and niche characteristics of different plant populations in the desert steppe of China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 39(17): 6187-6205.
- 陈文业, 张瑾, 戚登臣, 等, 2013. 黄河首曲-玛曲县高寒草甸沙化动态演变趋势及其驱动因子定量分析[J]. *草业学报*, 22(2): 11-21.
- CHEN W Y, ZHANG J, QI D C, et al., 2013. Desertification dynamic change trend and quantitative analysis of driving factors of alpine meadow in Maqu County in the first meander of the Yellow River [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 22(2): 11-21.
- 程中秋, 张克斌, 常进, 等, 2010. 宁夏盐池不同封育措施下的植物生态位研究[J]. *生态环境学报*, 19(7): 1537-1542.
- CHENG Z Q, ZHANG K B, CHANG J, et al., 2010. Vegetable niche of different enclosure measures in Yanchi county, Ningxia [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 19(7): 1537-1542.
- 段敏杰, 高清竹, 万运帆, 等, 2010. 放牧对藏北紫花针茅高寒草原植物群落特征的影响[J]. *生态学报*, 30(14): 3892-3900.
- DUAN M J, GAO Q Z, WAN Y F, et al., 2010. Effect of grazing on community characteristics and species diversity of *Stipa purpurea* alpine grassland in Northern Tibet [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 30(14): 3892-3900.
- 国家林业局, 2015. 第五次中国荒漠化和沙化状况公报[R/OL]. (2015.12.29) [2021-8-20]. <http://www.forestry.gov.cn/main/58/content-832363.html>.
- National Forestry Administration, 2015. The 5th China Desertification and Desertification Communiqué [R/OL]. (2015.12.29) [2021-8-20]. <http://www.forestry.gov.cn/main/58/content-832363.html>.
- 韩光中, 屈建军, 俎瑞平, 2014. 安多县沙漠化过程中土壤理化性质的演变特征[J]. *土壤通报*, 45(5): 1032-1037.
- HAN G Z, QU J J, ZU R P, 2014. Evolution characteristics of soil properties during desertification progress in Amdo County [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 45(5): 1032-1037.
- 何芳兰, 金红喜, 王锁民, 等, 2016. 沙化对玛曲高寒草甸土壤微生物数量及土壤酶活性的影响[J]. *生态学报*, 36(18): 5876-5883.
- HE F L, JIN H X, WANG S M, et al., 2016. Effect of desertification on soil microbial biomass and enzyme activities in Maqu alpine meadow [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 36(18): 5876-5883.
- 金红喜, 何芳兰, 李昌龙, 等, 2015. 玛曲沙化高寒草甸植被、土壤理化性质及土壤微生物数量研究[J]. *草业学报*, 24(11): 20-28.
- JIN H X, HE F L, LI C L, et al., 2015. Vegetation characteristics, abundance of soil microbes, and soil physico-chemical properties in desertified alpine meadows of Maqu [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 24(11): 20-28.
- 李昌龙, 徐先英, 金红喜, 等, 2014. 玛曲高寒草甸沙化过程中群落结构与植物多样性[J]. *生态学报*, 34(14): 3953-3961.
- LI C L, XU X Y, JIN H X, et al., 2014. Community structures and plant diversities in the desertification process of Maqu Alpine Meadow in Gansu [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 34(14): 3953-3961.
- 李军玲, 张金屯, 2006. 太行山中段植物群落优势种生态位研究[J]. *植物研究*, 26(2): 2156-2162.
- LI J L, ZHANG J T, 2006. Niche of dominant species in the Midst of Taihang Mountain [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 26(2): 156-162.
- 李森, 杨萍, 高尚玉, 等, 2004. 近 10 年西藏高原土地沙漠化动态变化与发展态势[J]. *地球科学进展*, 19(1): 63-70.
- LI S, YANG P, GAO S Y, et al., 2004. Dynamic changes and developmental trends of the land desertification in Tibetan Plateau over the past 10 years [J]. *Advance in Earth Sciences*, 19(1): 63-70.
- 李中林, 秦卫华, 周守标, 等, 2014. 围栏封育下华北半干旱草原植物生态位研究[J]. *草地学报*, 22(6): 1186-1193.
- LI Z L, QIN W H, ZHOU S B, et al., 2014. Study on plant niche under fencing measures in the semi-arid grassland of North China [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 22(6): 1186-1193.
- 聂莹莹, 徐丽君, 辛晓平, 等, 2020. 围栏封育对温性草甸草原植物群落构成及生态位特征的影响[J]. *草业学报*, 29(11): 11-22.
- NIE Y Y, XU L J, XIN X P, et al., 2020. Effects of fence enclosure on the plant community composition and niche characteristics in a temperate meadow steppe [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 29(11): 11-22.
- 牛翠娟, 姜安如, 孙儒泳, 2015. *基础生态学* [M]. 第 3 版. 北京: 高等教育出版社.
- NIU C J, LOU A R, SUN R Y, 2015. *Foundations in Ecology* [M]. Beijing: 3rd Edition. Higher Education Press.
- 牛叔文, 马利邦, 曾明明, 2008. 过牧对玛曲草地沙化的影响[J]. *生态学报*, 28(1): 145-153.
- NIU S W, MA L B, ZENG M M, 2008. Effect of overgrazing on grassland desertification in Maqu County [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 28(1): 145-153.
- 彭文俊, 王晓鸣, 2016. 生态位概念和内涵的发展及其在生态学中的定位[J]. *应用生态学报*, 27(1): 327-334.
- PENG W J, WANG X M, 2016. Concept and connotation development of niche and its ecological orientation [J]. *The Journal of Applied Ecology*, 27(1): 327-334.
- 戚登臣, 陈文业, 刘振恒, 等, 2011. 黄河首曲—玛曲县高寒草甸沙化演替进程中群落结构及种群生态位特征[J]. *西北植物学报*, 31(12): 2522-2531.
- QI D C, CHEN W Y, LIU Z H, et al., 2011. Population structure and niche dynamics characteristics of plants communities in the sandy succession of Maqu alpine meadow in first meander of Yellow River [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 31(12): 2522-2531.
- 舒向阳, 胡玉福, 蒋双龙, 等, 2016. 川西北沙化草地植被群落、土壤有机碳及微生物特征[J]. *草业学报*, 25(4): 45-54.
- SHU X Y, HU Y F, JIANG S L, et al., 2016. Plant community characteristics, soil organic carbon and soil biological properties of grassland desertification sites in Northwest Sichuan [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 25(4): 45-54.

