

DOI: 10.5846/stxb201901190154

李敏菲, 马煜成, 刘耘华, 盛建东, 程军回. 新疆草地群落谱系多样性变化特征及影响因素. 生态学报, 2020, 40(7): 2285-2299.

Li M F, Ma Y C, Liu Y H, Sheng J D, Cheng J H. Pattern and drivers of phylogenetic diversity in Xinjiang grassland. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(7): 2285-2299.

新疆草地群落谱系多样性变化特征及影响因素

李敏菲^{1,2}, 马煜成^{1,2}, 刘耘华^{1,2}, 盛建东^{1,2}, 程军回^{1,2,*}

1 新疆农业大学草业与环境科学学院, 乌鲁木齐 830052

2 新疆土壤与植物生态过程重点实验室, 乌鲁木齐 830052

摘要: 谱系多样性(PD, Phylogenetic diversity)因包含植物之间的谱系关系和进化历史信息,被广泛用于植物多样性分布格局的研究中。现有研究表明 PD 变化受到古气候和现代气候等因素的影响,但结果并不统一且忽略了土壤养分对 PD 变化的影响。基于此,以新疆草地为研究对象,通过对全疆 8 个区域(阿尔泰山、准噶尔西部山地、准噶尔荒漠、天山北坡、伊犁河谷、天山南坡、塔里木盆地和昆仑山)中 310 个样地 PD 的调查,综合分析了古气候、现代气候、土壤养分、草地和土壤类型对 PD 的影响。结果显示:(1)样地是影响新疆草地 PD 变化的最主要因素,其次分别为草地和土壤类型,三者合理解释了新疆草地 PD 总变异的 46.07%—78.80%。其中,PD 最高值出现在塔里木盆地、低平地草甸和寒漠土,而最低值则出现在准噶尔荒漠、温性荒漠和风沙土;(2)PD 也受到末次冰期以来降水变化(MAPano, Precipitation anomaly since the Last Glacial Maximum)、年均温度(MAT, Mean annual temperature)、季节性降水(PS, Precipitation seasonality)和土壤碳氮比(C:N, Ratio of soil organic carbon to total nitrogen)单独和交互作用的影响。随 MAPano 增加,PD 在新疆草地总体、准噶尔西部山地、伊犁河谷和昆仑山中呈先增加后降低的单峰型变化趋势。随 MAT 增加,PD 在新疆草地总体中呈先降低后增加的“U”型变化趋势,在准噶尔荒漠则呈线性降低的趋势,而在伊犁河谷和昆仑山呈单峰型变化趋势。沿 PS 梯度,PD 在新疆草地总体、阿尔泰山和伊犁河谷均呈现单峰型变化趋势,而在昆仑山则表现为负相关关系。C:N 仅对北疆部分地区 PD 有显著影响且呈“U”型变化趋势;(3)与之前新疆草地中物种丰富度变化特征相比,由于群落中物种亲缘关系的变化,PD 与环境因子之间关系与物种丰富度呈相反或不同的变化趋势。表明以物种间亲缘关系为视角,不仅有助于我们深入理解植物多样性与环境因子之间的关系,也对未来多样性的保护有重要参考意义。

关键词: 谱系多样性;古气候;现代气候;土壤养分;新疆草地

Pattern and drivers of phylogenetic diversity in Xinjiang grassland

LI Minfei^{1,2}, MA Yucheng^{1,2}, LIU Yunhua^{1,2}, SHENG Jiandong^{1,2}, CHENG Junhui^{1,2,*}

1 College of Grasslands and Environment Science, Xinjiang Agriculture University, Urumqi 830052, China

2 Xinjiang Key Laboratory of Soil and Plant Ecological Processes, Urumqi 830052, China

Abstract: Phylogenetic diversity (PD), a measure of community diversity in terms of phylogenetic relatedness and evolutionary history, is widely used to explore patterns of plant diversity. It is frequently reported that the PD was significantly affected by some factors, such as paleoclimate and present climate. However, the previous results were inconsistent and the influence of soil nutrients on PD was overlooked. Based on PD surveyed from 310 sites in 8 different areas (Mt. Altai, Mt. western Junggar, Junggar desert, Mt. North Tianshan, Ily Valley, Mt. South Tianshan, Tarim basin, and Mt. Kunlun) in Xinjiang grassland, we explored effects of paleoclimate, present climate, soil nutrients, soil and grassland types on PD. Our results showed that: (1) Sites was firstly important factor regulating PD variation, followed by

基金项目: 国家自然科学基金-新疆联合基金重点项目(U1603235);国家自然科学基金-地区基金(31660127);新疆维吾尔自治区研究生科研创新项目(XJGRI2017065)

收稿日期:2019-01-19; 网络出版日期:2019-12-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cjhgraymice@126.com

grassland and soil types, these three factors together explained 46.07%—78.80% of total variation in PD. Tarim basin, lowland meadow and frigid desert soil had the highest PD in terms of regions, grassland and soil types, while Junggar desert, temperate desert, and aeolian sandy soil had the lowest PD. (2) The variation of PD was also affected by precipitation anomaly since the Last Glacial Maximum (MAPano), mean annual temperature (MAT), precipitation seasonality (PS), and ratio of soil organic carbon to total nitrogen (C:N). The PD in Xinjiang grassland, Mt. western Junggar, Ily Valley, and Mt. Kunlun all exhibited a unimodal pattern (increased firstly and then decreased) with increasing MAPano. With increasing MAT, the PD in Xinjiang grassland decreased firstly and then increased, but linearly decreased in Junggar desert and exhibited a unimodal pattern in Ily Valley and Mt. Kunlun. Along PS gradient, the PD in Mt. Altai and Ily Valley exhibited a unimodal pattern but linearly decreased in Mt. Kunlun. Only PD in northern Xinjiang was significantly affected by soil C:N and decreased firstly and then increased. (3) Compared with previous studies which focused on species richness, we found that PD responded contrastly or differently along environmental gradient due to variation of relatedness among species in community. Our study highlighted importance of PD in understanding relationship between diversity and environmental gradient and diversity conservation in future.

Key Words: phylogenetic diversity; paleoclimate; present climate; soil nutrient; Xinjiang grassland

资源可利用性对植物多样性的影响,一直是群落生态学中的重要问题。长期以来,对此问题的研究多集中于分析环境梯度变化对物种丰富度的影响。然而,物种丰富度并不能完全反映植物多样性。除植物丰富度外,植物多样性还包括功能多样性(functional diversity)和谱系多样性(phylogenetic diversity)^[1]。一个明显的例子是两个物种丰富度相同的群落,可能在功能多样性和谱系多样性上存在着显著差异^[2]。近期以来,因谱系多样性既考虑群落中物种数、又反映了物种之间系统发育关系^[3],被广泛用于植物多样性分布格局的研究中^[4]。

现有研究表明,群落谱系多样性的变化一方面受到古气候变化的影响。因为,古气候可通过影响物种的形成和灭绝,进而对谱系多样性产生影响^[5]。对我国森林、全球针叶林以及全球岛屿中维管植物谱系多样性的研究均表明,谱系多样性受到末次冰期以来气温变化(如变化速度和幅度)的影响^[6-8]。另一方面,谱系多样性也受到现代气候情况的影响,但现有的研究结果并不一致。例如:随海拔升高,因植被类型和海拔范围不同,群落谱系多样性在不同研究区域呈现先降低后增加,正相关和负相关等多种变化趋势^[9-12]。随年降水量变化,我国被子植物谱系多样性呈现东高西低的变化特征(在湿润的东部地区高于干燥的西部地区)^[13],但在我国天山山脉,谱系多样性在干燥的地区要高于湿润地区^[14]。对亚洲东部和北美东部草本植物谱系多样性的对比分析也显示,随着降水和年际间温度的变化,草本植物谱系多样性在亚洲东部呈降低的变化特征,但在北美东部则呈增加的趋势^[15]。这些结果的不一致,可能和研究区域中环境梯度的跨度不同有关。以海拔为例,近期一项对全球 443 个海拔梯度上动植物多样性的研究表明,当海拔跨度超过 1000 m 时,多样性多表现为先增加后降低的单峰型趋势,当海拔跨度超过 4000 m 时,单峰型的比例则达到最高^[16]。该结果表明,在海拔和气候梯度跨度较大的地区分析谱系多样性的变化特征,有助于我们深入理解谱系多样性的形成机制。

