

# 坡位对高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构的影响

肖元明<sup>1,4</sup> 杨路存<sup>1,2,3</sup> 聂秀青<sup>1,4</sup> 李长斌<sup>1,4</sup> 熊 丰<sup>1,4</sup> 王玲玲<sup>1,4</sup> 周国英<sup>1,2,3\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; <sup>2</sup>中国科学院藏药研究重点实验室, 西宁 810008; <sup>3</sup>青海省青藏高原特色生物资源研究重点实验室, 西宁 810008; <sup>4</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘 要** 群落谱系信息是生物多样性研究的主要内容之一, 坡位是影响群落物种组成的重要地形因素, 因此, 研究坡位与群落谱系多样性和谱系结构的关系对于提高我们对群落谱系多样性分布规律及群落构建机制的理解具有重要意义。本研究以青藏高原东北部(青海省)高寒灌丛为对象, 分析了高寒灌丛群落中草本植物群落、木本植物群落以及灌丛群落整体的谱系多样性及群落谱系结构随坡位变化的规律及其影响因素。结果表明: 草本植物群落和灌丛群落整体谱系多样性随坡位的下降均表现出单峰变化规律, 在中部坡位谱系多样性最高, 而灌丛木本植物群落的谱系多样性、灌丛群落(草本群落、木本群落及灌丛群落整体)的谱系结构无显著变化规律。将土壤理化因子(土壤全氮、全磷、pH 和土壤含水量)与群落谱系多样性和谱系结构进行多元回归分析, 发现土壤理化因子对群落谱系多样性的解释能力显著高于群落谱系结构, 土壤含水量对草本植物群落和灌丛群落整体的谱系多样性影响极为显著。综上所述, 坡位主要通过改变草本植物群落而不是木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。

**关键词** 高寒灌丛; 群落谱系; 群落构建

**Effects of slope position on phylogenetic diversity and structure of alpine shrub community.** XIAO Yuan-ming<sup>1,4</sup>, YANG Lu-cun<sup>1,2,3</sup>, NIE Xiu-qing<sup>1,4</sup>, LI Chang-bin<sup>1,4</sup>, XIONG Feng<sup>1,4</sup>, WANG Ling-ling<sup>1,4</sup>, ZHOU Guo-ying<sup>1,2,3\*</sup> (<sup>1</sup>Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; <sup>2</sup>Key Laboratory of Tibetan Medicine Research, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; <sup>3</sup>Qinghai Key Laboratory of Qinghai-Tibet Plateau Biological Resources, Xining 810008, China; <sup>4</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** Community phylogenetic information is one of the primary contents in biodiversity research. Slope position is an important topographic factor affecting species composition of plant community. It is important to examine the relationships between slope position and community phylogenetic diversity and structure for improving our understanding of distribution patterns of community phylogenetic diversity and assembly mechanisms. Here, we examined the distribution patterns of the community phylogenetic diversity and phylogenetic structure of alpine shrubs in the northeastern Qinghai-Tibet Plateau (Qinghai Province) along slope position at the herbaceous-plant community level, woody-plant community level, and all-plant community level. We found that the phylogenetic diversity of the herbaceous-plant and all-plant communities presented a unimodal pattern with the decreasing slope position with highest diversity on the middle slope. Neither the phylogenetic diversity of woody-plant communities nor the phylogenetic structure of the communities (herbal-plant community, woody-plant community and all-plant community) showed

科技基础性工作专项(2015FY11030001)、中国铁路总公司科技研究开发计划课题(2017Z003-B)、青海省自然科学基金项目(2019-ZJ-910)和青海省国际交流合作项目(2019-HZ-807)资助。

收稿日期: 2018-09-30 接受日期: 2019-03-19

\* 通讯作者 E-mail: zhougy@nwipb.cas.cn

variation along slope position. Soil physicochemical factors ( soil total nitrogen , total phosphorus , soil water content and pH) had higher ability to interpret phylogenetic diversity than phylogenetic structure. Especially , soil water content had significant effects on the phylogenetic diversity of herbaceous-plant community and all-plant community. In conclusion , the slope position affected the phylogenetic diversity of the shrub community by changing species composition of the herbaceous-plant communities rather than the woody-plant communities and had no significant effects on community phylogenetic structure.

**Key words:** alpine shrub; community phylogeny; community assembly.

群落物种多样性维持机制及其影响因素一直以来为众多生态学家所关注(Kunstler *et al.* 2012) ,生态位理论和中性理论被公认为是主导群落构建的两大理论体系 ,生态位理论主要包括种间竞争和生境过滤等确定性因素(Tilman 1982) ,而中性理论认为群落中所有的物种具有同等的生态地位 ,影响群落构建的是扩散限制等随机因素(Hubbell 2001) 。然而 ,现存的植物群落是进化历史和生态过程共同作用的结果(房帅等 2014) ,在大尺度范围内与物种分化、灭绝等有关的进化过程是决定群落物种组成的历史因素 ,因此忽略物种之间谱系信息的群落生态学研究是不全面的(Wiens *et al.* ,2007; Swenson *et al.* 2011) 。目前大多数学者将研究的焦点集中在物种水平的多样性维持机制研究上 ,结合物种谱系信息的群落生态学研究仍处于起步阶段。Webb (2000) 将群落谱系的概念引入群落生态学 ,并提出了具体的研究方法 ,弥补了传统群落生态学研究的不足(Webb *et al.* 2002) 。

