



阿拉善荒漠灌丛群落谱系结构及其影响因子

闫瑞亚, 娄安如*

(北京师范大学生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学 生命科学院, 北京 100875)

摘要: 为探究阿拉善荒漠灌丛群落的构建机制, 该研究选取净亲缘关系指数 (NRI) 作为谱系结构指数, 在对阿拉善荒漠灌丛群落野外调查的基础上, 以群落物种组成为基础数据, 计算各样地群落的 NRI, 并分析 NRI 在经纬度梯度上的变化趋势及其与土壤因子和水热因子的关系。结果表明: (1) 阿拉善荒漠灌丛群落谱系结构在阿拉善高原东南部以发散状态为主, 在阿拉善高原西部和北部地区以聚集状态为主。 (2) 阿拉善荒漠灌丛群落的 NRI 随经度的升高而减小, 随纬度的升高而增大。 (3) 阿拉善荒漠土壤质地、土壤容重、土壤 pH 值和土壤有机碳含量与其群落谱系结构均无显著相关性; 在降水因子和温度因子中, 与群落谱系结构相关系数最大的分别为年降水量和年温度变化范围 (最暖月最高温与最冷月最低温的差值), 其中: 年降水量与 NRI 呈显著负相关关系, 年温度变化范围与 NRI 呈显著正相关关系, 且最暖月最高温和最冷月最低温与 NRI 均有显著相关性, 推测年温度变化范围对阿拉善灌丛群落谱系结构的影响是通过最暖月最高温和最冷月最低温起作用的。研究发现, 阿拉善高原东南部区域的荒漠灌丛群落构成主要受竞争排斥的作用, 其西部和北部地区的群落构成主要受环境过滤的影响; 阿拉善荒漠灌丛群落的谱系结构主要受年降水量和极端温度的影响。

关键词: 阿拉善荒漠区; 灌丛群落谱系结构; 经纬度梯度; 水热因子; 土壤因子

中图分类号: Q948.11

文献标志码: A

Phylogenetic Structure of Shrub Community in Alxa Desert and Its Environmental Determinants

YAN Ruiya, LOU Anru*

(Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Ministry of Education, College of Life Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: To explore the construction mechanism of shrub communities in Alxa Desert, we quantified the phylogenetic structure of each assemblage in Alxa Desert using net relatedness index (NRI) and analyzed the variation pattern of NRI along longitude and latitude gradient and the relationship between NRI and soil factors and hydrothermal factors. The results were as follows: (1) the shrub communities in the southeast of Alxa plateau were mainly phylogenetically overdispersed, and in contrast, the shrub communities in the west and north of Alxa plateau were mainly phylogenetically clustered. (2) NRI of the shrub communities in Alxa Desert decreased with increasing longitude and decreasing latitude. (3) In Alxa Desert, the soil texture, soil bulk density, soil pH value and soil organic carbon content had no significant influence on the phylogenetic structure of the shrub communities. Annual precipitation and temperature an-

收稿日期: 2019-07-30; 修改稿收到日期: 2019-10-09

基金项目: 国家重点研发计划 (2016YFC0501001)

作者简介: 闫瑞亚 (1988—), 女, 在读博士研究生, 主要从事干旱区植物生态学研究。E-mail: yruiya@126.com

* 通信作者: 娄安如, 教授, 博士生导师, 主要从事植被生态学、植物种群生态学与生态系统生态学的研究。E-mail: louanru@bnu.edu.cn

nual range (The difference of the extreme maximum temperature and extreme minimum temperature) were the most correlated factors with the phylogenetic structure of shrub communities in Alxa Desert among the precipitation factors and temperature factors, respectively. Annual precipitation was negatively correlated with NRI, and temperature annual range was positively correlated with NRI. The extreme maximum temperature and extreme minimum temperature showed significant correlation with NRI. Based on these analyses, we speculated that temperature annual range influenced the phylogenetic structure of shrub communities through the extreme minimum temperature and extreme maximum temperature. Studies showed the shrub communities in the southeast of Alxa plateau were mainly affected by interspecific competition and the shrub communities in the west and north of Alxa plateau were mainly structured by environmental filtration, and that the phylogenetic structure of shrub communities in Alxa Desert were mainly affected by annual precipitation and the extreme temperatures.

Key words: Alxa Desert; phylogenetic structure of shrub community; latitudinal and longitudinal gradient; hydrothermal factors; soil factors

群落物种多样性的形成和维持机制一直是群落生态学中的研究热点^[1-6]。关于解释群落构建的理论,目前较普遍的有生态位理论^[1,7-9]和中性理论^[5],前者认为竞争排斥(生物因素)和环境过滤(环境因素)两个相反的生态学过程是群落组成的驱动力^[10]。竞争排斥是指生态位相同的物种因竞争相同的资源而不能共存,而且同一物种个体间的密度制约也属于竞争排斥的一种^[10]。环境过滤是指群落中相同生境会筛选出适应能力相近和生态位相近的物种^[11]。而中性理论则认为群落中同一营养级的所有个体在生态位上等价,群落构建是随机过程^[5,12]。随着分子生物学和相关技术的发展,Webb^[13]提出应用群落谱系结构(phylogenetic structure)判定群落在进化历史上经历的生态过程。该方法以生态位保守假说(nich conservatism)为理论基础,即物种或支系(clade)的生态位及有关生态特征在演化过程中具有保守性,亲缘关系相近的物种或支系,其生态位也越相似^[14-17]。因此,在以竞争排斥为主导因素的群落中,生态位较远的物种才能共存,谱系结构要比随机模型扩散(phylogenetic overdispersion),在环境过滤为主导因素的群落中,生态位相近的物种才可共存,谱系结构要比随机模型聚集(phylogenetic clustering),若群落中每个个体生态位等价,群落构建为随机过程,则群落谱系结构与随机模型无显著性差异^[9,18]。

目前已有许多应用谱系结构解释群落构建的研究,例如 Silva^[18]发现巴西南部热带稀树草原群落谱系结构发散,推测竞争排斥在该地区的群落构建中起主要作用。Swenson 等^[19]通过研究热带森林的群落谱系结构与空间尺度和植物径级的关系,发现小尺度空间和大径级个体的群落中谱系结构发

