

DOI: 10.20103/j.stxb.202212193620

苗乐乐, 刘旻霞, 肖音迪, 杨春亮, 王千月, 王敏. 不同纬度植物群落系统发育与功能性状结构研究. 生态学报, 2024, 44(1): 317-329.

Miao L L, Liu M X, Xiao Y D, Yang C L, Wang Q Y, Wang M. Studies on phylogeny and functional traits structure of plant communities at different latitudes. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(1): 317-329.

不同纬度植物群落系统发育与功能性状结构研究

苗乐乐, 刘旻霞*, 肖音迪, 杨春亮, 王千月, 王 敏

西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

摘要: 研究植物群落系统发育和功能性状结构有助于了解植物多样性维持机制及物种间的亲缘关系。甘肃省地理环境复杂, 显著而多变的气候梯度形成了区域植被和环境差异, 丰富了栖息地类型, 具有显著的纵向连通性和纬度隔离性, 以甘肃省典型纬度梯度植物群落为研究对象, 通过对其进行群落学调查和功能性状测定, 计算净亲缘关系指数 (Net relatedness index, NRI) 和平均成对性状距离 (Mean pairwise trait distance, PW) 来分析植物群落系统发育结构和功能性状格局对不同纬度的响应。结果表明: (1) Shannon-Weiner 多样性指数, 物种丰富度, 谱系 α 多样性指数表现出随纬度增加而显著降低的变化趋势 ($P < 0.05$), Pielou 均匀度指数随纬度的升高没有显著的变化趋势; (2) 系统发育结构在高、低纬度上趋于发散状态 ($NRI < 0$), 在中纬度上又表现出聚集 ($NRI > 0$) 的谱系结构, 表明种间竞争作用减弱, 环境过滤作用逐渐增强, 随纬度继续升高相似性限制作用在物种聚集过程中占优势; 而群落的功能性状结构随着纬度增加表现出与谱系结构相反的状态, 因此植物群落的系统发育和功能性状结构不一致; (3) 植物高度表现出微弱的系统发育信号 ($P < 0.05$), 其他性状均未表现出显著的系统发育信号, 表明植物功能性状受环境因素影响大, 与系统发育关系不大。总体而言, 甘肃省典型纬度梯度植物群落物种多样性维持机制由确定性过程主导, 支持生态位理论, 其中环境过滤和竞争排斥作用在大多数群落物种聚集过程中占优势地位。土壤含水量、土壤酸碱度和年平均气温等环境因子对植物性状格局影响较大, 本研究有助于了解不同气候带植物多样性的地理分布格局和潜在的生态维持机制。

关键词: 纬度梯度; 系统发育结构; 功能性状; 环境因子; 系统发育信号

Studies on phylogeny and functional traits structure of plant communities at different latitudes

MIAO Lele, LIU Minxia*, XIAO Yindi, YANG Chunliang, WANG Qian Yue, WANG Min

College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China

Abstract: The study of phylogeny and the functional trait structure of plant communities is useful for understanding the maintenance mechanism of plant diversity and the relation between species. The geographical environment of Gansu Province is complex. The remarkable and changeable climate gradient has formed regional vegetation and environmental differences, enriched habitat types, and has significant vertical connectivity and latitude isolation. Taking typical plant community of latitude gradient in Gansu Province as the research object, through community investigation and functional traits determination, the net relatedness index (NRI) and mean paired trait distance (PW) were calculated to analyze the response of plant community phylogenetic structure and functional trait pattern to different latitudes. The results showed that: (1) Shannon-Weiner diversity index, species richness, and phylogenetic alpha diversity index presented a significant decrease trend with the increase of latitude ($P < 0.05$), while the Pielou evenness index had no significant change trend with the increase of latitude. (2) The phylogenetic structure tended to be divergent at high and low latitudes ($NRI < 0$),

基金项目: 国家自然科学基金 (31360114, 31760135)

收稿日期: 2022-12-19; 网络出版日期: 2023-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiaminl@163.com

and then showed a spectral structure of aggregation at mid-latitudes ($NRI > 0$). It indicates that interspecific competition weakens, environmental filtering gradually increases, and similarity limitation prevails in the process of species aggregation as latitude continues to increase. However, the functional trait structure of the community showed the opposite of the spectral structure as latitude increased, so the phylogenetic and functional trait structures of the plant community are not consistent. (3) Plant height showed weak phylogenetic signals ($P < 0.05$) and other traits showed no significantly phylogenetic signals, indicating that plant functional traits were greatly affected by environmental factors and had little relationship with phylogeny. In general, the maintenance mechanism of species diversity of typical latitude gradient plant community in Gansu Province was dominated by a deterministic process, which supported the ecological niche theory. Among them, environmental filtering and competitive exclusion played a dominant role in the process of species aggregation in most communities. Environmental factors such as soil moisture content, soil pH, and mean annual temperature had a significant impact on the pattern of plant traits. This study contributes to understanding of the geographic distribution patterns and potential ecological maintenance mechanisms of plant diversity in different climatic zones.

Key Words: latitudinal gradient; phylogenetic structure; functional traits; environmental factors; phylogenetic signals

群落中物种的聚集是生态和进化过程共同作用的结果^[1],考虑到当地生境条件,群落只能包含环境耐受性允许其存在的物种,同时物种在特定生态条件范围内的生存能力又受到其进化历史的制约。因此量化共存物种的生态和进化相似性对于阐明推动群落聚集的过程至关重要^[2]。目前,生态学家一般是基于物种的系统发育相关性来间接估计相似性^[3],或者通过量化多个功能特征来直接测量物种的相似性^[2,4],这两种方法目前在群落生态学中得到广泛应用,而且研究表明物种系统发育关系与其功能属性相结合的方法提高了预测物种相互作用结果以及这些结果对进化过程影响的能力,同时对于预测生物多样性未来分布动态、生态系统功能和对全球变化的反应以及保护生物资源显示出越来越广阔的前景^[5]。

以往对植物群落系统发育结构模式的研究普遍发现,在压力较大、资源有限的条件下,群落在物种之间表现出较高的系统发育相关性(聚类),因为环境过滤和系统发育生态位保守性相结合,会选择更适合植物群落的物种来适应这些极端环境^[6]。相比之下,系统发育过度分散表明,竞争排斥和生态位进化可能占主导地位,因为在系统发育上更相关的物种被认为会更强烈地竞争群落中的有限资源^[7-8]。Webb 等^[9]在阐述谱系结构研究方法时,指出生态性状的进化特征对群落构建的解释有着重要影响。植物功能性状是植物与环境长期互相影响的结果,作为影响植物体适应性的形态和物候特征属性^[10],它可以进一步反映植物的养分权衡方式以及生存和适应策略。因此,可以将多种植物功能特性结合起来,以反映其沿环境梯度的响应特征,并揭示植物群落聚集的主要驱动因素^[11]。