植物对外界环境的适应是通过植物功能性状来实现的 ,通过研究植物功能性状能较好地反映植物对环境的适应策略和主导群落构建生态过程(刘晓娟等 2015) 。然而 ,在大尺度研究中全面、准确地测定植物功能性状是困难的。Elton(1946) 研究发现 ,植物功能性状在进化上普遍具有内在关联 ,即植物功能性状在进化上具有保守性 ,亲缘关系越近的物种具有更加相似的适应特征(Burns *et al.* 2011) 。因此 ,在实际研究中 ,可以使用物种之间的谱系关系来代表物种对环境适应的相似性(García-Camacho *et al.* 2017) 。例如 ,在火烧、周期性干旱等高强度干扰的生境中 ,严苛的环境压力会迫使具有相似耐受特征的亲缘关系紧密的物种共存而表现出聚集的谱系结构(Verdú *et al.* ,2007; Aldana *et al.* ,2017) 。相反 ,在环境条件优越的生境中 ,种间竞争使资源利用方式具有较大差异的亲缘关系较疏远的物种共存(Letcher *et al.* ,2012) ,进而形成发散的谱系结构

(Zhang *et al.* 2016) 。此外 ,还有研究发现 ,谱系多样性(Faith's PD) (Faith 1992) 更加适用于确定某区域优先保护的群落 ,认为谱系多样性较高的群落具有更大的进化潜力 ,在未来更加有能力来抵御全球变化所带来的风险(Devictor *et al.* ,2010; 慈秀芹等 2017) 。因此 ,研究群落谱系结构和谱系多样性具有重要的意义。

群落谱系生态学研究多集中在物种丰富的热带、亚热带等地区(Webb 2000; Swenson *et al.* 2007; 丁洪波等 2015) 以及中长期的群落演替序列上(Shoener *et al.* 2015) 。在青藏高原 ,Yan等(2013) 基于相关文献和专著中的物种分布数据研究了整个青藏高原维管植物谱系多样性空间分布格局 ,Li等(2014 2017) 研究了横断山区植物群落的谱系多样性与海拔的关系及地理分布格局。肖元明等(2018) 研究了柴达木盆地荒漠灌丛的群落谱系结构及其影响因素。高寒灌丛作为一个特殊的生态系统 ,分布面积广阔 ,物种丰富度很高 ,具有重要的生态功能(Wang *et al.* 2017) ,然而关于高寒灌丛群落谱系方面的研究还鲜有报道。

地形因素是影响植物群落物种组成的重要因素之一(张昌顺等 2012; 金一兰等 2018) ,尤其是在山体坡面上通过重力和水力作用改变生境中土壤的养分状况 ,进而在不同坡位上群落物种组合有所差异(彭晚霞等 2010) 。研究表明 ,随着坡位的增加群落物种丰富度变化主要有上升、下降、单峰变化等几种模式(Méndez-Toribio *et al.* ,2016; 金一兰等 ,2018) 。草本植物群落和木本植物群落对环境因子变化的响应模式不同(丁洪波等 2015) 。然而 ,关于坡位对群落谱系多样性和谱系结构影响的研究仍鲜有报道 ,高寒灌丛群落谱系多样性和群落谱系结构在坡位上的分布规律仍不明确。高寒灌丛多分布在山体阴坡 ,为独立研究坡位对高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构的影响提供了一个理想场所。本研究以青藏高原东北部(青海省)高寒灌丛群落为对

象,基于群落物种组成和生境因子数据,按照不同生活型分析了高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构沿坡位的变化规律及主要影响因素,旨在解决以下2个科学问题:(1)青藏高原高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构沿坡位梯度的变化模式是什么?(2)灌丛下层草本植物群落和灌丛木本植物群落沿坡位梯度变化模式是否一致。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

青海省位于青藏高原东北部(31.65°N—39.32°N, 89.58°E—103.07°E),平均海拔3000 m以上,属典型高原大陆性气候,年平均气温-3.7~6.0℃,年降水量16.7~776.1 mm,“寒”“旱”是其主要的气候特征(郑度等,2017)。植被类型丰富,主要分布有草地、灌丛、森林。高寒灌丛是其主要的植被类型之一(Wang et al., 2017),在研究区域内多分布有金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛、鲜卑花(*Sibiraea laevigata*)灌丛、百里香杜鹃(*Rhododendron thymifolium*)灌丛群落等。高寒灌丛多分布于高海拔山地阴坡、半阴坡区域,灌丛下层分布有丰富的草本植物。灌木物种主要包括:金露梅、山生柳(*Salix oritrepha*)、头花杜鹃(*Rhododendron capitatum*)、鲜卑花、鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)等,草本物种主要包括:草地早熟禾(*Poa pratensis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、线叶蒿草(*Kobresia capillifolia*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、美丽风毛菊(*Saussurea pulchra*)、火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)等。

