

DOI: 10.20103/j.stxb.202404220898

张鑫, 刘旻霞, 陈雪娇, 张盈盈, 陈友艳. 甘南亚高寒草甸不同坡位植物群落物种共存机制. 生态学报, 2025, 45(6): 2582-2594.

Zhang X, Liu M X, Chen X J, Zhang Y Y, Chen Y Y. Species coexistence mechanism of plant communities on different slopes of Gannan sub-alpine meadows. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2582-2594.

甘南亚高寒草甸不同坡位植物群落物种共存机制

张 鑫, 刘旻霞*, 陈雪娇, 张盈盈, 陈友艳

西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

摘要: 研究植物群落的系统发育和功能性状结构对于解释物种共存及生物多样性维持机制至关重要。坡位梯度会在有限的垂直地理空间内压缩海拔、地形等因子, 进而影响植物的分布、结构及功能。以甘南亚高寒草甸不同坡位植被群落为研究对象, 结合环境因子、群落调查及功能性状测定, 计算净亲缘关系指数 (Net relatedness index, NRI)、最近亲缘关系指数 (Nearest taxon index, NTI) 和标准化效应值的平均配对性状距离 (Standardized effect size of mean pairwise trait distances, SESMPD) 等来分析系统发育和功能性状结构随坡位梯度的变化, 进而揭示甘南亚高寒草甸不同坡位物种共存机制。结果表明: (1) 物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和谱系 α 多样性指数随坡位的升高而显著降低 ($P < 0.05$), 物种均匀度指数随坡位的升高没有显著的变化 ($P > 0.05$); (2) 系统发育结构整体上表现为聚集状态 ($NRI > 0, NTI > 0$), 主要受生境过滤作用主导群落物种共存, NTI 指数呈“V”型变化, 表明生境过滤作用随坡位的增加先减弱后增强, 群落系统发育结构聚集程度同样先减弱后增强; (3) 功能性状结构由平滩与下坡位的发散状态 ($SESMPD < 0$) 转为中、上坡位的聚集状态 ($SESMPD > 0$), 平滩至下坡位的物种间的相互作用明显, 中坡位至上坡位的生境过滤作用占优势; (4) 7 种植物功能性状中只有叶碳含量和叶磷含量表现出显著微弱的系统发育信号 ($P < 0.05$), 表明该研究区植物群落受进化历史影响较小, 群落系统发育和功能性状格局并不完全一致。总的来说, 确定性过程是甘南亚高寒草甸坡位梯度植物群落物种的共存机制。土壤含水量是调控不同坡位植物功能性状结构相对重要环境因素, 随土壤含水量的降低, 功能性状结构由发散转为聚集, 研究为甘南亚高寒草甸的物种共存机制提供了更加充实的理论依据。

关键词: 物种多样性; 系统发育结构; 功能性状结构; 坡位; 系统发育信号

Species coexistence mechanism of plant communities on different slopes of Gannan sub-alpine meadows

ZHANG Xin, LIU Minxia*, CHEN Xuejiao, ZHANG Yingying, CHEN Youyan

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

Abstract: The study of phylogeny and functional trait structure of plant communities is crucial for understanding mechanisms of species coexistence and biodiversity maintenance. The gradient of slope positions compresses factors such as elevation and topography within a limited vertical geographic space, thereby influencing the distribution, structure, and functionality of plants. This study focuses on the plant communities at different slope positions in the subalpine meadows of Gannan. By integrating environmental factors, community surveys, and functional trait measurements, we calculated the Net Relatedness Index (NRI), Nearest Taxon Index (NTI), and standardized effect size of the Mean Pairwise Trait Distance (SESMPD) to analyze changes in phylogenetic and functional trait structures along the slope gradient, revealing species coexistence mechanisms in Gannan's subalpine meadows. The results showed that: (1) Species richness, Shannon-Wiener index, and phylogenetic alpha diversity significantly decreased with increasing slope position ($P < 0.05$), while species

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31760135); 甘肃省自然科学基金项目 (20JR10RA089); 甘肃省林业和草原科技创新与国际合作项目 (KJXC2021005); 甘肃省高校产业支撑计划项目 (2023CYZC-21)

收稿日期: 2024-04-22; **网络出版日期:** 2024-12-23

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

evenness did not show a significant change ($P>0.05$); (2) The overall phylogenetic structure was aggregated ($NRI>0$, $NTI>0$), and the coexistence of community species was mainly dominated by habitat filtration, and the NTI index showed a 'V'-shaped change, indicating that habitat filtration weakened and then strengthened with the increasing of slope position, and the degree of aggregation of community phylogenetic structure likewise weakened first and then strengthened; (3) Functional trait structure shifted from a dispersed state ($SESMPD<0$) in the flat and lower slope position to an aggregated state ($SESMPD>0$) in the middle and upper slope position, with pronounced species interactions from flat to lower slope position and a predominance of environmental habitat filtering from middle to upper slope position; (4) Of the seven plant functional traits examined, only leaf carbon content and leaf phosphorus content showed significant but weak phylogenetic signals ($P<0.05$), suggesting that evolutionary history had a minor influence on the plant communities in the study area, and that phylogenetic and functional trait patterns were not entirely consistent. In summary, niche determinism was the primary mechanism for species coexistence along the slope gradient in Gannan's subalpine meadows. Soil moisture was a relatively important environmental factor regulating the functional trait structure of plants at different slope positions. As soil moisture decreased, the functional trait structure shifted from divergence to aggregation. This study provides a more substantial theoretical basis for the mechanisms of species coexistence in the subalpine meadows of Gannan Prefecture.

Key Words: species diversity; phylogenetic structure; functional trait structure; slope position; phylogenetic signaling

解释植物群落物种共存机制是群落生态学领域研究的一个中心论题^[1]。其中占据主要地位的两大理论饱受争议,分别是生态位理论和中性理论。生态位理论认为植物群落构建主要是由环境过滤和相似性限制这两大首要因素决定,强调确定性过程;而中性理论认为群落构建是由扩散和随机作用非确定性因素所决定。现如今,大多数生态学家将生态位理论和中性理论二者结合充分互补,为群落构建机制的研究提供了新的思路^[2]。传统的生态学研究仅基于物种的方法来分析植物群落物种共存机制,忽略了历史进化因素和功能性状信息,在解释群落物种共存及生物多样性维持机制方面存在局限性^[3]。物种系统发育关系通常可以间接估计其功能特征相似性,包括潜在重要但未确定或未测量的功能特征^[4-6]。利用物种的系统发育状况来分析群落内是否存在特定的物种亲缘模式,推测影响群落物种组成的生态机制至关重要。并且人们认识到物种的功能特征决定了它们的表现和与其他物种的相互作用^[7],植物功能性状是植物与环境长期相互作用的结果^[8],能够对植物的生长、发育和繁殖产生单独或协同作用,对环境的变化做出响应,反映植物生态策略,是衡量植物适应环境的重要指标^[9-10],对揭示植物群落物种共存及生物多样性维持机制具有重要作用。如今,生态学家将系统发育关系与功能性状相结合的方式推断群落物种共存及生物多样性的形成及维持机制。其已被证明有助于更好地理解驱动群落物种聚集的生态和进化过程^[11-13],更深入地理解群落内物种间的相互作用和适应性、更准确地预测群落对未来环境变化的响应,同时有助于我们更全面地认识和理解群落的构建机制,为生态保护和恢复工作提供有力的支持。