散,竞争排斥起主要作用。Li 等^[20]通过研究横断山植物群落谱系结构沿海拔的变化趋势,发现在海拔 3 000~3 600 m 的植物群落谱系结构呈发散状态,群落主要受竞争排斥的作用;在海拔 3 600~4 300 m 的森林-灌丛的过渡区,植物群落谱系结构随机,群落受竞争排斥和生境过滤的综合作用;在海拔 4 500~5 500 m 的植物群落谱系结构聚集,生境过滤对群落起主要作用。除此之外,在生物多样性保护方面也提出注重保护谱系多样性(phylogenetic diversity)。Forest 等^[21]以好望角的植物资源为研究对象,发现在植物物种丰富度与谱系多样性不一致的情况下,保护谱系多样性是生物多样性及其特有资源保护的 best 策略。Laity 等^[22]通过对比澳大利亚两个地区的物种多样性、谱系多样性、物种特有性和谱系特有性,发现分析谱系多样性和谱系特有性可以为生物多样性的空间分布格局提供更合理有效的信息,从而使传统的基于物种丰富度的生物多样性保护政策变得更加完善。

由此可以看出,研究群落的谱系信息不仅可以了解群落物种的组成和维持机制,还可以对当地的生物多样性保护提供科学的理论指导。但之前的研究较多集中于热带、亚热带或山地的森林,对于干旱荒漠区的灌丛群落研究较少。而干旱荒漠区气候恶劣,植被覆盖度小,荒漠化严重^[23],了解其群落构建机制对生态系统修复具有重要意义。基于此,本研究以内蒙古西部的阿拉善荒漠区的灌丛群落为研究对象,旨在揭示其群落构建机制,以期对该地区的生物多样性保护和生态恢复提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

阿拉善高原属于亚洲温带荒漠东部区域,地处

内蒙古最西部,面积约 2.510^5 km^2 (不包括贺兰山)^[24],大致位于 $E97^{\circ}10' \sim 106^{\circ}53'$, $N37^{\circ}24' \sim 42^{\circ}47'$ 之间。其周围有贺兰山、合黎山、龙首山和马鬃山连绵环抱,形成了封闭的阿拉善内陆高原盆地^[25]。其境内分布有腾格里沙漠、巴丹吉林沙漠、乌兰布和沙漠和额济纳旗戈壁滩。该地区是典型的大陆性气候^[26],四季特征明显,降水主要集中于夏季,年降水量低于 200 mm,且由东南向西北逐渐减少至 40 mm,年蒸发量一般为降水量的 10~20 倍^[27]。植被属于典型的温带荒漠植被,灌木是该地区的优势生活型^[24],主要有霸王 (*Zygophyllum xanthoxylon*)、白刺 (*Nitraria tangutorum*)、沙冬青 (*Ammopiptanthus mongolicus*)、珍珠猪毛菜 (*Salsola passerina*)、红砂 (*Reaumuria soongarica*)、油蒿 (*Artemisia ordosica*) 和绵刺 (*Potania mongolica*) 等。

1.2 研究方法

1.2.1 植被调查 于 2017~2018 年 7~9 月,对阿拉善高原地区的灌丛群落采用抽样调查的方法进行了野外调查,根据不同的地貌和群落类型共调查了 99 个样地。于每个样地内设置 1~3 个 $10 \text{ m} \times 10 \text{ m}$ 的灌木样方,每一灌木样方内在四角及中心处设置 5 个 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ 的草本样方,统计每一样方内植物物种名称、高度、盖度,记录地貌类型、海拔和经纬度等环境因子。

1.2.2 谱系树构建 利用 R 3.5.3^[28] 中的 *plantlist*^[29] 程序包核对 125 种被子植物拉丁学名的准确性,同时生成 APGIII 分类系统的科属种列表,然后将核对后的被子植物科属种列表输入在线建树软件 *phyloomatic*^[30] 中,选择 Zanne 2014^[31] 版本的谱系树结构,可自动生成基于 APGIII 分类系统且具有进化枝长度信息的谱系树 (*phyloomatic tree*)。Zanne 2014 版谱系树是以被子植物分类系统 APGIII 的大的支系(如科和目)为骨架,基于下载自 GenBank 的 7 个 DNA 片段(18S rDNA, 26S rDNA, ITS, *matK*, *rbcL*, *atpB*, *trnL-F*) 使用最大似然法构建的,其枝长代表了演化时间^[32-33]。

1.2.3 亲缘关系指数的选择及计算 Webb^[13] 提出用净亲缘关系指数 (*net relatedness index*, NRI) 和净最近种间亲缘关系指数 (*nearest taxa index*, NTI) 来代表谱系结构,相对于 NTI, NRI 更侧重从整体上描述群落中物种形成的谱系结构^[10,19]。因此,本研究选择 NRI 代表谱系结构。计算各样地的 NRI,首先计算每一样地所有物种对的平均谱系

距离 (*mean phylogenetic distance*, MPD),然后将调查到的 125 种被子植物作为物种库^[34],保证每一样地物种数不变,从物种库中随机抽取相等数量的物种,共重复 999 次,进而获得该样地在随机零模型下的 MPD 随机分布,最后根据随机化结果标准化观测值,得到 NRI 指数,其公式^[9]如下:

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

其中 MPD_{obs} 表示每个样地的实际 MPD 观测值, $\text{mean}(MPD_{null})$ 表示每个样地 999 个随机分布的 MPD 平均值, $\text{sd}(MPD_{null})$ 表示每个样地 999 个随机分布值 MPD 的标准偏差。若 $NRI > 0$,说明样地物种在谱系结构上聚集;若 $NRI < 0$,说明样地物种在谱系结构上发散;若 $NRI = 0$,说明样地物种在谱系结构上随机。净亲缘关系指数 NRI 的计算过程在 R 3.5.3 中使用 *picante*^[35] 软件包中实现。