### 1.2 取样方法

根据群落类型特征明显、人为干扰较少、发育程度基本一致的样地选择要求,从青海省高寒灌丛分布区选择了41个具有较强代表性的点作为样地。使用GPS记录每个样地的经纬度、海拔,使用土壤水分仪(TDR)(TDR 100, Campbell Scientific, Inc., US)测定土壤含水量(SWC),采集土壤样品。测定土壤含水量时,挖1个深1 m的土壤剖面,分5层测定土壤水分,最终取其含水量均值来表示该样点的土壤水分状况,同时在每层土壤含水量测定点用环刀采集土壤样品,带回实验室,自然风干,测定相关指标。随后分别在每个样地有代表性的区域设置3个10 m×10 m样方进行灌丛木本植物群落调查,在灌丛底层选择3个1 m×1 m样方进行草本植物群落调查。随后采集植物标本,样地内每个样方调查

的物种名录合并在一起来表示该样地的物种组成,共计42科,124属,218种,草本植物193种(88.5%),木本植物25种(11.5%)。

土壤样品测定全氮(TN)、全磷(TP)以及pH。全氮用凯氏定氮法测定,全磷用钼锑抗比色法测定,土壤pH用电位法测定(水:土=2.5:1)(鲍士旦,2010)。

坡位的测定参考丁伊(1984)定义的方法,即用坡面上采样点的实际海拔除以分水岭海拔,如果比值小于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。在我们的研究中,当比值接近2/3时定义为中上坡位,比值接近1/3是定位为中下坡位。因此,从分水岭至坡底沟谷或平滩依次赋值为1号上坡位、2号中上坡位、3号中坡位、4号中下坡位、5号下坡位和6号平滩或沟谷,在同一坡面上从分水岭至山底不同坡位分布如图2所示。

### 1.3 谱系树的构建

物种定名参考《中国在线植物志》(<http://frps.>

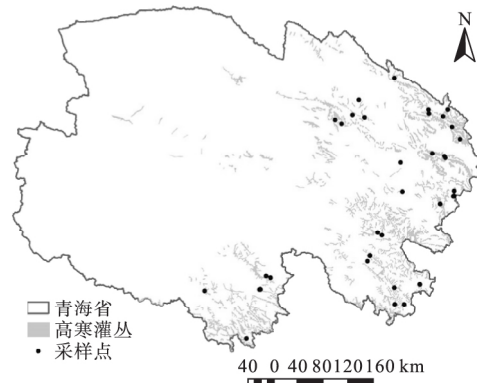


图1 高寒灌丛采样点分布示意图

Fig.1 Distribution of sampling sites of alpine shrub from Qinghai Province

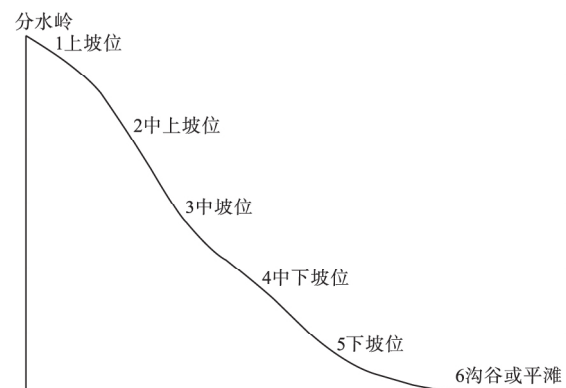


图2 在同一坡面不同坡位分布示意图

Fig.2 Schematic diagram of different slope positions on the same slope

eflora.cn/)。使用在线软件 phylomatic (<http://phylo-diversity.net/phylomatic/>) 结合群落物种组成构建谱系树( Webb *et al.* 2005)。将样地调查所得物种名录利用 Plantlist 软件包中的 TPL 函数转换成特定的格式后,输入到 phylomatic 中,自动生成基于被子植物分类系统 APGIII 且具有分化时间的谱系树结构( phylomatic tree ,version) ( Zanne *et al.* 2014)。本研究共建立了 3 个谱系树,包括草本植物谱系树、木本植物谱系树、草本+木本(群落整体)植物谱系树,未考虑裸子植物。

#### 1.4 谱系指数的选择

使用 Faith(1992) 提出的 PD 指数来表示群落谱系多样性,该指数表示群落中物种在谱系树上进化枝长度总和( phylogenetic diversity ,PD),利用 picante 软件包中的 pd 函数进行计算( Kembel *et al.* , 2010)。

使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( net nearest taxa index ,NTI) 来表示群落谱系结构,二者分别表示经过标准化的平均谱系距离( mean phylogenetic distance ,MPD) 和平均最近种间谱系距离( mean nearest phylogenetic taxa distance ,MNTD) 的大小。由于本研究中的谱系树是使用在线软件 phylomatic 建成的,末端包含多歧分支( Webb *et al.* 2005) ,NTI 指数侧重于从分支末端衡量群落谱系结构,受谱系树末端多歧分支影响较大,而 NRI 指数侧重于从谱系树整体上来衡量群落谱系结构,因此本研究中仅使用 NRI 指数来表示群落谱系结构。

