

基于功能性状及系统发育的亚高寒草甸群落构建

车应弟 刘旻霞* 李俐蓉 焦 骄 肖 卫

西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070

摘 要 为了解甘南藏族自治州亚高寒草甸植物群落在坡向梯度上的构建机制, 该文选取5个坡向的样地, 构建了植物群落系统发育树, 测定了各坡向土壤环境因子和植物叶片的功能性状, 检验了叶片功能性状的系统发育信号。结果表明: 坡向变化对土壤含水量、土壤养分含量影响显著。大部分植物的叶片特征在不同坡向的差异显著, 叶片干物质含量在南坡、西南坡较高, 比叶面积和叶片氮、磷含量在北坡和西北坡较高。叶片的磷含量具有微弱的系统发育信号, 而叶片干物质含量、比叶面积、叶片的氮含量均没表现出显著的系统发育信号。从南坡到北坡, 群落的系统发育结构由发散到聚集。生境过滤作用是南坡、西南坡群落构建的驱动因素, 种间竞争是北坡和西北坡群落构建的主要驱动力。西坡系统发育指数相反, 其构建机制比较复杂, 可能是几种机制共同作用的结果。

关键词 群落构建; 系统发育; 功能性状; 坡向; 亚高寒草甸

引用格式: 车应弟, 刘旻霞, 李俐蓉, 焦骄, 肖卫 (2017). 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, 41, 1157–1167 doi: 10.17521/cjpe.2017.0211

Exploring the community assembly of subalpine meadow communities based on functional traits and community phylogeny

CHE Ying-Di, LIU Min-Xia*, LI Li-Rong, JIAO Jiao, and XIAO Wei

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

Abstract

Aims The community assembly has been a prominent issue in community ecology. This work was intended to explore the mechanisms of the species coexistence and biodiversity in communities. Our objective was to explore the mechanisms of community assembly in subalpine meadow plant communities along slope gradients in Gannan Tibetan Autonomous Prefecture, Gansu Province, Northwest China.

Methods We selected five slope-oriented plots to construct a super-tree representing the species pool. We surveyed the leaf functional traits and soil environmental factors in different slopes. Then we tested the phylogenetic signal of leaf dry matter content (*LDMC*), specific leaf area (*SLA*), leaf nitrogen content (*LNC*) and leaf phosphorus content (*LPC*).

Important findings The changes of slope aspect had significant influence on soil water content (*SWC*) and soil nutrient content. Most of the plants leaf functional traits had significant difference along different slope aspects. The *LDMC* was higher in south and southwest slope than north slope, while *SLA*, *LNC* and *LPC* were relatively high in north and northwest slope. The *LPC* showed feeble phylogenetic signal, while *LDMC*, *SLA*, *LNC* did not have a significant phylogenetic signal. With changes in the slope aspect from south to north, community phylogenetic structure shifted from over-dispersion to clustered dispersion. In south and southwest slope, habitat filtering was the driving force for community assembly. Interspecific competition was the main driving factor for community assembly in north and northwest slope aspects. But in west slope, two indices showed contrary consequence. This means the process of community assembly in west slope was more complicated and its phylogenetic index may be the result of several mechanisms working together.

Key words community assembly; phylogenetic; functional traits; slope aspect; subalpine meadow

Citation: Che YD, Liu MX, Li LR, Jiao J, Xiao W (2017). Exploring the community assembly of subalpine meadow communities based on functional traits and community phylogeny. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1157–1167. doi: 10.17521/cjpe.2017.0211

收稿日期Received: 2017-08-10 接受日期Accepted: 2017-09-29

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xiaminl@163.com)

群落构建问题一直是群落生态学研究的重点,群落构建机制的研究旨在说明群落中物种共存和物种多样性的维持机制(Rosindell *et al.*, 2011)。群落构建理论已有近一个世纪的历史,但我们对群落构建机理仍然不很清楚(牛克昌等, 2009)。生态位理论和中性理论是两个试图从不同的角度解释群落物种多样性,从而揭示群落构建机制的基本理论(Hubbell, 2001)。近年来,尽管已有大量的基于这两个理论来探究物种多样性的研究,但对局域群落构建机制的认识仍不清晰(柴永福和岳明, 2016)。现如今,大多数生态学家致力于将这两个理论的要害结合起来构建综合模型(Gravel *et al.*, 2006; 牛克昌等, 2009),探究群落构建中随机和生态位过程。起初研究者常常采用物种多样性指标,后来有些学者提出采用种属比来反映群落物种的组成(Simberloff, 1970)。但这些都是方法都忽略了物种间进化历史对功能性状的影响,仍不能准确地揭示群落构建的成因(牛红玉等, 2011)。

Webb等(2002)在研究热带雨林群落结构中提出群落系统发育的研究方法,评估群落是否具有系统发育结构,具有什么样的系统发育结构。植物功能性状是植物为适应生存环境形成的植物形态和生理特征(孟婷婷等, 2007),其差异反映了植物自身生理过程及其对外部环境异质性的适应策略,而且能将群落结构与群落环境、生态系统过程等联系起来(孟婷婷等, 2007; 柴永福和岳明, 2016)。植物功能性状不同导致群落构建有所不同(Gerhold *et al.*, 2013)。Webb曾在群落系统发育研究中,将生态性状划分为保守性状和趋同性状(Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007) (表1)。由于物种功能性状的种内和种间变异能更有效地描述物种间的相互关系,越来越多的证据表明基于功能性状的研究方法有助于阐明生物多样性效应的潜在机制(刘晓娟和马克平, 2015)。Felsenstein (1985)提出,除了外界环境,物种进化是

影响功能性状的重要因素,亲缘关系近的物种间性状差异较小,亲缘关系较远的物种间性状差异较大。因此,在物种间性状的相关性研究中需考虑物种间的亲缘关系,即检验物种的功能性状是否表现出系统发育信号。如杨洁等(2014)关于中山常绿阔叶林的研究,选取的功能性状均具有显著的系统发育信号,表明该森林植物受系统发育进化历史的影响。功能性状是植物某一个功能方面的表现,而系统发育表现了种间总体的差异,是多个性状的综合,二者不能相互替代,故在研究中应选择将两者结合的方式推断群落的构建过程。