研究证实植物的叶片功能性状沿着环境梯度(气候、土壤等)表现出显著的梯度格局,而且处于相同环境条件下的不同的植物物种功能性状也存在一定差异^[12]。纬度梯度作为包含多种环境因素的梯度效应,研究物种多样性的纬度模式对于探索物种对环境的动态响应、理解不同气候区群落聚集过程、预测气候变化对生物多样性的未来影响至关重要^[13]。目前,生态学家对于不同气候带生境中的物种共存机制的研究大多是分散在各个纬度带上的独立讨论。比如在热带,程毅康等^[14]对海南岛霸王岭热带云雾林群落谱系多样性和功能多样性的研究结果证明了生境过滤是驱动群落构建的关键因子;Kembel 和 Hubbel 研究发现巴拿马热带雨林植物群落的谱系结构随着空间尺度的增大逐渐聚集^[15]。在亚热带,对哀牢山森林群落的系统发育结构分析证实了生态位过程在群落构建中起到重要作用^[16];在温带,对长白山针阔混交林不同演替阶段群落结构的研究表明随着演替阶段的进行和径级增大,竞争性排斥的作用逐渐明显^[17]。以上研究结果虽然较好地解释了对应地带群落的研究问题,但是由于缺乏研究尺度上的连续性,结论有待基于不同纬度群落的连续研究进行验证和拓展。

甘肃省地理环境复杂,植被类型多样,由于栖息地的高度异质性和较少的人为干扰,兼具原始性和脆弱性

两方面特征,成为了研究植被动态及其对环境变化响应的理想场所^[18]。因此,本文以甘肃省不同纬度梯度的植物群落为研究对象,从甘南高山草甸延伸到黄土高原沟壑地区,显著而多变的气候梯度形成了区域植被和环境差异,丰富了栖息地类型,具有显著的纵向连通性和纬度隔离性,本研究基于物种、系统发育和功能性状拟探究以下内容:(1)群落的系统发育结构和功能性状结构是如何沿纬度梯度变化的?(2)群落系统发育结构和功能格局是否一致?(3)通过研究密切相关的物种对环境变化的响应特征(即系统发育信号)的相似程度,来评估生态和进化过程对植物群落中物种聚集的相对贡献。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区域选择了甘肃省甘南藏族自治州的玛曲县和合作市、临夏回族自治州的和政县、兰州市等地(图1),研究区位于中纬度温带($33^{\circ}06'N$ — $36^{\circ}61'N$, $100^{\circ}44'E$ — $104^{\circ}45'E$),南北跨度 500 km,海拔 1474—4776 m,该区域的气候类型为温带大陆性气候和亚高寒湿润性气候,年平均气温为 0 — $10.3^{\circ}C$,年降水量为 266—615.5 mm,主要集中在 6—8 月,雨热同期。土壤类型以亚高山草甸土、黄绵土和棕钙土为主,研究区优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*)、长毛风毛菊(*Saussurea hieracioides*)、小花草玉梅(*Anemone rivularis*)、白氏马先蒿(*Pedicularis paiana*)、西北针茅(*Stipa sareptana*)和著状亚菊(*Ajania achilleoides*)。

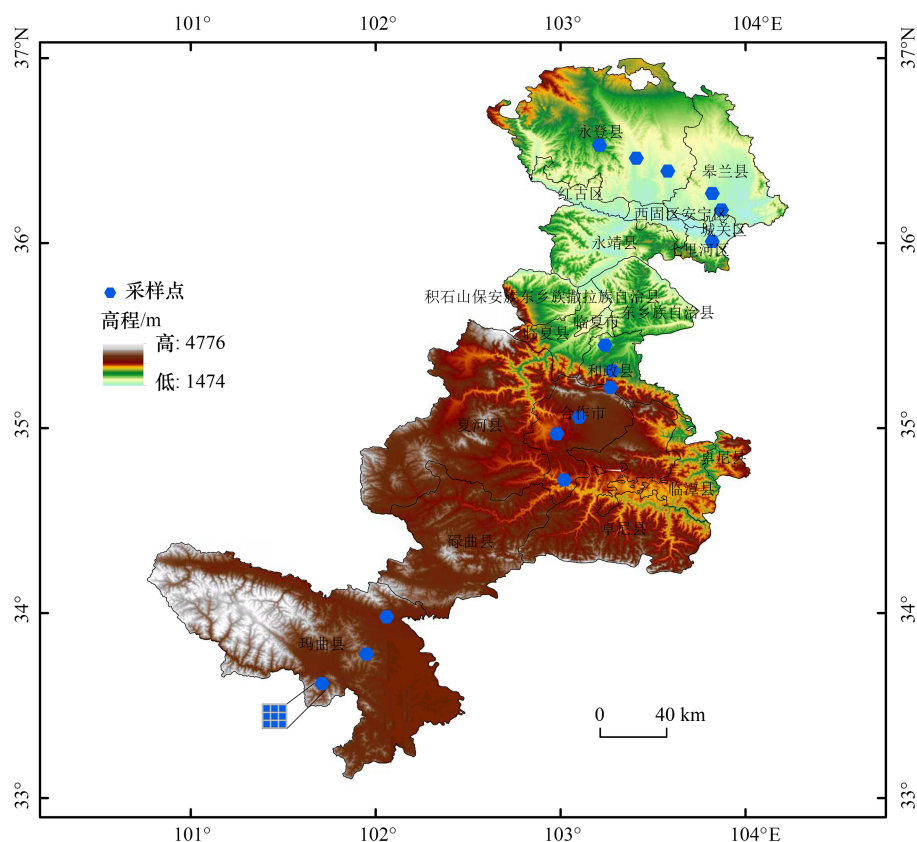


图1 研究区概况图

Fig.1 Overview of the study area

1.2 野外调查和试验设计

2021 年 7 月中旬至 8 月中旬进行野外群落学调查,通过实地考察,沿不同纬度($33^{\circ}60'N$ — $36^{\circ}61'N$)选择坡向一致的 3 座山地作为重复,分别在每座山地的北坡随机选取 9 个 $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ 的样方,记录每个样方的海拔、地理位置和样方内物种个数,多度,高度和盖度,采集 10 片完全熟透的叶子,暂时储存于自封袋中,并