此外,现有研究对谱系多样性沿土壤养分梯度变化的关注较少。实际上,土壤作为植物生长的基础,在植物生长过程共需要的 17 种必需元素中,有 14 种是从土壤中获取的^[17]。之前对物种丰富度的研究也表明,在欧亚草地中,植物丰富度显著受到土壤 pH、全磷和全氮等因素的影响^[18-20]。考虑到谱系多样性与植物丰富度之间存在显著的正相关关系^[12,15]。我们有理由相信,土壤养分在影响谱系多样性变化中,起着不可忽视的作用。此外,海拔的变化也往往导致气候和土壤养分也发生相应的变化^[21-22]。当综合考虑古气候、现代气候和土壤养分变化时,其各自对谱系多样性的影响形式和相对重要性,我们仍所知甚少,这也限制了我们对谱系多样性与形成机制的理解。

基于此,本文以新疆草地为研究对象,拟分析古气候、现代气候和土壤养分对群落谱系多样性变化的影响。新疆因深处内陆腹地,太平洋水汽无法到达,主要受西风环流控制,使得其自末次冰期以来,气候与我国

东部地区表现为不同特征^[23]。另外,新疆巨大的海拔落差(最低和最高海拔分别为-154 m 和 7435 m)和复杂的地形使得新疆草地表现为显著的垂直地带性特征,进而致使草地类型、土壤类型、气候和土壤养分在小范围内也发生了显著的变化^[24]。这些特性使得其是研究古气候、现代气候和土壤养分对群落谱系多样性变化的理想对象。具体而言,本文重点解决以下几个科学问题:(1)新疆草地中群落谱系多样性在不同区域、草地和土壤类型中,呈何种变化特征?(2)古气候、海拔、现代气候和土壤养分是如何影响谱系多样性变化的?(3)这些因素影响谱系多样性变化的相对重要性各自是多少?(4)与之前新疆草地中以物种丰富度为视角的研究相比,谱系多样性与环境因子之间关系呈哪些相同和不同的规律?

1 材料和方法

1.1 研究区域

本研究位于新疆维吾尔自治区,总面积为 $1.66 \times 10^6 \text{ km}^2$, 占中国国土面积的 1/6。新疆属于温带大陆性气候,年平均降水量为 15—495 mm,年平均温度为零下 11.3—15.1 °C。在全国 18 种草地类中,新疆共有 11 类分别是:低平地草甸、温性荒漠、温性草原化荒漠、温性荒漠草原、温性草原、温性草甸草原、山地草甸、高寒荒漠、高寒草原、高寒草甸和沼泽。另外,新疆草地发育形成的主要的土壤类型为荒漠土、棕钙土、栗钙土、黑钙土、盐碱土、风沙土、高山草原土和高山草甸土等^[24]。

因新疆面积辽阔且地形复杂,为详细分析不同地区谱系多样性变化特征和影响因素,本文在“三山夹两盆”(从北到南依次为:阿尔泰山、准噶尔盆地、天山、塔里木盆地和昆仑山)的传统划分基础上,根据海拔、气候、草地和土壤类型的变化和分布情况,结合专家意见,将准噶尔盆地进一步划分为准噶尔荒漠和准噶尔西部山地两部分、将天山划分为天山北坡、天山南坡和伊犁河谷三部分。因此,本研究将新疆草地按照地形和气候等因素,共划分为 8 个区域(图 1),分别研究其谱系多样性的变化特征。

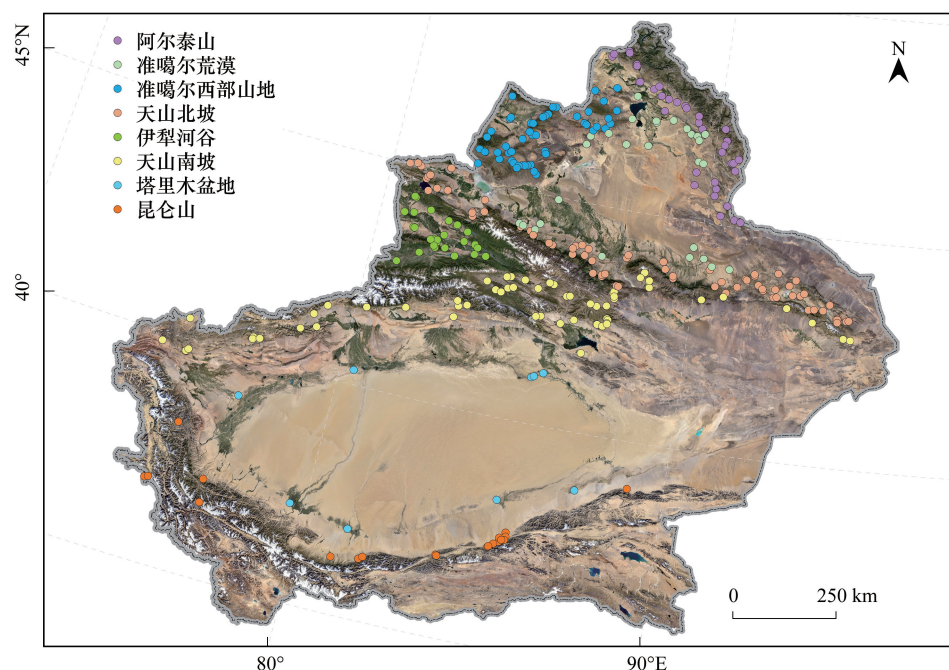


图 1 研究区域地理位置和样地分布图

Fig.1 Geographic location and sites distribution in study area

1.2 群落调查

根据 1:100 万新疆草地类型图,所标记的新疆草地类型和空间分布情况,在 2011—2013 年 7—8 月北半球

草地上生物量达到最大时进行调查^[25],共调查了 588 个样地。本文仅选取 310 个按照 1 m×1 m 的标准样方调查的样地进行研究。其中,阿尔泰山 37 个样地、准噶尔盆地 28 个、准噶尔西部山地 57 个、伊犁河谷 28 个、天山北坡 71 个、天山南坡 60 个、塔里木盆地 9 个、昆仑山 20 个(图 1)。在每个样地,分别按以下过程进行群落结构调查:首先,先随机设置一个 100 m×100 m 的调查区域。在记录其经度、纬度和海拔后,在此调查区域内,随机设置 3—5 个 1 m×1 m 的标准样方。对每个标准样方,记录其中出现的物种名称和多度。本研究所涉及的 310 个样地中,共调查植物 196 种,隶属于 43 科 142 属。

1.3 群落谱系多样性计算

对所调查的全部植物,首先通过中国数字植物标本馆(<http://www.cvh.ac.cn/>)查找和核对拉丁名,再利用 The Plant List(<http://www.theplantlist.org/>)对拉丁名进行再次核实和确定,避免因科属调整(如藜科在 The Plant List 中已被归入苋科)和一种多名等因素造成的误差。其后,利用在线软件 Phylomatic(<http://phylodiversity/net/phyloomatic/>)^[26],通过其中已有的基于分子测序技术建立的全球主要维管植物谱系树^[27],获取新疆草地调查物种的谱系树(图 2)。基于谱系树中物种的亲缘关系和群落调查数据,则可计算出每个样方的谱系多样性。考虑到传统的谱系多样性计算结果(群落中所有物种在谱系树上分支长度的总和)与物种丰富度之间有显著的正相关关系^[12],为校正物种数对谱系多样性的影响,本研究采用标准化谱系多样性(SPD, Standardized phylogenetic diversity)来反映群落的谱系多样性^[28-29]。标准化谱系多样性是群落中观测的谱系多样性与零模型随机产生的谱系多样性平均值之差^[28-29]。如果标准化谱系多样性为负值,表明与随机过程产生的谱系多样性相比,群落中实际观测的谱系多样性较低。反之,如果标准化谱系多样性为正值,表明与随机过程产生的谱系多样性相比,群落中实际观测的谱系多样性较高^[29]。标准化谱系多样性的计算在 R 软件“PhyloMeasures”中完成^[30]。其中,在用零模型计算随机过程中谱系多样性时,保持每个样方物种数不变(物种丰富度与群落中观测值相同),但允许物种名录发生变化且重复 1000 次^[28-29]。