目前,学者们对于不同坡位上物种共存机制的研究大多是基于物种和系统发育的方法来讨论的。如肖元明等^[14]关于坡位对高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构的影响的研究结果表明坡位主要通过改变草本植物群落物种组成来影响灌丛群落谱系多样性,而群落谱系结构受坡位影响较小;金一兰等^[15]在坡位对群落系统发育多样性的影响的研究结果发现生境过滤是群落构建的主导因素;韩润燕等^[16]对不同微地形固定沙丘地上植被、土壤种子库和土壤含水量的分布特征研究中表明土壤种子库和地上植被物种数、密度、相似性及地上植被覆盖度都随着坡位的增加而降低的趋势。以上研究虽然很好的解释了不同坡位上的群落物种组成,但忽略了植物功能性状对群落物种组成的影响,不能准确的揭示物种共存及生物多样性维持机制^[17],对于植被群落在坡位梯度上物种共存机制研究仍显不足,亚高寒草甸群落系统发育和功能性状结构在坡位上的分布规律仍不明确。因此,本研究将结合物种、系统发育和功能多样性三种方法,利用线性混合效应模型(Linear mixed-effects model, LMM),分析生物与非生物因素对系统发育和功能性状结构的影响。并结合结构方程模

型 (Structural equation model, SEM) 来分析其之间的因果关系, 最终确定该地群落物种共存是由哪种机制来主导的。

甘南亚高寒草甸位于青藏高原东北部, 多为高山草甸。有研究表明, 山地生态系统具有栖息地高度异质性的特点, 能够在有限的垂直地理空间内压缩海拔、地形等因子, 导致温度、气候、土壤等环境条件的变化^[18]。甘南亚高寒草甸山地生态系统地孕育着丰富的植物物种, 形成了独特的植物多样性^[19]。但是由于近年来人为干扰、过度放牧、旅游开发等活动严重破坏了当地的植被生态系统, 使植被严重退化。因此, 本文通过研究甘南亚高寒草甸不同坡位植物群落物种共存机制有助于完善相关理论, 对甘南亚高寒草甸的草地生态系统植被恢复与重建、资源合理开发利用具有更重要的参考价值。并且通过对不同坡位物种共存机制的研究试图解决以下科学问题: (1) 甘南亚高寒草甸植物群落在不同坡位的系统发育和功能性状结构如何变化? (2) 不同坡位植物群落的系统发育与功能性状格局是否一致? (3) 不同坡位物种共存主要由哪些生态过程主导?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于甘肃省甘南藏族自治州合作市 (图 1), 青藏高原的东北边缘 (100°44′45″E—104°45′30″E, 33°06′30″N—35°32′35″N), 平均海拔高度为 2960m。年均气温为 2.1℃, 最冷月 12 月至次年 2 月平均气温为 -8.8℃, 最热月 6 月至 8 月的平均气温为 11.6℃, $\geq 0^\circ\text{C}$ 的年积温为 1732℃。其年降水量为 558mm, 降水主要集中在 6 至 8 月份, 雨热同期, 主要的气候类型为寒冷湿润的高原气候, 主要的土壤类型为高山草甸土^[20]。主要的优势种有草玉梅 (*Anemone rivularis*)、小羊茅 (*Festuca ovina*)、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)、嵩草 (*Carex myosuroides*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 等。

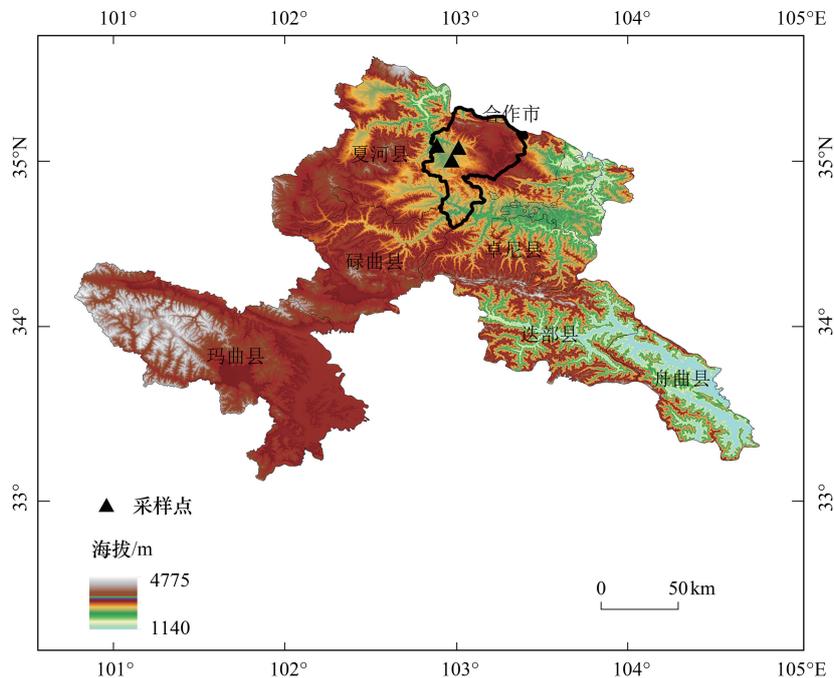


图 1 研究区地理位置

Fig.1 Geographical location of the study area

1.2 样方设置与采集

本研究于 2020 年 7 月中旬至 8 月中旬植被生长旺盛时期进行野外调查采样, 选取坡向一致, 坡度相似, 畜群结构相似, 植被发育状况及长势相对一致的山体北坡进行样方采集。将山体分为上坡位、中坡位、下坡位

和平滩地。坡位的测定参照丁伊定义的方法,将待测点相对高度与分水岭相对高度的比值标出待测点的坡位信息^[21],其比值介于 0—1/3 则定义为下坡,1/3—2/3 定义为中坡位,大于 2/3,则定义为上坡位,山脚下定义为平滩地比值为 0。每座山坡的每个坡位随机设置 3 个样方,样方大小为 50cm×50cm,3 个山坡作为 3 个重复。记录每个样方的物种数、多度、盖度及高度,在每个样方内取 0 到 20cm 深土壤用于后续土壤因子理化性质的检测。

表 1 不同山坡基本情况

Table 1 Basic conditions of different slopes

山坡 Hillsides	海拔范围/m Elevation range	经度/纬度 Longitude/Latitude	坡向 Slope direction	坡度 Slope	优势种 Dominant species
1	3054—3112	102.88E/35.07N	阴坡	25	小羊茅 <i>Festuca ovina</i> 蒿草 <i>Carex myosuroides</i>
2	3067—3129	102.96E/34.98N	阴坡	26	小羊茅 <i>Festuca ovina</i> 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>
3	3071—3134	103.00E/35.06N	阴坡	28	小羊茅 <i>Festuca ovina</i> 蒿草 <i>Carex myosuroides</i>

1.3 植物功能性状与土壤因子的选取与测定

本研究选取对环境变化较为敏感的植物功能性状,包括叶片有机碳含量(LOC)、叶片全氮含量(LNC)、叶片全磷含量(LPC)、叶片干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)、植株高度(Height)和相对叶绿素含量(SPAD) 7 个植物功能性状。每种植株采集 10 片成熟完整健康的叶片,用扫描仪(CanoScan LIDE 110,北京,中国)扫描后保存图像,回到实验室用软件 ImageJ 计算叶片面积,将扫描后的植物叶片在实验室烘干箱中烘干至恒重后,称量叶片质量,计算比叶面积和叶片干物质含量;相对叶绿素含量采用便携式叶绿素仪(SPAD-502, Minolta Camera Co, Osaka, Japan)进行测量;植株高度的测量在样本中选取三个有高度差异的植株进行平均值计算;剩余烘干叶片将其研磨成粉末状进行植物叶片碳、氮和磷的测定,叶片有机碳含量的测定用重铬酸钾容量法测定;叶片全氮含量用凯氏定氮法测定;叶片全磷含量用钼锑抗比色法测定^[22]。