计算 NRI 指数前,首先假设由群落调查所得物种组成一个局域物种库( species pool),然后计算每个样地全部物种的 MPD,保持每个样地的物种总数不变,从局域物种库中随机抽取等量物种,共重复 999 次,进而获得该样地在随机零模型下物种  $MPD_{null}$  分布( Swenson *et al.* 2011)。最后利用随机分布的结果将 MPD 观测值标准化。NRI 计算公式为:

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{obs} - \text{mean}(MPD_{null})}{sd(MPD_{null})}$$

式中:  $MPD_{obs}$  表示每个样地 MPD 的观测值,  $\text{mean}(MPD_{null})$  表示每个样地 999 个随机 MPD 的平均值,  $sd(MPD_{null})$  表示每个样地 999 个随机 MPD 值的标准偏差。若  $NRI > 0$ , 表示群落谱系结构聚集; 若  $NRI < 0$ , 表明谱系结构发散; 若  $NRI = 0$ , 或与 0 相比无显著统计学差异, 表明该群落谱系结构随机或无

明显谱系结构。使用 picante 软件包 ses.mpd 函数进行 NRI 指数的计算( Kembel *et al.* 2010)。

#### 1.5 数据分析

本研究主要进行了 2 种数据分析: (1) 使用一般线性模型分析草本植物群落、木本植物群落和草本+木本(群落整体)植物群落谱系多样性和谱系结构与坡位的关系,使用赤池信息量准则( AIC) 进行最优模型选择, AIC 值越小,说明模型拟合度越好。(2) 使用多元回归的方法分别分析土壤全氮、全磷、pH、土壤含水量中显著影响草本群落、木本群落和草本+木本植物群落(群落整体)谱系多样性和谱系结构的环境因素。

## 2 结果与分析

### 2.1 高寒灌丛群落谱系多样性与坡位的关系

将高寒灌丛群落按照不同生活型分为灌丛下层草本植物群落、灌丛木本植物和草本+木本植物群落(群落整体),分别研究其群落谱系多样性和谱系结构与坡位的关系。分析发现,草本植物群落谱系多样性随坡位的下降表现出先上升后下降的单峰曲线模式(图 3a,  $R^2 = 0.3025$ , 表 1,  $AIC = 643.27$ )。在中坡位,草本植物群落谱系多样性达到峰值。相比之下,木本植物群落谱系多样性随坡位的下降并未表现出显著的变化趋势(图 3c)。灌丛群落整体谱系多样性表现出与草本植物群落相似的变化模式(图 3e,  $R^2 = 0.3066$ , 表 1,  $AIC = 639.10$ )。通过将群落谱系多样性与土壤全氮、全磷、pH 以及土壤含水量进行多元回归分析发现,以上 4 个土壤养分因子对草

表 1 群落谱系多样性和谱系结构与坡位不同模型的回归分析结果

Table 1 Summary of regression statistics for tests of associations between phylogenetic diversity (PD), net relatedness index (NRI) and slope position, respectively

指数	群落类别	df	模型阶数	$R^2$	AIC	P 值
PD	草本群落	39	1	0.2290	646.45	0.0009
		38	2	0.3025	643.27	0.0004
	木本群落	39	1	0.0250	547.79	0.8797
		38	2	0.0519	549.79	0.9886
	群落整体	39	1	0.2336	642.26	0.0008
		38	2	0.3066	639.10	0.0003
NRI	草本群落	39	1	0.0255	81.68	0.9526
		38	2	0.0579	79.14	0.1214
	木本群落	34	1	0.0485	83.56	0.1044
		33	2	0.0626	83.95	0.1304
	群落整体	39	1	0.0058	92.61	0.3861
		38	2	0.0288	92.11	0.2165