甘南亚高寒草甸位于青藏高原东部,生物资源丰富,是当地牧草的主产区。但由于其特殊的地理位置,极其严酷的自然环境,加之频繁的人类活动的影响,草场退化十分严重,生物多样性不断丧失,使得其生态系统非常脆弱,一旦破坏就很难恢复,因此保护亚高寒草甸草地生态系统刻不容缓。随着环境的变化,亚高寒草甸群落组成,物种多样性和物种共存方式即群落构建机制也会发生变化,这引起群落生态学家的关注。与大尺度上的纬度和海拔梯度类似,坡向梯度在数十米至数百米的小尺度上使得生境条件(光照、温度、水分及土壤养分等)发生有规律的变化。这些生境条件的变化影响植物群落的生长和分布,进而影响植被类型、群落的物种多样性等。植物的生长及群落结构又会反作用于土壤。因此,研究植物群落功能性状及功能多样性随坡向的变化规律,对于认识不同坡向上植物群落的形成和植物对复杂环境的适应,以及对高寒草甸生态系统功能和结构的维持都有重要的意义。近年来,对亚高寒草甸植物群落的研究逐渐增多,主要集中在植物分布格局(刘梦雪等, 2010)、物种多样性(董世魁等, 2017)、物种丰富度(Zhang *et al.*, 2012)、功能多样性(王海东等, 2013)、群落生产力(Liu *et al.*, 2015; 朱桂丽等, 2017)、环境因子对群落构建的影

表1 不同生态性状和群落构建过程结合的群落期望系统发育结构(引自Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)
Table 1 The expected distribution of community phylogenetic, given various community assembly processes and different evolutionary characteristic of ecological traits (after Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)

群落构建过程 Community assembly processes				生态性状的进化特征 Evolutionary characteristic of ecological trait	
				性状保守 Traits conserved	性状趋同 Traits convergent
生态位理论 Neutral theory	生境过滤 Habitat filtering			系统发育聚集 Cluster dispersion	系统发育发散 Over dispersion
	极限相似 Limiting similarity			系统发育发散 Over dispersion	系统发育聚集或随机 Clustered or random dispersion
中性理论 Neutral theory	中性作用 Neutral assembly			系统发育随机 Random dispersion	系统发育随机 Random dispersion

响, 如土壤环境、刈割、施肥(吕美强等, 2014)、营养元素的添加、人为干扰放牧(李红琴等, 2017)等方面。也有一些关于高寒草甸群落构建机制的研究, 但多选用功能性状或系统发育单一的指标(Zhang *et al.*, 2015; 肖欣爽和王刚, 2015), 鲜有结合两者来揭示群落构建机制的研究。本文将结合植物的功能性状、环境因子和群落的系统发育结构, 从进化历史和生态过程的角度, 更深入地探讨甘南亚高寒草甸群落沿坡向梯度的构建机制。这将为了解群落发展的本质, 预测群落未来的演替方向, 为当地生态环境进行保护以及合理的开发利用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验样地概况

野外试验样地位于青藏高原东缘的兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站附近(34.54° N, 102.49° E)。这里平均海拔2 900–3 000 m, 气候寒冷湿润。年平均气温2 °C, 年降水量为557.8 mm, 降水集中于6–8月, 雨热同期。主要植被类型为亚高寒草甸, 土壤为亚高寒草甸土。

1.2 样方设计和调查

2016年在植物生长的旺盛期7、8月进行野外取样。通过360°电子罗盘坡向定位, 依次将所选山坡分为5个坡向, 即南坡(0°)、西南坡(45°)、西坡(90°)、西北坡(135°)、北坡(180°)。在各坡向样地顺着山体垂直的方向设置两行样方, 间距3 m, 每行4个, 大小为50 cm × 50 cm, 每个样方间的距离是1 m。调查统计样方内植物的数量、高度、盖度等。选取各样地的优势物种, 测定其叶片性状。在每个样方内取0–20 cm深的土壤用于后续试验。

1.3 研究方法

1.3.1 植物功能性状的测定

本文选用4个与光照和土壤含水量相关的植物功能性状, 即比叶面积、叶干物质含量、叶片氮含

量、叶片磷含量。其中比叶面积是衡量物种生长状况和光能利用效率的重要指标, 叶干物质含量主要反映植物营养元素的保持能力, 氮、磷元素在植物的新陈代谢中起着非常重要的作用, 对光合速率有重要影响。在所选样地取每个物种3–5片成熟展开的叶(取样物种覆盖度为90%–95%), 用扫描仪扫描后保存图像, 用软件ImageJ进行叶面积计算。比叶面积(*SLA*)的计算公式如下: $SLA = Area_l / Drymass_l$, 其中 $Area_l$ 为叶面积, $Drymass_l$ 为叶片干质量。叶干物质含量(*LDMC*) = 叶片干质量/叶片鲜质量。其余叶片烘干磨成细粉, 用凯氏法测定叶片全氮含量; 用钼锑抗比色法测定叶片全磷含量。每个样方中所测物种的功能性状都用相对多度来计算, 物种功能性状的群落加权平均值(*CWM*)的计算公式如下:

$$CWM_i = \sum_{i=1}^n D_i \times Trait_i \tag{1}$$

式中, *CWM_i*表示所测物种*i*功能性状的群落加权平均值, *D_i*表示物种*i*的相对多度, *Trait_i*表示物种*i*的平均功能性状值。

1.3.2 土壤理化性质的测定

用烘干法测定土壤含水量, 并重复3次。用凯氏法测定土壤全氮含量; 用钼锑抗比色法测定土壤全磷含量; 用重铬酸钾容量法(外加热法)测定土壤有机碳含量。

1.4 数据计算和分析

1.4.1 群落系统发育

以Webb (2000)的试验方法构建群落系统发育树。将样方中所有物种的科属种名称按所要求的格式输入phyloomatic在线软件中, 会自动输出由其样方物种构建的系统发育树(Webb, 2000; Webb & Donoghue, 2005; Webb *et al.*, 2008)。运用这个软件可对已输出的进化树拟合枝长, 生成一个矫正过分枝长度的谱系树。然后计算每个样地的Faith (1992)谱系多样性指数(*PD*)。分析物种在进化树中的位置,