在选取的样方中进行土壤样品的采集,带回实验室进行土壤理化性质的测定,主要包括土壤含水量(SWC)、土壤电导率(EC)、土壤 pH、土壤有机碳(SOC)、土壤全氮(STN)、土壤全磷(STP)。土壤含水量采用烘干法测定,土壤电导率用电导率仪(DDS-801A,上海仪电科学仪器股份有限公司,上海)进行测定,土壤 pH 用 pH 计(ST3100,上海仪电科学仪器股份有限公司,上海)进行测定,土壤有机碳、全氮和全磷的测定方法同植物叶片。

1.4 系统发育树的构建

通过对研究地植物的调查,统计出样地出现的所有植物物种,根据 The Plant List(<http://www.theplantlist.org/>)对调查到的所有物种进行物种名录核对。然后整理好科/属/种信息,通过 Phylomatic-awk 软件,基于 Zanne2014 谱系数据库得到物种进化关系,用软件 FigTree1.4.4 构建系统发育树。

1.5 系统发育多样性与功能多样性指数的选择与计算

系统发育 α 多样性用 Faith's 谱系多样性指数(PD)来度量,PD 是指群落内所有物种进化分支长度总和^[23]。物种 α 多样性指数用 Shannon 多样性指数(H),物种均匀度(E)来度量,计算公式如下:

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

$$E = \frac{H}{\ln S} \quad (2)$$

式中,S 为物种数目, P_i 为属于物种 i 的个体在全部个体中的比例。

使用净亲缘关系指数(NRI)、最近亲缘关系指数(NTI)和标准化效应值的 PD(SESPPD)来表示系统发育结构^[24],使用标准化效应值的平均配对性状距离 SESMPD 来表示功能性状结构。NRI 是将群落内的物种两

两间系统发育平均距离与零模型随机化之后的结果进行比较得到的。NTI 是将每个群落内的物种与其系统发育关系最近的物种间的距离与随机化之后的结果进行比较得到的^[25]。SESMPD 通过平均配对性状距离与功能性状聚类树末端随机置换 999 次获得的零模型比较所产生的标准化距离^[26]。NRI、NTI、SESPD 和 SESMPD 计算公式如下:

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

$$NTI = -1 \times \left[\frac{MNTD_{obs} - \text{mean}(MNTD_{rand})}{sd(MNTD_{rand})} \right] \quad (4)$$

$$SES \cdot PD = \frac{PD_{obs} - \text{mean}(PD_{rand})}{sd(PD_{rand})} \quad (5)$$

$$SES \cdot MPD = -1 \times \left[\frac{MPD_{obs} - \text{mean}(MPD_{rand})}{sd(MPD_{rand})} \right] \quad (6)$$

式中, MPD_{obs} 表示实际观测到的平均系统发育距离; MPD_{rand} 表示 999 个随机生成组合的平均 MPD; $sd(MPD_{rand})$ 表示在 999 个随机生成的组合下 MPD 的标准差。这 999 个随机组合是使用独立的交换零模型生成的。计算 NTI、SESPD 和 SESMPD 公式中各值同理。当 NRI、NTI > 0, SESPD < 0 时, 系统发育结构聚集; 当 NRI、NTI < 0, SESPD > 0 时, 系统发育结构发散, 当 NRI、NTI、SESPD = 0 时, 系统发育结构随机。当 SESMPD > 0 时, 表示功能结构聚集; 当 SESMPD < 0 时, 表示功能结构发散; 当 SESMPD = 0 时, 表示功能结构随机^[24]。

1.6 植物功能性状的系统发育信号检测

采用 Blomberg's K ^[27] 检验研究区功能性状的系统发育信号强度。功能性状的系统发育信号显著性采用与零模型比较的方法检验。若 $K = 1$, 表示该功能性状按布朗运动模型的方式随机进化, 系统发育和功能性状结构没有关系; 若 $K < 1$, 则表示该功能性状表现出比按布朗运动模型更弱的方式进化, 即群落系统发育和性状格局并不一致; 若 $K > 1$, 则表示该功能性状表现出比按布朗运动模型更强的系统发育信号, 即群落系统发育结构和功能性状结构具有一致性, 表现出功能性状保守^[28]。

1.7 数据统计与分析

首先使用 Excel 2016 对样方数据及环境因子数据进行整理和统计计算。使用 R 软件中的 Kcalc、vegan、ape 和 picante 包进行系统发育信号、物种多样性和系统发育多样性指数的计算。使用 IBM SPSS Statistics 25 分别对系统发育和功能性状结构与环境因子进行多元回归分析, 通过多元回归分析筛选出对二者具有显著影响的环境因子, 用 R 软件中的 lme4 包进行系统发育多样性与影响显著环境因子之间的线性混合效应模型分析, 并用 ggplot2 包作图。利用结构方程模型 (SEM) 探讨了本研究的实验操作影响植物群落多样性与功能结构不同方面 (物种丰富度、谱系 α 多样性和 SESMPD) 的因果途径。我们考虑了所有可能的先验全 SEM, 并排除没有任何显著路径的因子, 直到获得最终的最优模型。采用齐方检验和近似均方根误差对模型的拟合优度进行了评价。用 R 软件中的 lavaan 包进行 SEM 分析。

2 结果与分析

2.1 植物群落物种谱系组成

本研究样地中共调查到 28 科 67 属 86 种物种, 基于 APG III 植物分类系统构建系统发育树如图 2 所示, 其中支长的长短代表物种历史进化时间的长短, 节点代表分化时间, 从系统发育树中能够直观地观察到物种间的系统发育关系。其中禾本科和菊科植物为本研究区群落中的主要优势种。风毛菊 (*Saussurea japonica*) 与长毛风毛菊 (*Saussurea hieracioides*) 分化的时间最短, 菖蒲 (*Acorus calamus*) 的分化时间最长。

2.2 群落物种多样性和谱系多样性随坡位梯度的变化

如图 3 所示, 通过线性拟合可以看出随着坡位的升高物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、谱系多样性指数