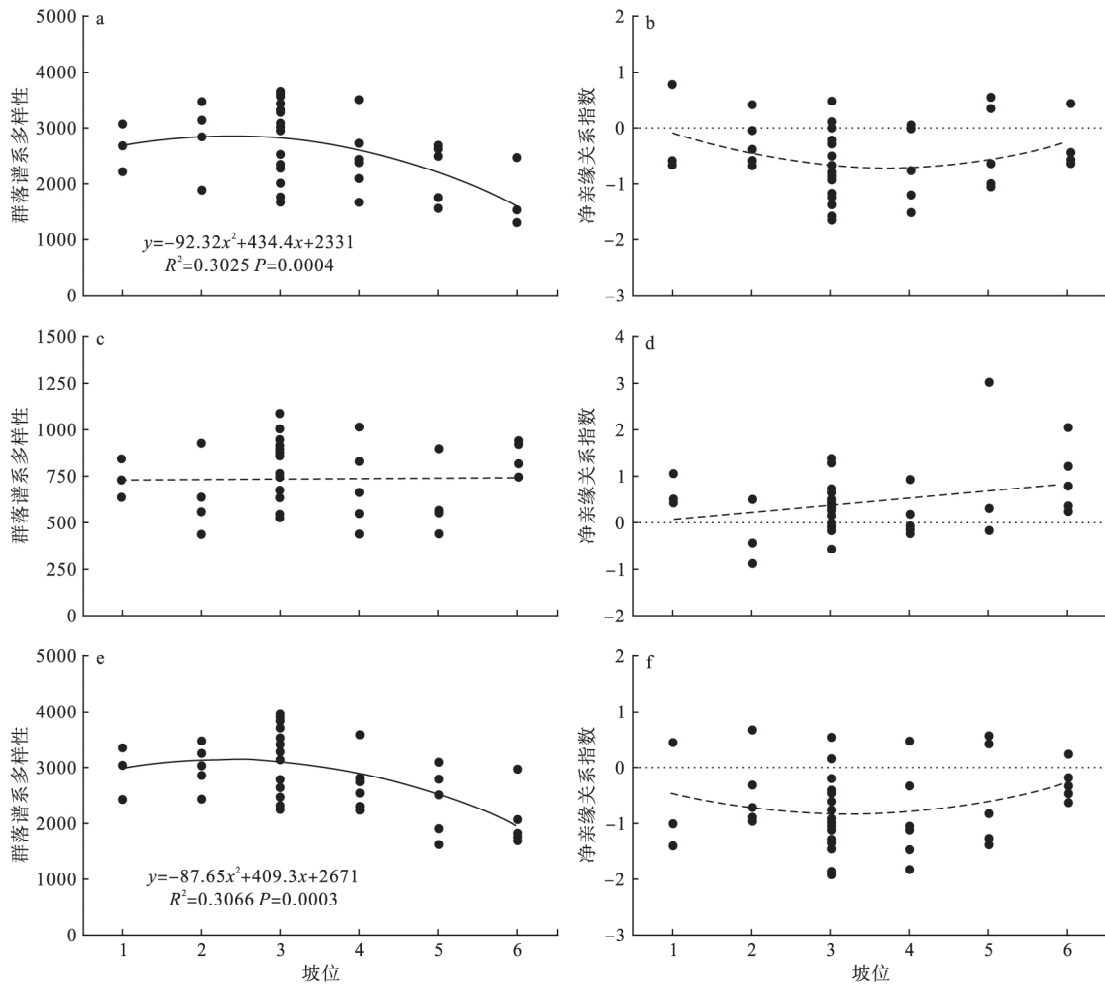


图3 群落谱系多样性和净谱系亲缘关系指数与坡位的关系  
Fig.3 Relationships between community phylogenetic diversity (PD), net relatedness index (NRI) and slope position, respectively

1-6 分别表示: 1 上坡位、2 中上坡位、3 中坡位、4 中下坡位、5 下坡位和 6 沟谷或平滩; a, b 表示灌丛下层草本植物群落, c, d 表示灌丛木本植物群落, e, f 表示灌丛群落整体。

本植物群落、木本植物和草本+木本植物群落(群落整体)谱系多样性的解释能力分别为 37.40%、18.58%、27.78%。土壤含水量对草本植物群落和群落整体的谱系多样性具有极显著的影响 ( $P < 0.01$ ) (表 2, 图 4)。

### 2.2 高寒灌丛群落谱系结构与坡位的关系

草本植物群落、灌丛群落整体的群落谱系结构整体上呈现出发散状态 ( $NRI < 0$ ) (表 3), 而木本植

物群落则呈聚集状态 ( $NRI > 0$ ) (表 3)。在坡位梯度上, 草本植物群落、木本植物群落以及灌丛群落整体的谱系结构随坡位变化均未表现出显著的变化趋势 ( $P > 0.05$ ) (图 3b, 3d, 3f)。通过多元回归分析发现,

表 2 土壤环境因子对群落谱系多样性 (PD) 影响  
Table 2 Effects of soil nutrient factors on phylogenetic diversity (PD)

群落	$R^2$ (%)	极显著因子数 ( $P < 0.01$ )	极显著因子及系数
草本群落	37.40	1	SWC(-4968)**
木本群落	18.58	0	
群落整体	27.78	1	SWC(-4268)**

SWC 表示土壤含水量。

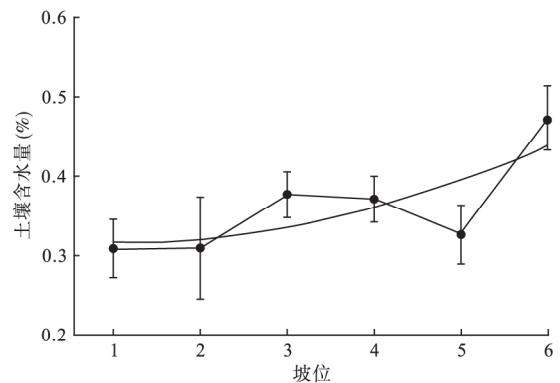


图 4 土壤含水量在坡位上的变化趋势(均值±标准误)  
Fig.4 Trend of soil water content on slope (mean±se)

表3 不同生活型群落净谱系亲缘关系指数分布  
Table 3 Distributions of net relatedness index (NRI) of different life form plant communities