- 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 等, 2012. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设[J]. 地理学报, 67(1): 3-12.
- SUN H L, ZHENG D, YAO T D, et al., 2012. Protection and construction of the national ecological security shelter zone on Tibetan Plateau [J]. Acta Geographica Sinica, 67(1): 3-12.
- 王兮之, 李森, 何巧如, 等, 2009. 西藏沙漠化土地退化程度动态分析及其评价[J]. 中国水土保持 (7): 25-28.
- WANG X Z, LI S, HE Q R, et al., 2009. Dynamic analysis and evaluation of the degree of desertification land in Tibet [J]. Soil and Water Conservation In China (7): 25-28.
- 魏兴琥, 李森, 杨萍, 等, 2007. 藏北高山嵩草甸植被和多样性在沙漠化过程中的变化[J]. 中国沙漠, 27(5): 750-757.
- WEI X H, LI S, YANG P, et al., 2007. Changes of vegetation and diversity of alpine *Kobresia* (*Kobresia pygmaea*) steppe meadow in desertification process in Northern Tibet Plateau [J]. Journal of Desert Research, 27(5): 750-757.
- 魏兴琥, 杨萍, 李森, 等, 2005. 西藏沙漠化典型分布区沙漠化过程中的生物生产力和物种多样性变化[J]. 中国沙漠, 25(5): 663-667.
- WEI X H, YANG P, LI S, et al., 2005. Changes of bio-productivity and species diversity in process of desertification in typical desertified land, Tibet [J]. Journal of Desert Research, 25(5): 663-667.
- 郑度, 赵东升, 2017. 青藏高原的自然环境特征[J]. 科技导报, 35(6): 13-22.
- ZHENG D, ZHAO D S, 2017. Characteristics of natural environment of the Tibetan Plateau [J]. Science and Technology Review, 35(6): 13-22.
- 朱灵, 李易, 杨婉秋, 等, 2021. 沙化对高寒草地土壤碳、氮、酶活性及细菌多样性的影响[J]. 水土保持学报, 35(3): 350-358.
- ZHU L, LI Y, YANG W Q, et al., 2021. Effect of desertification on soil carbon and nitrogen, enzyme activity and bacterial diversity in alpine grassland [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 35(3): 350-358.
- 字洪标, 阿的鲁骥, 刘敏, 等, 2016. 高寒草甸不同类型草地群落特征及优势种植物生态位差异[J]. 应用与环境生物学报, 22(4): 546-554.
- ZI H B, ADE L J, LIU M, et al., 2016. Difference of community characteristics and niche of dominant species in different grassland types of alpine meadow [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 22(4): 546-554.
- 宗宁, 石培礼, 牛犇, 等, 2014. 氮磷施肥对藏北退化高寒草甸群落结构和生产力的影响[J]. 应用生态学报, 25(12): 3458-3468.
- ZONG N, SHI P L, NIU B, et al., 2014. Effects of nitrogen and phosphorous fertilization on community structure and productivity of degraded alpine meadows in northern Tibet, China [J]. The Journal of Applied Ecology, 25(12): 3458-3468.
- 宗宁, 石培礼, 孙建, 2020. 高寒草地沙化过程植被与土壤特征变化的生态阈值估算[J]. 干旱区研究, 37(6): 1580-1589.
- ZONG N, SHI P L, SUN J, 2020. Estimation of ecological thresholds in plant and soil properties during desertification in an alpine grassland [J]. Arid Zone Research, 37(6): 1580-1589.

