DOI: 10.20103/j.stxb.202409232305

樊晓玲,刘彬,孙庆振,王恩召,钱慧玲,张云玲.库车北山植物群落物种系统发育多样性及功能多样性沿海拔梯度的分布格局研究.生态学报,2025,45(18): - .

Fan X L, Liu B, Sun Q Z, Wang E Z, Qian H L, Zhang Y L.Phylogenetic and functional diversity patterns of plant communities along the altitude gradient in the Beishan Mountains of Kuqa.Acta Ecologica Sinica,2025,45(18): - .

库车北山植物群落物种系统发育多样性及功能多样性沿海拔梯度的分布格局研究

樊晓玲[1,2,3],刘 彬[1,2,3,*],孙庆振[1,2,3],王恩召[1,2,3],钱慧玲[4],张云玲[5]

1 新疆师范大学 新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室,乌鲁木齐 830017

2 新疆师范大学 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室,乌鲁木齐 830017

3 新疆师范大学 生命科学学院,乌鲁木齐 830017

4 温宿县林业和草原局(草原工作站),阿克苏地区 843100

5 新疆维吾尔自治区草原总站,乌鲁木齐 830049

摘要:基于功能多样性和系统发育多样性相结合对群落构建的研究可以揭示植物群落物种生态选择策略、空间分布格局以及多样性维持机制,山区植物群落构建机制的研究有助于山区植物资源及生态环境的保护。以往的研究大多集中于物种多样性和系统发育多样性相结合揭示群落构建机制,而基于功能多样性和系统发育多样性揭示群落构建较少。本研究以库车北山不同海拔植物群落为研究对象,基于功能多样性和系统发育多样性相结合的方法,分析不同海拔梯度植物群落物种系统发育多样性和功能多样性的变化规律,筛选影响系统发育多样性和功能多样性的环境因子,进而揭示库车北山植物群落物种多样性维持机制及其驱动因素。研究结果表明:(1)群落物种功能丰富度指数(FRic)、功能均匀度指数(FEve)均随海拔升高呈"单峰"变化趋势,最高值均出现在海拔 2300 m 处;功能离散度指数(FDis)随海拔升高呈先下降后上升的"单峰"变化趋势,最高值出现在海拔 3100 m 处;Rao 二次熵指数(Rao·Q)随海拔升高呈单调递减的趋势;系统发育多样性指数(*PD*)呈先上升后下降的"单峰"变化趋势,系统发育结构逐渐由分散状态转变为聚集状态。总体而言,竞争排斥是低海拔群落构建的主要驱动力,而生境过滤是高海拔群落构建的主要驱动力。(2)研究区样地植物群落物种功能性状指标的系统发育信号 *K* 值中,除植物高度外,其他性状的 *K* 值均小于 1,说明植物群落物种功能性状受环境异质性的影响更多,受进化历史的影响较小。(3)环境因子与植物多样性指数间的冗余分析结果显示,海拔是库车北山植物群落物种分布的主要影响因子,其次为年平均温度、土壤速效钾、土壤铵态氮以及土壤含水量;逐步回归进一步分析表明,年平均温度对 *PD* 指数和 NRI 有显著影响,NTI 主要受到海拔和硝态氮的共同影响,而功能性状多样性指数受到海拔、土壤氮和磷以及土壤含水量等的影响。

关键词:库车北山;功能多样性;系统发育多样性;环境因子;海拔

Phylogenetic and functional diversity patterns of plant communities along the altitude gradient in the Beishan Mountains of Kuqa

FAN Xiaoling[1,2,3], LIU Bin[1,2,3,*], SUN Qingzhen[1,2,3], WANG Enzhao[1,2,3], QIAN Huiling[4], Zhang Yunling[5]

1 *Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology*, *Xinjiang Normal University*, *Urumqi* 830017, *China*

2 *Xinjiang Key Laboratory of Special Environment Biodiversity Application and Regulation*, *Xinjiang Normal University*, *Urumqi* 830017, *China*

3 *College of Life Sciences*, *Xinjiang Normal University*, *Urumqi* 830017, *China*

4 *Wensu County Forestry and Grassland Bureau* (*Grassland Workstation*), *Aksu* 843100, *China*

5 *Grassland Station of Uygur Autonomous Region*, *Urumqi* 830049, *China*

基金项目:国家自然科学基金地区基金项目(32160271)

收稿日期:2024-09-23; **网络出版日期**:2025-00-00

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

Abstract: Integrating functional and phylogenetic diversity provides valuable insights into ecological selection strategies, spatial distribution patterns, and mechanisms of diversity maintenance in plant communities. Additionally, investigating the mechanisms underlying plant community assembly in mountainous regions support the conservation of plant resources and the ecological environments. While most previous studies focused on combining species diversity and phylogenetic diversity to reveal community assembly mechanisms, fewer have considered both functional and phylogenetic diversity simultaneously. In this study, the plant communities at varying altitudes in the Beishan mountains of Kuqa were investigated. Patterns of phylogenetic and functional diversity across altitudinal gradients were analyzed by integrating functional trait data and phylogenetic information. Environmental factors influencing these diversity patterns were identified to reveal the mechanisms driving plant community diversity and its maintenance in the study area. The results showed: (1) The functional richness index (FRic) and functional evenness index (FEve) exhibit a "single-peak" pattern with increasing altitude, peaking at 2300 m above sea level; The Functional Dispersion Index (FDis) followed a "unimodal" trend, initially decreasing and then increasing with altitude, with the highest value observed at 3100 m above sea level; The Rao′Quadratic Entropy Index (Rao′Q) showed a monotonic decrease with increasing altitude. The phylogenetic diversity index (*PD*) exhibited a "single-peak" pattern, initially increasing and then decreasing with altitude. The phylogenetic structure index shifted from overdispersion to aggregation. Overall, competitive exclusion was the primary mechanism driving the assembly of low-altitude communities, whereas habitat filtering was the dominant factor influencing the construction of high-altitude communities. (2) The phylogenetic signal *K* values of species functional trait indicators in the plant communities of the study area showed that, except for plant height, the *K* values for all other traits were less than 1. This indicated that environmental heterogeneity has a stronger influence on the functional traits of plant communities than evolutionary history. (3) Redundancy analysis showed that altitude is the primary factor influencing the distribution of plant communities in the Beishan mountains of Kuqa, followed by mean annual temperature, soil available potassium, soil ammonium nitrogen, and soil water content. Stepwise regression analysis further revealed that mean annual temperature significantly influenced the phylogenetic diversity index (*PD*) and the net relatedness index (NRI). The net taxonomic index (NTI) was primarily affected by altitude and nitrate nitrogen. Functional diversity indices were influenced by altitude, soil nitrogen and phosphorus, as well as soil water content.