生活型	NRI 分布范围	NRI 均值	NRI>0 (%)	NRI<0 (%)
草本群落	-1.6452~0.7647	-0.5482	8( 19.51)	33( 80.49)
木本植物群落	-0.8636~3.0341	0.4620	25( 69.44)	11( 30.56)
灌丛群落整体	-1.8767~0.6769	-0.6707	8( 19.51)	33( 80.49)

表4 土壤环境因子对净亲缘关系指数(NRI)影响  
Table 4 Effects of soil nutrient factors on net relatedness index (NRI)

群落	R <sup>2</sup> (%)	极显著因子数(P<0.01)
草本群落	8.04	0
木本群落	4.48	0
群落整体	11.35	0

土壤全氮、全磷、pH 以及土壤含水量这 4 个土壤养分因子对草本植物群落、木本植物群落以及群落整体谱系结构的解释能力分别仅 8.04%、4.48%、11.35% ,且以上 4 个土壤养分因子对群落谱系结构均无显著影响(表 4)。

### 3 讨论

#### 3.1 高寒灌丛群落谱系多样性在坡位上的变化

群落谱系多样性比物种多样性能提供更多群落信息,因而在越来越多的生物多样性格局研究中得到应用(Swenson *et al.*, 2007; Yan *et al.*, 2013; 丁洪波等, 2015; Li *et al.*, 2014, 2017)。在同一气候区内,地形因素对物种分布具有显著的影响(张昌顺等, 2012; 金一兰等, 2018),而不同生活型的物种对同一生境条件也有着不同的响应(丁洪波等, 2015),由于鲜有关于坡位与植物群落谱系多样性之间关系的报道,且群落谱系多样性与物种丰富度之间存在极显著相关关系(Li *et al.*, 2015),同时本文关注点仅在不同坡位上,限制了我们从物种进化历史背景的层面上作进一步解释,因此在本文讨论中多参考物种丰富度的相关报道。本研究发现,随坡位的降低,灌丛下层草本植物群落谱系多样性呈现出先升高后降低的“单峰”变化模式。相比之下,木本植物群落的谱系多样性则与坡位没有显著相关性。这可能与不同生活型物种对环境的适应策略有关(丁洪波等, 2015)。有研究发现,木本植物群落的物种丰富度主要由冬季低温等能量气候因子所决定(Wang *et al.*, 2011; Reich *et al.*, 2012),对于草本植物群落而言,灌丛下层的微环境如光强、土壤 pH、

土壤含水量、土壤养分状况等是决定其群落物种组成的主要因素(Axmanová *et al.*, 2012; Reich *et al.*, 2012),这可能是草本植物谱系多样性随坡位下降显著变化而木本植物群落谱系多样性未表现出显著变化趋势的原因之一。Yan 等(2013)在青藏高原研究发现,草本植物群落的物种丰富度主要与可利用水分含量有关。在本文中通过多元回归分析发现,在不同坡位上土壤含水量对草本植物群落谱系多样性具有极显著影响( $P<0.01$ )。然而,不同的是, Yan 等(2013)发现,草本植物物种丰富度与水分因子正相关,而我们的研究结果刚好与之相反。这可能是不同研究角度导致的结果, Yan 等(2013)主要针对大范围植物分布规律进行研究,而本文是在坡位的角度上进行研究。在土壤含水量能满足植物正常生长的情况下,上坡位较低的土壤含水量改善土壤通气状况,加以充足的光照条件有利于土壤养分矿化,则可能优化了草本植物的生存环境;而下坡位光照条件较弱加之土壤含水量较高,影响土壤通气状况不利于营养物质矿化,可能限制了灌丛下层草本植物的生长。因此,土壤含水量可能在草本植物群落分布过程中起重要作用。

在青藏高原植物群落组成上,草本植物数量远远大于木本植物(于海彬等, 2018)。本研究中,草本物种占研究物种总数的 88.5%,而木本植物仅占 11.5%。因此,在不同坡位上,群落整体的谱系多样性分布模式主要受草本植物群落影响,其分布模式与草本植物群落类似。

#### 3.2 高寒灌丛群落谱系结构在坡位上的变化

人们普遍认为,现存的植物群落是物种进化历史和生态过程共同作用的结果(房帅等, 2014),群落谱系结构信息不仅能够将物种进化背景和生态过程结合起来,而且在分析不同生态过程对群落构建的影响时更能发挥重要作用(Webb *et al.*, 2002; Swenson *et al.*, 2011; Carlucci *et al.*, 2016)。有研究表明,剧烈的环境变化或快速的物种形成会产生聚集的谱系结构(Cardillo *et al.*, 2011)。青藏高原在中新世至上新世时期经历了快速的隆升过程(施雅风等, 1998)。这一过程不仅对区域气候产生了重要影响,而且改变了物种多样性分布格局,促进了物种的快速形成(Zhang *et al.*, 2009)。本研究发现,草本植物群落谱系结构随坡位的下降无显著变化趋势,且 80.5%群落的 NRI 指数小于 0 (谱系结构发散)(表 3),表明大多数草本植物群落由亲缘关系