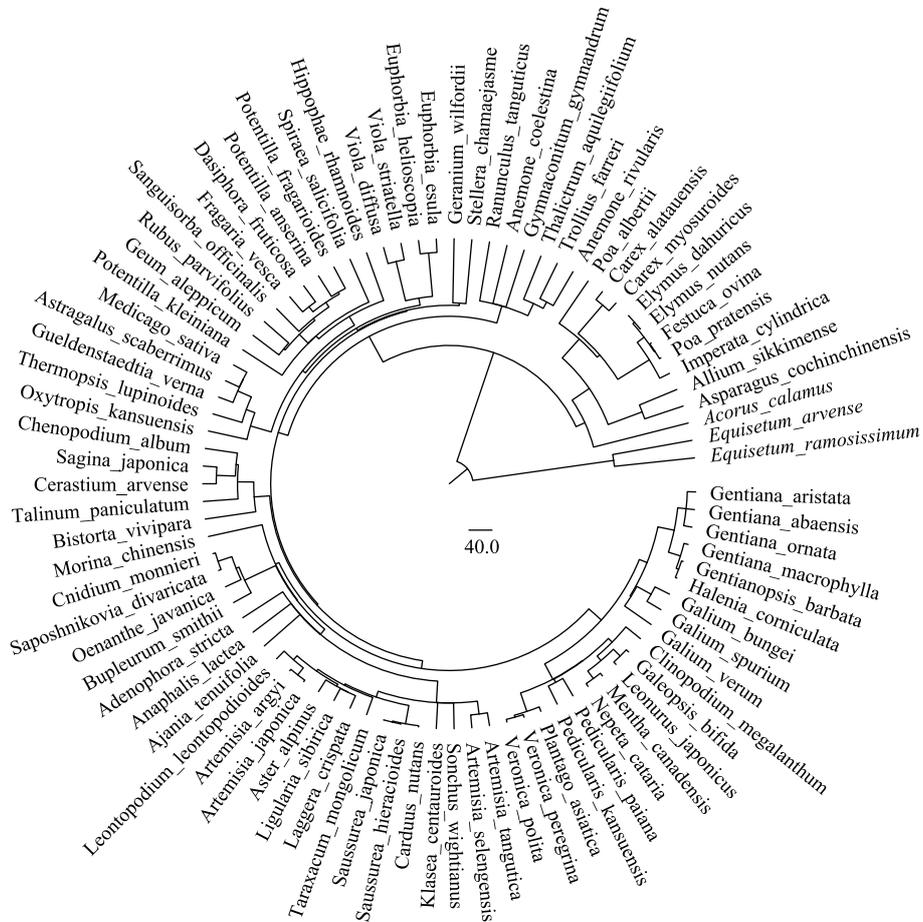


图 2 亚高寒草甸不同坡位系统发育树

Fig.2 Phylogenetic tree of different slope positions in subalpine meadows

PD 显著 ($P < 0.05$) 降低。虽然通过线性拟合得出 SR、Shannon-Wiener、PD 随坡位变化趋势变化趋势一致,但三者的最大值均出现在下坡位,最小值均出现在上坡位。物种均匀度指数 Pielou 并没有表现出显著 ($P > 0.05$) 的变化趋势。

2.3 系统发育结构及功能性状结构随坡位梯度的变化

如图 4 所示,最近亲缘关系指数 NTI 随着坡位的上升呈现出先减小后增加的趋势,在下坡位的 NTI 指数最低,整体的系统发育结构呈现聚集状态 ($NTI > 0$);净亲缘关系指数 NRI 与 SESPD 随坡位的上升的变化趋势并不明显 ($P > 0.05$),整体上系统发育结构呈现聚集的状态 ($NRI > 0, SESPD < 0$)。功能多样性指数 SESMPD 随坡位的上升显著增高,表现出由平滩和下坡位小于 0 功能结构发散,到中坡位和上坡位大于 0 功能结构聚集的显著变化 ($P < 0.05$)。

2.4 生物与非生物因素对系统发育和功能性状结构的影响

通过多元回归分析得出土壤含水量、土壤电导率、土壤 pH 值、土壤全氮、土壤全磷和土壤有机碳含量六个土壤因子中只有土壤电导率与 NTI 有显著负相关关系 ($P < 0.05$),其余的土壤因子与系统发育多样性指数 NRI、NTI 均不具有显著相关性,且解释能力分别仅为 1.9% 与 2.7%,但功能性状结构的解释率为 71% (表 2)。因此,选取相对重要的生态因子与功能结构来拟合一个线性混合效应模型,以评估生态因子对群落功能结构的影响 (表 3,图 5)。研究发现,坡位、土壤全磷含量均单独与功能结构呈显著正相关关系 ($P < 0.05$);土壤含水量单独与功能结构呈显著负相关关系 ($P < 0.05$);坡位、土壤全磷含量和土壤含水量三者的交互作用与功能结构呈显著正相关关系 ($P < 0.05$)。

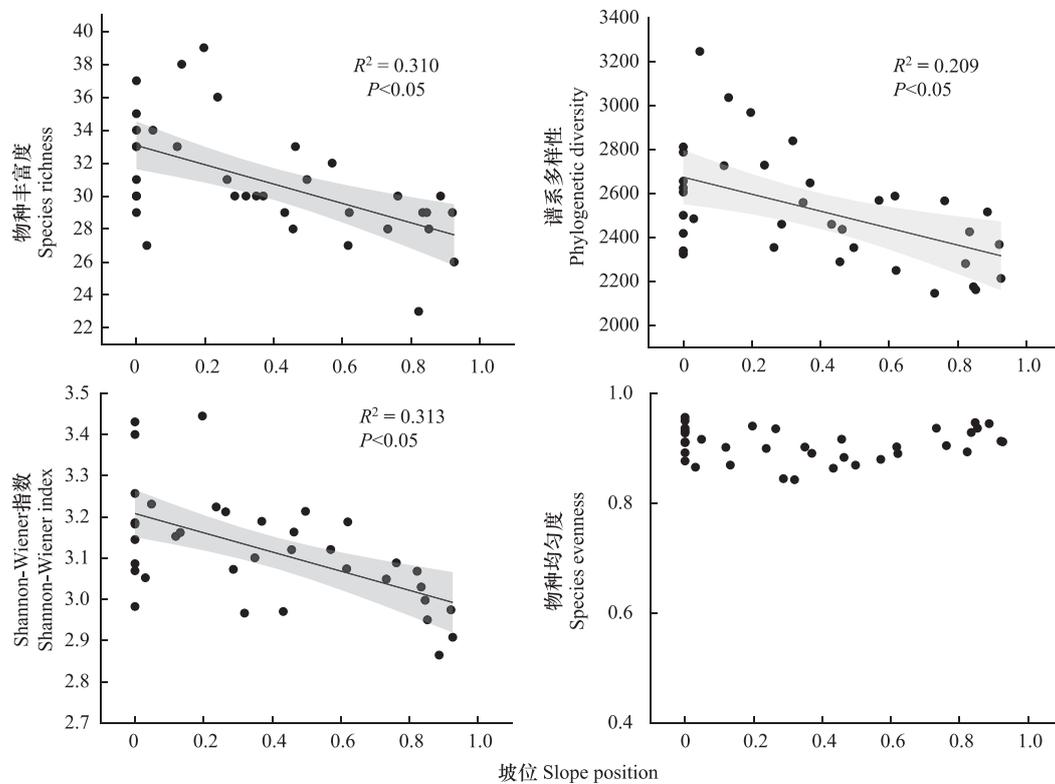


图3 不同坡位植物群落物种及谱系多样性的比较

Fig.3 Comparison of species and genealogical diversity of plant communities at different slope positions

阴影部分表示 95%置信区间

表2 环境因子对系统发育和功能性状结构的影响

Table 2 Effects of environmental factors on phylogenetic and functional trait structure

系统发育/功能结构 Phylogeny/functional structure	$R^2/\%$	显著因子个数 ($P < 0.05$) Number of significant factors	显著因子 Significant factor
净亲缘关系指数 Net relatedness index (NRI)	1.9	0	
最近亲缘关系指数 Nearest taxon index (NTI)	2.7	1	EC
标准化效应值的平均配对性状距离 (SESMPD)	71	8	SP、SWC、pH、STN、STP、SOC、SR、PD、EC

SP: 坡位 Slope position; STP: 土壤全磷含量 soil total phosphorus; SWC: 土壤含水量 Soil water content; pH: 土壤酸碱度 soil pH; STN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; EC: 土壤电导率 Electrical conductivity; SR: 物种丰富度 Species richness; PD: 系统发育多样性多样性 Phylogenetic diversity

结构方程模型结果显示(图6)坡位通过降低土壤含水量对物种丰富度,功能性状结构和谱系多样性指数产生因果效应。结构方程模型(SEM)表明,坡位对物种丰富度、SESMPD和谱系多样性指数的正面和负面影响是通过土壤含水量来介导的。SEM还显示物种丰富度和谱系多样性与SESMPD无关,但SESMPD和土壤含水量之间存在较强的负相关关系。模型拟合结果: $\chi^2 = 1.02, P = 0.901$,近似均方根误差(RMSEA) < 0.05。