Key Words: Kuqa Beishan; functional diversity; phylogenetic diversity; environmental factors; altitude

植物群落构建一直是群落生态学和生物地理学研究的热点问题,对其研究能够揭示群落内现有物种的组成结构及生物多样性维持机制[1]。目前,对植物群落构建过程的研究主要依赖于两种理论,一种是基于确定性过程的生态位理论,另一种则是基于随机性过程的中性理论[2]。前者认为环境因子筛选和竞争排斥是主要决定因子,而后者认为扩散和随机作用在群落结构形成中起决定性作用[3]。近年来,越来越多的研究者开始将生态位理论和中性理论两者相结合来研究植物群落构建过程,有助于更深入的了解物种共存和生物多样性形成格局[4]。以往的研究仅是基于物种多样性揭示群落构建机制,但这种方法忽略了物种本身具有的功能属性和物种间亲缘关系的影响[5]。与物种多样性相比,植物功能多样性是一个多维的生物多样性组成部分,可以通过量化功能性状来揭示植物在生态系统中的功能差异及其在生态系统的空间分布,更直接地表征植物与周围环境之间的关系,有助于深入探究群落内物种组成、生态位可利用程度及群落内物种间的相互关系[6—7]。系统发育多样性通过考虑物种在长期进化过程中累积的特征,从进化历史的角度探究植物群落多样性格局,能够更深入理解植物群落多样性维持机制、空间分布格局以及在生态系统中所具有的功能[8]。

在群落构建过程中,功能多样性被证实为研究群落构建的有效工具[6]。尤其在环境压力梯度下,功能丰富度指数和功能分散指数显示出更高的检测能力,而不同生长型木本植物在功能多样性上存在显著差异,植物通过采取不同生态策略以适应环境并提高竞争力[9—10]。Ana 等研究发现,从功能多样性来看,环境过滤是

植物群落构建的主要过程[11]。研究表明系统发育多样性能够从进化的角度反映群落物种多样性格局,同时与功能多样性密切相关[12]。Zhang 等通过系统发育学方法分析海拔梯度下系统发育多样性和系统发育结构,揭示了泰山和崂山植物群落构建机制[13]。Laity 等对澳大利亚两个地区的多样性指数进行比较,发现系统发育多样性为生物多样性空间分布提供了更全面的信息[14]。然而,单一的系统发育多样性或功能多样性方法研究群落构建存在一定的局限性,应结合系统发育多样性和功能多样性来全面探讨群落构建机制。

山地是生物多样性起源和维持的重要地貌,它们在小尺度空间上具有明显的环境梯度[15]。海拔作为影响山地群落结构和物种组成的重要因素之一,其变化会导致非生物因素(温度、降水、土壤性质等)发生明显变化,进而影响植物群落的多样性机制和结构组成[16—18]。Liu 等发现在青藏高原北部植物群落在低海拔地区系统发育结构呈发散模式,随海拔升高系统发育结构更加聚集[19]。Zhang 等对青藏高原高寒草原研究发现,降水影响植物多样性,而温度影响植物群落系统发育结构[20]。Liang 等对喜马拉雅山种子植物进行分析,发现气候是驱动高海拔地区物种系统发育结构更聚集的原因[15]。除气候以外,土壤是小尺度上影响植被分布的重要因子[21]。Zhao 等对古尔班通古特沙漠植物群落进行分析,发现土壤含水量和有机碳是影响系统发育多样性的主要因子[12]。目前对植物群落构建机制的研究取得了很大的进展,但不同生境下植物群落构建机制有所不同,可能会随地域、尺度和环境等因素不同而不断变化[12]。因此,探究不同地区植物群落构建机制至关重要。

库车北山位于天山中段南麓,为天山山脉的重要区段,该区域存在较大的海拔高度差,为探究植物多样性组成和维持机制提供了良好的自然平台。以往对库车山区的研究主要集中于地质研究、植物区系分布格局等方面[22—23],而对库车山区植物群落构建机制的研究尚未开展。因此,本研究选取库车北山植物群落为研究对象,采用功能性状多样性和系统发育多样性相结合的方法,综合分析库车北山植物群落在不同海拔梯度的物种共存及多样性维持机制,以探究以下科学问题:(1)库车北山植物群落物种功能多样性和系统发育多样性沿海拔梯度的变化格局?(2)主导库车北山植物群落构建的主要生态学过程有哪些?(3)驱动库车北山植物群落构建的决定性环境因子有哪些?拟通过以上科学问题的解决为库车北山地区的植物资源保护和生态环境恢复提供科学的理论依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

库车北山位于新疆维吾尔自治区中西部,天山南坡中段,塔里木盆地北缘,地处 40°46′—42°35′N、82°35′—84°17′E,海拔范围为 922—4550 m,4000 m 以上的山峰终年积雪[24]。植被地理区划上属于暖温带灌木、半灌木荒漠区[23]。库车山区气候干燥,降雨稀少,山区多年平均降水量为 243 mm,随海拔上升,降水量逐渐增加,属暖温带大陆性干旱气候;全年日照时间长,昼夜温差大,无霜降期;总体地势北高南低,自西北向东南倾斜,库车县境南北长 193 km,东西横跨 164 km,具有冬季干冷和夏季干热的气候特点[25]。库车北山土壤具有明显的垂直地带性规律,土壤多以高山寒漠土、山地草甸土河砾石棕漠土为主[23]。主要优势种有盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、骆驼蓬(*Peganum harmala*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、锦鸡儿(*Caragana sinica*)等(表 1)。

1.2　样地设置

于 2023 年 7—8 月对库车山区进行野外实地调查,在海拔 1500 m—3100 m 内以 400 m 为间隔设置 5 个海拔梯度,每个海拔选择植被、坡向、地形以及人为干扰相似的地点设置 3 个研究样地(20 m×20 m),记录每个样地的海拔、经纬度,同时记录样方内乔木的种类、数量、胸径、树高和冠幅;在每个样地对角线上设置 3 个规格为 5 m×5 m 的灌木样方,在每个灌木样方内按照梅花状布局设置 5 个 1 m×1 m 的草本样方,对每个样方内的植物名称、数量、高度、冠幅及盖度进行调查和记录。共计设置 15 个乔木样方,45 个灌木样方和 225 个草本样方。

表 1 库车北山不同海拔植物群落优势种组成

Table 1 Dominant species composition of plant communities at different altitudes in Beishan Mountain of Kuqa

海拔 Altitude/m	物种丰富度(平均值±标准误) Specie richness(mean±SE)	主要优势种(重要值) Major dominant species(Important value)
1500	18.17±6.88c	盐爪爪 *Kalidium foliatum*(1.934)、琵琶柴 *Reaumuria songarica*(1.881)、灰胡杨 *Populus pruinosa*(1.802)、沙棘 *Hippophae rhamnoides*(1.696)、多刺锦鸡儿 *Caragana spinosa*(1.542)
1900	58.04±12.78bc	骆驼蓬 *Peganum harmala*(1.704)、刺叶锦鸡儿 *Caragana acanthophylla*(1.693)、针茅 *Stipa capillata*(1.615)、球花棘豆 *Oxytropis globiflora*(1.589)
2300	297.83±75.47a	老鹳草 *Geranium wilfordii*(1.675)、草原糙苏 *Phlomoides pratensis*(1.661)、芨芨草 *Neotrinia splendens*(1.655)、火绒草 *Leontopodium leontopodioides*(1.292)
2700	202.67±35.62ab	锦鸡儿 *Caragana sinica*(1.772)、冰草 *Agropyron cristatum*(1.575)、鹅绒委陵菜 *Argentina anserina*(1.544)、雪岭云杉 *Picea schrenkiana*(1.476)
3100	118.17±49.01b	草原糙苏 *Phlomoides pratensis*(1.845)、锦鸡儿 *Caragana sinica*(1.776)、天山苔草 *Carex tianschanica*(1.572)、林地乌头 *Aconitum nemorum*(1.339)

不同小写字母代表显著差异($P<0.05$)

1.3 研究方法

1.3.1 样品采集

对样方内的植物样品进行采集,每个物种选取 5—10 株生长成熟、发育良好的个体作为标准植株,从标准株上采集完整的叶片进行功能性状指标的测定;再于研究样地内对每个植物物种的叶片进行采集,从东南西北 4 个方向采集完整、无病虫害的成熟植物叶片各 20 g,将所有采集的叶片放入保鲜箱内,带回实验室进行叶片 C、N、P、K 含量的测定[26]。乔木层采集植物样品 12 份,灌木层采集植物样品 114 份,草本层采集植物样品 1065 份,共采集植物样品 1191 份。

在每个研究区域,采取对角线取样法,去除土壤表面杂质后于每个样地的中心区域利用土钻法采集 0—30 cm 的表层土壤 200 g,对采集好的土壤样品进行标记并带回实验室,去除植物根系、石头等杂质后在室温条件下自然风干,物理研磨后过 80 目筛,分装好后进行后续土壤指标测定。