于 12 h 内扫描植物叶片,并用环刀法取 0—10 cm 土深的土壤样品。样地概况如表 1 所示。

表 1 采样点沿纬度梯度的分布情况

Table 1 Distribution of sampling points along the latitudinal gradient

区域 Region	样地 Plots	经度/纬度 Longitude/ Latitude	年均降水量 Mean annual precipitation/ mm	年平均温度 Mean annual temperature/ ℃	海拔 Elevation/m	物种丰富度 Species richness	主要草本植物类型 The main herbaceous plant types
玛曲县	A	101.68°E/ 33.60°N	568—713	2.9—4.4	3530	46	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> 嵩草 <i>Kobresia macrantha</i>
	B	101.87°E/ 33.67°N			3551	53	长毛凤毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i> 阿拉伯婆婆纳 <i>Veronica didyma</i>
	C	101.95°E/ 33.91°N			3593	41	莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i> 华丽龙胆 <i>Gentiana sinoornata</i>
合作市	D	102.97°E/ 34.65°N	513—651	3.9—4.3	3172	33	鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i> 小羊茅 <i>Festuca ovina</i>
	E	102.98°E/ 34.97°N			3158	38	草玉梅 <i>Anemone rivularis</i> 老鹳草 <i>Geranium wilfordii</i>
	F	103.19°E/ 35.13°N			2962	31	草玉梅 <i>Anemone rivularis</i> 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>
和政县	G	103.14°E/ 35.24°N	481—591	6.3—7.1	2570	30	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i> 密花早熟禾 <i>Poa pachyantha</i>
	H	103.24°E/ 35.39°N			2535	24	老鹳草 <i>Geranium wilfordii</i> 珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>
	I	103.24°E/ 35.40°N			2583	17	老鹳草 <i>Geranium wilfordii</i> 莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>
兰州市	J	103.68°E/ 36.01°N	324	10.3	1850	11	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>
皋兰县	K	103.87°E/ 36.18°N	276—348	7.9—8.5	1887	6	西北针茅 <i>Stipa sareptana</i> 细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>
	L	103.82°E/ 36.27°N			1849	6	西北针茅 <i>Stipa sareptana</i> 阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i>
永登县	M	103.58°E/ 36.39°N	290	5.9	2240	8	短花针茅 <i>Stipa breviflora</i> 绵刺 <i>Potaninia mongolica</i>
	N	103.41°E/ 36.46°N			2259	10	短花针茅 <i>Stipa breviflora</i>
	O	103.33°E/ 36.61°N			2290	5	猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i> 红砂 <i>Reaumuria songarica</i>

用烘干法测定土壤含水量,用 pH 计(ST3100,上海仪电科学仪器股份有限公司,上海)和电导仪(DDS-801A,上海仪电科学仪器股份有限公司,上海)分别测量土壤 pH 和电导率。土壤全氮含量采用微量凯氏法测定,土壤有机碳含量采用重铬酸钾容量法测定,土壤全磷含量采用钼锑抗比色法测定^[19]。

降水量和气温数据由中国气象科学数据共享服务网平台提供(<http://data.cma.cn/>),质量可靠。根据 PérezHarguindeguy 等^[20]的植物功能性状采集手册,选取代表群落物种叶性状和茎干性状的共 7 类关键功能性状(表 2)。选择样品中的 10 个完全成熟个体来测定植物高度,选用精度为 0.02 mm 的游标卡尺测量叶片厚度,使用扫描仪(CanoScan LIDE 110,北京,中国)测量了每个物种,并用 Image J 软件计算叶面积,比叶面积,将扫描后的叶片放入烘箱,烘干至恒重后称量叶片干重,计算叶干物质含量;叶片碳含量、叶片磷含量和叶片氮含量的测定同土壤^[19]。

1.3 群落物种多样性和谱系多样性的计算

群落物种多样性采用物种丰富度指数(*S*)、Shannon 多样性指数(*H*)、物种均匀度(*E*)^[21]来进行表示,谱系 α 多样性采用 Faith's PD 指数量化,多样性指数 *H* 和均匀性指数 *E* 的具体计算公式分别如下:

表 2 植物功能性状的系统发育信号
Table 2 The phylogenetic signal of plants functional traits

植物性状 Functional traits	K	P	植物性状 Functional traits	K	P
植物高度 Height	0.635	0.041	叶片氮含量 Leaf nitrogen content	0.301	0.112
叶干物质含量 Leaf dry matter content	0.413	0.062	叶片厚度 Leaf thickness	0.245	0.178
叶有机碳含量 Leaf organic carbon content	0.134	0.293	比叶面积 Specific leaf area	0.148	0.217
叶片磷含量 Leaf phosphorus content	0.222	0.236			

$$H = - \sum P_i \ln P_i \quad (1)$$

$$E = H / \ln S \quad (2)$$

式中, P_i 为第 i 个物种的相对重要值, S 表示样本内物种总数。

1.4 谱系树构建

通过调查研究样地中共出现了 104 个物种, 在 TPL(The Plant List) 网站(<http://www.theplantlist.org/>) 对物种定名进行规范。然后将校正后的物种按科属种的格式输入到 Phylomatic-awk 软件中, 基于 Zanne 2014 谱系数据库生成具有进化信息的系统发育树框架, 用软件 FigTree1.4.4 构建系统发育树。

1.5 群落谱系结构和功能性状结构

采用净亲缘关系指数(Net relatedness index, NRI) 和平均成对性状距离(Mean pairwise trait distance, PW) 来表示群落系统发育结构和功能性状结构。NRI 是将群落内的物种两两间系统发育平均距离(Mean pairwise nodal distance, MPD) 与零模型随机化之后的结果进行比较得到的。(S.E.SPW) 是将平均成对性状距离与功能性状聚类树末端的物种随机置换 999 次获得的零模型比较所产生的标准化距离^[22]。计算公式分别为:

$$NRI = -1 \times \left[\frac{MPD_{\text{sample}} - \text{mean}(MPD_{\text{randsample}})}{sd(MPD_{\text{randsample}})} \right] \quad (3)$$

$$S.E.SPW = -1 \times \left[\frac{PW_{\text{sample}} - \text{mean}(PW_{\text{randsample}})}{sd(PW_{\text{randsample}})} \right] \quad (4)$$

式中, MPD 表示物种平均系统发育距离, MPD_{sample} 和 $MPD_{\text{randsample}}$ 分别代表实际观测值和随机模拟的零群落的平均谱系距离, $\text{mean}(MPD_{\text{randsample}})$ 代表零群落的 MPD 的平均值, $sd(MPD_{\text{randsample}})$ 为随机模拟下群落的标准差; 性状中各值含义同理。若 $NRI > 0$, 说明物种在系统发育结构上聚集, $NRI < 0$, 说明物种在系统发育结构上发散, $NRI = 0$, 说明系统发育结构随机; $S.E.SPW > 0$, 代表物种功能性状结构聚集, $S.E.SPW < 0$, 代表物种功能性状结构发散, $S.E.SPW = 0$, 代表物种功能性状结构随机。