2.5 功能性状的系统发育信号K值检验

选取的植物功能性状系统发育信号检验结果如表4、图7所示,样地中7种植物功能性状的系统发育信号K值均小于1,表明该样地植被群落功能性状均不具有较强的系统发育保守性。叶片有机碳、叶片全磷表现出显著的比随机进化模型更微弱的系统发育信号($K < 1, P < 0.05$),表明系统发育对叶片有机碳和叶片全磷种间变异相较于其他5个功能性状影响较大。

表 3 群落功能结构与生态因子的线性混合效应模型

Table 3 Linear mixed effect model of community functional structure and ecological factors

变量 Variables	<i>df</i>	<i>ddf</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	估计值 Estimate
坡位 Slope position (<i>SP</i>)	1	20.36	69.05	<0.001	0.05
物种丰富度 Species richness (<i>SR</i>)	1	23.84	1.87	0.183	-0.02
谱系多样性 Phylogenetic diversity (<i>PD</i>)	1	24.77	0.45	0.510	0.09
土壤全磷含量 Soil total phosphorus content (<i>STP</i>)	1	20.42	6.72	0.017	0.23
土壤含水量 Soil water content (<i>SWC</i>)	1	21.66	22.08	<0.001	-0.96
坡位×物种丰富度 Slope position×Species richness (<i>SP</i> × <i>SR</i>)	1	24.55	2.28	0.144	-0.23
坡位×谱系多样性 Slope position×Phylogenetic diversity (<i>SP</i> × <i>PD</i>)	1	24.35	0.21	0.656	-0.01
坡位×土壤全磷含量 Slope position×Soil total phosphorus content (<i>SP</i> × <i>STP</i>)	1	24.57	0.33	0.571	-0.29
坡位×土壤含水量 Slope position×Soil water content (<i>SP</i> × <i>SWC</i>)	1	23.37	0.18	0.895	0.35
坡位×土壤全磷含量×土壤含水量 Slope position ×Soil total phosphorus content×Soil water content (<i>SP</i> × <i>STP</i> × <i>SWC</i>)	1	22.12	6.80	0.016	0.97

df(分子自由度), *ddf*(分母自由度), *F*(方差比), *P*(显著性 *P* 值); R^2 marginal 用固定因子解释的方差; R^2 conditional 由固定项和随机项解释的方差, ×表示交互作用; 随机项为样地, 固定项为生态因子

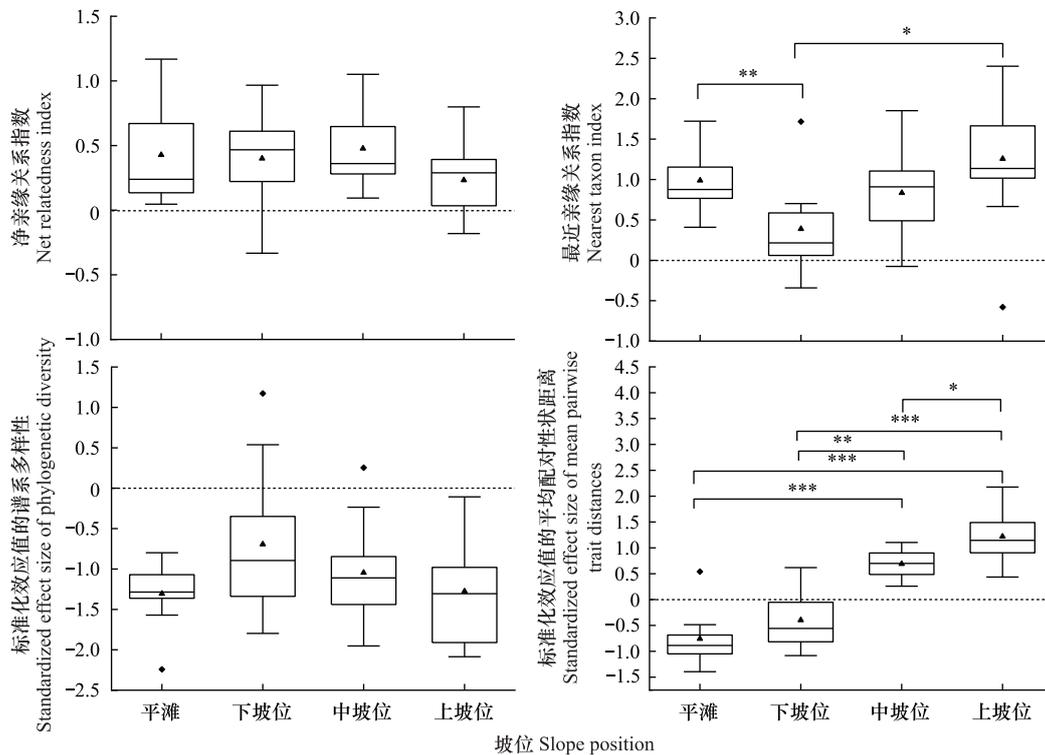


图 4 不同坡位植物群落系统发育与功能结构指数的变化

Fig.4 Trends in phylogenetic and functional structural indices with different slope positions

*, **, *** 分别表示 $P < 0.05, 0.01, 0.001$

3 讨论

3.1 不同坡位上谱系多样性与物种多样性的变化

群落谱系 α 多样性(*PD*)结合了物种丰富度和系统发育信息,从而提供了一种比传统物种多样性指标更

综合的评估方式,给生物多样性研究提供了全新视角^[29]。在本研究中的系统发育信息可以看出,风毛菊 (*Saussurea japonica*) 与长毛风毛菊 (*Saussurea hieracioides*) 首先聚为一类,其分化的时间最短约为 0.31Ma,随后与飞廉 (*Carduus nutans*) 在 2.1Ma 时聚为一类,最终与细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、乳白香青 (*Anaphalis lactea*) 等 13 种菊科植物在 83.7Ma 时聚为一类,它们由共同的祖先进化而来。菖蒲科的菖蒲 (*Acorus calamus*) 的分化时间最长,约为 171.3Ma 年(图 2)。并且随着坡位的升高 PD 呈现先升高后降低的变化趋势,但整体上是降低的,这与肖元明在坡位对高寒灌丛群落谱系多样性的研究结果一致^[14]。且物种丰富度与 Shannon-Weiner 同样表现出随坡位的升高而显著降低 ($P < 0.05$) 的变化趋势(图 3)。这种随着坡位的升高表现出明显的变化趋势的原因,是因为我们调查的植物群落主要是草本植物为主,草本植物相较于木本植物对环境的变化感知更加敏感^[14],而且随着坡位的升高环境因子也会发生明显的变化,环境因子能够决定植物群落的组成^[30],如光照强度会随着坡位的增加而增强、土壤含水量也会降低、土壤养分通过雨水冲刷作用变得贫瘠^[31],导致物种多样性与谱系 α 多样性的降低。

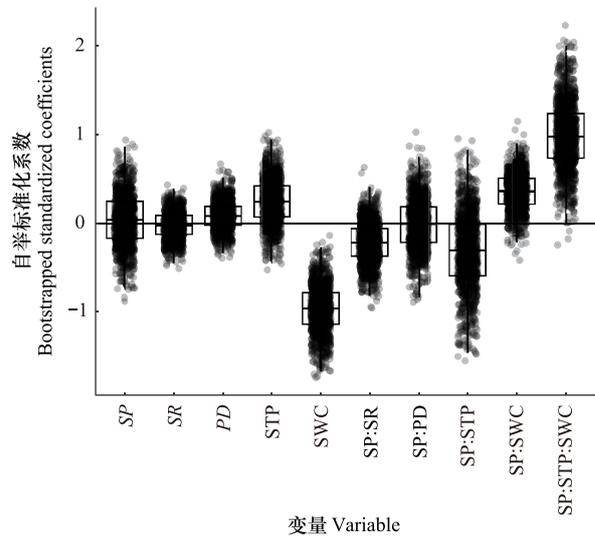


图 5 从线性混合效应模型中获取的自举标准化系数应用于简化的功能结构

Fig.5 Application of bootstrap normalization coefficients obtained from linear mixed effect models to simplified functional trait structures