1.3.2 植物功能性状的测定

本研究选取 9 个常用的植物功能性状指标进行测定,包括:植物高度(Height, H)、叶绿素含量(Chlorophyll content, CHL)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)、叶片磷含量(Leaf phosphorus content, LPC)、叶片钾含量(Leaf kalium content, LKC)、叶片氮含量(Leaf nitrogen content, LNC)、叶片碳含量(Leaf organic carbon content, LCC)、叶片厚度(Leaf thickness, LT)和叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)。叶绿素含量(SPAD)采用便携式叶绿素测定仪(SPAD-502 meter, Minolta Camera, Osaka, Japan)在叶片避开叶脉处进行测定;采用 CI-203 手持式激光叶面积仪测定叶面积;叶厚度(LT)选用游标卡尺(精度为 0.001 mm)在叶片中间非叶脉处进行测量;使用电子天平(精度为 0.0001 g)称取叶片鲜重,80℃恒温烘干至恒重,称取叶片干重;叶干物质含量(LDMC)=(叶片干重/叶片鲜重)×100%;比叶面积(SLA)=叶面积/叶干重。将采集的叶片干燥后磨成细粉过 80 目筛,叶片中的 N 含量采用高氯酸~硫酸消化法进行测定,叶片中的 C 含量采用重铬酸钾容量~外加热法测定,叶片 P 含量采用酸溶~钼锑抗比色法测定,叶片 K 含量采用乙酸铵浸提~火焰光度计法测定[27—29]。

1.3.3 土壤理化因子指标的测定

土壤理化因子指标包括:土壤铵态氮(Soil ammonium nitrogen content, AN)、土壤全氮(Soil total nitrogen content, TN)、土壤速效磷(Soil-available phosphorus content, AP)、土壤全磷(Soil total phosphorus content, TP)、土壤速效钾(Soil-available potassium content, AK)、土壤全钾(Soil total potassium content, TK)、土壤硝态氮(Soil nitrate nitrogen content, NN)、土壤 pH、土壤含水量(Soil water content, SWC)、土壤总盐(Total soil salt, TS)以及土壤有机质(Soil organic carbon, SOM)。参照《土壤农化分析》对经过处理后的土壤样品进行测定分析[30]。

用 KCl 浸提-靛酚蓝比色法测定 AN;用 $HClO_4$-H_2SO_4消化法测定 TN;采用 NaOH 浸提-钼锑抗比色法测定 AP;采用酸溶-钼锑抗比色法测定 TP;采用火焰光度法测定 AK;采用火焰光度法测定 TK;采用双波长紫外分光光度法测定 NN;采用烘干法测定 SWC;采用干渣法测定 TS;使用 pH 计测定土壤 pH;采用重铬酸钾释热法测定 SOM。

1.3.4　气象数据的获取

各样地年平均降水(MAP)和年平均温度(MAT)数据从全球气候图层数据库 WorldClim(http://www.worldclim.org)中获取(精度为 1 km)[31]。

1.3.5　系统发育树的构建

对调查到的所有物种进行统计整理,使用 TPL(The Plant List)网站(https://www.plantplus.cn/pnc)对物种名进行规范和核对。使用 R 语言中的"V.PHyloMaker2"函数包构建进化树[32—33],通过"ggtree"函数包对系统发育树进行美化视图。本研究基于 APG Ⅲ分类系统对库车北山 74 个物种构建群落系统发育树。系统发育树包括节点和进化分支两个部分,节点代表分类学单元,分枝代表分类单元间的关系,分枝长短是植株历史进化的结果[34]。

1.3.6　群落系统发育多样性和功能多样性

采用系统发育多样性指数(Phylogenetic diversity,*PD*)来量化系统发育多样性。该指数表示群落物种在系统发育树上进化分支长度的总和[8]。采用净谱系亲缘关系指数(Net relatedness index,NRI)和净最近种间亲缘关系指数(Nearest taxon index,NTI)来判断群落系统发育结构。净谱系亲缘关系指数(NRI)是计算群落中所有物种之间的平均谱系距离(MPD),净最近种间亲缘关系指数(NTI)是计算群落中任意物种与其亲缘关系相近的物种间的平均距离(MNTD)[34]。NRI 侧重于物种之间的相似度,NTI 侧重于相似物种间的影响[16]。每个样地的系统发育多样性指数和系统发育结构指数通过 R 语言中的"picante"程序包进行计算。若 NRI>0,且 NTI>0 表明该样方内群落系统发育结构聚集,生境过滤起主导作用,群落由亲缘关系比较相近、性状较为相似的物种组成;若 NRI<0,且 NTI<0,表明群落系统发育结构趋于分散,群落中物种亲缘关系较远,物种间的竞争和限制相似性在群落构建中起着重要作用;若 NRI=0,NTI=0,表明该样地的植物群落系统发育结构是随机的,没有明显的亲缘关系聚集或分散的趋势[35]。

植物群落功能多样性选取常用的 4 种功能多样性指数,包括功能丰富度(Functional richness index,FRic)、功能离散度(Functional divergence index,FDis)、功能均匀度(Functional evenness index,FEve)和 Rao 二次熵函数(Rao·Q quadratic entropy index,Rao·Q)[36—37]。FRic 表示群落中现存物种所占据的功能空间的数量[38];FDis 反映物种间功能的离散程度,指数越高表明生态位分化程度越高,指数越低,则说明该区域生态位分化程度低,资源利用不充分,资源竞争剧烈[39];FEve 是指生物在群落中所占据的功能空间的大小,反映了物种功能性状分布的均匀程度,用来表征其对生态位空间的利用程度,均匀度越低说明生态位空间没有被充分利用,群落生产力和稳定性就越低,入侵的机率也会随之增加[40—41]。各指数计算公式在表 2 中列出。

1.3.7　功能性状的系统发育信号检测

功能性状的系统发育保守性采用 Brownian motion 进化模型的 K 值检验法进行检验[42]。利用 R 4.1.2 中的"ape"和"picante"程序包对研究区植物群落功能性状的系统发育信号 K 值进行计算,在进行 999 次随机置换后,与零模型进行比较,若实际值大于零模型,则表明该功能性状的系统发育信号显著($P<0.05$)[43]。若$K=1$,表示功能性状与系统发育结构没有关系,物种随机进化,符合布朗运动的随机进化理论;若 $K<1$,表示检测到功能性状的系统发育信号较随机模型更弱,表现出物种功能性状的趋同进化;若 $K>1$,表明物种的功能性状在进化过程中显示比随机模型更强的系统发育信号,物种功能性状较为保守。

1.4　数据处理

所有数据在 Excel 2016 中进行统计整理。功能多样性指数和系统发育多样性指数由 R 4.1.2 中的"FD"、"picante"程序包计算;为方便数据统计,将海拔划分为低海拔(1500—1900 m)、中海拔(2300 m)、高海拔

(2700—3100 m),运用单因素方差分析(ANOVA)检验在不同海拔梯度上功能多样性指数和系统发育多样性指数是否具有显著差异;使用“vegan”程序包对环境因子进行冗余分析(RDA),确定环境因子与功能多样性指数与系统发育多样性指数之间的关系;运用逐步回归分析进一步确定与功能多样性指数和系统发育多样性指数具有显著影响的环境因子。所有统计分析和相关制图均在 R 4.1.2 中实现。

表 2 系统发育多样性指数和功能多样性指数计算公式

Table 2 Formula for calculating the index of phylogenetic structure and functional diversity