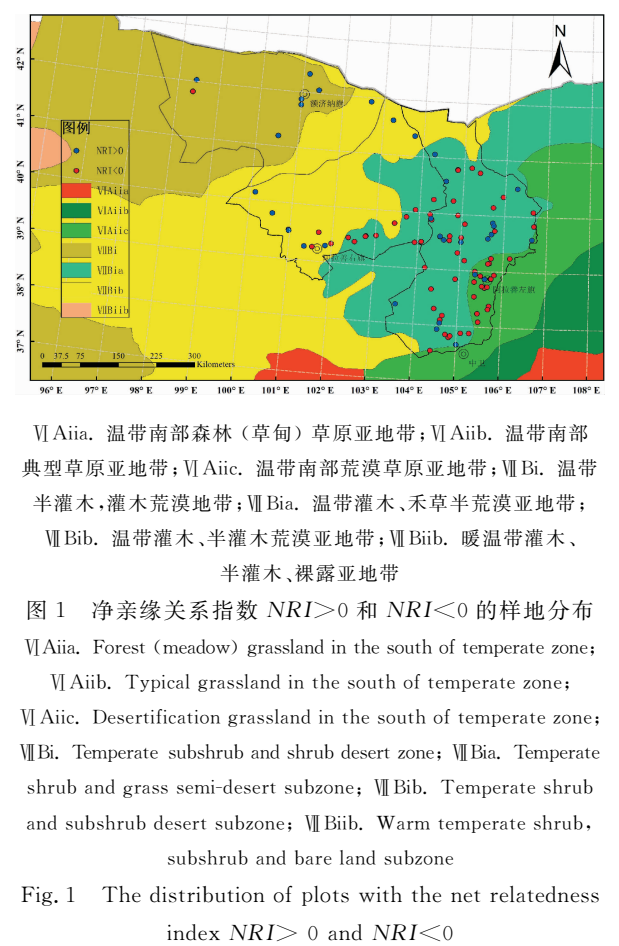
1.2.4 环境因子 样地经纬度信息为调查时所记录。土壤因子包括有机碳含量、pH 值、土壤质地(粘粒、粉粒和沙粒的含量)和容重 6 个因子,深度为 30 cm,下载自世界土壤信息网站 *Soilgrid* (<http://soilgrids.org>),分辨率为 250 m。19 个生物气候因子下载自世界气象网站 *WORLDCLIME* (<http://worldclim.org>, 年份为 1970~2000 年),分辨率为 1 km。根据采集时记录的样地经纬度信息,使用 *ArcMap 10.2* 进行点提取,得到每一样地的土壤数据和生物气候数据。

1.2.5 数据分析 为了解阿拉善高原灌丛群落的谱系结构,依据每一样地的经纬度,在 *ArcMap10.2* 中将各样地 NRI 指数正负情况在阿拉善植被图^[36] 上表示出来;为了解灌丛群落谱系结构的经纬度梯度变化趋势,对 NRI 指数和经纬度采用了一元线性回归分析;为探究影响阿拉善高原植物群落的环境因子,首先对 6 个土壤因子和 19 个生物气候因子做主成分分析 (PCA),筛选出在前三轴上负荷绝对值大于 1 的环境因子,将这些环境因子及其 NRI 指数进行双变量相关性分析,用 *Spearman* 秩相关系数进行衡量,采用双侧 *t* 检验,选取彼此间相关性小于 0.8 且与 NRI 值相关性强的环境因子,然后利用一元线性回归模型查看 NRI 指数随筛选出的环境因子以及环境因子随经纬度变化趋势。PCA 分析在 R 中利用 *vegan*^[37] 程序包完成,相关性分析在 *SPSS19.0* 中完成,一元线性回归分析及其结果图在 *Oringin8.0* 中完成。

2 结果与分析

2.1 阿拉善荒漠灌丛群落的谱系结构

本次调查共记录了 127 种植物,隶属于 25 科 79 属,其中裸子植物有 2 种,1 科 1 属,被子植物有 125 种,24 科,78 属。以 125 种被子植物作为物种库,计算阿拉善高原 99 个样地的 NRI 指数,其中 $NRI < 0$ 的样地有 65 个, $NRI > 0$ 的样地有 34 个。将 99 个样地的 NRI 指数情况根据样地所在位置显示出来,结果如图 1 所示。其中, $NRI > 0$ 的群落(蓝色圆点)从东南到西北均有分布,而 $NRI < 0$ 的群落(红色圆点)绝大多数分布在阿拉善的东南部,即经度为 $101.5^{\circ} \sim 106.5^{\circ} \text{E}$,纬度为 $37.4^{\circ} \sim 41^{\circ} \text{N}$ 的区域。在阿拉善东南部共有 84 个样地,NRI 平均值为 -0.38 ,显著小于 0 ($P < 0.01$),其中 $NRI < 0$ 的样地有 64 个,占总数的 76.2%, $NRI > 0$ 的样地有 20 个,占总数的 23.8%。而在阿拉善西部($97.17^{\circ} \text{E} \sim 101.5^{\circ} \text{E}$, $39^{\circ} \text{N} \sim 42.8^{\circ} \text{N}$)和北部($101.5^{\circ} \text{E} \sim 105^{\circ} \text{E}$, $41^{\circ} \text{N} \sim 42.8^{\circ} \text{N}$)共有 15 个样地,NRI 平均值为 1.01,显著大于 0 ($P < 0.01$),其中 $NRI < 0$ 的样地仅有 1 个,仅占 6.7%,而 $NRI > 0$ 的样地有 14



个,占总数的 93.3%。由此可以看出阿拉善东南部的群落谱系结构以发散为主,群落构建主要受竞争排斥的作用,而阿拉善西部和北部地区的群落谱系结构以聚集为主,环境过滤对其物种多样性形成和维持起了主要作用。

2.2 阿拉善荒漠灌丛群落净亲缘关系指数 NRI 的经纬度梯度变化

阿拉善高原荒漠灌丛群落的 NRI 指数与经度和纬度的一元线性回归结果(图 2)显示,NRI 指数随纬度的升高而增大(图 2, A),随经度的升高而减小(图 2, B),说明由南到北、由东到西灌丛群落的 NRI 指数逐渐增大,由以负值为主转变为以正值为主,即谱系结构由以扩散状态为主转为以聚集状态为主。

2.3 影响阿拉善荒漠灌丛群落谱系结构的环境因子

PCA 结果(表 1)显示前三轴的累计解释率为 67.78%,19 个生物气候因子和 6 个土壤因子中,在前三轴上的负荷绝对值大于 1 的有 Bio1、Bio4、Bio5、Bio6、Bio7、Bio8、Bio11、Bio12、Bio13、Bio16、Bio17、Bio18、Bio19 和土壤 pH 值 14 个因子,其中 Bio1、Bio4、

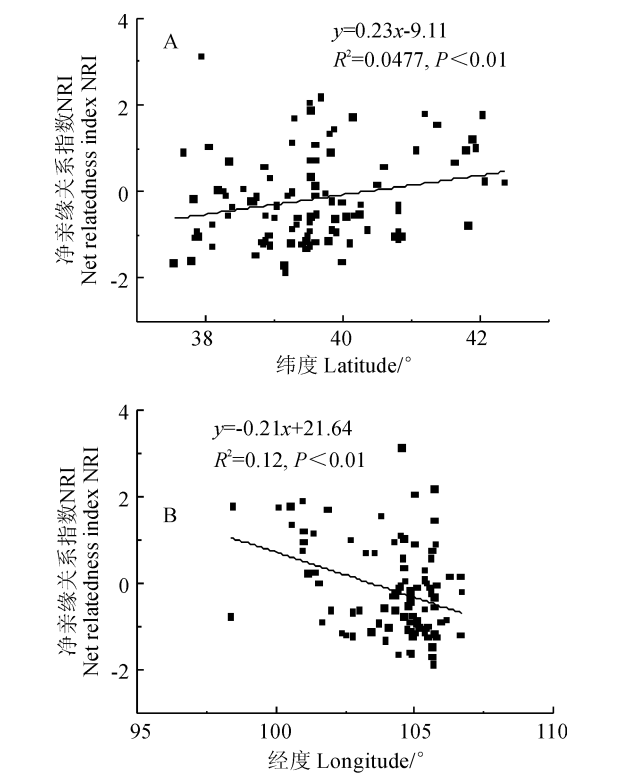


图 2 净亲缘关系指数 NRI 随纬度(A)和经度(B)的变化趋势

Fig. 2 Variation of net relatedness index NRI along latitudinal gradients (A) and longitudinal gradients (B)