1.4 土壤样品获取和测定

对每个样地中每个样方,进行群落结构调查后。通过挖掘土壤剖面的方法,分层获取 0—5、5—10、10—20、20—30 cm 的土样。根据全国土壤类型分布图,结合土壤剖面特征来确定土壤类型^[31]。土样经过自然阴干和过 2 mm 筛后,按水土比 2.5:1 用电位法测量土壤 pH;通过元素分析仪(Euro EA 3000 型)测定土壤全碳和全氮(TN, g/kg);使用碳酸分析仪测定土壤无机碳含量,通过全碳和无机碳的差值计算土壤有机碳(SOC, g/kg)^[32],并计算土壤 C:N(SOC:TN)。考虑到草本植物根系生物量大多分布在 0—30 cm 内^[33],通过计算上述分层土壤指标的均值后,用以分析其对群落谱系多样性的影响。

1.5 气候因素获取

为反映气候对谱系多样性的影响,根据之前的研究报道,本研究提取以下 3 类气候变量:(1)与能量变化相关的变量,包括年平均温度(MAT, Mean annual temperature/℃),潜在蒸散量(PET, Potential evapotranspiration/mm)和季节性温度(各月均温值的标准差)(TS, Temperature of seasonality/℃);(2)与水分可利用相关的变量,包括年平均降水量(MAP, Mean annual precipitation/mm)和季节性降水(年内各月平均降水量的变异系数)(PS, Precipitation seasonality/%);(3)第四纪气候变化因子,包括末次冰期以来的年均温度(MATano, Temperature anomaly since the Last Glacial Maximum/℃)和降水变化(MAPano, Precipitation anomaly since the Last Glacial Maximum/mm)。其中, PET 是从 CGIAR—CSI 全球蒸散量数据集(<http://www.cgiar-csi.org/data>)中提取^[34]; MAT, TS, MAP 和 TS 是从全球气候数据集(<http://www.worldclim.org/>)中提取^[35], MATano 和 MAPano 是用现代年均温和年降水量减去末次冰期时的年均温和年降水后的差值来表示^[8,36]。末次冰期时的年均温和年降水量是从 CCSM3(Climatic Sensitivity of the Community Climate System Model version 3)中提取^[37]。

1.6 统计分析

因本研究中收集的土壤养分和气候因素之间,存在显著的相关关系(表 1),表明这些因素之间存在多重

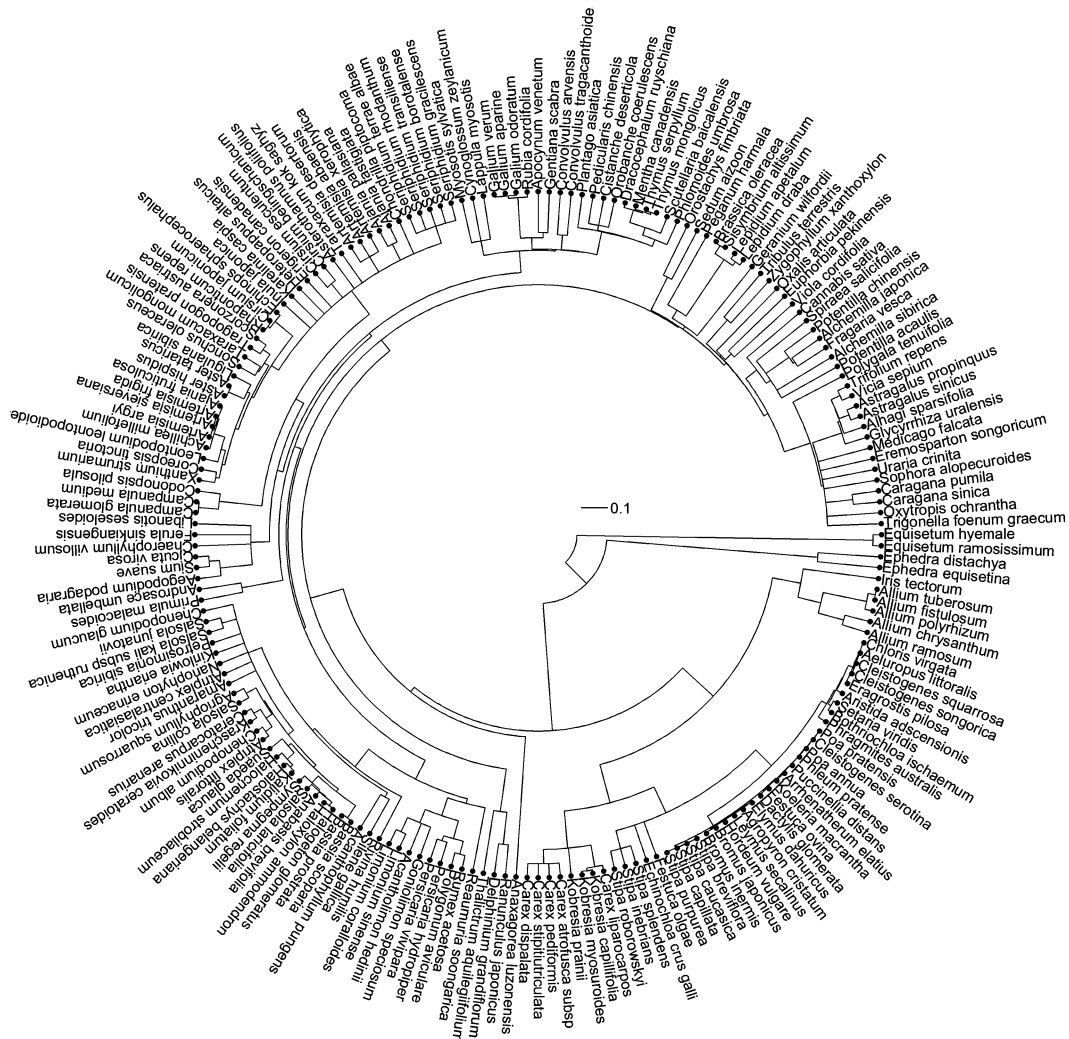


图2 新疆草地中所调查的196种植物谱系树

Fig.2 Species phylogeny of the 196 sampled species in Xinjiang grassland

共线性的问题。为降低多重共线性对分析结果的影响,本研究首先通过主成分分析,选取了前4个主成分,其分别解释了土壤养分和气候因素总变异的31.3%、23.0%、11.5%和9.4%,共计解释了这些因素总变异的75.0%(图3)。考虑到主成分显示的是土壤养分和气候的综合变化,不利于进行详细解释。为解决此问题,本文参考之前文献中的方法,在每个主成分上选取了载荷值绝对值最大的变量作为主成分代表,来分析其对谱系多样性的影响^[38]。其中,第一至第四主成分上分别选取的变量为MAT,PS,MAPano和C:N(载荷值分别为0.44,0.49,0.60和-0.45)(图3)。

其后,本文采用一般线性模型来分析MAT,PS,MAPano,和C:N以及土壤和草地类型对不同区域谱系多样性的影响。为选择最优的拟合模型,在模型中分别考虑MAT,PS,MAPano和C:N的单独影响及所有的交互作用,再根据赤池信息标准(Akaike information criterion, AIC)来选择最优的拟合模型(AIC值越低,方程拟合效果越好)^[8]。对选择最优模型,通过方差分解的方法来确定各因素影响谱系多样性的相对重要性^[39]。为符合正态分布的要求,本文将PS和C:N在分析前进行了对数转换。为进一步分析谱系多样性在不同区域、草地和土壤类型中的变化特征,采用单因素方差分析和LSD多重比较方法进行比较。为分析谱系多样性沿MAT,PS,MAPano和C:N梯度变化特征,利用最小二乘法同时拟合这些因素与谱系多样性之间的线性和二项式关系。如果同时表现为显著的线性和二项式关系,则通过AIC值来选择最优的拟合关系。如果仅表现

表 1 古气候、海拔、现代气候和土壤养分间相关系数
Table 1 Correlation coefficients among paleoclimate, elevation, present climate and soil nutrients