较远的物种构成。这一发现与先前的研究结论不一致。这可能与草本植物自身的特征有关,草本植物往往生活周期较短、扩散能力较强,其群落组成在短期内往往具有较大的波动(Donoghue *et al.*, 2008);其次,草本植物多是地面芽或者隐芽植物,对逆境的耐受性强于木本植物(Hawkins *et al.*, 2011)。同时,由于灌丛植物的覆盖降低了来自高海拔地区对植物的冬季低温限制,减弱了高海拔生境“环境筛”的作用,从而使更多亲缘关系较疏远的物种共存。通过多元回归分析发现,土壤养分因子对草本植物群落谱系结构无显著影响。这就进一步说明草本植物群落的构建过程主要是受草本植物自身特性的影响。

木本植物群落受气候因素影响较大(Wang *et al.*, 2011; Reich *et al.*, 2012)。本研究发现,大多数(69.44%)木本植物群落的谱系结构大于0(谱系结构聚集)(表3),说明木本植物群落由亲缘关系紧密的物种构成。青藏高原严苛的环境压力(环境筛)使具有相似耐受特征的同缘关系紧密的物种保留了下来,形成聚集的谱系结构。与草本植物相比,木本植物的有机体较大,生态可塑性较差,在强烈的环境筛的作用下,更容易形成聚集的谱系结构(Farjalla *et al.*, 2012)。这一结果在一定程度上也印证了青藏高原环境巨变而导致群落谱系结构聚集的结论(Yan *et al.*, 2013)。在不同坡位上,木本植物群落的谱系结构没有显著的变化趋势,除了与青藏高原植物区系进化有关以外,还可能与不同坡位上环境因子变化差异较小有关。

在灌丛群落中,草本植物占比很高(88.5%),因此灌丛群落的谱系结构整体上表现出与草本植物群落类似的模式。Yan等(2013)发现,在青藏高原上大多数群落谱系结构表现出聚集的结构,而Vamosi等(2009)发现,研究类群越少越容易出现发散的谱系结构。因此,除了不同生活型的影响因素之外,研究所选择的类群数量的差异可能是产生两种研究结果的一个原因。

#### 4 结 论

将群落谱系的方法运用在高寒灌丛研究中,在很大程度上能增进我们对高寒灌丛群落构建、分布及其影响因子的理解。本研究通过分析高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构在不同坡位上的变化规律,发现高寒灌丛群落中不同生活型植物群落谱系多样性在坡位梯度上的变化模式不一致,灌丛群落

整体谱系多样性受草本植物群落影响较大。高寒灌丛群落构建过程可能受不同生活型植物适应策略及气候因子影响较大。由于青藏高原物种多样性丰富,特有种比例高,所以部分物种的进化信息难以通过现有的数据库获得,而基于APGIII的宏谱系树是当前群落谱系多样性研究的重要进化信息来源,该宏谱系树在整体上能够表明群落中物种之间的进化关系,尽管末端具有多歧分支;其次,物种组成数据未经多度加权,这些因素对群落谱系多样性和谱系结构会产生一定的影响,在未来的研究中应采取分辨率更加精确的谱系树同时结合物种多度数据,从而更加全面、科学地揭示植物群落分布及构建过程。

#### 参考文献

- 鲍士旦. 2010. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社.
- 慈秀芹, 李捷. 2017. 系统发育多样性在植物区系研究与生物多样性保护中的应用. *生物多样性*, 25(2): 175-181.
- 丁洪波, 吴兆录, 吕东蓬, 等. 2015. 云南东部山区不同类型次生林群落谱系结构特征. *生态学杂志*, 34(10): 2720-2726.
- 丁伊. 1984. 测坡位的方法. *林业资源管理*, (6): 48.
- 房帅, 原作强, 蔺菲, 等. 2014. 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*, 59(24): 2342-2348.
- 金一兰, 朱玲, 燕亚媛, 等. 2018. 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*, 35(2): 363-369.
- 刘晓娟, 马克平. 2015. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 45(4): 325-339.
- 彭晚霞, 宋同清, 曾馥平, 等. 2010. 喀斯特常绿阔叶混交林植物与土壤地形因子的耦合关系. *生态学报*, 30(13): 3472-3481.
- 施雅风, 李吉均, 李炳元. 1998. 青藏高原晚新生代隆升与环境变化. 广州: 广东科技出版社.
- 肖元明, 杨路存, 聂秀青, 等. 2018. 柴达木盆地荒漠灌丛群落谱系结构研究. *西北植物学报*, 38(4): 750-760.
- 于海彬, 刘林山, 陈朝, 等. 2018. 青藏高原特有种植物区系特征及多样性分布格局. *生物多样性*, 26(2): 130-137.
- 张昌顺, 谢高地, 包维楷, 等. 2012. 地形对澜沧江源区高寒草甸植物丰富度及其分布格局的影响. *生态学杂志*, 31(11): 2767-2774.
- 郑度, 赵东升. 2017. 青藏高原的自然环境特征. *科技导报*, 35(6): 13-22.
- Aldana AM, Carlucci MB, Fine PV, *et al.* 2017. Environmental filtering of eudicot lineages underlies phylogenetic clustering in tropical south American flooded forests. *Oecologia*, 183: 327-335.
- Axmanová I, Chytrý M, Zelený D, *et al.* 2012. The species