1.6 系统发育信号检测

本研究采用 Brownian motion 进化模型的 K 值检验功能性状的系统发育信号^[23]。若 $K > 1$, 则表明物种的功能性状比布朗运动模型预测的要近, 显示存在系统发育信号, 功能性状表现出系统发育保守性。若 $K = 1$, 则表明功能性状和系统发育结构没有关系; 若 $K < 1$, 则表示系统发育相近的物种, 它们的功能性状比布朗运动模型预测的要远, 群落系统发育结构和功能性状结构不一致。功能性状系统发育信号的显著性采用与零模型比较的方式来衡量, 若是实际值大于零模型值的次数达到 950 次以上 ($P < 0.05$), 就认为功能性状表现出显著的系统发育信号。

1.7 数据的统计与分析

植物群落的物种以及系统发育多样性指数分别用 R 软件的程序包 vegan、FD 和 picante 计算。用 IBM SPSS Statistics 25 对不同纬度的系统发育指数和功能性状结构指数进行单因素方差分析判断其显著性差异, 所有统计分析的显著水平设定为 $P < 0.05$ 。使用统计软件 R4.1.2 中 Kcalc 和 multiPhylosignal 函数分析获取 K 值并检验系统发育信号的显著性, 用 RLQ(R-mode linked to Q-mode) 结合第四角分析(Fourth-Corner) 的方法

将样方、环境变量和植物功能性状 3 种数据集组合成一个可描述性状—环境关联矩阵,进而确定物种丰度关联的环境梯度与物种性状之间的关系,使用 R 语言中的 ggplot2 包作图。

2 结果

2.1 不同纬度物种多样性和谱系多样性的变化

由图 2 可以看出,Shannon-Wiener 指数随纬度增大显著降低 ($P < 0.05$),最大值出现在低纬度地区 (33.6°N),这说明在低纬度梯度上有较高的物种多样性。植物群落的物种丰富度、谱系 α 多样性随纬度增加有相同的变化趋势,即从低纬度到高纬度物种数显著减少 ($P < 0.05$),谱系多样性也减小,最小值均出现于高纬度梯度。Pielou 均匀度指数随纬度的增加无显著变化趋势。

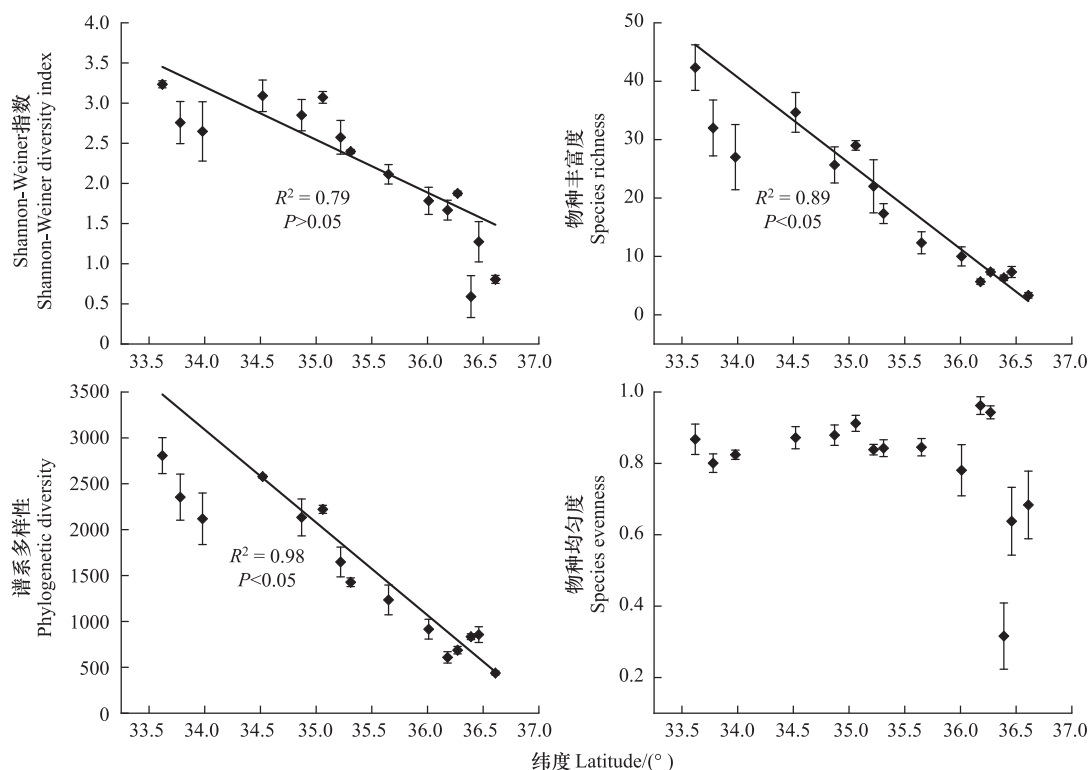


图 2 不同纬度植物群落物种及谱系 α 多样性的比较 (平均值 $\pm$ 标准误差)

Fig.2 Comparison of species and lineage α diversity of plant communities at different latitudes (mean $\pm$ SD)

2.2 植物群落物种谱系组成

基于被子植物的分类系统 APGIII 对研究区 104 种草本植物构建的系统发育树如图 3。系统发育树包括结点和进化分支两部分,其中分支节点表明历史物种的结束以及新物种的开始,各分支代表不同的亲缘关系,分支长度代表物种的进化历史。其中菊科和禾本科植物为群落优势种,在纬度 33.6°N — 36.7°N 的研究区域内均有分布。群落内分化时间最短的风毛菊 (*Saussurea japonica*) 和长毛风毛菊 (*Saussurea hieracioides*) 大约在 0.3 Ma 时首先聚为一类,随后又与大刺儿菜 (*Cirsium setosum*) 在 0.6 Ma 时聚类,最终与蒲公英 (*Taraxacum mongolicum*)、火绒草 (*Leontopodium leontopodioides*) 与细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*) 等 17 种菊科植物在 45.7 Ma 时聚为一类,表明它们由共同的祖先进化而来。像甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*)、蒙古苣荬 (*Cymbaria mongolica*) 和白氏马先蒿 (*Pedicularis paiana*) 同属列当科,具有同一节点,分支长度相同,表明其进化时间相同。