Changes of Plant Community Composition and Niche Characteristics during Desertification Process in An Alpine Steppe

ZONG Ning¹, SHI Peili^{1,2}, ZHU Juntao^{1*}

1. Lhasa National Ecological Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

2. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Grassland desertification has become an urgent environmental issue, which negatively affects forage production and environmental conditions for residents living in grassland areas. Current researches on desertified grassland have been mainly focused on changes in vegetation and soil properties, while the changed relationships among species caused by desertification have been rarely investigated. Based on the classic niche theory, this study used space as a surrogate of time series to assess the changed characteristics of plant communities along the desertification gradient in alpine grasslands. The species composition, niche width, and niche overlap (O) were analyzed along the desertification gradients, as well as the resource utilization and ecological adaptability of plant populations. The research findings can provide scientific guidelines for revealing the mechanism maintaining plant diversity in alpine grasslands and for restoring desertified grassland vegetation of the Qinghai-Tibet Plateau. Along the desertification gradient, community coverage and aboveground biomass showed gradually decreasing trends. However, the highest species richness, Simpson index, and Shannon-Wiener index appeared in the light desertification gradient end, and then showed significant decreasing trends. The Pielou index did not differ significantly among the desertification gradients. The importance value showed that significant differences occurred in community structure among the desertification gradients. Correlation analysis found that species niche width along the desertification gradient displayed a saturation curve with the importance values. Along the increasing desertification, the number of plant population with high niche overlap (>0.9) and partial overlap ($0.5 < O \leq 0.9$) gradually decreased, while the number of moderate overlap (≤ 0.5) did not change. This means that the decrease in species number caused by desertification can reduce the competition for resource utilization among plant species. Accompanied by weakened soil nutrients, resources utilization among plant populations is diversified in order to reduce competition for limited resources.

Keywords: alpine grassland; desertification gradient; biodiversity; importance value; niche overlap