指数 Index	计算公式 Calculation formula	参数含义 Parameter meaning
净谱系亲缘关系指数 Net relatedness index (NRI)	$NRI=-1\times\frac{MPD_s-MPD_{mds}}{SD(MPD_{mds})}$	式中:MPD_s表示平均谱系距离观测值,MPD_{mds}表示零模型随机 999 次置换后模拟出的平均谱系距离,*SD* 为标准差。
净最近种间亲缘关系指数 Net neareat taxa index (NTI)	$NTI=-1\times\frac{MNTD_s-MPNT_{mds}}{SD(MPD_{mds})}$	式中:$MNTD_s$表示最近相邻谱系距离平均观测值,$MNTD_{mds}$表示零模型随机 999 次置换后模拟出的平均值,*SD* 为标准差。
功能丰富度指数 Functional richness index (FRic)	$FRic=\frac{SF_{ce}}{R_c}$	式中:SF_{ce}表示群落 *e* 内性状 *c* 所占据的生态位空间,R_c为性状 *c* 的绝对值。
功能均匀度指数 Functional evenness index (FEve)	$FEve=\frac{\sum_{i=1}^{S-1}\min\left(PEW_i\times\frac{1}{S-1}\right)-\frac{1}{S-1}}{1-\frac{1}{S-1}}$	式中:*S* 表示物种丰富度,PFW_i表示物种 *i* 的加权均匀度
功能离散度指数 Functional divergence index (FDis)	$FDis=\frac{\sum_{j=1}^{s}a_j z_j}{\sum_{j=1}^{s}a_j}$	式中:a_j表示物种 *j* 的多度,z_j表示物种 *j* 到加权质心的距离
Rao 二次熵函数 Rao·Q quadratic entropy index (Rao′Q)	$Rao,Q=\sum_{i=1}^{s}\sum_{j=1}^{s}d_{ij}P_iP_j$	式中:d_{ij}表示物种 *i* 和物种 *j* 的功能性状差异程度,P_i和 P_j表示物种 *i* 和 *j* 的相对多度

2 结果与分析

2.1 不同海拔段植物群落物种组成

本研究共调查到库车北山植物 74 种,隶属于 22 科 54 属。其中包括乔木植物 2 科 2 属 2 种,灌木植物 7 科 11 属 15 种,草本植物 17 科 42 属 57 种,以菊科 Asteraceae、禾本科 Gramineae 和豆科 Leguminosae 占比最多(图 1)。

2.2 不同海拔群落物种功能多样性和系统发育多样性

由图 2 可知,群落物种功能多样性随海拔升高发生显著变化。FRic 与 FEve 变化趋势类似,二者均随海拔增加呈先升高后降低的“单峰”变化趋势,均在海拔 2300 m 的地方达到峰值;FRic 指数在海拔 1900 m、2300 m、2700 m 与 1500 m、3100 m 之间存在显著差异($P<0.05$);FEve 指数在海拔 2300 m 与海拔 1500 m、1900 m 、2700 m、3100 m 间差异显著($P<0.05$);FDis 随海拔升高呈先降低后升高的变化趋势,在 3100 m 处达到最大,2300 m 处达到最小,在海拔 3100 m 与其余各海拔间均存在显著差异($P<0.05$);Rao·Q二次熵函数随海拔升高呈逐渐下降的变化趋势,1500 m 处与其余各海拔间均存在显著差异($P<0.05$)。

物种数量越多,系统发育多样性指数 *PD* 值越大[12](图 3)。由图 3 可知,*PD* 指数随海拔升高呈先升高后降低的单峰变化趋势,在海拔 2300 m 处达到最高,海拔 2300 m 处与 1500 m、1900 m 和 3100 m 间存在显著差异($P<0.05$)。NRI 和 NTI 都随海拔升高而逐渐上升,即在低海拔地区表现为发散,而高海拔地区表现为聚集结构。NRI 在海拔 2700 m、3100 m 与 1500 m、1900 m 和 2300 m 间均存在显著差异($P<0.05$);NTI 在海拔 2700 m、3100 m 与 1500 m、1900 m、2300 m 间存在显著差异($P<0.05$)。

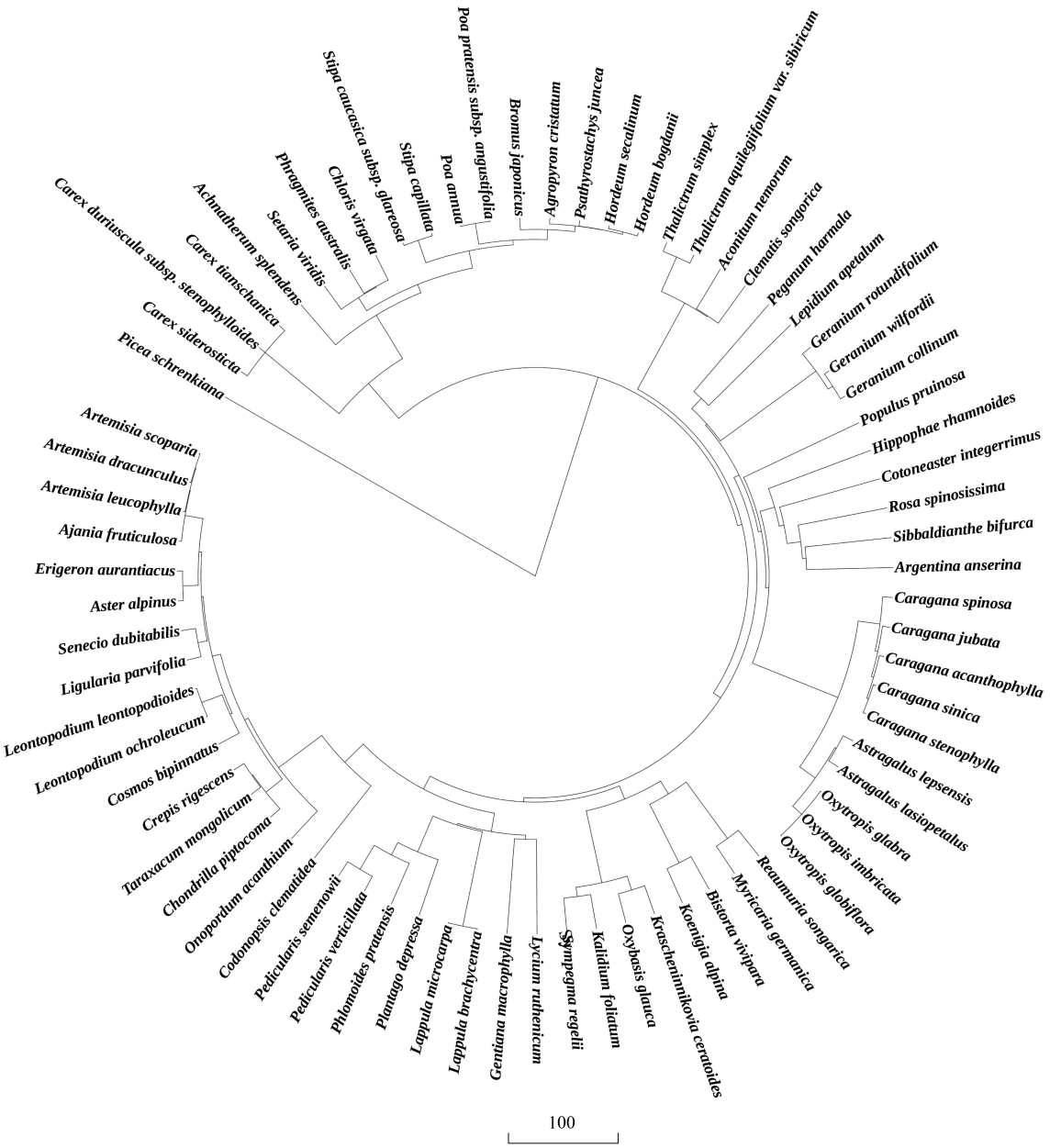

图 1　库车北山植物群落系统发育树

Fig.1　Phylogenetic tree of plant communities in the Beishan mountains of Kuqa

2.3　植物功能性状系统发育信号

由表 3 可知,库车北山植物功能性状中,只有植物高度的 K 值大于 1,说明植物高度表现出显著的系统发育信号,具有较强的系统发育保守性,在进化过程中受到遗传因素的显著影响($P<0.05$);而其他 8 个功能性状的 K 值均小于 1,表明该区域功能性状的 K 值弱于零模型,植物群落不具有较强的系统发育保守性。其中,叶绿素含量、叶厚度、叶片钾含量表现出系统发育信号较零模型更弱($P<0.05$),而其余 5 个功能性状的系统发育信号均不显著($P>0.05$)。