Bio5、Bio6、Bio7、Bio8、Bio11 为温度因子,Bio12、Bio13、Bio16、Bio17、Bio18、Bio19 为降水因子。

以上 14 个环境因子与 NRI 指数的相关性分析结果(表 2)表明,土壤 pH 值与 NRI 值无显著相关性。在温度因子中,Bio1 和 Bio9 与 NRI 指数无显著相关性,Bio4、Bio6、Bio7 和 Bio8 与 NRI 指数显著正相关,Bio5 与 NRI 指数显著负相关,其中相关系数的绝对值最大的温度因子为年温度变化范围 Bio7 ($r=0.317, P<0.01$)。Bio7 与 Bio4、Bio5、Bio6 和 Bio8 存在显著相关性,且相关系数均大于 0.8,因此选择 Bio7 为温度因子与 NRI 指数做回归分析。所有降水因子均与 NRI 指数呈负相关关系,其中相关性显著的有 Bio12、Bio13、Bio16、Bio18,其中相关性最大为年降水量 Bio12 ($r=-0.224, P<0.01$)。Bio12 与 Bio13、Bio16、Bio18 存在显著

相关性,且相关系数均大于 0.9,因此选择 Bio12 为降水因子与 NRI 指数做回归分析。NRI 指数与 Bio7 和 Bio12 的线性回归结果(图 3)显示,NRI 指数随年温度变化范围 Bio7 的增大而增大(图 3,A),随年降水量 Bio12 的增多而减小(图 3,B)。

2.4 阿拉善高原水热因子随经纬度梯度的变化趋势

为解释 NRI 指数的经纬度梯度变化,且考虑到 Bio7 为 Bio5 与 Bio6 的差值,分析了 Bio5、Bio6、Bio7 和 Bio12 随经纬度梯度的变化趋势。结果(图 4 和图 5)显示,Bio5 与纬度有极显著的相关性(图 4,A),随纬度的升高而升高,而与经度无显著相关性(图 4,B);Bio6 与纬度(图 4,C)和经度(图 4,D)和均有极显著的相关关系,随纬度的升高而降低,随经度的升高而升高;Bio7 和 Bio12 与纬度和经度

表 1 主成分分析(PCA)中环境因子在前三个轴的负荷值

Table 1 Loadings of environment factors onto the first three axes in principle component analysis (PCA)				
环境因子 Environmental factor	缩写 Abbreviation	PC1	PC2	PC3
年均温 Annual mean temperature/℃	Bio1	−0.134 65	1.096 288	−0.778 5
平均日较差 Mean diurnal range/℃	Bio2	−0.632 92	0.748 71	0.361 13
等温性 Isothermality (Bio2/Bio7×100)	Bio3	0.697 91	0.271 805	0.263 13
温度季节性变化标准差 Temperature seasonality/℃	Bio4	−1.306 34	0.341 941	0.039 61
最暖月的最高温 Maximum temperature of warmest month/℃	Bio5	−1.149 17	0.742 199	−0.229 5
最冷月的最低温 Minimum temperature of coldest month/℃	Bio6	1.151 74	−0.178 95	−0.615 93
年温度变化范围 Temperature annual range/℃ (bio5-bio6)	Bio7	−1.259 42	0.545 039	0.150 36
最湿季均温 Mean temperature of wettest quarter/℃	Bio8	−1.174	0.544 729	−0.315 2
最干季均温 Mean temperature of driest quarter/℃	Bio9	0.406 26	0.379 545	−0.524 56
最暖季均温 Mean temperature of warmest quarter/℃	Bio10	−0.987 06	0.811 127	−0.461 06
最冷季均温 Mean temperature of coldest quarter/℃	Bio11	1.076 89	0.425 984	−0.666 47
年降水 Annual precipitation/mm	Bio12	1.30905	0.035 837	−0.232 38
最湿月降水 Precipitation of wettest month/mm	Bio13	1.257 55	0.005 037	−0.383 96
最干月降水 Precipitation of driest month/mm	Bio14	0.840 47	0.564 986	0.682 62
降水季节性变动 Precipitation seasonality/%	Bio15	−0.642 36	−0.709 61	−0.743 94
最湿季降水 Precipitation of wettest quarter/mm	Bio16	1.281 5	−0.039 82	−0.308 61
最干季降水 Precipitation of driest quarter/mm	Bio17	1.037 67	0.618 88	0.600 39
最暖月降水 Precipitation of warmest month/mm	Bio18	1.282 94	−0.040 48	−0.294 61
最冷月降水 Precipitation of coldest month/mm	Bio19	1.037 67	0.618 88	0.600 39
土壤 pH 值 pH value of soil	pH	1.195 71	0.461 869	0.068 66
土壤容重 Bulk density/(kg/m³)	BD	0.237	0.065 486	−0.434 8
沙粒含量 Sand content (0~2 μm)/%	SAC	0.311 58	0.260 277	0.029
粉粒含量 Silt content (2~50 μm)/%	SIC	−0.363 9	−0.702 97	0.105 04
粘粒含量 Clay content (50~2000 μm) /%	CLC	−0.093 31	0.622 283	−0.213 9
土壤有机碳含量 Soil organic carbon content/(g/kg)	SOC	−0.608 77	−0.721 41	−0.042 07

表 2 阿拉善高原环境因子之间及其与 NRI 值的 Spearman 相关系数

Table 2 Spearman correlation coefficients between environmental factors and NRI in Alxa