表2 研究区样地概况
Table 2 The information of plots in study area

坡向 Aspect	海拔 Altitude (m)	纬度 Latitude (° N)	经度 Longitude (° E)	坡度 Gradient (°)	坡向定位 Aspect orientation (°)
南坡 South slope	3 034	34.65	102.53	32	44
西南坡 Southwest slope	3 032	34.65	102.53	27	88
西坡 West slope	3 031	34.65	102.53	24	132
西北坡 Northwest slope	3 038	34.65	102.53	20	176
北坡 North slope	3 042	34.65	102.53	22	220

计算物种间的谱系距离。假设物种分布随机,在随机模型下将谱系距离标准化,从而获得群落系统发育结构指数,即净亲缘关系指数(NRI)和最近亲缘关系指数(NTI)。其中 NRI 是指群落中所有物种对的平均谱系距离(MPD),而 NTI 是群落中所有物种的最近相邻谱系距离的平均值($MNTD$)。群落系统发育结构指数的计算公式如下:

$$NRI_s = -1 \times \frac{MPD_s - MPD_{nds}}{SD(MPD_{nds})} \quad (2)$$

$$NTI_s = -1 \times \frac{MNTD_s - MNTD_{nds}}{SD(MPD_{nds})} \quad (3)$$

式中, NRI_s 和 NTI_s 是样方群落系统发育结构指数, MPD_s 和 $MNTD_s$ 分别表示平均谱系距离的观测值和最近相邻谱系距离的观测平均值,而 MPD_{nds} 和 $MNTD_{nds}$ 表示在软件间中随机模拟出的平均谱系距离和最近相邻谱系距离的平均值。

为了衡量群落的谱系结构,通常采用与零模型比较的方法。本文选用Phylocom软件中的2号模型。该模型中每一个样地中的种均为随机从谱系库中抽取,保留了每个样地的物种丰富度,但是每个样地出现的种被随机化。例如,对于一块样地,物种是从谱系库中不放回抽取。若 NRI_s 和 NTI_s 值大于零模型,则表示该样方群落的系统发育结构聚集;若 NRI_s 和 NTI_s 值小于零模型,则表示该样方群落的系统发育结构发散;若 NRI_s 和 NTI_s 值等于零模型,则表示该样方群落的系统发育结构随机。Phylocom软件在计算 NRI_s 和 NTI_s 值时,会默认将观测值与模拟值比较999次,如果观测值大于或小于模拟值的次数达到975次以上,就认为所测样方具有显著的系统发育结构,即 $p < 0.05$ 。最后运用student t 检验判断每个坡向群落系统发育结构不显著的样方偏离零假设的显著性。

1.4.2 功能性状的系统发育信号检验

本文采用Blomberg等(2003)提出的 K 值法检验功能性状的系统发育信号强度。若 $K = 1$,则表明该功能性状表现出按布朗运动模型的方式进化;若 $K < 1$,则表示功能性状表现出的系统发育信号比按布朗运动模型进化弱;若 $K > 1$,则表示功能性状表现出的系统发育信号比按布朗运动模型方式进化强。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,就认为功能性状表现出显著的系统发育信号($p < 0.05$)。

2 结果和分析

2.1 不同坡向环境因子的变化

由图1A可知,土壤含水量在各个坡向间差异显著。从南坡到西北坡,土壤含水量依次上升,在西北坡达到最大值(37.92%),随后又开始递减,其中,南坡的土壤含水量最低(17.74%)。土壤有机碳和土壤全氮含量在各坡向上差异显著,且具有相同的变化趋势,西南坡的含量最低(土壤有机碳含量 $62.13 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、土壤全氮含量 $3.85 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),北坡的含量最高(土壤有机碳含量 $101.63 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、土壤全氮含量 $5.03 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),从西南坡到北坡土壤有机碳和土壤全氮含量呈上升趋势(图1B、1D)。从南坡到西坡土壤全磷含量先升后降(图1C),到西坡值最低($0.4 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),随后呈增长趋势,北坡含量最高,为 $0.68 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

2.2 植物群落组成

本研究共调查到21科48属60种物种,其中南坡21种,西南坡32种,西坡35种,西北坡39种,北坡41种。南坡优势种有矮生嵩草(*Kobresia humilis*)和少花米口袋(*Gueldenstaedtia verna*),西南坡优势种为矮生嵩草,西坡优势种有圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*),西北坡和北坡的优势种为金露梅(*Potentilla fruticosa*)。矮生嵩草、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、少花米口袋和狼毒(*Stellera chamaejasme*)为5个坡向的共有种。

2.3 植物的功能性状沿坡向梯度的变化

由图2可知,在不同的坡向上,植物的各功能性状差异显著。其中叶干物质含量在南坡、西南坡最高,西北坡含量最低。 SLA 、叶片氮、磷含量沿坡向变化趋势相同,从南坡到北坡,其值呈先增大后减小的趋势,在西北坡达到最大。

2.4 系统发育信号

由表3可知,植物叶干物质含量、 SLA 、叶片氮含量、叶片磷含量等4个功能性状的 K 值均小于1,说明功能性状表现出的系统发育信号强度比按布朗运动模型进化弱,这4种功能性状都没有较强的系统发育保守性。叶片磷含量表现出微弱的系统发育信号, $p < 0.05$,而其他所选功能性状均未检测到明显的系统发育信号($p > 0.05$),表明4种功能性状受物种的进化历史影响不大。