2.4　影响群落物种功能多样性及系统发育多样性的土壤环境因子筛选

RDA 结果显示,第一主轴(RDA1)解释率达 60.27%,第二主轴(RDA2)解释率达 22.49%,累计解释率为 82.76%,说明前 2 轴能够较好的解释环境因子与功能多样性指数、*PD* 指数、NRI 和 NTI 的关系(图 4)。其中,

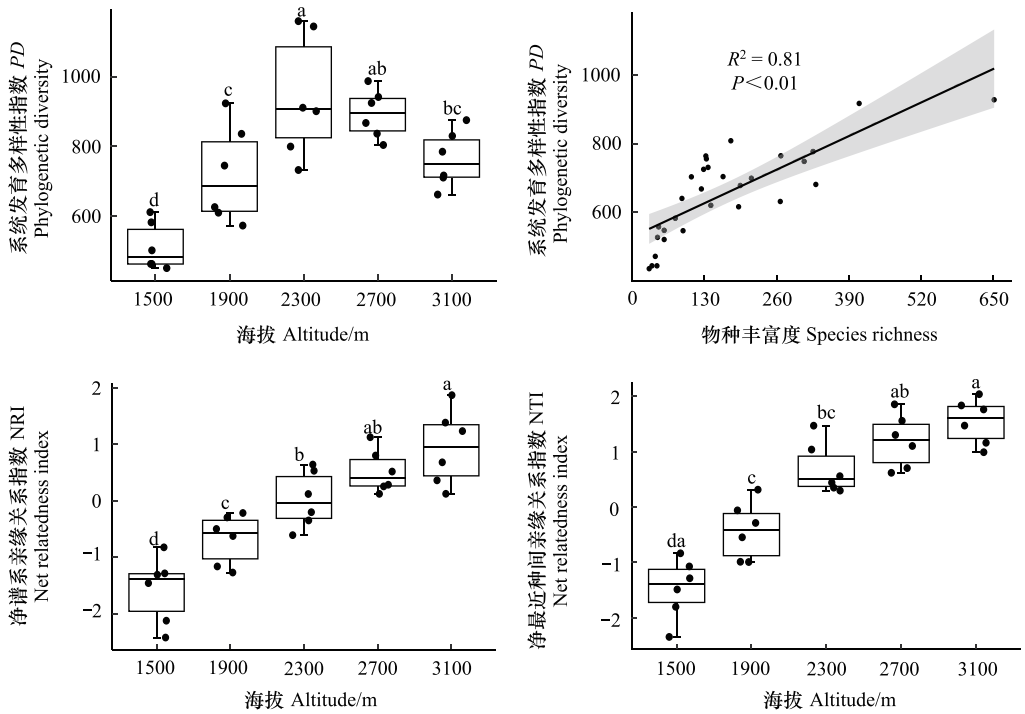

图 2 库车北山不同海拔段群落物种功能性状多样性指数的变化

Fig.2 hanges in community functional traits diversity index at different altitudes in the Beishan Mountains of Kuqa

不同小写字母代表不同海拔间的显著差异(P<0.05)

土壤 AK、pH、NN 和 MAT 与 Rao′Q 指数呈显著正相关(P<0.05);土壤 AN、ELE、TN、SWC、TS 以及 SOM 与 NRI、NTI 均呈显著正相关(P<0.05);土壤 TP、AP、MAT 与 *PD*、FRic、FEve 呈显著正相关(P<0.05);土壤 AN 与 FDis 呈显著正相关(P<0.05)。

表 3 库车北山植物功能性状的系统发育信号

Table 3 The Phylogenetic signal of plant functional traits in the Beishan mountains of Kuqa

功能性状 Functional trait	*K*	*P*	功能性状 Functional traits	*K*	*P*
植物高度 H	8.531	0.001	叶片氮含量 LNC	0.076	0.063
叶绿素含量 CHL	0.151	0.001	叶片磷含量 LPC	0.054	0.163
叶厚度 LT	0.134	0.016	叶片钾含量 LKC	0.106	0.008
比叶面积 SLA	0.289	0.193	叶片碳含量 LCC	0.055	0.150
叶干物质含量 LDMC	0.054	0.131			

H: 植物高度 Plant hight (m); CHL: 叶绿素含量 Chlorophyll content (SPAD); LT: 叶厚度 Leaf thickness (mm); SLA: 比叶面积 Specific leaf area (cm^2/g); LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content (g/kg); LNC: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content (g/kg); LPC: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content (g/kg); LKC:叶片钾含量 Leaf kalium content (g/kg); LCC:叶片碳含量 Leaf organic carbon content (g/kg)

由表 4 可知,对植物功能多样性和系统发育多样性指数影响最大的土壤因子是海拔,其次为土壤速效钾>土壤硝态氮>年平均温度>土壤 pH>土壤含水量>土壤有机质>土壤全钾>土壤铵态氮>土壤速效磷>土壤总盐>年平均降水>土壤全磷>土壤全氮。

根据群落物种功能性状多样性指数和系统发育多样性指数与环境因子的逐步回归结果表明,海拔、年均温、土壤铵态氮等对 *PD* 指数存在显著影响(R^2 = 0.689, AIC = 294);NRI 仅受到年平均温度的显著影响(R^2 = 0.821, AIC = −44.72);NTI 受海拔和土壤硝态氮的显著影响(R^2 = 0.853, AIC = −43.19);FRic 受土壤全磷、速效

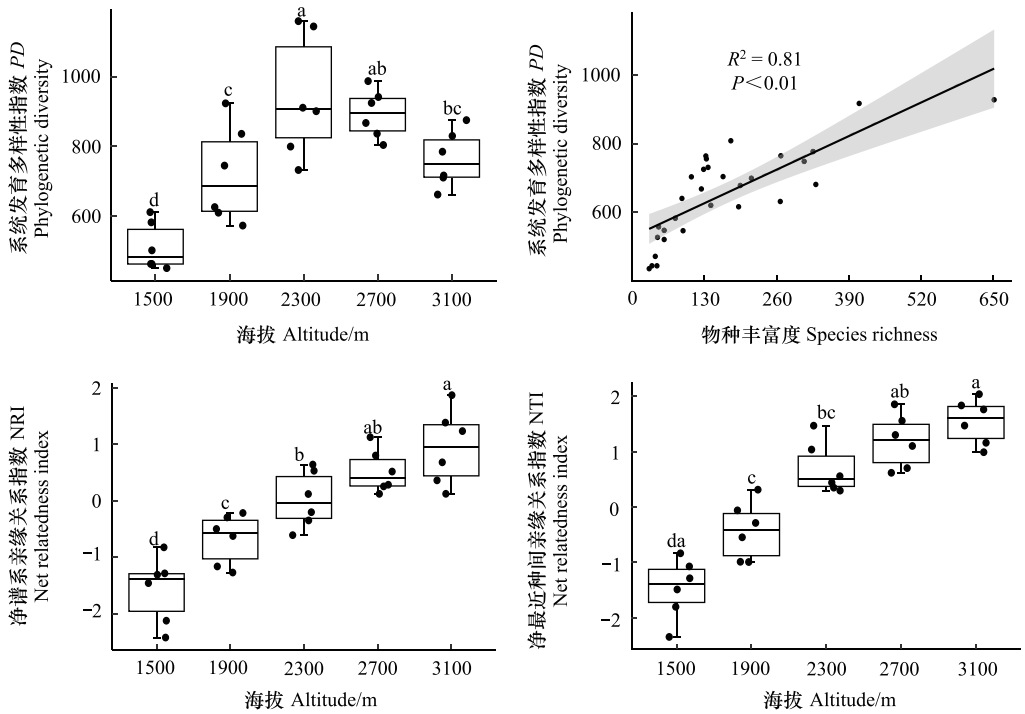

图 3　库车北山不同海拔段系统发育多样性指数与系统发育结构指数的变化

Fig.3　Changes in phylogenetic diversity index and phylogenetic structure index of different altitudes gradients in the Beishan Mountains of Kuqa