项目 Item	NRI	Bio1	Bio4	Bio5	Bio6	Bio7	Bio8	Bio11	Bio12	Bio13	Bio16	Bio17	Bio18	Bio19
Bio1	0.191	1.000												
Bio4	0.266 **	0.328 **	1.000											
Bio5	0.280 **	0.568 **	0.901 **	1.000										
Bio6	-0.302 **	-0.001	-0.832 **	-0.695 **	1.000									
Bio7	0.317 **	0.358 **	0.951 **	0.939 **	-0.890 **	1.000								
Bio8	0.292 **	0.523 **	0.919 **	0.936 **	-0.670 **	0.889 **	1.000							
Bio11	-0.171	0.425 **	-0.646 **	-0.391 **	0.812 **	-0.612 **	-0.425 **	1.000						
Bio12	-0.224 *	0.030	-0.763 **	-0.650 **	0.739 **	-0.733 **	-0.660 **	0.731 **	1.000					
Bio13	-0.213 *	0.076	-0.733 **	-0.608 **	0.761 **	-0.716 **	-0.604 **	0.760 **	0.984 **	1.000				
Bio16	-0.209 *	0.013	-0.757 **	-0.650 **	0.743 **	-0.734 **	-0.642 **	0.721 **	0.992 **	0.992 **	1.000			
Bio17	-0.052	0.083	-0.431 **	-0.351 **	0.276 **	-0.336 **	-0.427 **	0.380 **	0.658 **	0.582 **	0.591 **	1.000		
Bio18	-0.204 *	0.005	-0.750 **	-0.649 **	0.735 **	-0.731 **	-0.629 **	0.712 **	0.989 **	0.989 **	0.998 **	0.587 **	1.000	
Bio19	-0.052	0.083	-0.431 **	-0.351 **	0.276 **	-0.336 **	-0.427 **	0.380 **	0.658 **	0.582 **	0.591 **	1.000 **	0.587 **	1.000
pH	0.015	0.157	-0.604 **	-0.474 **	0.523 **	-0.526 **	-0.530 **	0.625 **	0.763 **	0.732 **	0.740 **	0.670 **	0.738 **	0.670 **

注: ** . $P < 0.01$, 极显著相关; * . $P < 0.05$, 显著相关

Note: ** . $P < 0.01$, the correlation was highly significant; * . $P < 0.05$, the correlation was significant

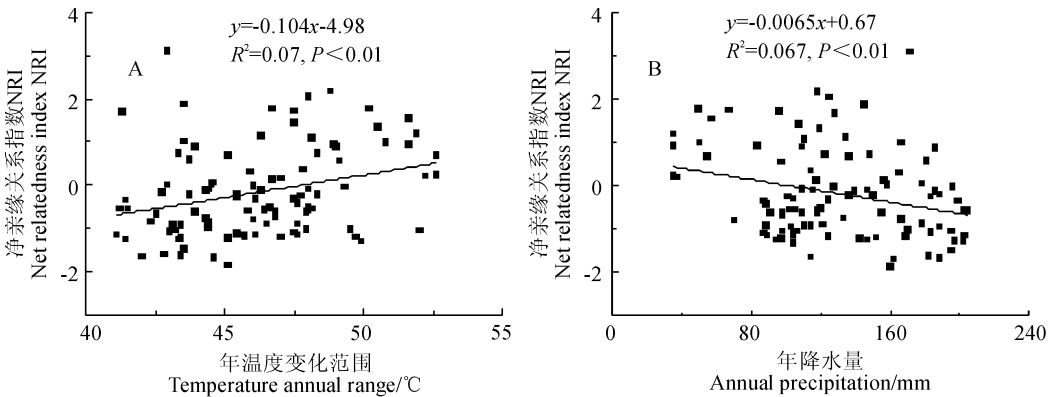


图 3 净亲缘关系指数 NRI 随年温度变化范围 (Bio7, A) 和年降水量 (Bio12, B) 的变化趋势

Fig. 3 Variation of net relatedness index NRI along temperature annual range (Bio7, A) and annual precipitation (Bio12, B)

均有显著相关性, Bio7 随纬度的升高而增大 (图 5, A), 而 Bio12 随之减小 (图 5, C), Bio7 随经度的升高而减小 (图 5, B), 而 Bio12 随之增大 (图 5, D)。由此可知阿拉善高原由南到北及由东到西, 其最暖月份最高温逐渐升高, 最冷月份最低温逐渐降低, 年温度变化范围逐渐增大, 年降水量逐渐减少。

3 讨论

3.1 阿拉善荒漠灌丛群落的构建机制

在阿拉善高原, 灌丛群落的净亲缘关系指数 NRI 随纬度的升高有增大的趋势, 随经度的升高有减小的趋势。在阿拉善荒漠东南部, 群落谱系结构以发散为主 (占 76.2%), 物种间的竞争排斥作用对群落的物种组成和维持起主要作用, 在阿拉善荒漠西部和北部区域, 群落谱系结构以聚集为主 (占

93.3%), 灌丛群落主要受生境过滤的作用。由此看来, 在阿拉善荒漠植物群落的构建中, 生态位过程相比于中性过程起了更主要的作用。

目前多数研究表明生物群落在环境条件温和的生境中, 群落谱系结构发散, 物种间的竞争排斥对群落的构成和维持起主要作用, 而在严酷的生境中, 群落谱系结构聚集, 生境过滤起主要作用^[38-43]。如在横断山地区植物谱系结构随经纬度梯度变化趋势的研究中, 发现年降水量和年均温随纬度的升高而降低, 意味着气候条件由南向北更加严酷, 因而横断山南部的植物群落谱系结构多为扩散或随机状态, 而北部群落的谱系结构为聚集状态^[41]。有关北美乔木群落谱系结构的纬度梯度研究发现, 沿纬度升高, 最冷月均温逐渐降低, 在低温的过滤下仅有适应低温的支系在北美北部生存, 导致北部植物群落的谱