变量 Variables	土壤碳氮比 C : N	海拔 Ele/m	季节性降水 PS/%	末次冰期 以来降水 变化 MAPano/mm	土壤 pH Soil pH	年平均 温度 MAT/°C	潜在蒸 发散 PET/mm	年平均 降水 MAP/mm	土壤 有机碳 SOC/(g/kg)	土壤全氮 TN/(g/kg)	末次冰期 以来温度 变化 MATano/°C
海拔 Ele/m	0.11 **										
季节性降水 PS/%	0.18 ***	0.56 ***									
末次冰期以来降水变化 MAPano/mm	0.033	-0.085 **	0.15 **								
土壤 pH Soil pH	0.074 *	-0.011	0.30 ***	0.11 **							
年平均温度 MAT/°C	0.015	-0.75 ***	-0.17 ***	0.20 ***	0.33 ***						
潜在蒸发散 PET/mm	0.077 *	-0.54 ***	0.05	0.33 ***	0.39 ***	0.92 ***					
年平均降水 MAP/mm	-0.10 **	-0.17 ***	-0.49 ***	0.15 ***	-0.41 ***	-0.07 ***	-0.24 ***				
土壤有机碳 SOC/(g/kg)	0.12 **	0.31 ***	0.02	-0.23 ***	-0.48 ***	-0.40 **	-0.48 ***	0.34 ***			
土壤全氮 TN/(g/kg)	-0.23 ***	0.26 ***	-0.01	-0.22 ***	-0.47 ***	-0.39 ***	-0.48 ***	0.34 ***	0.87 ***		
末次冰期以来温度变化 MATano/°C	-0.12 **	-0.53 ***	-0.52 ***	-0.38 ***	-0.13 **	0.36 ***	0.08	0.26 ***	0.08 *	0.10 **	
季节性温度 TS/°C	-0.094 **	-0.59 ***	-0.29 ***	-0.06	-0.10 **	0.19 ***	0.11 **	-0.21 ***	-0.31 ***	-0.25 ***	0.28 ***

Ele: 海拔 Elevation; PS: 季节性降水 Precipitation seasonality; MAPano: 末次冰期以来降水变化 Precipitation anomaly since the Last Glacial Maximum; MAT: 年平均温度 Mean annual temperature; PET: 潜在蒸发量 Potential evapotranspiration; MAP: 年平均降水 Mean annual precipitation; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; MATano: 末次冰期以来温度变化 Temperature anomaly since the Last Glacial Maximum; TS: 季节性温度 Temperature of seasonality; C : N: 碳氮比 Ratio of soil organic carbon to total nitrogen; *, **, *** 分别代表 $P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.0001$

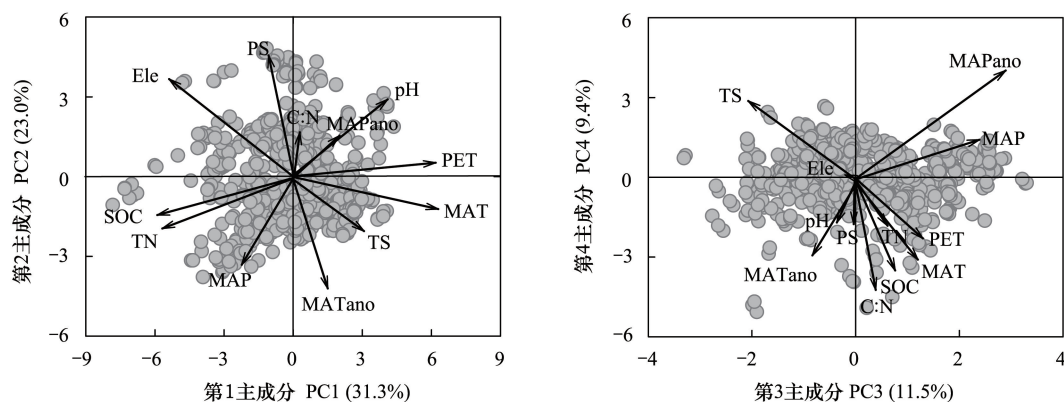


图3 古气候、海拔、现代气候和土壤养分主成分分析

Fig.3 Principal component analysis for paleoclimate, elevation, present climate and soil nutrients

Ele;海拔 Elevation;PS:季节性降水 Precipitation seasonality;MAPano:末次冰期以来降水变化 Precipitation anomaly since the Last Glacial Maximum;MAT:年均温度 Mean annual temperature;PET:潜在蒸发量 Potential evapotranspiration;MAP:年均降水 Mean annual precipitation;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;TN:全氮 Total nitrogen;MATano:末次冰期以来温度变化 Temperature anomaly since the Last Glacial Maximum;TS:季节性温度 Temperature of seasonality;C:N:碳氮比 Ratio of soil organic carbon to total nitrogen;

出显著的线性或二项式关系,则仅选取显著影响关系进行作图。上述所有分析均在 R 软件中进行完成^[40]。此外,为比较以谱系多样性为视角来研究植物多样性的意义,本文统计了之前在该区域中以物种丰富度为视角的研究文献,并对相同环境梯度上二者的变化趋势的异同进行了比较和探讨。

2 结果

2.1 气候、土壤养分及草地和土壤类型对谱系多样性的影响

本研究分析发现,样地是影响新疆草地标准化谱系多样性 (SPD, standardized phylogenetic diveristy) 变化的最主要因素,其解释了 SPD 总变异的 35.17% (昆仑山)—63.03% (新疆草地总体),其次为草地类型,解释了 SPD 总变异的 3.74% (新疆草地总体)—15.45% (昆仑山),再次为土壤类型,解释了 SPD 总变异的 2.07% (新疆草地总体)—10.02% (天山北坡) (表 2)。三者合理解释了新疆草地及各区域 SPD 总变异的 46.07% (阿尔泰山)—78.80% (天山北坡),表明样地间群落组成的差别以及草地和土壤类型更替,在影响新疆草地 SPD 变化中起着重要的作用。此外,新疆草地中 SPD 变化也显著受到古气候变化 (MAPano)、现代气候 (MAT, PS) 和土壤碳氮比 (C:N) 单独和交互作用的影响,但影响强度因区域不同而异 (表 2)。其中,MAPano 对南疆地区昆仑山 SPD 变化的影响 (其单独解释了总变异的 11.96%) 要高于北疆地区 (阿尔泰山、准噶尔西部山地和准噶尔荒漠;其解释总变异的 1.98%—7.92%) (表 2)。现代气候 (MAT 和 PS) 对昆仑山和阿尔泰山 SPD 的变化要高于其他地区,其合理解释了 SPD 变化的 14.10%—22.52% (表 2)。土壤碳氮比 (C:N) 对天山以南的南疆地区 (天山南坡、伊犁河谷和昆仑山) 的 SPD 均无显著影响,但显著影响除准噶尔西部山地外的北疆地区的 SPD 变化,仅解释了这些地区 SPD 总变异的 3.43%—5.93%。本研究模型中的这些因素,共计解释了各区域 SPD 总变化的 57.73% (准噶尔西部山地)—92.83% (昆仑山),表明结果解释的可靠性较高。

2.2 不同区域、草地和土壤类型中谱系多样性变化特征

不同区域中,SPD 在塔里木盆地和阿尔泰山均为正值 (分别为 55.7 ± 19.1 和 4.6 ± 12.4) (平均值 $\pm$ 标准误),而在其他 6 个区域中均为负值 (图 4),表明谱系多样性在塔里木盆地和阿尔泰山高于零模型的预期,而在其他区域则低于零模型预期。这是因为在塔里木盆地和阿尔泰山,群落由亲缘关系较远的物种组成,而在其他地区则由亲缘关系较近的物种组成 (图 5)。其中,SPD 最低值则出现在准噶尔荒漠 (-100.6 ± 18.4) (图 4),说明其谱系多样性低于其他地区。不同草地类型中,SPD 最高和最低值分别出现在低平地草甸

表 2 末次冰期以来古气候变化、现代气候、土壤养分、以及草地类型和土壤类型对标准化谱系多样性的影响

Table 2 Effects of paleoclimatic change since the Last Glacial Maximum, present climate, soil nutrient, grasslands and soil types on standardized phylogenetic diversity