SP: 坡位; SR: 物种丰富度; PD: 系统发育多样性, STP: 土壤全磷含量; SWC: 土壤含水量

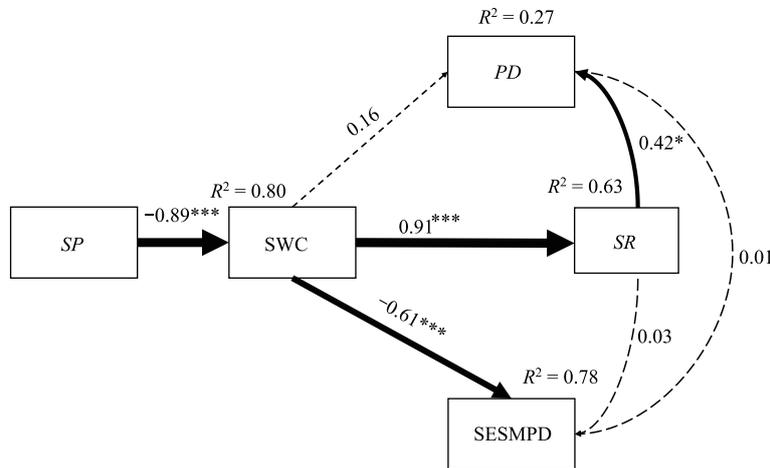


图 6 生态因子与植物群落多样性、功能结构的影响机理

Fig.6 Mechanisms of influence of ecological factors on diversity and functional structure of plant communities

SESMPD: 标准化效应值的平均配对性状距离; 箭头表示显著(实线, $P < 0.05$) 和不显著(虚线, $P > 0.05$) 关系; 箭头的宽度表示因果效应的强度; 箭头上方的数字表示路径系数 (*, ***, *** 分别表示 $P < 0.05, 0.01, 0.001$); R^2 值表示每个变量解释的方差比例

3.2 不同坡位植物群落的系统发育与功能性状结构

通过对群落系统发育和功能结构的研究,可以了解群落中物种的起源和演化历史,以及物种之间的相互作用和生态位分配,有助于更好地理解群落的组织原则、功能和响应机制^[32]。在本研究中,NRI 和 SESPD 指数随着坡位的升高无显著 ($P > 0.05$) 变化趋势;

表 4 植物功能性状的系统发育信号检验

Table 4 Phylogenetic signaling of plant functional traits

功能性状 Functional traits	K	P
植株高度 Plant height(Height)	0.31	0.158
叶片碳含量 Leaf organic content(LOC)	0.52	0.041 *
叶片磷含量 Leaf phosphorus content(LPC)	0.54	0.043 *
叶片氮含量 Leaf nitrogen content(LNC)	0.32	0.156
比叶面积 Specific leaf area(SLA)	0.43	0.065
叶片干物质含量 Leaf dry matter content(LDMC)	0.34	0.143
相对叶绿素 Soil and plant analyzer development(SPAD)	0.26	0.102

* 表示具有显著性 $P < 0.05$

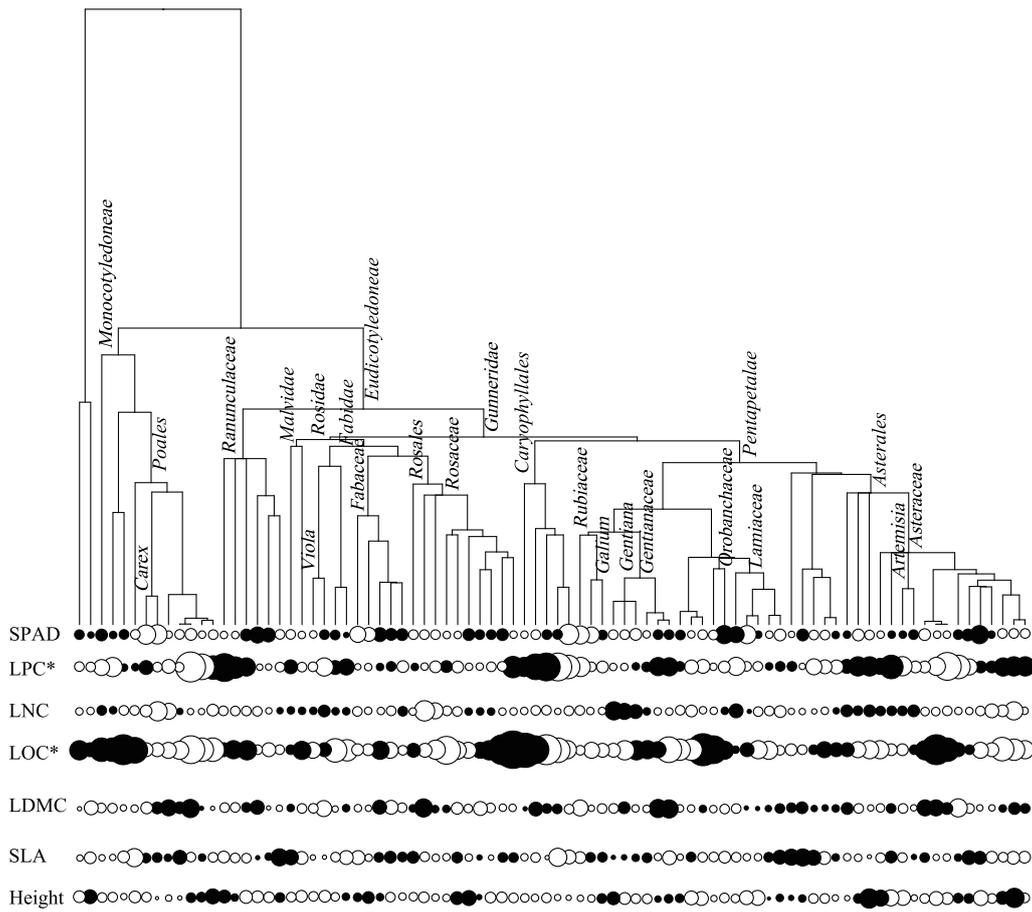


图 7 系统发育信号可视化图

Fig.7 Visualization of systemic development signals

SPAD: 相对叶绿素含量; LPC: 叶片磷含量; LNC: 叶片氮含量; LOC: 叶片碳含量; LDMC: 叶片干物质含量; SLA: 比叶面积; Height: 植株高度; 末端节点表示 7 个功能性状的平均值, 对数据进行中心标准化, 黑色实心圆为正值, 白色空心圆为负值, 圆的大小表示绝对值大小, * 表示具有系统发育信号

NTI 指数随坡位升高呈现“V”型变化趋势(图 4)。结合 NRI、NTI 和 SESP 系统发育结构指数综合来看, 本研究区系统发育结构整体呈现聚集的状态, 表明大多是植物群落由亲缘关系较近的物种构成。本研究区位于青藏高原东北部, 高海拔地区的极端环境条件对植物的生长和适应提出了挑战, 植物需要具备特殊的适应性机制才能在这样的环境中存活和繁衍^[25]。在这种生境条件下迫使生物学特性相近即亲缘关系相近的物种聚集, 使得植物群落系统发育结构呈现出聚集的特点^[33]。从 NTI 指数可以看出, 下坡位低于平滩地 NTI 指数,