2.5 群落系统发育结构沿坡向的变化

基于APGIII数据和60个物种构建的系统发育树如图3所示,各分支长度代表物种的进化历史。由

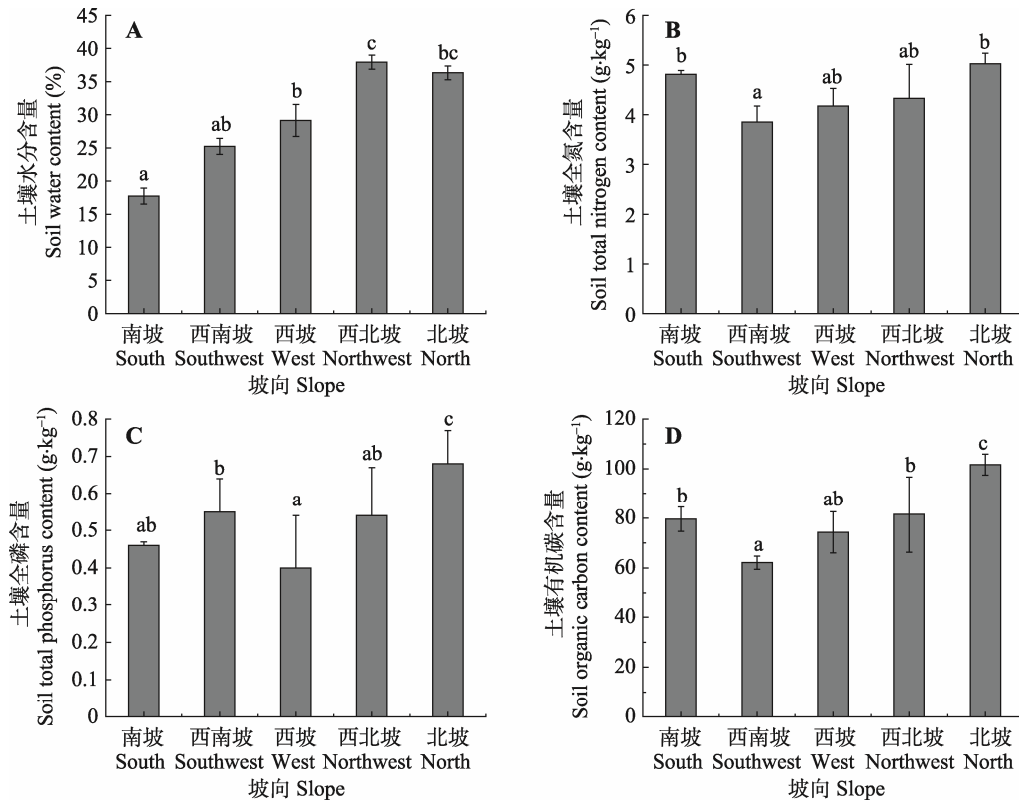


图1 不同坡向土壤环境因子的变化(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示坡向间差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 1 Variation on soil environmental factors in different slope aspect (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant difference among different slope aspects ($p < 0.05$).

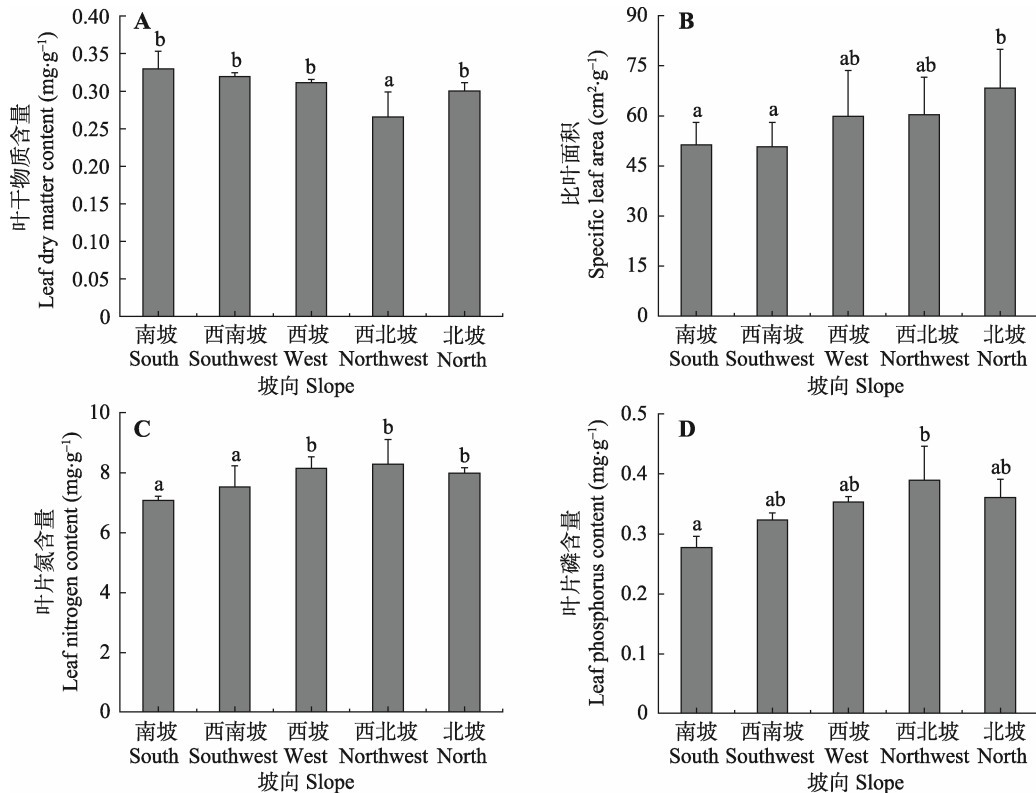


图2 植物功能性状沿坡向变化(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示坡向间差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 2 Variation of plant functional traits in different slope aspects (mean ± SD). Different lowercase letters indicate significant difference among different slope aspects ($p < 0.05$).

表3 甘南藏族自治州亚高寒草甸植物功能性状的系统发育信号
Table 3 The phylogenetic signal of plants functional traits in subalpine meadow communities in Gannan Tibetan Autonomous Prefecture

功能性状 Functional traits	物种数 Species No.	K值 K value	P
叶干物质含量 Leaf dry matter content (mg·g ⁻¹)	60	0.378	0.259
比叶面积 Specific leaf area (cm ² ·g ⁻¹)	60	0.352	0.167
叶片氮含量 Leaf nitrogen content (mg·g ⁻¹)	60	0.412	0.135
叶片磷含量 Leaf phosphorus content (mg·g ⁻¹)	60	0.235	0.040