因素 Factors	新疆 Xinjiang		阿尔泰山 Mt. Altai		准噶尔西部山地 Mt. Western Junggar		准噶尔荒漠 Junggar desert		天山北坡 Mt. North Tianshan		天山南坡 Mt. South Tianshan		伊犁河谷 Ily Valley		昆仑山 Mt. Kunlun	
	df	SS/%	df	SS/%	df	SS/%	df	SS/%	df	SS/%	df	SS/%	df	SS/%	df	SS/%
末次冰期以来降水变化 MAPano/mm	1	0.82**	1	1.98 [#]	1	4.97***	1	7.92**	—	—	1	1.03* (abd)	—	—	1	11.96***
年平均温度 MAT/(°C)	1	0.44**	—	—	1	1.53*	1	7.01**	—	—	—	—	1	2.35*	1	12.44***
log ₁₀ 季节性降水/%	1	1.30***	1	14.10***	1	1.13 [#]	—	—	1	0.66*	—	—	1	3.39**	1	10.08***
log ₁₀ PS/%	1	1.41***	1	3.43*	—	—	1	5.93**	1	1.35**	—	—	—	—	—	—
log ₁₀ 土壤碳氮比 log ₁₀ C:N	1	1.41***	1	3.43*	—	—	1	5.93**	1	1.35**	—	—	—	—	—	—
草地类型 Grassland types	8	3.74***	5	10.85**	6	8.01**	1	4.79*	6	8.31***	7	12.11***	2	11.40***	4	15.45***
土壤类型 Soil types	9	2.07***	—	—	—	—	—	—	3	10.02***	3	2.58 [#]	3	4.16*	2	7.74***
样地 Sites	279	63.03***	28	35.22**	47	41.89***	21	49.76***	58	60.47***	48	52.95***	20	57.00***	10	35.17***
残差 Residuals	526	27.19	64	34.42	120	42.47	35	24.60	118	19.18	90	29.64	61	22.00	30	7.17

df: 自由度 Degree of freedom; SS: 离差平方和 Sum of square; — 表示该因素在模型中无显著影响; #, *, ** 和 *** 分别代表 0.10 < P < 0.05, P < 0.05, P < 0.01 和 P < 0.001; 括号中 abd 代表该项为 MAPano(a), MAT(b) 和 log₁₀(C:N) (d) 之间的交互作用。塔里木盆地因样本量(9 个样地)少于解释变量的数目, 不符合线性模型的统计要求; 故在此对塔里木盆地并未进行单独分析, 而将其归入新疆草地总体中进行了分析

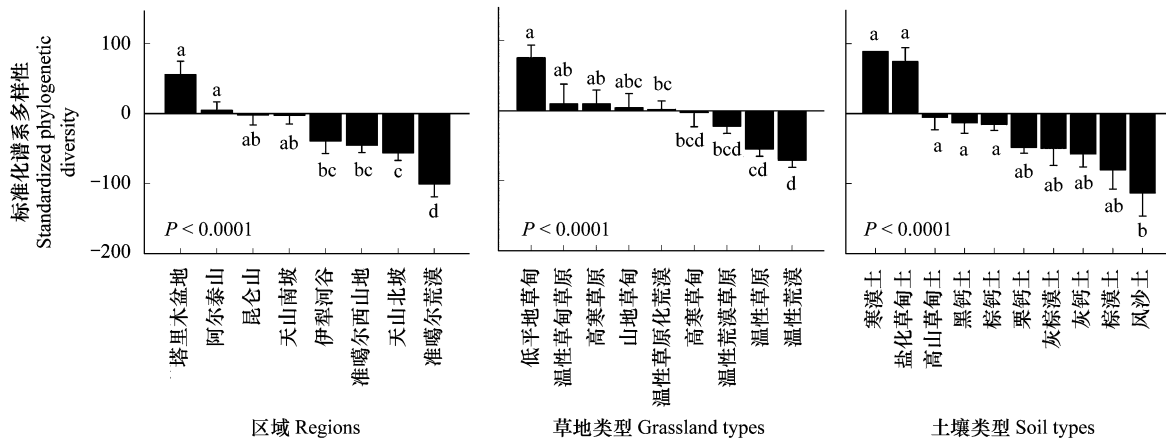


图4 标准化谱系多样性在不同区域、草地类型和土壤类型中变化特征(平均值±标准误)

Fig.4 Variation of standardized phylogenetic diversity across different regions, grassland, and soil types (mean±se)

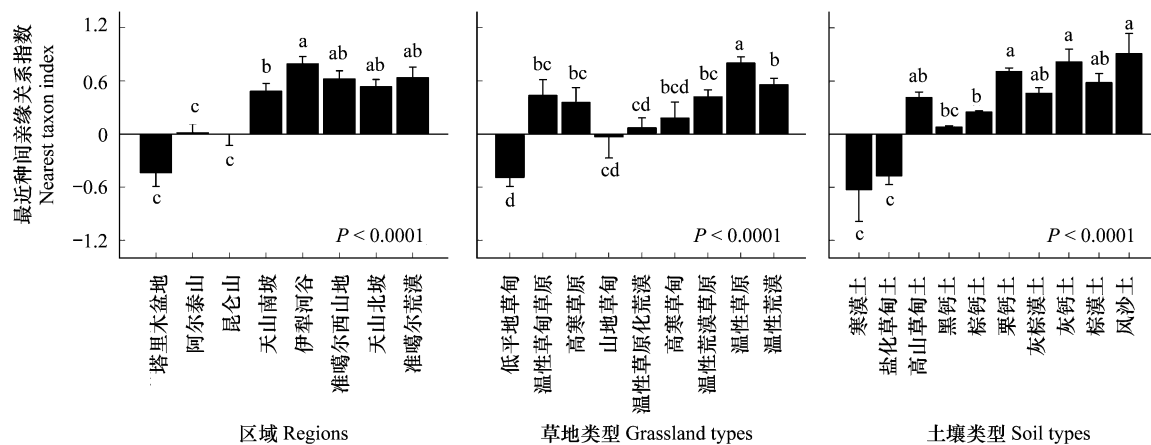


图5 不同区域、草地类型和土壤类型中,群落最近种间亲缘关系指数(NTI)变化特征(平均值±标准误)

Fig.5 Variations of nearest taxon index (NTI) among different regions, grassland types, and soil types (mean±se)

NTI 为负值表明群落由亲缘关系较远的物种组成,正值则表明由亲缘关系较近的物种组成

(75.7 ± 18.1) 和温性荒漠 (-70.6 ± 10.3) 中(图4)。这也是因为低平地草甸主要由亲缘关系较远的物种组成,而温性荒漠则由亲缘关系较近的物种组成(图5)。不同土壤类型中,SPD 在寒漠土和盐化草甸土中最高(88.8 ± 0.0 和 74.5 ± 19.7),但在风沙土中最低(-113.3 ± 33.2)(图4)。

2.3 谱系多样性沿古气候、现代气候和土壤养分梯度变化特征

随末次冰期以来降水变化(MAPano, Precipitation anomaly since the Last Glacial Maximum)的增加,新疆草地总体中标准化谱系多样性(SPD)呈先增加后降低的单峰型变化趋势(图6)。因 MAPano 是现代年降水与末次冰期时降水之差,这种单峰型变化趋势表明自末次冰期以来,降水减少(负值 MAPano)和增加(正值 MAPano)幅度较大的样地中,谱系多样性相对较低,而谱系多样性最高值则出现在降水变化中间水平的样地。不同区域中,尽管自末次冰期以来,降水在准噶尔西部山地总体呈降低的趋势(负值 MAPano 占 69%)、在伊犁河谷有增有降(负值和正值 MAPano 分别占 38% 和 62%),在昆仑山呈总体增加的趋势(MAPano 全为正值),但这 3 个区域中 MAPano 与 SPD 之间也呈现显著的单峰型变化趋势(图6),表明在这些地区中,虽然降水变化格局不同,但谱系多样性表现为相同的变化趋势,即谱系多样性最高值同样出现在降水变化中间水平的样地。此外,在阿尔泰山、准噶尔荒漠、天山南北坡和塔里木盆地,MAPano 与 SPD 之间均无显著关系(图6),表明在这些地区,末次冰期以来降水变化对谱系多样性并无显著影响。