灰色部分表示置信区间

钾和土壤含水量的综合影响(R^2 = 0.312, AIC = 13.53);FEve 受年均温和土壤速效磷两者的极显著影响(R^2 = 0.529, AIC = −155.85);FDis 受到土壤铵态氮和速效磷的影响较为显著(R^2 = 0.6139, AIC = −53.07);Rao′Q 二次熵函数受海拔、土壤铵态氮的显著影响(R^2 = 0.738, AIC = −24.66)。

表 4　库车北山土壤环境因子的显著性检验

Table 4 Significance tests on soil environmental factors in the Beishan mountains of Kuqa

土壤环境影响因子 Soil environmental impact factor	R^2	P	第一主轴得分 RDA 1	第二主轴得分 RDA 2
Alt	0.3764	0.001	0.9164	0.3329
NN	0.2677	0.025	−0.6748	0.1966
MAT	0.2573	0.002	−0.8887	−0.3667
pH	0.2373	0.005	−0.7489	−0.1706
SWC	0.1407	0.039	0.6616	0.0342
SOM	0.1317	0.041	0.7530	0.0747
AK	0.1314	0.001	−0.8665	−0.0129
TK	0.1241	0.082	−0.1015	−0.0013
AN	0.1163	0.066	0.7431	0.3600
AP	0.1054	0.142	0.6393	−0.3074
TS	0.0799	0.119	0.7253	0.1173
MAP	0.0583	0.713	0.4373	−0.2820
TP	0.0119	0.401	0.5950	−0.3499
TN	0.0053	0.436	0.5818	−0.0105

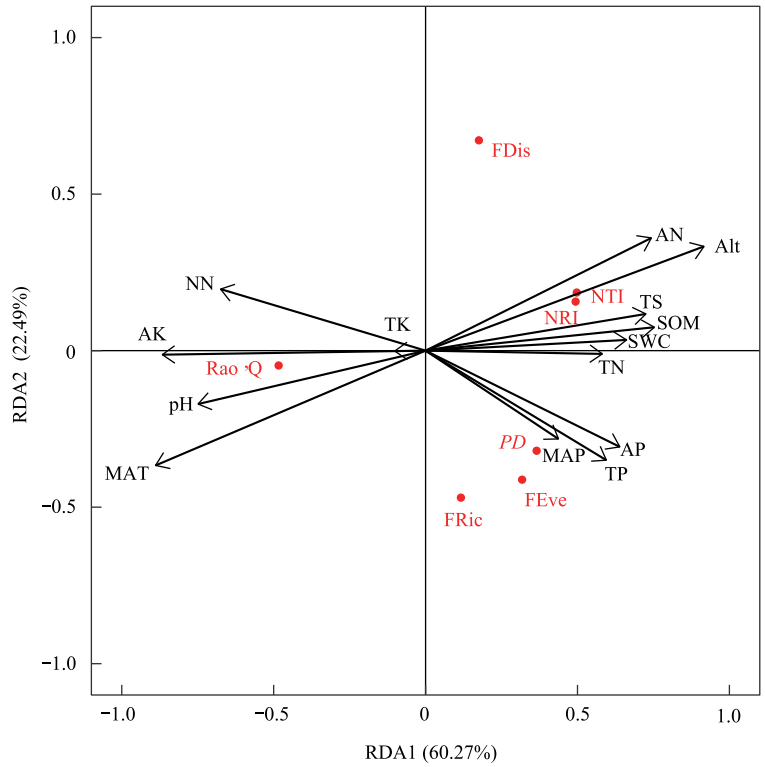

图 4 植物群落物种功能性状多样性及系统发育多样性与土壤环境因子的 RDA 排序图

Fig.4 RDA ranking chart of plant community functional traits diversity and phylogenetic diversity and soil environmental factors

AN：土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen content（mg/kg）；TN：土壤全氮 Soil total nitrogen content（g/kg）；NN：土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen content（mg/kg）；AK：土壤速效钾 Soil-available potassium content（mg/kg）；TK：土壤全钾 Soil total potassium content（g/kg）；AP：土壤速效磷 Soil-available phosphorus content（mg/kg）；TP：土壤全磷 Soil total phosphorus content（g/kg）；SWC：土壤含水量 Soil water content（%）；TS：土壤总盐 Total soil salt（g/kg）；SOM：土壤有机质（g/kg）；pH：土壤酸碱度；Alt：海拔 Altitude；MAT：年平均温度 Mean annual temperature（℃）；MAP：年平均降水 Mean annual precipitation（mm）

3 讨论

3.1 群落物种功能多样性和系统发育多样性沿海拔梯度的变化

海拔是影响山地植物分布的重要因子，其变化会引起自然条件下的其他环境因子变化，而植物生长发育受环境因素的显著影响，进一步影响植物群落的结构和分布[44]。本研究对不同海拔梯度植物功能多样性进行分析发现，FRic 随海拔升高呈先升高后降低的“单峰”变化趋势。Zhang 等在中国百花山保护区也得出了相似的结论[45]。这是由于研究区高海拔气温低土壤含水量高，而低海拔气温高土壤含水量低，生长环境严苛导致植物种类较少，使得植物种间竞争降低、对资源利用减少，植物在高海拔和低海拔生态位分化程度较低，随机性过程对群落构建影响更大；中海拔地区水热条件更适宜植物生长，植物物种更加丰富，种间竞争加剧、环境资源被充分利用，植物功能占据更大的生态位空间，竞争排斥对群落构建的影响更显著[46—47]。FEve 随海拔上升呈“单峰”变化趋势，吕自立等在巴音布鲁克发现 FEve 也呈先升高后降低的趋势[29]。说明在高海拔和低海拔地区，由于环境条件恶劣，生境过滤会筛选功能相似的物种生存，导致植物功能特征分布不均匀减少对环境资源的利用，FEve 较低[48]。Rao′Q 指数随海拔上升呈下降趋势，这与刘旻霞等在甘南高寒草甸的研究结果相同[49]。表明植物在低海拔对资源的利用效率高，种内资源竞争较弱；而在高海拔地区，植物为适应恶劣的生态环境在形态结构和功能特征上逐渐趋同，植物对资源利用的互补性减弱。

系统发育多样性及其结构可以揭示群落聚集的生态过程，能够为探索驱动生物多样性格局的形成机制提

供见解[50]。在本研究中,*PD* 和物种丰富度都呈“单峰”变化趋势,且两者呈显著正相关关系(表 1,图 3)。在高海拔地区,植物不适宜在低温、强风和强太阳辐射等严酷的气候条件下生存,只有较少的物种和亲缘关系更密切的物种遗留[51]。研究结果表明,库车北山植物群落系统发育结构在低海拔呈发散模式,随海拔升高系统发育结构逐渐聚集,而在中海拔,NRI 和 NTI 大小不一致,说明群落构建受到生境过滤和竞争排斥的综合影响,低海拔地区竞争作用对群落构建的影响较大,而高海拔地区环境过滤起主导作用[52]。系统发育结构过度分散通常是由于竞争排斥的结果,气候相对温和的低海拔区域更适宜植物生长,群落的驱动方式主要是生态位分化;随海拔升高系统发育结构逐渐聚集,生态位保守,主要是因为植物受到恶劣的环境胁迫时生境过滤会选择能够适应环境条件变化的物种生存,从而导致系统发育结构聚集[16]。