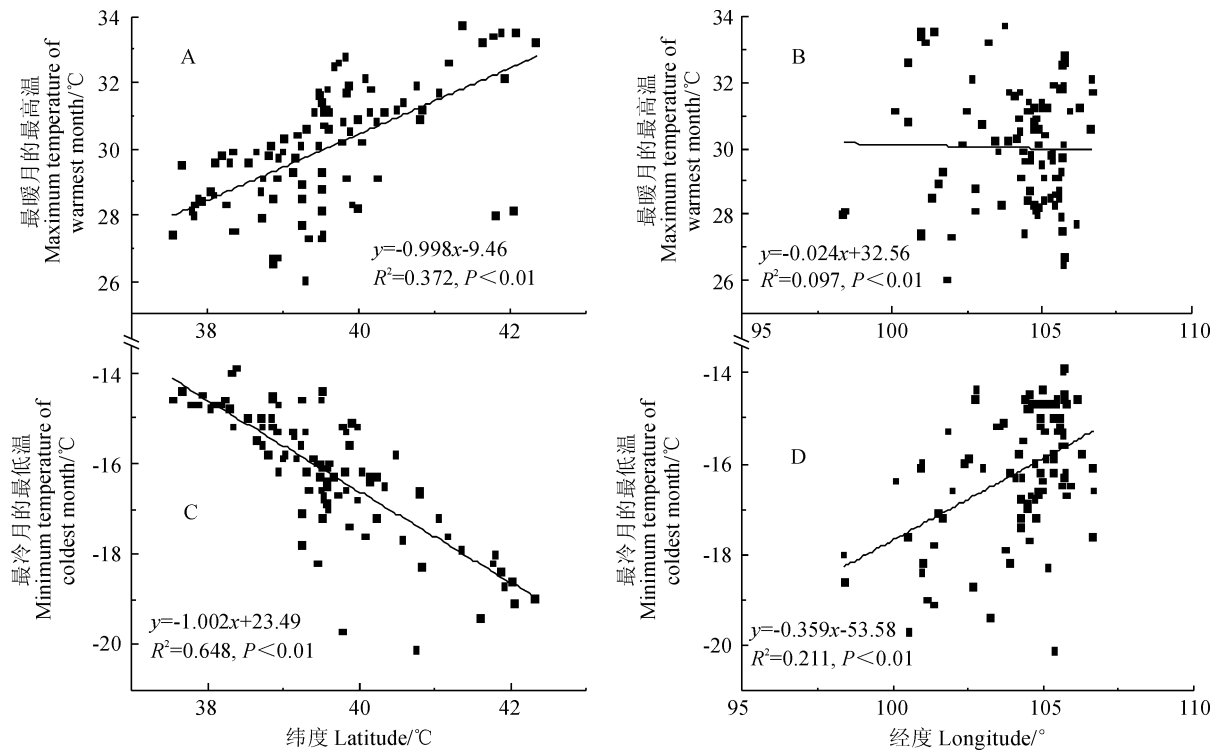


图 4 最暖月最高温 (Bio5) 和最冷月最低温 (Bio6) 随纬度 (A、C)、经度 (B、D) 的变化趋势

Fig. 4 Variation of maximum temperature of the warmest month (Bio5) and minimum temperature of the coldest month (Bio6) along latitudinal gradients (A, C) and longitudinal gradients (B, D)

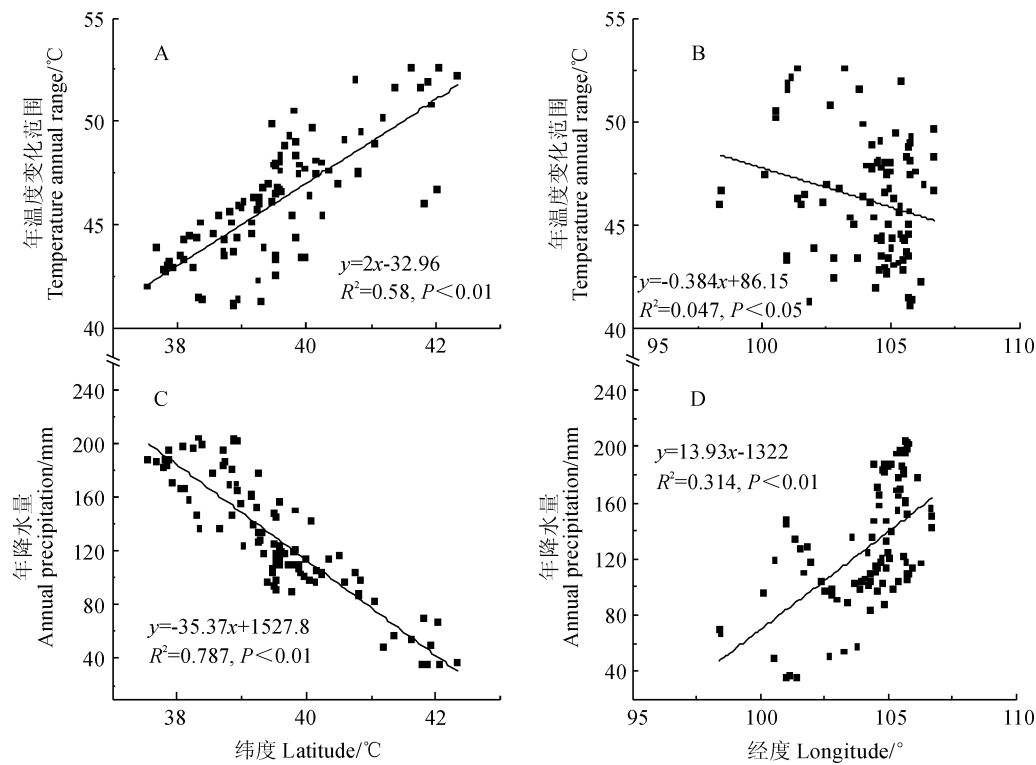


图 5 年温度变化范围 (Bio7) 和年降水量 (Bio12) 随纬度 (A、C)、经度 (B、D) 的变化趋势

Fig. 5 Variation of temperature annual range (Bio7) and annual precipitation (Bio12) along latitudinal gradients (A, C) and longitudinal gradients (B, D)

系结构呈聚集状态^[42]。阿拉善植物群落谱系结构分布情况与该结论一致。从年降水量 Bio12、最暖月最高温 Bio5 和最冷月最低温 Bio6 与经纬度的线性关系可知,年降水量由南向北、由东向西逐渐减少,约从 200 mm 降到 40 mm,最暖月最高温由南向北逐渐升高,最冷月最低温由南向北、由东向西逐渐降低,加之蒸发量由南向北、由东向西逐渐升高^[44],导致西部和北部地区的气候条件较东南地区干旱且极端温度条件更严酷。在气候条件的过滤下,由东南地区到西部和北部地区其群落物种也由盐生、中生及早生植物转变为仅对极端干热环境具有相似适应能力植物,导致西部地区和北部地区的群落谱系结构聚集。阿拉善高原的西部和北部的灌丛群落谱系结构聚集这一情况与柴达木盆地的植物群落一致,柴达木盆地作为极干旱生态系统,年降水量低于 80 mm,干旱的环境压力迫使亲缘关系近、抗旱的物种共存,进而使得群落谱系结构聚集^[43]。而在阿拉善高原东南地区,水分条件稍好,能提供较多生态位^[45],群落谱系结构发散,物种间的竞争排斥起主要作用。