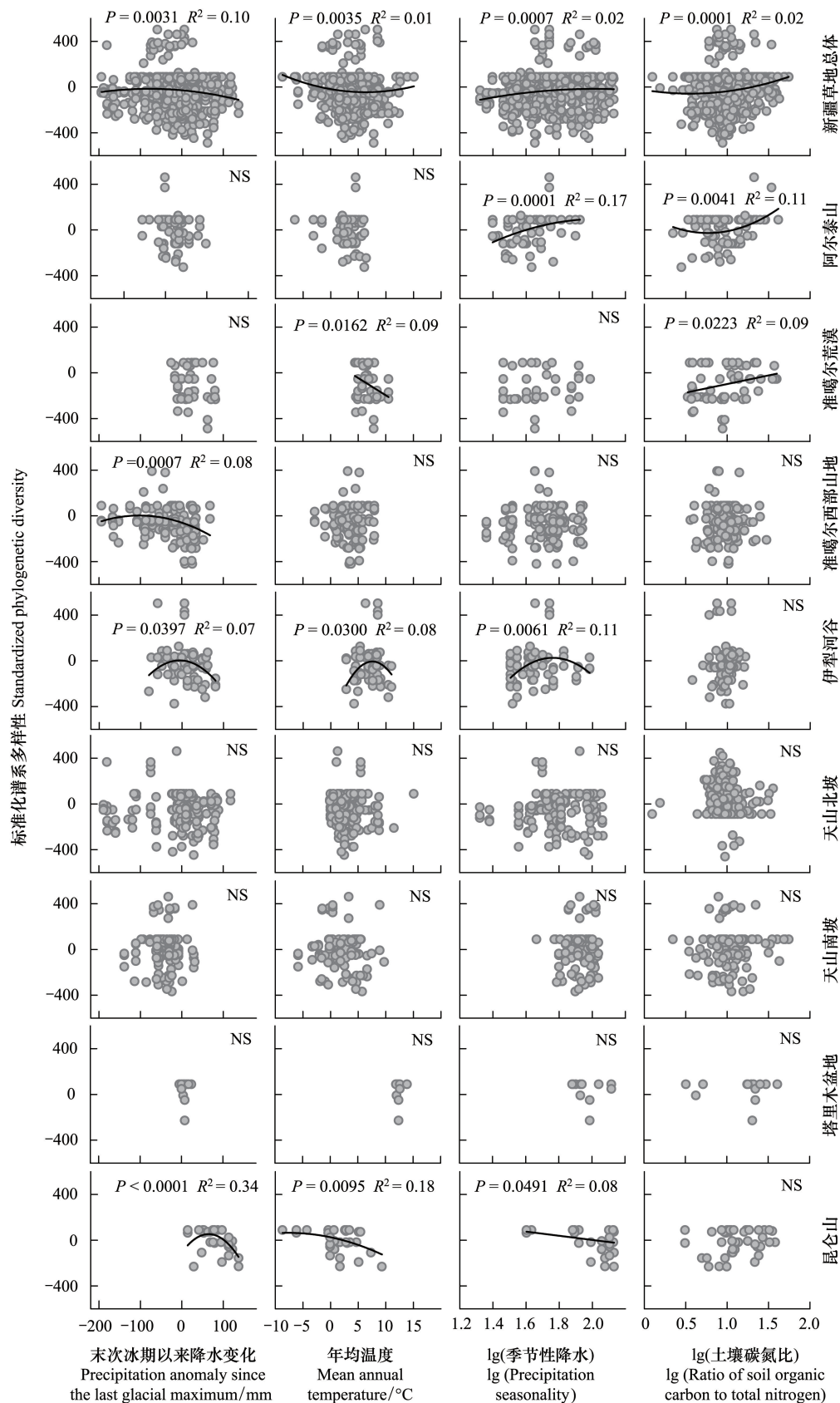


图6 标准化谱系多样性沿古气候、现代气候和土壤养分梯度变化趋势

Fig.6 Relationships of standardized phylogenetic diversity with paleoclimate, present climate and soil nutrient gradient

NS: 无显著相关 No significant; R^2 : 判定系数

随年平均温度 (MAT, Mean annual temperature) 增加, SPD 在新疆草地总体中呈先降低后增加的“U”型变化趋势, 在准噶尔荒漠则呈线性降低的趋势、而在伊犁河谷和昆仑山呈单峰型变化趋势, 在其他地区二者之间无显著关系 (图 6), 表明 MAT 对谱系多样性的影响, 因区域的不同而异。随季节性降水 (PS, Precipitation seasonality) 的增加, SPD 在新疆草地总体、阿尔泰山和伊犁河谷均呈现单峰型变化趋势, 而在昆仑山则表现为负相关关系 (图 6)。考虑到季节性降水反映的是降水变化的稳定性 (降水的变异系数), 这些结果表明随着 PS 变异增大的样地, 谱系多样性均表现为降低趋势。随土壤碳氮比 (C:N) 增加, SPD 仅在新疆草地总体、北疆的阿尔泰山和准噶尔荒漠呈现先降低后增加的“U”型趋势及显著增加的趋势 (图 6)。在天山山脉及其以南的南疆地区, 二者之间均无显著关系 (图 3), 表明在大部分区域, C:N 对谱系多样性变化, 并不存在直接的影响。

2.4 谱系多样性沿环境梯度变化特征与物种丰富度变化特征的异同

为深入理解新疆草地植物多样性与环境因子之间关系, 在本研究谱系多样性变化的基础上, 结合之前文献对物种丰富度变化的研究, 本文也比较了二者与环境因子之间关系的异同。因本研究中 MAPano, PS 和 C:N 在之前研究中并无涉及, 所以仅对二者与 MAT 之间的关系进行了比较 (表 3)。结果显示新疆草地总体中, 谱系多样性和物种丰富度沿 MAT 梯度呈相反的变化趋势 (表 3)。此外, 在天山北坡和南坡, 物种丰富度与 MAT 之间分别呈正相关和负相关关系, 而谱系多样性与 MAT 之间则无显著关系。仅准噶尔荒漠中谱系多样性和物种丰富度与 MAT 的趋势一致 (表 3)。考虑到不同地区之间的研究, 在样地范围和 MAT 梯度上都有差别, 可能会影响比较结果, 但由于新疆草地总体中谱系多样性和物种丰富度都是来源于项目组相同的调查数据, 二者与 MAT 之间这种相反的关系表明, 如果按照传统的方法用物种丰富度来衡量多样性, 则在 MAT 较低和较高的地方植物多样性较低, 但如果以物种间亲缘关系为视角, 则发现在 MAT 较低和较高的地方有较高的多样性。该比较结果有利于加深我们对新疆草地多样性变化特征和保护方面的理解。

表 3 新疆草地谱系多样性和物种丰富度与年均温度关系的比较

Table 3 Comparison of relationships of phylogenetic diversity and species richness with mean annual temperature in Xinjiang grassland				
研究区域 Study Area	谱系多样性与年均温度关系 Relationships of phylogenetic diversity with mean annual temperature		物种丰富度与年均温度关系 Relationships of species richness with mean annual temperature	
	表现形式 Forms	文献来源 References	表现形式 Forms	文献来源 References
新疆草地总体 Xinjiang grassland	"U" 型 (先降低后增加)	本研究	单峰型 (先增加后降低)	[41-42]
准噶尔荒漠 Junggar desert	负相关关系	本研究	负相关关系 (原文用纬度表示)	[43]
天山北坡 Mt. North Tianshan	无显著关系	本研究	正相关关系 (原文用海拔表示)	[44]
天山南坡 Mt. South Tianshan	无显著关系	本研究	负相关	[45]

3 讨论

3.1 样地、草地和土壤类型对谱系多样性的影响

本研究表明, 样地是影响新疆草地谱系多样性变化的最主要因素, 其单独解释了谱系多样性总变异的 35.17%—63.03%, 超过了气候因素 (如古气候和现代气候) 和土壤养分的单独影响。这与我国北方草地中植物丰富度的影响因素类似 (样地解释了植物丰富度总变异的 34%)^[39]。这些结果表明不同样地间物种组成上的差别, 对草地植物多样性的变化起着重要的作用。样地间物种组成的差别对谱系多样性的影响, 主要是由于不同样地中资源的可利用性和异质性所致。一方面, 草地中优势种可通过影响光的利用性, 进而影响群落多样性和群落组成^[46]。另一方面, 样地间土壤养分的含量和空间分布的异质性, 也会影响物种组成和多样

性变化^[39]。这些在本研究中也得到了证实,例如在本研究中,草地和土壤类型对谱系多样性也有显著的影响。其中,低平地草甸、寒漠土和盐化草甸土因为群落由亲缘关系较远的物种组成,使得其谱系多样性最高,而温性荒漠和棕漠土因为由亲缘关系较近的物种组成,从而谱系多样性最低。这些结果表明,草地和土壤类型在谱系多样性形成中也扮演着环境筛选的作用。