表 5　库车北山植物多样性指数与土壤环境因子的逐步回归分析

Table 5　Stepwise regression analysis of diversity indices and soil environmental factors in the Beishan mountains of Kuqa

项目 Item	影响因子 Impact factor	AIC	R^2	标准误差 SE	t	P
系统发育多样性指数	Alt ***	294	0.689	0.261	3.823	0.001
Phylogenetic diversity (PD)	MAT **			39.251	3.484	0.002
	AN ***			0.832	−3.817	0.001
	TN **			22.769	3.037	0.006
	AK **			0.271	−3.767	0.002
	TK **			13.021	2.906	0.008
净谱系亲缘关系指数 Net relatedness index (NRI)	MAT ***	−44.72	0.812	0.037	−4.173	0.001
净最近种间亲缘关系指数	Alt ***	−43.19	0.853	0.001	9.934	0.001
Net neareat taxa index (NTI)	NN **			0.005	−2.997	0.005
功能丰富度指数	TP **	13.53	0.312	0.081	3.655	0.001
Functional richness index (FRic)	AK *			0.002	−2.464	0.021
	SWC **			0.048	3.105	0.005
功能均匀度指数	MAT **	−155.85	0.529	0.007	−3.007	0.006
Functional evenness index (FEve)	AN *			0.001	−2.316	0.031
	TN *			0.014	2.460	0.022
	AP ***			0.001	4.733	0.001
	TK *			0.005	−2.796	0.011
	SWC *			0.002	2.274	0.033
功能离散度指数	AN ***	−53.07	0.614	0.001	6.917	0.001
Functional divergence index (FDis)	AP ***			0.001	−5.103	0.001
Rao 二次熵函数	Alt **	−24.66	0.738	0.001	−6.479	0.001
Rao′Q quadratic entropy index (Rao′Q)	AN **			0.003	3.389	0.002

Alt: 海拔 Altitude; MAT: 年平均温度 Mean annual temperature (℃); AN: 土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen content (mg/kg); TN: 土壤全氮 Soil total nitrogen content (g/kg); AK: 土壤速效钾 Soil-available potassium content (mg/kg); TK: 土壤全钾 Soil total potassium content (g/kg); NN: 土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen content (mg/kg); TP: 土壤全磷 Soil total phosphorus content (g/kg); SWC: 土壤含水量 Soil water content (%); AP: 土壤速效磷 Soil-available phosphorus content (mg/kg);AIC 为赤池信息准则,R^2 为决定系数,环境变量的数据为通径系数; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$

3.2　功能性状的系统发育信号

系统发育信号常被用于研究植物功能性状在系统发育上的保守性,既能揭示物种进化对性状的影响,也能准确推断驱动群落构建的生态学过程[49]。本研究中仅植物高度具有显著的系统发育信号($K>1$, $P<0.01$),在进化过程中表现出较强的系统发育保守性,说明植物高度在系统发育和功能性状上具有一致性,可能源于植物在生长过程中需要获得适宜的环境条件,较高的植物能够更好地利用光照等生态因子[52]。而其他功能性状均没有检测到系统发育信号,系统发育保守性较弱,表明库车北山植物功能性状主要受环境异质性的影

响,与进化历史关系不大[53]。总体而言,研究区植物群落功能性状总体表现出非保守的进化趋势,受生态过程的显著影响。

3.3 功能多样性与系统发育多样性的驱动因子分析

植物分布格局是多种环境因素(如气候、土壤、地形等)共同筛选的结果,而这些环境因素可能会随着研究尺度的变化而发生变化[52]。本研究发现,库车北山植物群落物种系统发育多样性指数和功能多样性指数与环境因子之间存在显著的相关性。RDA 排序结果表明,影响库车北山植物群落物种分布的关键因素有海拔、年平均温度、土壤速效钾、土壤铵态氮以及土壤含水量。其中,海拔和年平均温度对 *PD* 指数、NRI 指数、NTI 指数有显著影响,主要是由于随海拔升高温度降低,物种丰富度降低,环境过滤会筛选适应环境条件的物种生存,从而导致群落系统发育结构聚集[13]。在低海拔地区,环境条件较为温和,物种间的竞争可能会导致亲缘关系较远的物种共存,NRI<0,表现为系统发育结构发散;而高海拔温度较低,环境过滤作用加强,导致亲缘关系较近的物种聚集,NRI>0 系统发育结构聚集[31]。土壤作为植被生长的基础,会显著影响植物生命周期的完成,对植物群落构建也有重要的影响[50]。土壤铵态氮对 *PD* 指数、FEve 指数、FDis 指数及 Rao′Q 指数都有显著影响,土壤铵态氮是植物生长的重要养分之一,其含量高低直接影响植物的生长和发育。在铵态氮含量较高的土壤中,能够利用这种养分的物种可能会更丰富,从而增加群落物种系统发育多样性[34]。土壤铵态氮的可利用性会影响植物对资源的利用效率,土壤铵态氮充足时,物种间竞争会加剧,可能会促进物种间的共生关系,从而影响功能均匀度[13]。土壤含水量直接影响植物对水分的可利用性。土壤含水量越高的生境,植物能更有效利用水资源,从而促进不同功能特征的物种共存,增加功能丰富度[47]。土壤速效钾对 *PD* 指数、FRic 指数显著相关,刘檬锰等在暖湿化气候情景下喀斯特木本植物群落构建机制中也得到相似的结果,这是由于速效钾含量会影响叶面积和气孔导度,进而影响植物的光合作用和呼吸作用,使植物形态、生长发育和物质代谢产生影响[16,54]。

4 结论

库车北山群落物种系统发育结构和功能性状在海拔梯度上的变化具有不一致性。植物群落物种共存及多样性维持在低海拔受随机性过程主导,高海拔主要受生态位过程(确定性过程)主导;随海拔的升高,群落系统发育结构由发散趋于聚集模式,表明随海拔升高种间竞争减弱而环境过滤作用逐渐加强,随海拔上升生态位过程在物种聚集中占主导地位。研究发现,除海拔外,年平均温度、土壤速效钾和土壤铵态氮等环境因子对库车北山植物群落构建影响较大,植物为适应不同气候条件会改善自身的适应策略。本研究有助于了解山区植物物种分布格局和多样性维持机制,对山区植物资源和生态环境的保护提供理论依据。

参考文献(References):

[1] 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.

[2] 周晓果, 卢文科, 叶铎, 温远光. 基于系统发育和功能性状的森林群落构建机制. 广西科学, 2014, 21(5): 525-533

[3] 马紫荆, 刘彬, 王军强, 余立. 基于系统发育及功能性状的不同坡向荒漠植物群落构建研究——以博湖县沙化封禁保护区为例. 生态学报, 2023, 43(10): 3946-3957.

[4] E-Vojtkó A, de Bello F, Lososová Z, Götzenberger L. Phylogenetic diversity is a weak proxy for functional diversity but they are complementary in explaining community assembly patterns in temperate vegetation. Journal of Ecology, 2023, 111(10): 2218-2230.

[5] 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.

[6] Yu G L, Lv Z L, Liu B. Functional diversity and carbon storage of plant community elevation patterns and carbon accumulation mechanisms in desert shrubland of Yanqi Hola Mountain, China. Ecological Indicators, 2024, 158: 111379.

[7] 秦浩, 董刚, 张峰. 山西植物功能型划分及其空间格局. 生态学报, 2015, 35(2): 396-408.

[8] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 沈豪. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. 生态学报, 2019, 39(7): 2267- 2281.

[9] Mason N W H, de Bello F, Mouillot D, Pavoine S, Dray S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes

along ecological gradients. Journal of Vegetation Science, 2013, 24(5): 794-806.