- richness-productivity relationship in the herb layer of European deciduous forests. *Global Ecology & Biogeography*, **21**: 657–667.
- Burns JH, Strauss SY. 2011. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: 5302–5307.
- Cardillo M. 2011. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: Linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical Transactions Biological Sciences*, **366**: 2545–2553.
- Carlucci MB, Seger GDS, Sheil D, et al. 2016. Phylogenetic composition and structure of tree communities shed light on historical processes influencing tropical rainforest diversity. *Ecography*, **40**: 998–1005.
- Devictor V, Moullot D, Meynard C, et al. 2010. Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: The need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, **13**: 1030–1040.
- Donoghue MJ. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**: 11549–11555.
- Elton C. 1946. Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, **15**: 54–68.
- Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**: 1–10.
- Farjalla VF, Srivastava DS, Marino NAC, et al. 2012. Ecological determinism increases with organism size. *Ecology*, **93**: 1752–1759.
- García-Camacho R, Metz J, Bilton MC, et al. 2017. Phylogenetic structure of annual plant communities along an aridity gradient: Interacting effects of habitat filtering and shifting plant-plant interactions. *Israel Journal of Plant Sciences*, **64**: 122–34.
- Hawkins BA, Weller SG. 2011. Global angiosperm family richness revisited: Linking ecology and evolution to climate. *Journal of Biogeography*, **38**: 1253–1266.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton: Princeton University Press: 340–348.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, et al. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**: 1463–1464.
- Kunstler G, Lavergne S, Courbaud B, et al. 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, **15**: 831–840.
- Letcher SG, Chazdon RL, Andrade ACS, et al. 2012. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three neotropical forest sites. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics*, **14**: 79–87.
- Li R, Kraft NJ, Yu H, et al. 2015. Seed plant phylogenetic diversity and species richness in conservation planning within a global biodiversity hotspot in eastern Asia. *Conservation Biology*, **29**: 1552–1562.
- Li XH, Zhu XX, Niu Y, et al. 2014. Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the hengduan mountains region, southwest China. *Journal of Systematics and Evolution*, **52**: 280–288.
- Li XH, Hang S. 2017. Phylogenetic pattern of alpine plants along latitude and longitude in Hengduan Mountains Region. *Plant Diversity*, **39**: 37–43.
- Méndez-Toribio M, Meave JA. 2016. Effects of slope aspect and topographic position on environmental variables, disturbance regime and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, **27**: 1094–1103.
- Reich PB, Frelich LE, Voldseth RA, et al. 2012. Understorey diversity in southern boreal forests is regulated by productivity and its indirect impacts on resource availability and heterogeneity. *Journal of Ecology*, **100**: 539–545.
- Shoener S, Chisholm C, Davies TJ. 2015. The phylogenetics of succession can guide restoration: An example from abandoned mine sites in the subarctic. *Journal of Applied Ecology*, **52**: 1509–1517.
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, et al. 2007. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, **88**: 1770–1780.
- Swenson NG, Anglada-Cordero P, Barone JA. 2011. Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **278**: 877–884.
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton University Press.
- Vamosi SM, Heard SB, Vamosi JC, et al. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, **18**: 572–592.
- Verdú M, Pausas JG. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in mediterranean basin woody plant communities. *Journal of Ecology*, **95**: 1316–1323.
- Wang D, He HL, Gao Q, et al. 2017. Effects of short-term N addition on plant biomass allocation and C and N pools of the *Sibiraea angustata* shrub ecosystem. *European Journal of Soil Science*, **68**: 212–220.
- Wang Z, Fang J, Tang Z, et al. 2011. Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **278**: 2122–2132.
- Webb CO. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist*, **156**: 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **33**: 475–505.



- Webb CO , Donoghue MJ. 2005. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Resources* , **5**: 181–183.
- Wiens JJ , Parraolea G , García-parís M , *et al.* 2007. Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical Salamanders. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* , **274**: 919–928.
- Yan Y , Xian Y , Tang Z. 2013. Patterns of species diversity and phylogenetic structure of vascular plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecology & Evolution* , **3**: 4584–4595.
- Zanne AE , Tank DC , Cornwell WK , *et al.* 2014. Corrigendum: Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature* , **506**: 89–92.
- Zhang DC , Zhang YH , Boufford DE , *et al.* 2009. Elevational patterns of species richness and endemism for some important taxa in the Hengduan mountains , southwestern China. *Biodiversity & Conservation* , **18**: 699–716.
- Zhang W , Huang D , Wang R , *et al.* 2016. Altitudinal patterns of species diversity and phylogenetic diversity across temperate mountain forests of northern China. *PLoS ONE* , **11**: e0159995.

---

作者简介 肖元明 男 ,1992 年生 博士研究生 ,主要从事全球变化与群落生态学研究。E-mail: xiaoyuanming16@163.com

责任编辑 张 敏

---