3.2 古气候和现代气候对谱系多样性变化的影响

大量研究表明,现有谱系多样性的分布格局显著受到末次冰期以来气候变化的影响^[6-8]。本研究也发现,新疆草地总体中谱系多样性与 MAPano 呈先增加后降低的单峰型趋势,表明降水减少和增加的样地中谱系多样性较低,这是因为古气候变化在谱系多样性形成中扮演着环境筛选的作用,即仅有一小部分能够适应这些气候变化的物种,才能进入到群落中^[6]。加之这些物种往往表现为谱系保守型的特征,即具有相同适应能力的物种在亲缘关系上也较为接近^[47],进而导致在 MAPano 梯度的两端谱系多样性较低。在不同区域中,谱系多样性与 MAPano 之间关系并不相同。例如,在天山山脉的伊犁河谷,其谱系多样性与 MAPano 呈显著单峰型关系,而在天山北坡和南坡则无显著关系。有研究表明,末次冰期时伊犁河谷周围由于降水量较高,为许多植物生存提供了避难所,使得其拥有较高的多样性。末次冰期以后,保存在这些避难所中的植物,开始向天山山脉扩散^[48]。这些结果表明,末次冰期以来天山山脉中这些地区在多样性组成和气候变化上,都存在不同,这可能会影响谱系多样性与 MAPano 之间关系,但具体原因有待进一步研究。

有研究显示,与能量和水分相关的气候变量在高纬度地区植物多样性变化中起着重要作用,二者可通过直接或间接的交互作用来影响多样性变化^[49]。本研究结果也表明,新疆草地的一些地区中谱系多样性显著受到 MAT 和 PS 的影响。其中,准噶尔荒漠中谱系多样性与 MAT 呈负相关关系。这是因为准噶尔荒漠中主要以短命植物为主,该类植物生长受到冬季积雪的影响,生活周期短,一般在两个月内完成整个生活史^[50],且在空间上随纬度增加而逐渐降低^[43]。而在伊犁河谷和昆仑山,谱系多样性与 MAT 之间呈单峰型变化特征。这是因为在这两个地区,最低和最高的 MAT 中群落分别由耐寒和耐旱的物种组成,而这些物种占总物种数的比例却相对较低^[51-52]。此外,本研究也发现在新疆草地总体、阿尔泰山、伊犁河谷和昆仑山中,谱系多样性变化也受到季节性降水的影响。这些结果综合表明,现代气候虽然对新疆草地谱系多样性变化的解释度较低,但也是影响谱系多样性的因素之一。

3.3 土壤养分对谱系多样性变化的影响

土壤有机碳和氮素作为植物生长必需的元素,其比例(C:N)对植物生长有重要影响。如果 C:N 较低,有利于微生物对有机质的分解,进而提高土壤有效氮的增加;如果 C:N 较高,微生物对有机质的分解则受到氮的限制将和植物产生对氮的竞争,从而限制植物的生长^[53]。本研究结果表明在新疆草地中,土壤 C:N 仅对北疆地区谱系多样性有显著影响,但其解释度较低,仅解释了谱系多样性总变异的 3.43%—5.93%,其对南疆地区谱系多样性均无显著影响。之前研究显示土壤有机质与谱系多样性之间存在显著的正相关关系^[11],加之北疆地区土壤(如栗钙土、灰棕漠土和黑钙土等),其有机质和氮素含量高于南疆地区的土壤(如棕漠土等)^[54],这些原因可能导致了北疆地区谱系多样性显著受到土壤 C:N 的影响。南疆地区虽然土壤有机质和氮素含量较低,但考虑到这些地区在第三纪就形成了荒漠植物区系^[55],我们推测其可能进化出了适应较低土壤养分的特征,进而使得谱系多样性与土壤 C:N 之间无显著关系,但该推测需要进行进一步的验证。

3.4 谱系多样性在理解新疆草地植物多样性变化特征中的重要性

通过比较本研究中谱系多样性和之前研究中物种丰富度与 MAT 的关系发现,随 MAT 增加新疆草地总体中谱系多样性呈先降低后增加的“U”型趋势,而物种丰富度则呈先增加后降低的单峰型变化趋势。这是因为虽然物种丰富度在 MAT 较低和较高的地方较少,但由于在 MAT 较高的地方主要是低平地草甸和盐化草甸土,而在 MAT 较高地方主要是高寒草原和高山草甸土,恰恰在这些草地和土壤类型中,群落是由亲缘关系较远的物种组成(图 5),从而使得其谱系多样性最高。之前研究也显示,即使是两个物种丰富度完全相同的群落,由于群落组成的差异将使得其谱系多样性并不完全一致^[2]。这些结果表明,物种多样性并不能完全反映

植物多样性,谱系多样性有助于我们从物种亲缘关系的角度,理解多样性与环境因子之间关系,也对未来多样性保护区域的设置,有重要参考价值。

4 结论

通过对全疆及 8 个不同区域草地谱系多样性变化特征和影响因素的研究发现,样地是影响新疆草地谱系多样性变化的最主要因素,其次为草地类型,再次为土壤类型,三者合计解释了谱系多样性总变异的 46.07%—78.80%。不同区域中,谱系多样性在塔里木盆地和阿尔泰山较高。不同草地类型中,谱系多样性最高和最低值分别出现在低平地草甸和温性荒漠。不同土壤类型中,谱系多样性在寒漠土和盐化草甸土中较高,但在棕漠土中最低。此外,谱系多样性也受到末次冰期以来降水变化(MAPano)、现代气候(年平均温度:MAT;季节性降水:PS)和土壤碳氮比(C:N)单独和交互作用的影响。随 MAPano 增加,谱系多样性在新疆草地总体、准噶尔西部山地、伊犁河谷和昆仑山中呈先增加后降低的单峰型变化趋势。随 MAT 增加,谱系多样性在新疆草地总体中呈先降低后增加的“U”型变化趋势,在准噶尔荒漠则呈线性降低的趋势,而在伊犁河谷和昆仑山呈单峰型变化趋势。沿 PS 梯度谱系多样性在新疆草地总体、阿尔泰山和伊犁河谷均呈现单峰型变化趋势,而在昆仑山则表现为负相关关系。土壤 C:N 仅对北疆部分地区谱系多样性有显著影响,且也呈“U”型变化趋势。与之前新疆草地中物种丰富度变化特征相比,新疆草地中谱系多样性沿 MAT 梯度呈现相反或不同的变化趋势。表明以物种间亲缘关系为视角,不仅有助于我们深入理解植物多样性与环境因子之间的关系,也对未来多样性的保护有重要参考意义。

参考文献(References):

- [1] Swenson N G. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 2011, 98(3): 472-480.
- [2] Faith D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 1992, 61(1): 1-10.
- [3] Cavender-Bares J, Kozak K H, Fine P V A, Kembel S W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 2009, 12(7): 693-715.
- [4] Cadotte M W, Davies T J, Regetz J, Kembel S W, Cleland E, Oakley T H. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 2010, 13(1): 96-105.
- [5] Svenning J C, Eiserhardt W L, Normand S, Ordonez A, Sandel B. The influence of paleoclimate on present-day patterns in biodiversity and ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2015, 46: 551-572.
- [6] Weigelt P, Kissling W D, Kisel Y, Fritz S A, Karger D N, Kessler M, Lehtonen S, Svenning J C, Kreft H. Global patterns and drivers of phylogenetic structure in island floras. *Scientific Reports*, 2015, 5: 12213.
- [7] Eiserhardt W L, Borchsenius F, Sandel B, Kissling W D, Svenning J C. Late Cenozoic climate and the phylogenetic structure of regional conifer floras world-wide. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(10): 1136-1148.
- [8] Feng G, Mi X C, Bøcher P K, Mao L F, Sandel B, Cao M, Ye W H, Hao Z Q, Gong H D, Zhang Y T, Zhao X H, Jin G Z, Ma K P, Svenning J C. Relative roles of local disturbance, current climate and paleoclimate in determining phylogenetic and functional diversity in Chinese forests. *Biogeosciences*, 2014, 11(5): 1361-1370.
- [9] Chun J H, Lee C B. Diversity patterns and phylogenetic structure of vascular plants along elevational gradients in a mountain ecosystem, South Korea. *Journal of Mountain Science*, 2018, 15(2): 280-295.
- [10] 张文馨. 山东植物群落及其物种多样性分布格局与形成机制[D]. 济南: 山东大学, 2016.
- [11] Cheng X L, Yuan L X, Nizamani M M, Zhu Z X, Friedman C R, Wang H F. Taxonomic and phylogenetic diversity of vascular plants at Ma'anling volcano urban park in tropical Haikou, China: responses to soil properties. *PLoS One*, 2018, 13(6): e0198517.
- [12] Qian H, Hao Z Q, Zhang J. Phylogenetic structure and phylogenetic diversity of angiosperm assemblages in forests along an elevational gradient in Changbaishan, China. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(2): 154-165.
- [13] Lu L M, Mao L F, Yang T, Ye J F, Liu B, Li H L, Sun M, Miller J T, Mathews S, Hu H H, Niu Y T, Peng D X, Chen Y H, Smith S A, Chen M, Xiang K L, Le C T, Dang V C, Lu A M, Soltis P S, Soltis D E, Li J H, Chen Z D. Evolutionary history of the angiosperm flora of China. *Nature*, 2018, 554(7691): 234-238.