<http://www.ecologica.cn>

2.3 植物叶片性状沿纬度梯度的分布规律

将叶片性状与物种组成和环境变量联系起来的 RLQ 分析表明(图 4),轴 1 表征了从降水充沛、有机碳含量高的低纬度生境到位于温暖干燥的高纬度地区的偏碱性土壤的土壤养分梯度,高大的植物一般分布在温度较高的地区和相对贫瘠的土壤中,而矮小且比叶面积大的植物则出现在比较肥沃的土壤中,除了降水和温度梯度,植物也沿着土壤电导率和土壤氮磷梯度分布,如第二 RLQ 轴所示,叶片氮含量高的物种更容易出现在土壤电导率较低的富氮土壤中。

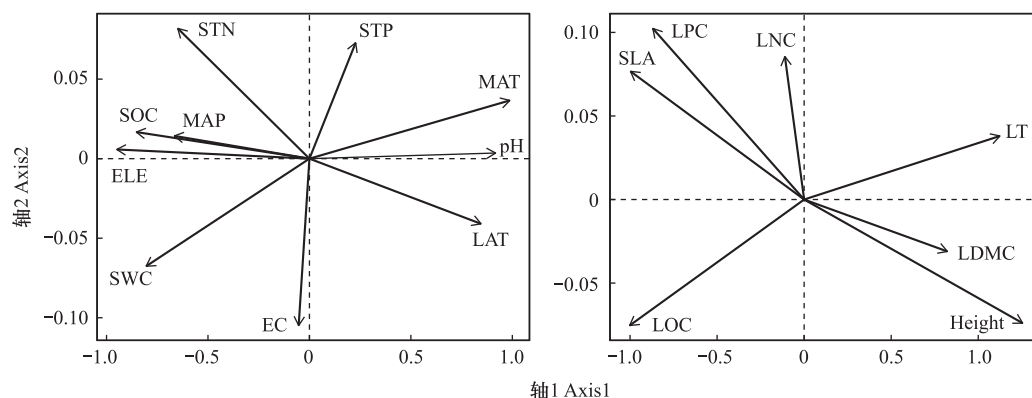


图 4 物种叶片性状得分和环境变量得分的 RLQ 分析的前两个轴的排序图

Fig.4 Sorting plot of the first two axes of RLQ analysis of species leaf trait scores and environmental variable scores

STN:土壤全氮 Soil total nitrogen;STP:土壤全磷 Soil total phosphorus;MAT:年平均温度 Mean annual temperature;SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;SWC:土壤含水量 Soil water content;pH:土壤酸碱度 Soil pH;MAP:年平均降水量 Mean annual precipitation;EC:土壤电导率 Electric conductivity;LAT:纬度 Latitude;ELE:海拔 Elevation;Height:植株高度 Plant height;LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content;LOC:叶有机碳含量 Leaf organic carbon content;LPC:叶磷含量 Leaf phosphorus content;LNC:叶氮含量 Leaf nitrogen content;LT:叶片厚度 Leaf thickness;SLA:比叶面积 Specific leaf area

多变量排列检验(图 5)揭示了不同纬度植物叶片性状和环境变量之间显著但微弱的整体关系(模型 2, $P=0.001$,模型 4, $P=0.572$)。植物高度与温度显著正相关,比叶面积与土壤含水量显著正相关。个体叶片性状与环境因子之间的这种弱双变量关联可以解释植物整体的功能聚类。

2.4 不同纬度植物群落系统发育结构和功能性状结构

不同纬度群落系统发育和功能性状结构如图 6 所示,不同纬度的谱系结构均非随机(Student t 检验, $P<0.05$)。纬度小于 35.5°N 时,系统发育多样性指数 $\text{NRI}<0$,随着纬度的增加, NRI 逐渐增大直至 36.0°N 处变为正值,表明群落系统发育结构随着纬度增大发散程度减弱到聚集的变化趋势,在纬度 36.4°N 处,群落系统发育结构又变为发散状态。所有植物群落的功能结构均非随机(Student t 检验, $P<0.05$),在低纬度和高纬度处 S.E.SPW 都大于 0,表现为功能聚集,在中纬度(35.2°N — 35.5°N)主要表现为功能发散($\text{S.E.SPW}<0$)。

2.5 功能性状的系统发育信号

本研究区不同纬度植物群落的 7 个功能性状的 K 值均小于 1,说明该区域的植物群落未表现出较强的系统发育保守性。其中叶干物质含量、叶片碳含量、叶片磷含量、叶片氮含量、叶片厚度和比叶面积不具有显著性的系统发育信号,只有植物高度表现出微弱的系统发育信号且种间差异大($P<0.05$)(表 2、图 7),说明植物功能性状与物种遗传进化关系不大,而环境因素对其种间变异有一定的影响。

3 讨论

3.1 群落物种多样性和谱系多样性沿纬度梯度的变化

纬度梯度上水热条件变化显著,研究物种多样性的纬度模式对于探索物种对环境动态的响应、理解群落

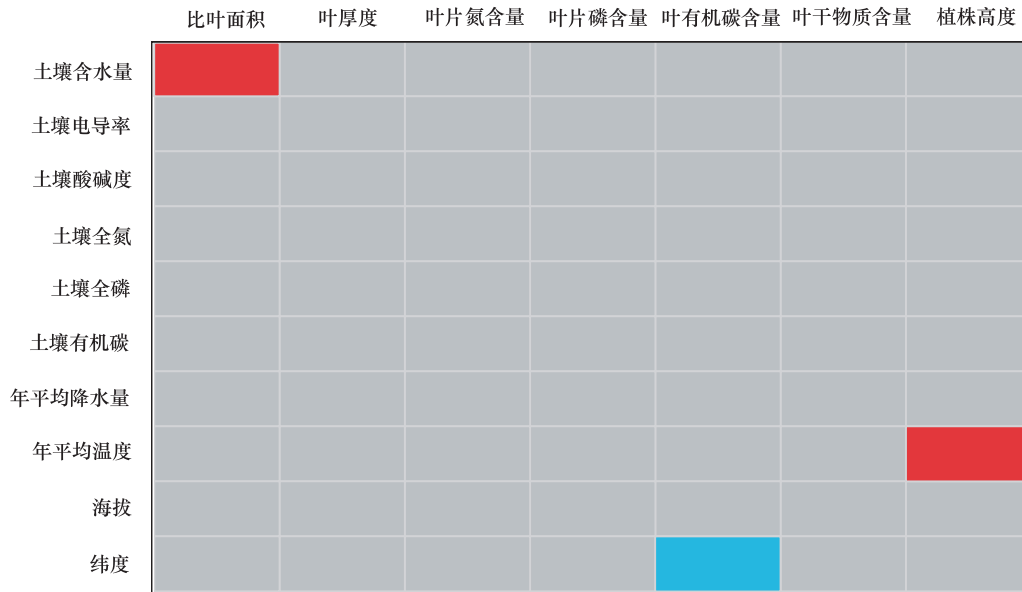


图5 FDR (False Discovery Rate)方法进行 P 值校正的第四角方法检验结果

Fig.5 Test result of the fourth corner method for P -value correction by FDR method