图4可知,从南坡到北坡,各样方生境内的物种数逐渐增多,分别为21、32、35、39、41种。谱系多样性指数 PD 也随坡向变化逐渐增大。对谱系多样性指数 PD 与样方内的物种数进行相关性分析,发现两者极显著正相关。系统发育指数 NRI 和 NTI 沿坡向有相同的变化趋势。从南坡到北坡,样方群落的系统发育发散程度逐渐降低。西坡样方群落的系统发育指数结果表现不一致,其中 NRI 表现出小于零假设的趋势,代表西坡样方群落的系统发育结构发散,而 NTI 表现出大于零假设的趋势,代表系统发育结构聚集。西北坡与北坡的系统发育指数相同,均大于零假设期望值,系统发育结构聚集。而南坡、西南坡的系统发育指数均小于零假设期望值,系统发育结构发散。对于各坡向样方群落系统发育结构不显著的群落进行 t 检验,发现均未表现出显著偏离零假设的趋势。

3 讨论和结论

环境因子和光照是影响亚高寒草甸坡向生境的主要环境条件。坡向的变化对土壤含水量、土壤养分(碳、氮、磷)等都有显著影响(图1)。土壤含水量从南坡到北坡先增加后减少,在西北坡达到最大值,这与宫晓和王刚(2015)、刘旻霞和马建祖(2012)指出的土壤含水量随着坡度的变化从南坡到北坡呈上升的趋势有所不同。这可能是因为西北坡光照较弱且光照时间短,水分蒸发量较小,且生长有金露梅等大量的灌木,具有一定的保水性,水分不易蒸发,因而土壤含水量相对较多。北坡的土壤养分含量最高,这与Gong等(2008)的研究结论一致。西南坡和西坡的碳、氮含量较低,磷含量在南坡和西坡较低。这可能是因为西南坡和西坡为南北坡的生境过渡带,受外界干扰大,风蚀严重,从而导致土壤养分流失

严重。

如图2可知,大部分植物的叶片功能性状在不同坡向间差异显著,其中叶干物质含量在南坡、西南坡较高, SLA 和叶片氮、磷含量在北坡、西北坡较高。这是由于 SLA 是衡量物种的生长状况和光能利用效率的重要指标,在阳坡,因为土壤含水量较低,温度和光照度较高,蒸发量大,养分含量低,所以物种生长速率慢, SLA 较小,且叶片营养元素较低。

土壤含水量与 SLA 以及叶片N含量在坡向上均有相同的变化趋势,与叶干物质含量的变化趋势相反(图1,图2)。从南坡到北坡各样方生境内的物种数逐渐增多(图4),这与聂莹莹等(2010)的研究结果一致,即物种的多样性与光照和土壤温度负相关,与土壤含水量正相关。综上所述,土壤含水量是坡向多种环境因子中最主要的限制因子,这与刘旻霞等(2013)和卢孟孟等(2014)的研究结果一致。本文选用叶干物质含量、 SLA 、叶片氮含量、叶片磷含量4种功能性状,来检验甘南藏族自治州亚高寒草甸植物群落的功能性状的系统发育信号。结果表明:只有植物叶片磷含量表现出微弱的系统发育信号,其余功能性状表现出的系统发育信号强度比按布朗运动模型进化弱,都没有较强的系统发育保守性,系统发育信号都不显著,表明4种功能性状受物种进化历史的影响不大(表3)。Liu等(2015)对亚高寒草甸的研究表明,只有部分功能性状,如叶片磷含量、植物高度有微弱的系统发育信号,叶片氮含量、 SLA 、平均种子质量等均未检测到显著的系统发育信号,我们的研究结果与之较一致。宫晓和王刚(2015)在坡向梯度研究中发现 SLA 和稳定碳同位素都没有显著的系统发育信号。Ding等(2012)和Swenson (2013)的研究表明并不是所有的功能性状都会表现出显著的系统发育信号。而在沿海拔梯度对植物群落的研究中,试验所选功能性状均具有显著的系统发育信号(曹科等, 2013; 房帅等, 2014; 杨洁等, 2014)。因此我们推测,在坡向这样的微生境梯度上,植物功能性状受物种进化历史的影响不是很大,没有表现出明显的系统发育信号。

本研究结果表明,各坡向物种数与系统发育多样性指数有相同的变化趋势,即从南坡到北坡,物种数增多,系统发育指数也增大(图4A, 4B),这与Honorio Coronado等(2015)的研究结果一致。由图4可知,南坡的植物群落的系统发育结构聚集,西南