[10] 陈燕旋, 黄小波, 郎学东, 唐荣, 张锐, 李聪, 李俊松, 李有寿, 王校海, 苏建荣, 李帅锋. 西双版纳热带雨林不同生长型木本植物功能多样性. 林业科学研究, 2024, 37(3): 37-48.

[11] Portela A P, Durance I, Vieira C, Honrado J. Environmental filtering and environmental stress shape regional patterns of riparian community assembly and functional diversity. Freshwater Biology, 2023, 68(8): 1428-1441.

[12] 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.

[13] Zhang W X, Huang D Z, Wang R Q, Liu J, Du N. Altitudinal patterns of species diversity and phylogenetic diversity across temperate mountain forests of northern China. PloS one, 2016, 11(7): e0159995.

[14] Laity T, Laffan S W, González-Orozco C E, Faith D P, Rosauer D F, Byrne M, Miller J T, Crayn D, Costion C, Moritz C C, Newport K. Phylodiversity to inform conservation policy: An Australian example. Science of the Total Environment, 2015, 534: 131-143.

[15] Liang J C, Ding Z F, Lie G W, Zhou Z X, Zhang Z X, Hu H J. Patterns and drivers of phylogenetic diversity of seed plants along an elevational gradient in the central Himalayas. Global Ecology and Conservation, 2023, 47: e02661.

[16] 吕自立, 刘彬, 常凤, 马紫荆, 曹秋梅. 巴音布鲁克高寒草甸物种多样性与系统发育多样性沿海拔梯度分布格局及驱动因子. 草业学报, 2023, 32(7): 12-22.

[17] Mazzochini G G, Fonseca C R, Costa G C, Santos R M, Oliveira-Filho A T, Ganade G. Plant phylogenetic diversity stabilizes large-scale ecosystem productivity. Global Ecology and Biogeography, 2019, 28(10): 1430-1439.

[18] 卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 杨国平, 李捷. 沿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.

[19] 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.

[20] Zhang C H, Zhou H K, Ma Z. Phylogenetic structure of alpine steppe plant communities along a precipitation and temperature gradient on the Tibetan Plateau. Global Ecology and Conservation, 2020, 24: e01379.

[21] 李星, 马媛, 李星, 高君亮, 辛智鸣, 卢琦. 乌兰布和沙漠植物群落相异性及其影响因素. 中国沙漠, 2022, 42(5): 187-194.

[22] 张军振, 常健, 李晨星, 冯乾乾, 张海祖, 李丹. 新疆库车坳陷东部中—新生代构造-热演化与油气勘探远景分析. 中国地质, 2024, 51(3): 799-810.

[23] 布买丽娅木·吐如汗. 库车山区种子植物多样性海拔梯度格局研究. 新疆师范大学, 2017.

[24] 艾克拜尔·依米提. 新疆库车野生维管束植物区系分析. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2012, 37(6): 97-102.

[25] 常凤, 刘彬, 刘若坤, 马燕宁, 雷维. 库车山区新疆假龙胆适生地植物群落多样性及其环境解释. 草地学报, 2018, 26(5): 1084-1090.

[26] 丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖. 生态学报, 2014, 34(9): 2308-2315.

[27] 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

[28] 房帅, 原作强, 蔺菲, 叶吉, 郝占庆, 王绪高. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构. 科学通报, 2014, 59 (24): 2342-2348.

[29] 吕自立, 刘彬, 常凤, 马紫荆, 曹秋梅. 巴音布鲁克高寒草甸植物功能多样性与生态系统多功能性关系沿海拔梯度的变化. 植物生态学报, 2023, 47(6): 822-832.

[30] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京中国农业出版社, 2000: 72-75

[31] LI X H, ZHU X X, Niu Y, Sun H. Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, southwest China. Journal of Systematics and Evolution, 2014, 52(3): 280-288.

[32] Qian H, Jin Y. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. Journal of Plant Ecology, 2016, 9(2): 233-239.

[33] Jin Y, Qian H. V.PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. Plant Diversity, 2022, 44(4): 335-339.

[34] 彭书婷, 王秋雪, 王洁, 徐琪, 陶浩然, 武艳芳, 黄柳菁. 基于功能性状及系统发育的闽江福州段湿地植物群落构建. 生态学报, 2024, 44(15): 6783-6794.

[35] 姜晓燕, 高圣杰, 蒋燕, 田赟, 贾昕, 查天山. 毛乌素沙地植被不同恢复阶段植物群落物种多样性、功能多样性和系统发育多样性. 生物多样性, 2022, 30(5): 18-28.

[36] 李瑞新, 丁勇, 马文静, 牛建明, 张庆. 植物功能多样性及其与生态系统功能关系研究进展. 生态环境学报, 2016, 25(6): 1069-1075.

[37] 李江文, 何邦印, 李彩, 回虹燕, 刘博, 张晓曦, 樊慧, 苏文钰. 不同恢复年限草地群落水平植物功能性状及功能多样性分析. 草业学报, 2023, 32(1): 16-25.

[38] 朱云云, 王孝安, 王贤, 邓美皎. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响. 生态学报, 2016, 36(21): 6823-6833.

[39] 郭美玲, 姚步青, 石国, 王芳萍, 王文颖, 马真, 张中华, 周华坤. 高寒草甸植物叶片碳含量及其可塑性与系统发育的关系. 生态学杂志, 2018, 37(6): 1841-1848.

[40] 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.

[41] 谢致敬, 常亮, Scheu Stefan, 吴东辉, 孙新. 长白山森林生态系统凋落物层和土壤层跳虫物种多样性和功能多样性对海拔梯度的响应. 生态学报, 2022, 42(9): 3471-3481.

[42] Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. Evolution; International Journal of Organic Evolution, 2003, 57(4): 717-745.

[43] 龙江慧, 李武峥, 廖南燕, 覃毅, 潘韦虎, 杨婷, 唐业杰, 梁士楚. 基于功能性状和系统发育的防城季节性雨林群落构建机制研究. 广西科学院学报, 2024, 40(2): 126-134.

[44] Liu W S, Zheng L, Qi D H. Variation in leaf traits at different altitudes reflects the adaptive strategy of plants to environmental changes. Ecology and Evolution, 2020, 10(15): 8166-8175.

[45] Zhang J T, Li M, Nie E B. Pattern of functional diversity along an altitudinal gradient in the Baihua Mountain Reserve of Beijing, China. Brazilian Journal of Botany, 2014, 37(1): 37-45.

[46] Thakur D, Chawla A. Functional diversity along elevational gradients in the high altitude vegetation of the western Himalaya. Biodiversity and Conservation, 2019, 28(8): 1977-1996.

[47] Callaway R M, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Lortie C J, Michalet R, Paolini L, Pugnaire F I, Newingham B, Aschehoug E T, Armas C, Kikodze D, Cook B J. Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature, 2002, 417(6891): 844-848.

[48] Zhang Z H, Hou J H, He N P. Predictability of functional diversity depends on the number of traits. Journal of Resources and Ecology, 2021, 12(3): 332-345.

[49] 石娇星, 许洺山, 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.

[50] Wang L N, Gesang Q Z, Luo J F, Wu X L, Rebi A S, You Y G, Zhou J X. Drivers of plant diversification along an altitudinal gradient in the alpine desert grassland, Northern Tibetan Plateau. Global Ecology and Conservation, 2024, 53: e02987.

[51] Li M Y, He J, Zhao Z, Lyu R D, Yao M, Cheng J, Xie L. Predictive modelling of the distribution of *Clematis* sect. *Fruticella s. str.* under climate change reveals a range expansion during the Last Glacial Maximum. PeerJ, 2020, 8: e8729.

[52] 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.

[53] Swenson N G. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. PloS one, 2011, 6(6): e21264.

[54] 刘橡锰, 税伟, 江聪, 简小枚, 郭平平, 朱粟锋. 暖湿化气候情景下喀斯特木本植物群落构建机制. 生态学报, 2024, 44(6): 2452-2463.