$P=0.05$ 显著水平,红色表示功能性状与环境变量呈显著正相关,蓝色表示功能性状与环境变量呈显著负相关

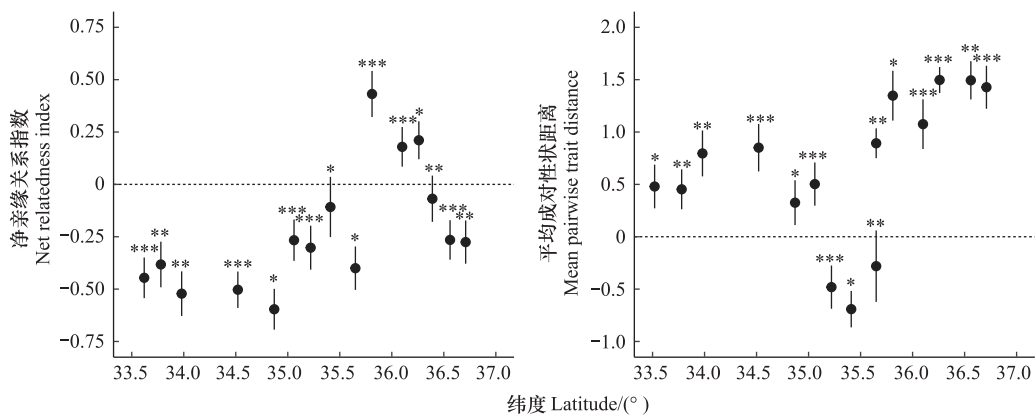


图6 植物群落的系统发育和功能性状结构在不同纬度上的分布

Fig.6 Phylogenetic and functional trait structures of plant communities distribution at different latitudes

基于系统发育距离和成对性状距离的标准效应值的平均值 $\pm 95\%$ 置信区间表征系统发育和功能性状结构,***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$

聚集过程、预测气候变化对生物多样性的未来影响至关重要^[13]。相关研究表明一般大尺度上群落物种多样性的纬度梯度格局表现为随纬度增加由赤道到高纬地区物种多样性逐渐减少的趋势^[24]。本研究通过对甘肃不同纬度植物群落研究发现,Shannon-Weiner 指数,物种丰富度和谱系 α 多样性随纬度增加而显著降低 ($P < 0.05$) (图 2),这与全球大陆生态系统的变化格局一致,也与石娇星等^[25]对中国东部海岛黑松群落的研究结果符合。这主要是因为低纬度处的高寒草甸降水量丰富,光照充足,水热条件相对优越,根据“能量假说”,优越的水热条件适合更多的物种生存^[26]。而较高纬度地区降水稀少且集中,蒸发量大,土壤表层盐碱累积强烈,植被受水盐双重胁迫^[27],生态环境脆弱并容易受外界干扰,可维持的物种多样性也就较低(图 3)。

3.2 植物叶片性状对纬度变化的响应特征

叶子是植物光合作用的重要功能器官,也是与周围环境接触最多的器官。利用叶片性状的变化来研究植

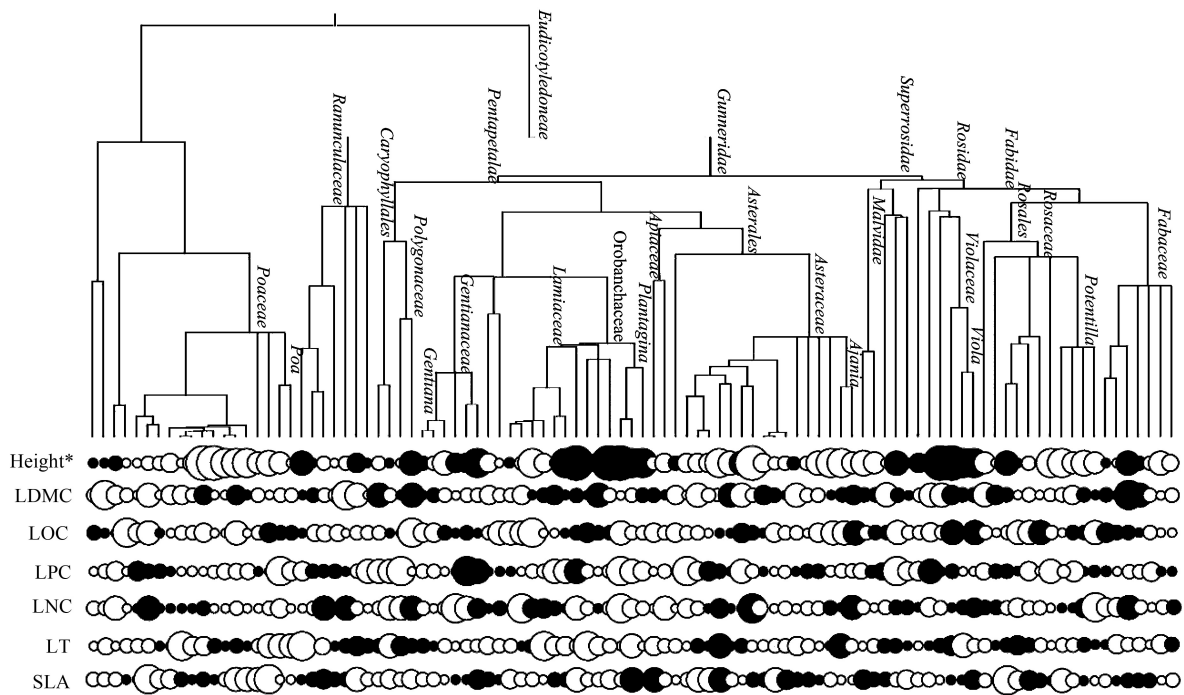


图7 植物群落系统发育信号的可视化分析

Fig.7 Visual analysis of plant community phylogenetic signals

末端节点表示 7 个功能性状的平均值,数据经中心标准化,实心圆为正值,空心圆为负值,性状大小代表绝对值的大小,* 表示有系统发育信号

物对环境的适应性已成为研究植物群落结构的重要手段之一^[28]。本研究结果表明在有机质和降水量丰富的土壤中,植物叶片的氮磷含量更高(图 4),这是因为植物地上部分元素特征通常与土壤养分含量有一定的相关性(图 5),高寒草甸属于低纬度寒冷湿润区,微生物活性偏低,植物残体、有机质等分解速率较慢,腐殖层较厚,土壤养分条件优越,植物通过根系吸收土壤养分,又以凋落物的形式将 C、N、P 归还土壤,形成生态系统养分转化的有效循环过程^[29]。而在黄土高原半干旱区较为贫瘠的偏碱性土壤中,比叶面积较小、叶干物质含量高的植株更为普遍,这表明植物对干旱和贫瘠环境具有高度的适应性和耐受性。植物为了维持自身新陈代谢,倾向于更好的保护内部资源,而采取减小比叶面积,增加叶厚度的生存策略以减少水分蒸腾,提高水分利用率,并且为了增强耐旱性会积累更多的干物质来抵抗不利环境^[30—31]。