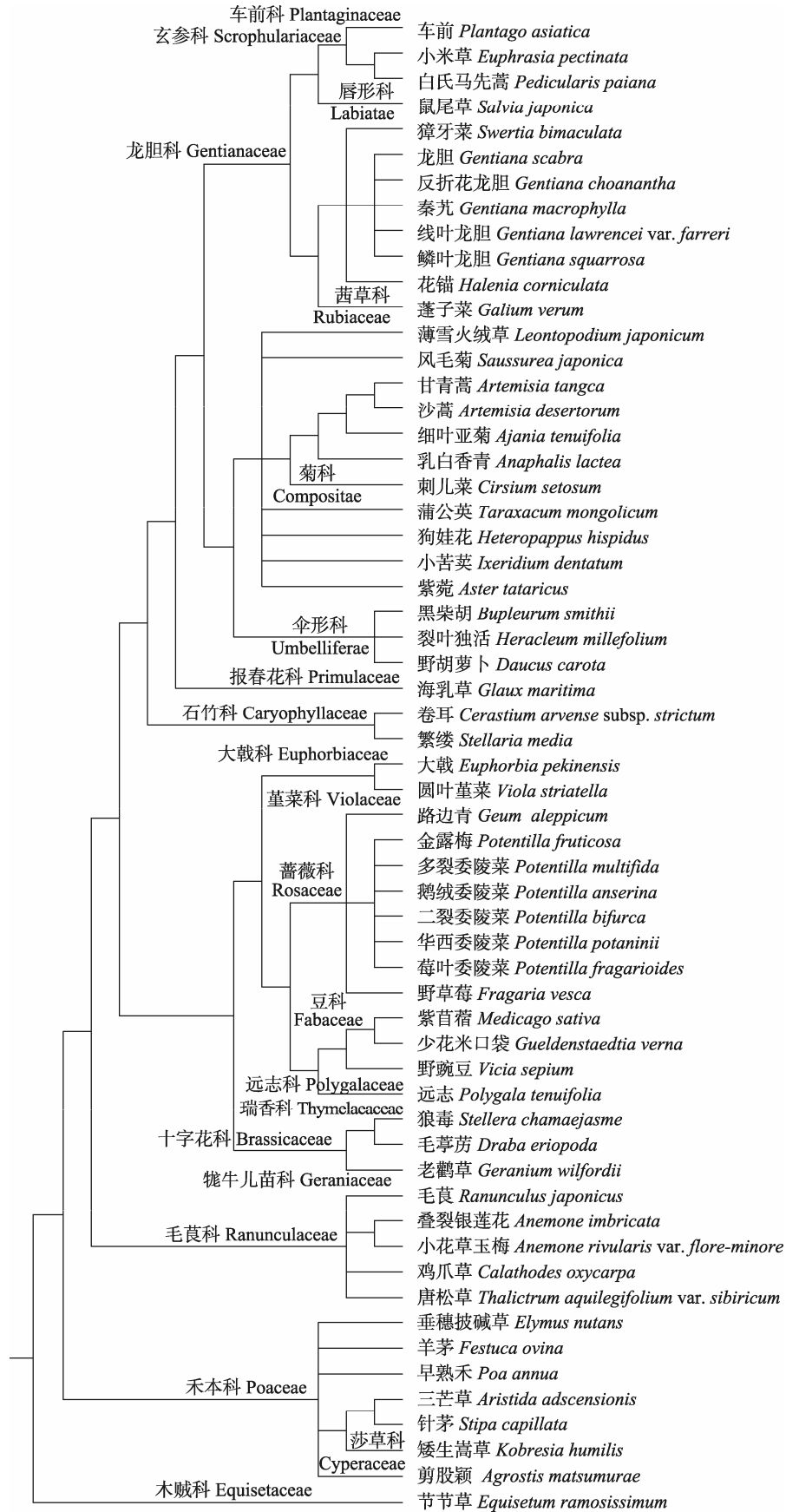


图3 甘南藏族自治州亚高寒草甸基于坡向样地60个物种构建的群落系统发育树。
Fig. 3 A super-tree representing the 60 species based on slope-oriented plots in subalpine meadow communities in Gannan Tibetan Autonomous Prefecture.

doi: 10.17521/cjpe.2017.0211

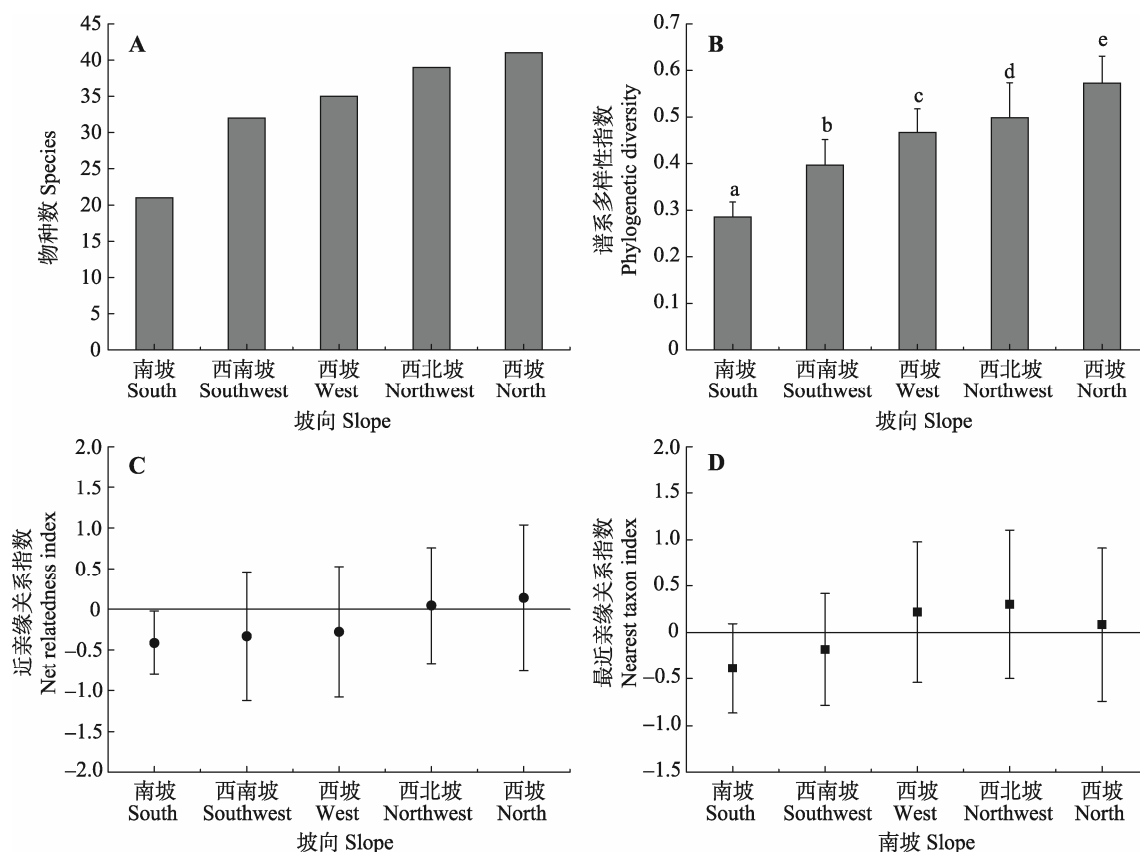


图4 不同坡向生境内的物种数、谱系多样性指数及系统发育指数(平均值±标准偏差)。不同小写字母表示坡向间差异显著 ($p < 0.05$)。

Fig. 4 Variation of species, phylogenetic diversity and community phylogenetic relatedness along slope aspect (mean \pm SD). Different lowercase letters indicate significant difference among different slope aspects ($p < 0.05$).