- [14] Zhang H X, Zhang M L. Spatial patterns of species diversity and phylogenetic structure of plant communities in the Tianshan Mountains, Arid Central Asia. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2134.
- [15] Qian H, Jin Y, Ricklefs R E. Phylogenetic diversity anomaly in angiosperms between eastern Asia and eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2017, 114(43): 11452-11457.
- [16] Guo Q F, Kelt D A, Sun Z Y, Liu H X, Hu L G, Ren H, Wen J. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports*, 2013, 3: 3007.
- [17] 沈其荣. 土壤肥科学通论. 北京: 高等教育出版社, 2008: 137-138.
- [18] Palpurina S, Wagner V, Von Wehrden H, Hájek M, Horsák M, Brinkert A, Hölzel N, Wesche K, Kamp J, Hájková P, Danihelka J, Lustyk P, Merunková K, Preislerová Z, Kočí M, Kubešová S, Cherosov M, Ermakov N, German D, Gogoleva P, Lashchinsky N, Martynenko V, Chytrý M. The relationship between plant species richness and soil pH vanishes with increasing aridity across Eurasian dry grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(4): 425-434.
- [19] Ceulemans T, Stevens C J, Duchateau L, Jacquemyn H, Gowing D J G, Merckx R, Wallace H, Van Rooijen N, Goethem T, Bobbink R, Dorland E, Gaudnik C, Alard D, Corcket E, Muller S, Dise N B, Dupré C, Diekmann M, Honnay O. Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3814-3822.
- [20] Wang L, Liu C, Alves D G, Frank D A, Wang D L. Plant diversity is associated with the amount and spatial structure of soil heterogeneity in meadow steppe of China. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 1713-1721.
- [21] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22(11): 569-574.
- [22] 王霖娇, 汪攀, 盛茂银. 西南喀斯特典型石漠化生态系统土壤养分生态化学计量特征及其影响因素. *生态学报*, 2018, 38(18): 6580-6593.
- [23] 钟巍. 新疆第四纪环境演变若干问题的探讨. *干旱区研究*, 1997, 14(2): 6-13.
- [24] 许鹏. 新疆草地资源及其利用. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1993: 26-30.
- [25] Sala O E, Chapin III F S, Armesto J J, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke L F, Jackson R B, Kinzig A, Leemans R, Lodge D M, Mooney H A, Oesterheld M, Poff N L, Sykes M T, Walker B H, Walker M, Wall D H. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, 287(5459): 1770-1774.
- [26] Webb C O, Donoghue M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 2005, 5(1): 181-183.
- [27] Zanne A E, Tank D C, Cornwell W K, Eastman J M, Smith S A, FitzJohn R G, McGlinn D J, O'Meara B C, Moles A T, Reich P B, Royer D L, Soltis D E, Stevens P F, Westoby M, Wright I J, Aarssen L, Bertin R I, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman M R, Oleksyn J, Soltis P S, Swenson N G, Warman L, Beaulieu J M. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 2014, 506(7486): 89-92.
- [28] Turley N E, Brudvig L A. Agricultural land-use history causes persistent loss of plant phylogenetic diversity. *Ecology*, 2016, 97(9): 2240-2247.
- [29] Mi X C, Swenson N G, Valencia R, Kress W J, Erickson D L, Perez Á J, Ren H B, Su S H, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao Z Q, Ye W H, Cao M, Suresh H S, Dattaraja H S, Sukumar R, Ma K P. The contribution of rare species to community phylogenetic diversity across a global network of forest plots. *The American Naturalist*, 2012, 180(1): E17-E30.
- [30] Tsirogiannis C, Sandel B. PhyloMeasures: a package for computing phylogenetic biodiversity measures and their statistical moments. *Ecography*, 2016, 39(7): 709-714.
- [31] 龚子同. 中国土壤系统分类: 理论·方法·实践. 北京: 科学出版社, 1999: 66-67.
- [32] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000: 25-38.
- [33] Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, Mooney H A, Sala O E, Schulze E D. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, 108(3): 389-411.
- [34] Trabucco A, Zomer R. Global Aridity Index and Potential Evapotranspiration (ET0) Climate Database v2. 2019, doi:10.6084/m9.figshare.7504448.v3.
- [35] Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, Jones P G, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2005, 25(15): 1965-1978.
- [36] 吕丽莎, 蔡宏宇, 杨永, 王志恒, 曾辉. 中国裸子植物的物种多样性格局及其影响因子. *生物多样性*, 2018, 26(11): 1133-1146.
- [37] Kiehl J T, Shields C A, Hack J J, Collins W D. The climate sensitivity of the community climate system model version 3 (CCSM3). *Journal of Climate*, 2006, 19(11): 2584-2596.
- [38] Gross N, Börger L, Soriano-Morales S I, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero J L, García-Gómez M, Valencia-Gómez E, Maestre F T, Schwinning S. Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. *Journal of Ecology*, 2013, 101(3): 637-649.

- [39] Ma W H, He J S, Yang Y H, Wang X P, Liang C Z, Anwar M, Zeng H, Fang J Y, Schmid B. Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 233-243.
- [40] R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. [2018]. <https://www.R-project.org/>.
- [41] Liu L L, Cheng J H, Liu Y H, Sheng J D. Relationship of productivity to species richness in the Xinjiang Temperate Grassland. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0154026.
- [42] 刘利利, 盛建东, 程军回, 刘耘华, 李瑞霞, 赵丹. 新疆不同草地类型植物物种特征与水热因子的关系研究. *草业学报*, 2016, 25(5): 1-12.
- [43] 刘忠权, 刘彤, 张荣, 陈辉煌. 古尔班通古特沙漠南部短命植物群落物种多样性及空间分异. *生态学杂志*, 2011, 30(1): 45-52.
- [44] 张鲜花, 朱进忠, 李海琪. 天山北坡东段与西段不同海拔鸭茅群落特征及物种多样性研究. *草地学报*, 2016, 24(4): 760-767.
- [45] 柳妍妍, 胡玉昆, 王鑫, 公延明. 天山南坡中段高寒草地物种多样性与生物量的垂直分异特征. *生态学杂志*, 2013, 32(3): 311-318.
- [46] Baer S G, Blair J M, Collins S L, Knapp A K. Plant community responses to resource availability and heterogeneity during restoration. *Oecologia*, 2004, 139(4): 617-629.
- [47] Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brandl R. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2001, 268(1483): 2383-2389.
- [48] Zhang H X, Zhang M L. Insight into distribution patterns and conservation planning in relation to woody species diversity in Xinjiang, arid northwestern China. *Biological Conservation*, 2014, 177: 165-173.
- [49] Hawkins B A, Field R, Cornell H V, Currie D J, Guégan J F, Kaufman D M, Kerr J T, Mittelbach G G, Oberdorff T, O'Brien E M, Porter E E, Turner J R G. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 2003, 84(12): 3105-3117.
- [50] 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. *干旱区研究*, 1994, 11(3): 1-26.
- [51] 徐远杰, 陈亚宁, 李卫红, 付爱红, 马晓东, 桂东伟, 陈亚鹏. 伊犁河谷山地植物群落物种多样性分布格局及环境解释. *植物生态学报*, 2010, 34(10): 1142-1154.
- [52] 张丽君. 新疆西昆仑山植物区系与物种多样性研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2018.
- [53] 王建林, 钟志明, 王忠红, 陈宝雄, 余成群, 胡兴祥, 沈振西, 大次卓嘎, 张宪洲. 青藏高原高寒草原生态系统土壤碳氮比的分布特征. *生态学报*, 2014, 34(22): 6678-6691.
- [54] 新疆维吾尔自治区土壤普查办公室. 新疆土壤. 北京: 科学出版社, 1996: 118-208.
- [55] 潘晓玲. 塔里木盆地植物区系的研究. *新疆大学学报: 自然科学版*, 1994, 11(4): 77-83.