3.3 系统发育和功能性状结构沿纬度的变化

物种的形成是生态与进化过程共同作用的结果,通过对群落系统发育和物种功能特征的研究,有助于我们从进化历史和生态适应的角度理解群落聚集过程^[32]。在本研究中植物群落的系统发育相关性随着纬度增加先增大后减小(图 6),在纬度梯度上表现出明显的谱系结构($P<0.05$)。低纬度处高寒草甸植物群落的系统发育结构是发散的,这是因为此处水热条件适宜,人为干扰较少,所以种间竞争排斥作用增强^[9],从而驱动共存物种的生态位分化使各物种间的相似性受限以减少竞争。这与郝淑君^[33]和王诗韵等^[34]的研究结果一致;另一种原因是当物种间促进作用(如保育效应)有助于耐受恶劣环境时,物种间生态位重叠极大,补充了资源的各种利用方式,基于此系统发育结构也可能过度分散^[35],这与 Luo^[36]在玉龙雪山发现种间促进作用有助于植物适应极端高山气候并保持物种丰富度的研究一致。随着纬度增加植物群落系统发育结构聚集,说明在高纬度上非生物过滤在物种形成过程中占优势^[6],主要原因是黄土高原干旱少雨,土壤贫瘠,而且容易受到放牧压力,植物受到强烈的环境胁迫同时生境过滤作用会选择与干旱条件相适应的物种生存,从而导致亲缘关系较近的物种聚集在一起形成谱系聚集的结构,在纬度 36.4°N 处,物种间系统发育相关性降低,该区域

年平均温度 5.9℃,降水量小于 300 mm,气候干旱,生境恶劣,但是群落表现出发散的谱系结构,说明相似性限制在物种聚集过程中起重要作用^[9]。有研究表明,资源匮乏条件下物种生存的核心是对地下资源(尤其是地下水)的获取^[37],而对有限资源的激烈竞争必然导致相同生态位的物种难以共存。以红砂(*Reaumuria songarica*)+绵刺(*Potania mongolica*)群落为例,红砂为浅根性植物,侧根较多,根系多分布在地下 20—60 cm 的范围内;而绵刺主根发达,可以利用地下 80 cm 以下的水分^[38]。即亲缘关系较远的物种分别利用不同层次的资源,从而导致谱系发散。

植物群落功能多样性指数在高、低纬度上均高于恶劣环境下的随机预期,表现出功能聚集,而在中低纬度上显示为功能发散。这表明在低纬度和高纬度上环境过滤对于物种性状格局的形成起重要作用^[6]。由于环境过滤作用,植物性状发生收敛进化,最终不同谱系的物种以相似的功能特性适应恶劣环境。与王寅等^[39]在干旱内陆河流域的植物群落中,环境筛选在群落构建过程中发挥主导作用的研究结果一致。这些研究表明,群落倾向于沿着环境压力增加的梯度进行功能性状聚类^[40]。中纬度上植物功能结构发散说明种间竞争作用占优势,该区域地处青藏高原与黄土高原交汇地带,环境条件趋于温和,当土壤肥力较高时,竞争通常会增加其重要性^[41]。因此,本研究中植物群落系统发育结构和功能性状格局在纬度梯度上并不一致,就生物相互作用、非生物过滤以及环境变化和物种形成的历史过程而言,沿纬度梯度的群落聚集模式在区域之间是复杂多变的。

3.4 功能性状的系统发育信号

植物功能性状作为系统发育结构的一部分,它是区分物种生态位的主要属性,性状的变化取决于系统发育过程以及环境条件。因此,通过检验植物功能性状的系统发育信号来分析物种进化历史和环境之间的关系对于研究物种共存过程至关重要。

在本研究选取的 7 个植物功能性状中,只有植物高度表现出微弱的系统发育信号($P < 0.05$)(表 2),这可能源于植物普遍需要长高和获得更高的光照环境,其他性状都没有检测出显著的系统发育信号(图 7),这表明植物叶片性状主要受环境因素影响,与物种进化关系不大,亲缘关系相近的物种并没有表现出相似的性状特征,功能性状格局与系统发育结构不一致,这与王诗韵^[34]、车应弟等^[42]在艾比湖流域和亚高寒草甸的研究结果一致。这是因为研究区域地理环境复杂,植被类型多样,导致生境异质性增大,植物为了适应恶劣的生境,从而表现出功能性状上的一致性。以往有研究表明多数功能性状具有显著的系统发育信号^[43—44],当然系统发育和功能特征的不一致模式可能源于功能特征采样的不完整,从而观察到的数据不能完全代表物种的实际生态位。

4 结论

纬度梯度上植物群落的功能性状格局与系统发育结构不一致。随着纬度增加,系统发育结构先由发散趋于聚集状态,随后在高纬度上又表现出发散的谱系结构,表明种间竞争作用减弱,环境过滤作用逐渐增强,随纬度继续升高相似性限制作用在物种聚集过程中占优势;而功能性状在中低纬度上发散,其他纬度上表现为聚集结构,说明植物群落形成过程中环境过滤作用明显。土壤含水量、土壤酸碱度和年平均气温等环境因子对植物性状格局影响较大,不同的气候条件和土壤养分特点发育了与之相适应的物种。本研究有助于了解不同气候带植物多样性的地理分布格局和潜在的生态维持机制。

致谢:感谢兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站在试验中给予的支持和帮助。

参考文献(References):

- [1] Kraft N J B, Cornwell W K, Webb C O, Ackerly D D. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 2007, 170(2): 271-283.
- [2] Jarvinen O. Species-to-genus ratios in biogeography: a historical note. *Journal of Biogeography*, 1982, 9(4): 363.