坡的植物群落系统发育结构发散, 且从西南坡到北坡发散程度逐渐降低。在西坡, 两种群落的系统发育指数并不一致, *NRI*表现出西坡群落系统发育聚集, *NTI*则表现出系统发育发散。宫晓和王刚(2015)在分析沿坡向梯度植物群落的系统发育结构时发现西坡和西北坡的两种系统发育指数也不一致。西坡两种系统发育指数结果不同, 可能有两种解释: 可能是由于西坡属于南北坡的坡向过渡带, 环境条件和种间竞争共同影响了该坡群落构建过程; 也可能是由于两种系统发育指数的侧重点不同, *NRI*亲缘关系是基于群落整体水平的, 反映的是整个系统发育树的发育模式, 而*NTI*亲缘关系是基于系统进化树末端的最近的系统发育关系(Kraft *et al.*, 2007)。

综合环境因子、功能性状和系统发育结果(图1–4; 表3), 我们可以看到, 植物叶片功能性状随坡向呈现出有规律的变化, 系统发育结构随着坡向梯度的变化表现出发散程度逐渐降低的规律。从表3可知, 本研究中所选功能性状的*K*值均小于1, 故功能性状表现出的系统发育信号强度比按布朗运动模型进化

弱, 都没有较强的系统发育保守性, 因此甘南藏族自治州高寒草甸植物群落的生态性状趋同。从系统发育角度看, 南坡和西南坡植物群落系统发育结构发散, 故该坡向植物群落的构建过程主要是生境过滤。从功能性状角度看, 南坡和西南坡土壤含水量低, 土壤养分含量较少, 且光照强, 生存环境恶劣不利于植物生长, 生境内的物种类型少, 植物叶片的*SLA*、叶片氮、磷含量较低, 表明物种生长状况受环境影响较大, 这与肖欣爽和王刚(2015)的研究结果一致, 即环境过滤是阳坡群落构建的主要过程。西北坡和北坡*NRI*和*NTI*指数都表现出了聚集的倾向, 表明极限相似性是西北坡和北坡植物群落构建的主驱动力。与南坡和西南坡相比, 西北坡和北坡土壤含水量和土壤养分含量高, 适宜大多数植物生存, 环境对植物共存方式的影响逐渐减弱, 生物间的相互作用愈加增强。西坡群落的系统发育指数不一致, 表现出随机的趋势, 但这不一定是中性作用导致的。因为除了生境过滤和竞争排斥, 其他的生态过程也会影响群落的物种多样性格局, 如生物间

的捕食、互利共生、促进等作用, 这可能是由几种驱动机制共同作用的结果(牛红玉等, 2011)。

本研究结合植物功能性状和群落谱系结构揭示了亚高寒草甸群落物种的共存方式, 得出以下结论: 物种的多样性与光照和土壤温度呈负相关关系, 与土壤含水量呈正相关关系, 物种多样性与系统发育多样性往往有着显著的正相关关系。生境过滤是南坡和西南坡植物种共存的主要机制; 北坡和西北坡生境过滤作用逐渐减弱, 物种共存的主要机制是极限相似性; 而西坡的结果表明, 过渡区的群落构建过程比较复杂, 需做进一步的研究。利用群落系统发育结合植物功能性状探讨群落的构建过程, 对于了解物种共存及维持生物多样性具有重要意义。但本文仅从植物功能性状和系统发育方面来探讨群落的构建机制, 对于西坡这种生境过渡区域, 并不能准确地揭示其群落构建过程。在以后的研究中, 应结合其他的生态过程, 从多维度分析植物群落的构建机制。

基金项目 国家自然科学基金(31360114和31760135)。

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

- Blomberg SP, Garland T, Ives AR (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution, International Journal of Organic Evolution*, 57, 717–745.
- Cao K, Rao MD, Yu JZ, Liu XJ, Mi XC, Chen JH (2013). The phylogenetic signal of functional traits and their effects on community structure in an evergreen broad-leaved forest. *Biodiversity Science*, 21, 564–571. (in Chinese with English abstract) [曹科, 饶米德, 余建中, 刘晓娟, 米湘成, 陈建华 (2013). 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响. 生物多样性, 21, 564–571.]
- Chai YF, Yue M (2016). Research advances in plant community assembly mechanisms. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 4557–4572. (in Chinese with English abstract) [柴永福, 岳明 (2016). 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 36, 4557–4572.]
- Ding Y, Zang R, Letcher SG, Liu S, He F (2012). Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests. *Oikos*, 121, 1263–1270.
- Dong SK, Tang L, Zhang XF, Liu SL, Liu QR, Su XK, Zhang Y, Wu XY, Zhao ZZ, Li Y, Sha W (2017). Relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 1472–1483. (in Chinese with English abstract) [董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威 (2017). 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 37, 1472–1483.]
- Fang S, Yuan ZQ, Lin F, Ye J, Hao ZQ, Wang XG (2014). Functional and phylogenetic structures of woody plants in broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountains. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2342–2348. (in Chinese with English abstract) [房帅, 原作强, 蔺非, 叶吉, 郝占庆, 王绪高 (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, 2342–2348.]
- Faith DP (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Felsenstein J (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125, 1–15.
- Gerhold P, Price JN, Pussa K, Kalamess R, Aher K, Kaasik A (2013). Functional and phylogenetic community assembly linked to changes in species diversity in a long-term resource manipulation experiment. *Journal of Vegetation Science*, 24, 843–852.
- Gong X, Brueck H, Giese KM, Zhang L, Sattelmacher B, Lin S (2008). Slope aspect has effects on productivity and species composition of hilly grassland in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 72, 483–493.
- Gong X, Wang G (2015). Based on trait and community phylogenetic community assembly along a slope aspect gradient in an alpine meadow. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201509-182>. Cited: 2017-02-15. (in Chinese with English abstract) [宫晓, 王刚 (2015). 沿坡向梯度亚高寒草甸基于功能性状和群落系统发育结构的群落构建机制. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201509-182>. 引用日期: 2017-02-15.]
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2006). Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. *Ecology Letters*, 9, 399–409.
- Honorio Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J, Lewis SL, Alexiades MN (2015). Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions*, 21, 1295–1307.
- Hubbell SP (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Kraft NJ, Cornwell WK, Webb CO, Ackerly DD (2007). Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, 170, 271–283.
- Li HQ, Mao SJ, Zhu JB, Yang YS, He HD, LI YN (2017). Eff-