3.2 影响阿拉善荒漠灌丛群落谱系结构的环境因子

植被的分布受气候、土壤、局部地形等环境因子的影响^[46-47]。研究群落 NRI 与环境因子的关系有助于了解影响群落物种组成的环境因子。在横断山植物群落谱系结构的研究中发现其 NRI 随年降水量的增加及年均温的升高而减小^[20]。在柴达木盆地灌丛群落谱系结构研究中发现,由于其蒸发量远远大于降水量,抵消了降水对灌丛群落的影响,因此植物 NRI 与年降水量无显著相关性,而与土壤含水量有显著相关关系^[43]。由此可见,在不同的局域尺度上影响植物群落构建的环境因子是有所不同的^[48]。在本研究中,对阿拉善高原灌丛群落 NRI 影响最大的降水和温度因子分别为年降水量和年温度变化范围。阿拉善高原属于干旱-半干旱区域,降

水量少,且由于其太阳辐射强和夏季温度高的原因导致年蒸发量为年降水量的 10~20 倍,因此水分因子往往是限制该地区植被分布的主要环境因子^[27,49]。本研究也表明,阿拉善高原灌丛群落的 NRI 随年降水量的增大而减小,即随降水量的增多,谱系结构有由聚集状态转为扩散状态的趋势。极端温度因子对植被的生长有重要作用^[50],比如在全球尺度上,由热带到两极植物多样性逐渐降低的分布格局的主要原因之一是由于许多热带起源的植物对低温条件不耐受^[42]。在本研究中最暖月最高温 Bio5 与 NRI 显著正相关,最冷月最低温 Bio6 与 NRI 有显著负相关性,且前者随纬度的升高而增大,后者随纬度的升高而降低,随经度的升高而升高,因此两者的差值年温度变化范围 Bio7 表现出随纬度的升高而增大、随经度的升高而减小的趋势。同时,在 Bio5 和 Bio6 的作用下,Bio7 与 NRI 的相关性系数比两者都大。Bio7 作为 Bio5 与 Bio6 的差值,代表了极端温度变化程度^[51]。推测 Bio7 对该地区 NRI 的影响是通过极端高温和极端低温与亲缘关系指数 NRI 的相关关系起作用的。可见,影响阿拉善荒漠灌丛群落的谱系结构的气候因子主要是年降水量和极端温度。

在本研究中 6 个土壤因子对群落谱系结构均无显著性影响,这可能是由于阿拉善地貌类型复杂,有沙漠、戈壁、山地、湖盆和平滩等^[25],土壤因子在阿拉善高原区域内梯度变化不明显,加之该地区气候条件恶劣,且由东南向西北梯度变化明显,因此,相对于土壤因子,阿拉善荒漠灌丛群落谱系结构受气候条件的影响更大。有关阿拉善高原灌木种的丰富度对土壤因子变化响应的研究^[24]也发现物种丰富度与土壤容重、质地、土壤有机质含量和 pH 值无关,而仅与土壤深层含水量有关,从而说明干旱胁迫是限制阿拉善荒漠区物种多样性维持的限制因素。这也从侧面为本研究结论提供了支持。

参考文献:

- [1] GAUSE G. The Struggle for Existence [M]. Williams and Wilkins, Baltimore, USA, 1934.
- [2] DRAKE J A. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble[J]. *The American Naturalist*, 1991, **137**(1): 1-26.
- [3] GRANDCOLAS P. Phylogenetic analysis and the study of community structure[J]. *Oikos*, 1998, **82**(2): 397-400.
- [4] TILMAN D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(30): 10 854-10 861.
- [5] HUBBELL S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity

- and Biogeography [M]. Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [6] RICKLEFS R E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity[J]. *Ecology Letters*, 2004, **7**(1): 1-15.
- [7] HARDIN G. The competitive exclusion principle[J]. *Science*, 1960, **131**(3 409): 1 292-1 297.
- [8] DIAMOND J M. Assembly of species communities[M]// CODY M L, DIAMOND J M, eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University, 1975: 342-444.
- [9] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPEEK M A, *et al.* Phylogenies and community ecology[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, **33**: 475-505.
- [10] 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响[J]. *植物生态学报*, 2010, **34**(3): 309-315.
- HUANG J X, ZHENG F Y, MI X C. Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(3): 309-315.
- [11] 牛红玉, 王峥峰, 练琚瑜, 等. 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[J]. *生物多样性*, 2011, **19**(3): 275-283.
- NIU Y H, WANG Z F, LIAN J Y, *et al.* New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology[J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(3): 275-283.
- [12] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展[J]. *生态学报*, 2016, **36**(15): 4 557-4 572.
- CHAI Y F, YUE M. Research advances in plant community assembly mechanisms[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(15): 4 557-4 572.
- [13] WEBB C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees[J]. *The American Naturalist*, 2000, **156**(2): 145-155.
- [14] PRINZING A, DURKA W, KLOTZ S, *et al.* The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism[J]. *Proceedings: Biological Sciences*, 2001, **268**(1 483): 2 383-2 389.
- [15] WIENS J J, GRAHAM C H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, **36**(1): 519-539.
- [16] DONOGHUE M J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, **105**: 11 549-11 555.
- [17] CAVENDER-BARES J, KOZAK K H, FINE P V A, *et al.* The merging of community ecology and phylogenetic biology[J]. *Ecology Letters*, 2009, **12**(7): 693-715.
- [18] SILVA I A, BATALHA M A. Phylogenetic overdispersion of plant species in southern Brazilian savannas[J]. *Brazilian Journal of Biology*, 2009, **69**(3): 843-849.
- [19] SWENSON N G, ENQUIST B J, THOMPSON J, *et al.* The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities[J]. *Ecology*, 2007, **88**(7): 1 770-1 780.
- [20] LI X, ZHU X, NIU Y, *et al.* Phylogenetic clustering and overdispersion for alpine plants along elevational gradient in the Hengduan Mountains Region, Southwest China [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2014, **52**(3): 280-288.
- [21] FOREST F, GRENYER R, ROUGET M, *et al.* Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots[J]. *Nature*, 2007, **445**(7 129): 757-760.
- [22] LAITY T, LAFFAN S W, GONZÁLEZ-OROZCO C E, *et al.* Phylodiversity to inform conservation policy: An Australian example[J]. *Science of The Total Environment*, 2015, **534**: 131-143.
- [23] MEA. Millennium Ecosystem Assessment-Ecosystems and Human Well-Being: Desertification Synthesis [M]. World Resources Institute, Washington D. C., 2005.
- [24] 李新荣, 谭会娟, 何明珠, 等. 阿拉善高原灌木种的丰富度和多度格局对环境因子变化的响应: 极端干旱荒漠地区灌木多样性保育的前提[J]. *中国科学: 地球科学*, 2009, **39**(4): 504-515.
- LI X R, TAN H J, HE M Z, *et al.* Response of shrub species richness and abundance patterns to changes of environmental factors in Alxa Desert: a prerequisite for shrub diversity conservation in extremely arid desert areas[J]. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 2009, **39**(4): 504-515.
- [25] 杜方红, 黄文浩. 阿拉善地区生态环境问题及探讨[J]. *内蒙古环境保护*, 2005, **17**(3): 5-9.
- DU F H, HUANG W H. Approach on ecological environment problems in Alxa[J]. *Environment and Development*, 2005, **17**(3): 5-9.
- [26] 肖生春, 陈小红, 丁爱军. 近现代阿拉善荒漠气候变化与环境演变机制研究进展[J]. *中国沙漠*, 2017, (6): 1 102-1 110.
- XIAO S C, CHEN X H, DING A J. Study process of climate changes, environment evolution and its driving mechanism in the last two centuries in the Alxa desert [J]. *Journal of Desert Research*, 2017, (6): 1 102-1 110.
- [27] 张新时. 中国的几种植被类型(Ⅳ): 温带荒漠与荒漠生态系统[J]. *生物学通报*, 1987, (7): 23.
- ZHANG X S. Several kinds of vegetation types in China (Ⅳ): Temperate desert and desert ecosystem[J]. *Bulletin of Biology*, 1987, (7): 23.
- [28] R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing[M]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>. 2018.
- [29] ZHANG J L. Plantlist: Looking up the status of plant scientific names based on the plant list database[M]. R package version 0.5.5/r37. <https://R-Forge.R-project.org/projects/>