- [3] 任思远, 王婷, 祝燕, 叶永忠, 袁志良, 李聪, 潘娜, 李鹿鑫. 暖温带-北亚热带过渡带落叶阔叶林群落不同径级系统发育结构的变化. 生物多样性, 2014, 22(5): 574-582.
- [4] 税伟, 冯洁, 李慧, 江聪, 孙祥, 刘稼猛, 张永永, 孙晓瑞. 喀斯特退化天坑不同坡向植物群落系统发育与功能性状结构. 生态学报, 2022, 42(19): 8050-8060.
- [5] 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.
- [6] Thornhill A H, Mishler B D, Knerr N J, González-Orozco C E, Costion C M, Crayn D M, Laffan S W, Miller J T. Continental-scale spatial phylogenetics of Australian angiosperms provides insights into ecology, evolution and conservation. *Journal of Biogeography*, 2016, 43(11): 2085-2098.
- [7] Wiens J J, Donoghue M J. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 2004, 19(12): 639-644.
- [8] 牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593.
- [9] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 475-505.
- [10] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [11] Šimová I, Rueda M, Hawkins B A. Stress from cold and drought as drivers of functional trait spectra in North American angiosperm tree assemblages. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(18): 7548-7559.
- [12] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [13] Corlett R T, Westcott D A. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution*, 2013, 28(8): 482-488.
- [14] 程毅康, 张辉, 王旭, 龙文兴, 李超, 方燕山, 符明期, 朱孔新. 功能多样性和谱系多样性对热带云雾林群落构建的影响. 植物生态学报, 2019, 43(3): 217-226.
- [15] Kembel S W, Hubbell S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 2006, 87(7 Suppl): S86-S99.
- [16] 卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 杨国平, 李捷. 沿海海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构. 生物多样性, 2014, 22(4): 438-449.
- [17] 侯嫚嫚, 李晓宇, 王均伟, 刘帅, 赵秀海. 长白山针阔混交林不同演替阶段群落系统发育和功能性状结构. 生态学报, 2017, 37(22): 7503-7513.
- [18] Wang B, Bao Q, Hoskins B, Wu G X, Liu Y M. Tibetan Plateau warming and precipitation changes in East Asia. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35(14): L14702.
- [19] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 72-75.
- [20] Perez-Harguindeguy, Diaz, Garnier, Lavorel, Poorter, Jaureguiberry, Bret-Harte, Cornwell, Craine, Gurvich, Urcelay, Veneklaas, Reich, Poorter, Wright, Ray, Enrico, Pausas, de Vos, Buchmann, Funes, Quetier, Hodgson, Thompson, Morgan, ter Steege, van der Heijden, Sack, Blonder, Poschlod, Vaieretti, Conti, Staver, Aquino, Cornelissen. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide (vol 61, pg 167, 2013). *Australian Journal of Botany*, 2016, 64(7/8): 715-716.
- [21] 马克平. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(上). 生物多样性, 1994, 2(3): 231-239.
- [22] Swenson N G. Functional and phylogenetic ecology in R. New York: Springer, 2014.
- [23] Blomberg S P, Garland T, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 2003, 57(4): 717-745.
- [24] Ricklefs R E, O'Rourke K. Aspect diversity in moths: a temperate - tropical comparison. *Evolution*, 1975, 29(2): 313-324.
- [25] 石娇星, 许沼山, 方晓晨, 郑丽婷, 张宇, 鲍迪峰, 杨安娜, 阎恩荣. 中国东部海岛黑松群落功能多样性的纬度变异及其影响因素. 植物生态学报, 2021, 45(2): 163-173.
- [26] Currie D J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness. *The American Naturalist*, 1991, 137(1): 27-49.
- [27] 贺国宝. 祁连山北坡植物群落空间分布格局与多样性研究. 草业学报, 2021, 30(12): 194-201.
- [28] 李婷, 邓强, 袁志友, 焦峰. 黄土高原纬度梯度上的植物与土壤碳、氮、磷化学计量学特征. 环境科学, 2015, 36(8): 2988-2996.
- [29] 施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. 水土保持研究, 2012, 19(1): 107-111, 116.
- [30] 霍佳璇, 任梁, 潘莹萍, 赵瑾, 向响, 余程, 孟德惠, 王源源, 鲁瑞洁, 黄永梅. 柴达木盆地荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应. 生态学报, 2022, 42(11): 4494-4503.
- [31] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 1967, 101(921): 377-385.
- [32] 牛红玉, 王峥峰, 练璐愉, 叶万辉, 沈浩. 群落构建研究的新进展: 进化和生态相结合的群落谱系结构研究. 生物多样性, 2011, 19(3):

275-283.

- [33] 郝姝珺, 李晓宇, 侯嫚嫚, 赵秀海. 长白山温带森林不同演替阶段群落功能性状的空间变化. 植物生态学报, 2019, 43(3): 208-216.
- [34] 王诗韵, 吕光辉, 蒋腊梅, 王恒方, 李岩, 王金龙. 不同尺度下艾比湖典型植物群落功能多样性和系统发育多样性研究. 生态环境学报, 2020, 29(5): 889-900.
- [35] Schöb C, Butterfield B J, Pugnaire F I. Foundation species influence trait-based community assembly. The New Phytologist, 2012, 196(3): 824-834.
- [36] Luo Y H, Liu J, Tan S L, Cadotte M, Wang Y H, Xu K, Li D Z, Gao L. Trait-based community assembly along an elevational gradient in subalpine forests: quantifying the roles of environmental factors in inter- and intraspecific variability. PLoS ONE, 2016, 11(5): e0155749.
- [37] Wilson J B. Shoot competition and root competition. The Journal of Applied Ecology, 1988, 25(1): 279.
- [38] Cui Y Q, Ma J Y, Sun W, Sun J H, Duan Z H. A preliminary study of water use strategy of desert plants in Dunhuang, China. Journal of Arid Land, 2015, 7(1): 73-81.
- [39] 王寅, 王健铭, 曲梦君, 李景文. 干旱内陆河流域植物群落构建过程及其关键驱动因素. 生物多样性, 2022, 30(2): 5-20.
- [40] Xu J S, Chen Y, Zhang L X, Chai Y F, Wang M, Guo Y X, Li T, Yue M. Using phylogeny and functional traits for assessing community assembly along environmental gradients: a deterministic process driven by elevation. Ecology and Evolution, 2017, 7(14): 5056-5069.
- [41] Machac A, Janda M, Dunn R R, Sanders N J. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. Ecography, 2011, 34(3): 364-371.
- [42] 车应弟, 刘旻霞, 李俐蓉, 焦骄, 肖卫. 基于功能性状及系统发育的亚高寒草甸群落构建. 植物生态学报, 2017, 41(11): 1157-1167.
- [43] 许格希, 史作民, 刘顺, 陈欢欢, 唐敬超, 马凡强, 许涵, 刘世荣, 李意德, 林明献. 尖峰岭热带山地雨林林冠层乔木某些功能性状的系统发育信号、关联性及其演化模式. 生态学报, 2017, 37(17): 5691-5703.
- [44] 杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 李捷, 林露湘. 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性状的 α 及 β 多样性. 科学通报, 2014, 59(24): 2349-2358.