下坡位是山坡与平滩地的交错地带,因此存在适应两种地形的物种共存,且从图 3a 中可以看出下坡位存在更多的物种多样性,这可能导致了系统发育不太相关的物种共存^[15],因此下坡位的系统发育结构聚集程度要弱。下坡位至上坡位群落系统发育结构聚集程度增大。因为随着坡位的升高,太阳辐射强度增强,且由于高坡位的风力较强,加之地表径流和雨水冲刷的作用,导致土壤含水量和土壤养分含量降低^[34],加强了环境过滤作用,这种环境选择了具有相似适应能力亲缘关系更近的物种共存,导致系统发育结构聚集程度增大。这是在坡位这种微环境下综合各种环境因子共同作用的结果。

功能多样性指数在中、上坡位要高于随机预期($SESMPD > 0$),表现出功能结构聚集;在平滩和下坡位表现为功能结构发散($SESMPD < 0$,图 4)。在坡位较高的中、上坡位植物群落性状格局的形成主要受环境过滤的作用影响,这是由于中、上坡位的植物生存环境比较恶劣,环境过滤作用使植物功能性状发生收敛进化^[35],导致功能结构聚集。这与王诗韵^[36]在艾比湖典型群落植物研究中,在环境限制的植物群落中,环境过滤作用通常会主导群落构建过程的研究结果较一致。平滩与下坡位的植物群落功能结构发散说明这两个坡位的植物群落内的物种间的相互作用占主导地位,这两个坡位位于山的底端,水热及营养条件趋于温和,这种条件通常会增加物种间的相互作用的重要性^[37]。总的来说,本研究区的植物群落系统发育结构与功能结构在坡位梯度上并不完全一致,即系统发育与功能性状格局并不具有较强的契合度。

3.3 系统发育和功能结构对生物与非生物因素的响应特征

王诗韵等^[36]在对环境因子与多样性指数进行相关性分析中发现,环境因子与系统发育结构相关性较弱,而与功能结构的相关性较强,本研究结果与其一致。通过多元回归分析发现,环境因子对系统发育结构解释度极低仅为 1.9%与 2.7%,但对功能结构的解释度为 71%(表 1)。这可能是多种原因导致的,首先,造成这种结果的原因可能更多地受到物种种内遗传变异的影响,种内变异的增加通过选择效应和同种谱系之间的种内生态位互补性提高了物种的入侵和抵抗入侵的能力,从而在不匹配的竞争者中创造了排斥的可能性,同时种内变异也增加了资源分割的范围,创造了谱系相近物种稳定共存的可能性^[38],从而导致了系统发育与功能性状信息的不完全匹配^[39]。其次,不同生态因子对群落中物种组成,系统发育关系以及功能性状组合的选择和影响是不同的^[40]。功能性状直接反映植物对环境因子的适应策略,因此环境因子对功能结构的解释度较高。因此选取了相对重要的生态因子与群落功能多样性指数拟合线性混合效应模型,来评估生态因子与功能结构之间的相关关系(图 5)。土壤含水量与功能结构呈极显著负相关关系($P < 0.01$),水资源的可利用性被认为是决定植物群落构建的关键因素^[41],可能是因为在土壤水分含量较高的地方,适宜植物群落生长、发育与繁衍,在这种生境中物种间的相互作用主导了群落构建^[42]。坡位、土壤全磷含量和土壤含水量的交互作用与植物功能性状结构呈显著正相关关系($P < 0.05$),而含有物种和谱系多样性的交互项对功能性状结构不具有显著影响($P > 0.05$)。这表明了亚高寒草甸植被功能性状结构在坡位梯度上受非生物因素的影响较大,生物因素影响较小。在此基础上,我们通过使用结构方程模型来探讨环境因子对物种丰富度,功能性状结构和谱系多样性指数产生的因果关系(图 6)。坡位对物种丰富度、 $SESMPD$ 和谱系多样性指数的正面和负面影响是通过土壤含水量来介导的。坡位升高会加剧有限的土壤水分供应对植物生长的制约作用^[35],这促进了强烈的环境过滤作用。这些研究结果表明,坡位的升高会倾向于使我们研究的亚高寒草甸草原同质化。

3.4 功能性状的系统发育信号

当功能性状在系统发育树上呈现出特定的模式时,可以暗示这些功能性状受到了共同祖先的遗传影响,即存在系统发育信号。这样的信号可能是由于共同祖先传递了某些功能性状,或者由于相似的环境选择导致了功能性状的收敛进化。因此,通过计算植物群落功能性状的系统发育信号,可以准确地推断出群落物种共存的主要生态学过程^[43]。

本研究中的 7 种植物功能性状指标中只有 LPC 和 LOC 表现出显著的系统发育信号($P < 0.05$),且 K 值均小于 1,表明该研究区植被群落功能性状均不具有较强的系统发育保守性,植物群落受进化历史影响较小,受环境因素影响较大,群落系统发育和性状格局缺乏一致性。这与车应弟^[28]、苗乐乐^[44]在亚高寒草甸和不同

纬度植物群落的研究结果一致。这是由于群落结构受环境因素的影响,随着坡位的变化环境条件发生了改变,进而影响功能性状的差异^[45];或者是物种间的相互作用(如竞争,共生等)来影响彼此的生态位和生活史策略^[46],导致群落的系统发育和性状格局不一致。此外,由于对环境的长期适应,可以使亲缘关系较远的物种产生趋同进化,这些功能性状有时则不表现出系统发育信号^[36]。因此,在本研究中,群落植被功能性状受历史进化影响不大,且并不具有较强的系统发育保守性,受生态过程影响较大。

4 结论

甘南亚高寒草甸植被群落随着坡位的升高,物种多样性、谱系多样性、系统发育及功能性状结构表现出了不同的变化规律,在坡位梯度上,系统发育结构与功能性状结构并不具有一致性,总体受生态位过程主导群落构建。功能性状结构受环境因子的影响相较于系统发育结构更大。随着坡位的升高功能性状结构由发散转为聚集,表明物种间的相互作用逐渐减弱,环境过滤作用逐渐增强。系统发育结构整体上表现为聚集状态,物种共存机制主要受确定性过程主导。本研究为甘南亚高寒草甸的物种共存机制提供了更加充实的理论依据。

参考文献(References):