- plantlist/. 2018.
- [30] WEBB C O, DONOGHUE M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics [J]. *Molecular Ecology Notes*, 2005, **5**(1): 181-183.
- [31] ZANNE A E, TANK D C, CORNWELL W K, *et al.* Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments[J]. *Nature*, 2014, **506**(7 486): 89-92.
- [32] BARAK R S, WILLIAMS E W, HIPPI A L, *et al.* Restored tallgrass prairies have reduced phylogenetic diversity compared with remnants [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2017, **54**(4): 1 080-1 090.
- [33] 赵鸣飞, 薛 峰, 王宇航, 等. 山西芦芽山针叶林草本层群落谱系结构与多样性的海拔格局[J]. 植物生态学报, 2017, **41**(7): 707-715.
- ZHAO M F, XUE F, WANG Y H, *et al.* Phylogenetic structure and diversity of herbaceous communities in the conifer forests along an elevational gradient in Luya Mountain, Shanxi, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(7): 707-715.
- [34] 方精云, 王襄平, 唐志尧. 局域和区域过程共同控制着群落的物种多样性: 种库假说[J]. 生物多样性, 2009, **17**(6): 605-612.
- FANG J Y, WANG X P, TANG Z Y. Local and regional processes control species richness of plant communities: the species pool hypothesis[J]. *Biodiversity Science*, 2009, **17**(6): 605-612.
- [35] KEMBEL S W, COWAN P D, HELMUS M R, *et al.* Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology[J]. *Bioinformatics*, 2010, **26**(11): 1 463-1 464.
- [36] 陈灵芝. 中国植物区系与植被地理[M]. 北京: 科学出版社, 2014.
- [37] OKSANEN J, BLANCHET F G, *et al.* Vegan: Community Ecology Package [M]. Rpackage version 2. 5-5. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>, 2019.
- [38] KLUGE J, KESSLER M. Phylogenetic diversity, trait diversity and niches: species assembly of ferns along a tropical elevational gradient[J]. *Journal of Biogeography*, 2011, **38**(2): 394-405.
- [39] WANG J, SOININEN J, HE J, *et al.* Phylogenetic clustering increases with elevation for microbes[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2012, **4**(2): 217-226.
- [40] 刘 巍, 曹 伟. 长白山植物群落谱系结构及环境因子对其的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2013, **27**(5): 63-68.
- LIU W, CAO W. Phylogenetic structure and influence of environmental factors on phylogenetic structure of plant community in Changbai Mountains[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2013, **27**(5): 63-68.
- [41] LI X, SUN H. Phylogenetic pattern of alpine plants along latitude and longitude in Hengduan Mountains Region[J]. *Plant Diversity*, 2017, **39**(1): 37-43.
- [42] QIAN H, ZHANG Y, ZHANG J, *et al.* Latitudinal gradients in phylogenetic relatedness of angiosperm trees in North America[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, **22**(11/12): 1 183-1 191.
- [43] 肖元明, 杨路存, 聂秀青, 等. 柴达木盆地荒漠灌丛群落谱系结构研究[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(4): 750-760.
- XIAO Y M, YANG L C, NIE X Q, *et al.* Phylogenetic structure of desert shrub community in Qaidam Basin[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(4): 750-760.
- [44] 裴 浩, 敖艳红, 李云鹏, 等. 内蒙古阿拉善地区气候区划研究[J]. 干旱区资源与环境, 2000, (3): 46-55.
- PEI H, AO Y H, LI Y P, *et al.* The research on the climate division of Alashan League Inner Mongolia[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2000, (3): 46-55.
- [45] 吕丽莎, 蔡宏宇, 杨 永, 等. 中国裸子植物的物种多样性格局及其影响因子[J]. 生物多样性, 2018, **26**(11): 1 133-1 146.
- LÜ L S, CAI H Y, YANG Y, *et al.* Geographic patterns and environmental determinants of gymnosperm species diversity in China[J]. *Biodiversity Science*, 2018, **26**(11): 1 133-1 146.
- [46] PRENTICE I C, CRAMER W, HARRISON S P, *et al.* Special paper: a global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate[J]. *Journal of Biogeography*, 1992, **19**(2): 117-134.
- [47] DIRNBÖCK T, HOBBS R J, LAMBECK R J, *et al.* Vegetation distribution in relation to topographically driven processes in Southwestern Australia[J]. *Applied Vegetation Science*, 2002, **5**(1): 147-158.
- [48] ZHANG C Y, ZHAO X, von GADOW K. Partitioning temperate plant community structure at different scales[J]. *Acta Oecologica*, 2010, **36**(3): 306-313.
- [49] TIELBÖRGER K, SALGUERO-GÓMEZ R. Some Like It Hot: Are Desert Plants Indifferent to Climate Change? [M]// LÜTTGE U, BEYSCHLAG W, CUSHMAN J. Progress in Botany Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2014: 377-400.
- [50] BAUMBACH L, SIEGMUND J F, MITTERMEIER M, *et al.* Impacts of temperature extremes on European vegetation during the growing season[J]. *Biogeosciences Discussions*, 2017, **14**(21): 1-21.
- [51] 杨 超. 蒙古高原和青藏高原针茅属植物适宜分布区及其与气候因子的相关性[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2016.

(编辑:裴阿卫)