doi: 10.17521/cjpe.2017.0211

- ects of grazing intensity on the ecological stoichiometry characteristics of alpine meadow. *Pratacultural Science*, 34, 449–455. (in Chinese with English abstract) [李红琴, 毛绍娟, 祝景彬, 杨永胜, 贺慧丹, 李英年 (2017). 放牧强度对高寒草甸群落碳氮磷化学计量特征的影响. *草业学报*, 34, 449–455.]
- Liu JJ, Zhang X, Song F, Zhou S, Cadotte MM, Bradshaw CJ (2015). Explaining maximum variation in productivity requires phylogenetic diversity and single functional traits. *Ecology*, 96, 176–183.
- Liu MX, Liu JJ, Du XG, Zhang XG (2010). Fitting different models to species abundance distribution patterns in three plant communities in sub-alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 6935–6942. (in Chinese with English abstract) [刘梦雪, 刘佳佳, 杜晓光, 郑小刚 (2010). 亚高寒草甸不同生境植物群落物种多度分布格局的拟合. *生态学报*, 30, 6935–6942.]
- Liu MX, Ma JZ (2012). Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China. *Chinese of Applied Ecology*, 23, 3295–3300. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 马建祖 (2012). 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应. *应用生态学报*, 23, 3295–3300.]
- Liu MX, Wang G, Sheng HM (2013). Environmental factors characteristic of sunny and shady slope gradients in relation to above-ground biomass and species richness in an alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 49, 76–81. (in Chinese with English abstract) [刘旻霞, 王刚, 盛红梅 (2013). 高寒草甸阳坡-阴坡梯度上环境因子特征及其与地上生物量和物种丰富度的关系. *兰州大学学报(自然科学版)*, 49, 76–81.]
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 45, 325–339. (in Chinese with English abstract) [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, 325–339.]
- Lu MM, Huang XC, Ci XQ, Yang GP, Li J (2014). Phylogenetic community structure of subtropical forests along elevational gradients in Ailao Mountains of Southwest China. *Biodiversity Science*, 22, 438–448. (in Chinese with English abstract) [卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 杨国平, 李捷 (2014). 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*, 22, 438–449.]
- Lü MQ, Zhu ZH, Li YN, Yao TH, Pan SY, Kong BB (2014). Assembly patterns of plant functional traits in alpine meadow under disturbances by mowing and fertilization. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 916–928. (in Chinese with English abstract) [吕美强, 朱志红, 李英年, 姚天华, 潘石玉, 孔彬彬 (2014). 刈割与施肥干扰下高寒草甸植物功能性状的构建模式. *植物生态学报*, 38, 916–928.]
- Meng TT, Ni J, Wang GH (2007). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 150–165. (in Chinese with English abstract) [孟婷婷, 倪健, 王国宏 (2007). 植物功能性状与环境与生态系统. *植物生态学报*, 31, 150–165.]
- Nie YY, Li XE, Wang G (2010). Variation mode of α diversity and β diversity of plant community of different habitat gradients from south-facing slope to north-facing slope and its relation with different environmental factors. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 46, 73–79. (in Chinese with English abstract) [聂莹莹, 李新娥, 王刚 (2010). 阳坡—阴坡生境梯度上植物群落 α 多样性与 β 多样性的变化模式与环境因子的关系. *兰州大学学报: 自然科学版*, 46, 73–79.]
- Niu HY, Wang ZF, Lian JY, Ye WH, Shen H (2011). New progress in community assembly: Community phylogenetic structure combining evolution and ecology. *Biodiversity Science*, 19, 275–283. (in Chinese with English abstract) [牛红玉, 王峥嵘, 练琚愉, 叶万辉, 沈浩 (2011). 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*, 19, 275–283.]
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009). Community assemble: The relative important of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009). 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Rosindell J, Hubbell SP, Etienne RS (2011). The unified neutral theory of biodiversity and biogeography, at age ten. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 340–348.
- Simberloff DS (1970). Taxonomic diversity of island biotas. *Evolution*, 24, 23–47.
- Swenson NG (2013). The assembly of tropical tree communities—The advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 36, 264–276.
- Wang HD, Zhang LL, Zhu ZH (2013). Effects of clipping and fertilizing on the relationships between species diversity and ecosystem functioning and mechanisms of community stability in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 279–295. (in Chinese with English abstract) [王海东, 张璐璐, 朱志红 (2013). 刈割、施肥对高寒草甸物种多样性与生态系统功能关系的影响及群落稳定性机制. *植物生态学报*, 37, 279–295.]
- Webb CO (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, Mcpeck MA, Donoghue MJ (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 Notes*, 5, 181–183.

- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008). Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Xiao XS, Wang G (2015). Based on trait and community phylogeny community assembly along a slope aspect gradient in an alpine meadow. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201510-12>. Cited: 2017-02-15. (in Chinese with English abstract) [肖欣爽, 王刚 (2015). 基于功能性状的亚高寒草甸阳坡-阴坡生境梯度上群落构建机制的研究. <http://www.paper.edu.cn/releasepaper/content/201510-125>. 引用日期: 2017-02-15.]
- Yang J, Lu MM, Cao M, Li J, Lin LX (2014). Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2349–2358. (in Chinese with English abstract) [杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 李捷, 林露湘 (2014). 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, 59, 2349–2358.]
- Zhang H, John R, Peng ZC, Yuan JL, Chu CG, Du GZ, Zhou SR (2012). The relationship between species richness and evenness in plant communities along a successional gradient: A study from sub-alpine meadows of the eastern Qinghai-Tibetan Plateau, China. *PLOS ONE*, 7, e49024. doi: 10.1371/journal.pone.0049024.
- Zhang H, Qi W, John R, Wang WB, Song FF, Zhou SR (2015). Using functional trait diversity to evaluate the contribution of multiple ecological processes to community assembly during succession. *Ecography*, 38, 1176–1186.
- Zhu GL, Li J, Wei XH, He NP (2017). Longitudinal patterns of productivity and plant diversity in Tibetan alpine grasslands. *Journal of Natural Resources*, 32, 210–222. (in Chinese with English abstract) [朱桂丽, 李杰, 魏学红, 何念鹏 (2017). 青藏高寒草地植被生产力与生物多样性的经度格局. 自然资源学报, 32, 210–222.]

责任编辑: 周淑荣 责任编辑: 王 葳