- [1] Kunstler G, Lavergne S, Courbaud B, Thuiller W, Vieilledent G, Zimmermann N E, Kattge J, Coomes D A. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, 2012, 15(8): 831-840.
- [2] 牛克昌, 刘怿宁, 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.
- [3] Zhao K F, Zeng Y, Wang Y H, Yang X F, Wang P, Liang Y J, He J. Mechanisms for the construction of plant communities in the Gurbantunggut Desert, China. *Ecological Indicators*, 2023, 154: 110615.
- [4] Peterson A T, Sober N J, Sánchez-Cordero V. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 1999, 285(5431): 1265-1267.
- [5] Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brandl R. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings Biological Sciences*, 2001, 268(1483): 2383-2389.
- [6] Donoghue M J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(supplement_1): 11549-11555.
- [7] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [8] 冯洁, 江聪, 税伟, 朱粟锋, 郭平平, 孙祥, 张永永, 刘稼猛. 喀斯特退化天坑阴坡阳坡壳斗科植物的功能性状特征. *应用生态学报*, 2021, 32(7): 2301-2308.
- [9] Li Y, Liu C C, Xu L, Li M X, Zhang J H, He N P. Leaf trait networks based on global data: representing variation and adaptation in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 710530.
- [10] Kraft N J B, Godoy O, Levine J M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(3): 797-802.
- [11] 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.
- [12] Li S P, Cadotte M W, Meiners S J, Pu Z C, Fukami T, Jiang L. Convergence and divergence in a long-term old-field succession: the importance of spatial scale and species abundance. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1101-1109.
- [13] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 475-505.
- [14] 肖元明, 杨路存, 聂秀青, 李长斌, 熊丰, 王玲玲, 周国英. 坡位对高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构的影响. *生态学杂志*, 2019, 38(6): 1611-1619.
- [15] 金一兰, 朱羚, 燕亚媛, 丁勇, 张庆. 坡位对群落系统发育多样性的影响——以锡林郭勒典型草原为例. *干旱区研究*, 2018, 35(2): 363-369.
- [16] 韩润燕, 陈彦云, 李旺霞. 不同微地形固定沙丘地上植被、土壤种子库和土壤含水量的分布特征. *草业科学*, 2014, 31(10): 1825-1832.
- [17] Grime J P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(2): 255-260.
- [18] Tito R, Vasconcelos H L, Feeley K J. Mountain ecosystems as natural laboratories for climate change experiments. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2020, 3: 38.
- [19] Tang Z Y, Wang Z H, Zheng C Y, Fang J Y. Biodiversity in China's Mountains. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2006, 4(7): 347-352.

- [20] 崔博亮, 安彦明, 张起鹏, 蒲萌, 陈克龙. 坡度对亚高寒草甸狼毒群落植物多样性的影响. 草业科学, 2021, 38(5): 823-834.
- [21] 丁伊. 测坡位的方法. 林业资源管理, 1984, (6): 48.
- [22] 鲍士旦. 土壤化学分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 72-75.
- [23] Blomberg S P, Garland JR T, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 2003, 57(4): 717-745.
- [24] Faith D P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 1992, 61(1): 1-10.
- [25] 徐璐, 刘旻霞, 穆若兰, 张国娟, 于瑞新, 李亮. 高寒草甸植物群落谱系结构与多样性格局. 中国环境科学, 2021, 41(3): 1387-1397.
- [26] Swenson N G. *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. New York, NY: Springer New York, 2014.
- [27] Reich P B, Oleksyn J, Wright I J. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 2009, 160(2): 207-212.
- [28] 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.
- [29] 刘瑞雪, 林小龙, 陈龙清. 水淹干扰下水库水滨带植物群落谱系结构与物种多样性格局. 生态学报, 2023, 43(11): 4700-4711.
- [30] 刘冠成, 黄雅曦, 王庆贵, 邢亚娟. 环境因子对植物物种多样性的影响研究进展. 中国农学通报, 2018, 34(13): 83-89.
- [31] 卓文花, 李丽香, 盘远方, 姜勇, 林红玲, 何雁, 方耀成, 梁士楚, 苏权. 桂林丘陵区不同坡位对灌木物种多样性和土壤因子的影响. 广西师范大学学报: 自然科学版, 2023, 41(1): 192-199.
- [32] 牛红玉, 王峥峰, 练琺愉, 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] Liu M X, Xu L, Mu R L, Zhang G J, Yu R X, Li L. Plant community assembly of alpine meadow at different altitudes in Northeast Qinghai-Tibet Plateau. *Ecosphere*, 2023, 14(1): e4354.
- [34] 王佳庭, 于明含, 杨海龙, 吴其淦, 刘泰含. 乌兰布和沙漠典型植物群落土壤风蚀可蚀性研究. 干旱区地理, 2020, 43(6): 1543-1550.
- [35] 宁璐. 不同坡位对荒漠草原群落特征及优势植物功能性状的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023.
- [36] 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.
- [37] 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.
- [38] Hausch S, Vamasi S M, Fox J W. Effects of intraspecific phenotypic variation on species coexistence. *Ecology*, 2018, 99(6): 1453-1462.
- [39] Kraft N J B, Ackerly D D. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 2010, 80(3): 401-422.
- [40] 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.
- [41] 闫瑞亚, 娄安如. 阿拉善荒漠灌丛群落谱系结构及其影响因子. 西北植物学报, 2019, 39(11): 2072-2081.
- [42] Liang W J, Feng Y H, Li F M, Zhao Y, Zhu J K, Yao J F, Chang C L, Wei X. Drivers of vegetation and soil determine natural regeneration of a single plantation at different slope positions. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2023, 6: 1167284.
- [43] 李亚红. 基于系统发育和功能性状的群落构建机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2020.
- [44] 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.
- [45] Bjorkman A D, Myers-Smith I H, Elmendorf S C, Normand S, Rüger N, Beck P S A, Blach-Overgaard A, Blok D, Forbes B C, Georges D, Goetz S J, Guay K C, Henry G H R, HilleRisLambers J, Hollister R D, Karger D N, Kattge J, Manning P, Prevéy J S, Rixen C, Schaeppman-Strub G, Thomas H J D, Vellend M, Wilmking M, Wipf S, Carbognani M, Hermanutz L, Lévesque E, Molau U, Petraglia A, Soudzilovskaia N A, Spasojevic M J, Tomaselli M, Vowles T, Alatalo J M, Alexander H D, Anadon-Rosell A, Angers-Blondin S, Te Beest M, Berner L, Björk R G, Buchwal A, Buras A, Christie K, Cooper E J, Dullinger S, Elberling B, Eskelinen A, Frei E R, Grau O, Grogan P, Hallinger M, Harper K A, Heijmans M M P D, Hudson J, Hülber K, Iturrate-Garcia M, Iversen C M, Jaroszynska F, Johnstone J F, Jørgensen R H, Kaarlejärvi E, Klady R, Kuleza S, Kulonen A, Lamarque L J, Lantz T, Little C J, Speed J D M, Michelsen A, Milbau A, Nabe-Nielsen J, Nielsen S S, Ninot J M, Oberbauer S F, Olofsson J, Onipchenko V G, Rumpf S B, Semenchuk P, Shetti R, Collier L S, Street L E, Suding K N, Tape K D, Trant A, Treier U A, Tremblay J P, Tremblay M, Venn S, Weijers S, Zamin T, Boulanger-Lapointe N, Gould W A, Hik D S, Hofgaard A, Jónsdóttir I S, Jørgensen J, Klein J, Magnusson B, Tweedie C, Wookey P A, Bahn M, Blonder B, van Bodegom P M, Bond-Lamberty B, Campetella G, Cerabolini B E L, Chapin F S 3rd, Cornwell W K, Craine J, Dainese M, de Vries F T, Díaz S, Enquist B J, Green W, Milla R, Niinemets Ü, Onoda Y, Ordoñez J C, Ozinga W A, Penuelas J, Poorter H, Poschlod P, Reich P B, Sandel B, Schamp B, Sheremetev S, Weiher E. Plant functional trait change across a warming tundra biome. *Nature*, 2018, 562(7725): 57-62.
- [46] Kunstler G, Falster D, Coomes D A, Hui F, Kooyman R M, Laughlin D C, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright S J, Aiba M, Baraloto C, Caspersen J, Gourlet-Fleury S, Hanewinkel M, Hérault B, Kattge J, Kurokawa H, Onoda Y, Peñuelas J, Poorter H, Uriarte M, Richardson S, Ruiz-Benito P, Sun I F, Ståhl G, Swenson N G, Thompson J, Westerlund B, Wirth C, Zavala M A, Zeng H C, Zimmerman J K, Zimmermann N E, Westoby M. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 2016, 529(7585): 204-207.